

VIE ET MILIEU

BULLETIN DU LABORATOIRE ARAGO

SÉRIE C : BIOLOGIE TERRESTRE



VOLUME XXVIII-XXIX

ANNÉES 1978-1979

FASCICULE 1-C

SOMMAIRE

Jean-Pierre LUMARET. Biogéographie et écologie des Scarabéides coprophages du Sud de la France. I. — Méthodologie et modèles de répartition	1
Françoise ATHIAS-BINGHE. Etude quantitative des Uropodides (Acarie : Anactinotriches) d'un arbre mort de la hêtraie de la Massane. 2. Eléments démographiques d'une population d' <i>Allodinychus flagelliger</i> (Berlèse 1910)	35
Claude COMBES et Alan CHANNING. Polystomatidae (Monogenea) d'Amphibiens d'Afrique du Sud : <i>Polystoma natalensis</i> n.sp., parasite de <i>Strongylopus grayi</i> (Smith, 1849)	61
Claude COMBES et Klaus ROHDE. <i>Polystomoides platynotae</i> n.sp. (Monogenea, Polystomatidae), parasite du Chélonien d'eau douce <i>Notochelys platynota</i> (Gray, 1834) en Malaisie	69
Giuseppe L. PESCE. A new Cyclopid from subterranean phreatic waters of Greece : <i>Acanthocyclops (acanthocyclops) cephalenus</i> n.sp. (Crustacea : Copepoda)	77
Françoise LESCHER-MOUTOUÉ. Cyclopidae des eaux souterraines de l'île de Majorque (Espagne)	83
Michel BERTRAND et Yves COINEAU. Une nouvelle forme biologique eudaphique d'Acarie <i>Akrostomma coralloides</i> n.sp. (Labidostomidae aveugle)	101
Paolo Marcello BRIGNOLI. Sur quelques Dysderidae de France, d'Espagne et de Tunisie (Araneae)	111
Louis-Philippe KNOEPFLER. <i>Triops cancriformis</i> (Bosc), Crustacé Phyllopode, prédateur de têtards et de jeunes Amphibiens	117
Jean-Jacques CORRE. Etude phyto-écologique des milieux littoraux salés en Languedoc et en Camargue. III. — Groupements végétaux du bord des lagunes languedociennes. 2 ^e partie : près salés, roselières	123
A.-M. CAUWET-MARC. Le genre <i>Bupleurum</i> L. (Umbelliferae) dans le bassin occidental de la Méditerranée. Principales caractéristiques anatomiques de l'ensemble du sous-genre <i>Tenoria</i> (Sprengl.) Cauwet	151
Analyses d'ouvrages	169

MASSON



Publication bimestrielle

VIE ET MILIEU

BULLETIN DU LABORATOIRE ARAGO

UNIVERSITÉ DE PARIS — BIOLOGIE MARINE

Vie et Milieu paraît par fascicules séparés tous les deux mois. Chaque volume annuel comprenant six fascicules, contient environ 1200 pages. Les travaux publiés sont répartis en trois séries : Série A : Biologie marine — Série B : Océanographie — Série C : Biologie terrestre.

Pour chaque toison, deux fascicules sont en principe réservés à chacune des trois séries. La succession des trois séries au cours de l'année peut être sujette à variations d'un tome au suivant. La Rédaction se réserve de modifier la répartition en trois sections suivant l'abondance relative des manuscrits acceptés pour chaque série.

Les manuscrits sont reçus par le Professeur J. SOYER, Directeur de la Publication, ou M^{me} N. COINEAU, Secrétaire de Rédaction (Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer, France). Ils ne seront acceptés définitivement qu'après avoir été soumis au Comité de Rédaction spécialisé.

Membres des Comités de Rédaction

Série A : Biologie marine

B. BATTAGLIA (Padoue, Italie), C.F. BOUDOURESQUE (Marseille, France), J. FOREST (Paris, France), P. LUBET (Caen, France), M. PAVANS DE CECATY (Lyon, France), E. VIVIER (Lille, France).

Série B : Océanographie

M. BACESCO (Bucarest, R.P. Roumanie), M. BLANC (Paris, France), P. BOUGIS (Paris, France), P. DRACH (Paris, France), C. DUBOUL-RAZAVET (Perpignan, France), A. IVANOFF (Paris, France), L. LAUBIER (CNEXO, Paris, France), R. MARGALEF (Barcelone, Espagne), J.M. PÈRES (Marseille, France), J. POCHON (Paris, France).

Série C : Biologie terrestre

A. ANGELIER (Toulouse, France), C. COMBES (Perpignan, France), C. DELAMARE DEBOUTEVILLE (Paris, France), W. KÜHNELT (Vienne, Autriche), M. KUNST (Prague, Tchécoslovaquie), M. LAMOTTE (Paris, France), P. REY (Toulouse, France), H. SAINT GIRONS (Paris, France), C. SAUVAGE (Montpellier, France), M. VACHON (Paris, France).

ABONNEMENTS 1979

	France	Etranger
Un an	240 FF	260 FF

Etablir le titre de paiement au nom de
SPPIF, Z. I. Vineuil, B.P. 22, 41350 Vineuil (France)

Pour les pays suivants, s'adresser à :

BELGIQUE	L.C.L.S., rue Otlet 44, B-1070 Bruxelles
CANADA	Somabec, 2475 Sylva Clapin, B. P. 295, St-Hyacinthe, Quebec
ESPAGNE	D.I.P.S.A., Francisco Aranda, 43, Barcelona 5
ITALIE	Etmi S.p.a. Via San Smpliciano, 2, 20121 Milano
REP. FED. d'ALLEMAGNE	Kunst und Wissen, Wilhelmstrasse 4, Postfach 46, D-7000 Stuttgart 1
SUISSE, AUTRICHE, GRECE, TURQUIE, YOUGOSLAVIE, MOYEN-ORIENT.	Crispa s.a., 16, avenue de Beaumont, CH-1700 Fribourg
USA	Masson Publishing USA, Inc., 14 East 60th Street, New York, NY 10022
BRESIL	Editora Masson do Brasil, Ltda, rua da Quitanda, 20 Sala 301, 20000 Rio de Janeiro, R. J.
MEXIQUE, COLOMBIE, COSTA RICA, GUATEMALA, HONDURAS, NICARAGUA, PANAMA, SALVADOR.	Masson Editores, S. de R. L. de C. V., Dakota 383, Colonia Napoles, Mexico 18, D. F.

Números de l'année et volumes antérieurs :

MASSON Services, 64, bd St-Germain, 75005 PARIS (Tél. : 325-74-73 et 326-68-45)

MASSON, Editeur

Paris, New York, Barcelone, Milan

à Paris, 120, bd St-Germain, 75280 Paris Cedex 06 (Téléphone 329-21-60)

VIE ET MILIEU

BULLETIN DU LABORATOIRE ARAGO

SÉRIE C : BIOLOGIE TERRESTRE



VOLUME XXVIII-XXIX

ANNÉES 1978-1979

FASCICULE 1-C

SOMMAIRE

Jean-Pierre LUMARET. Biogéographie et écologie des Scarabéides coprophages du Sud de la France. I. — Méthodologie et modèles de répartition	1
Françoise ATHIAS-BINCHE. Etude quantitative des Uropodides (Acariens : Anactinotriches) d'un arbre mort de la hêtraie de la Massane. 2. Eléments démographiques d'une population d' <i>Allodinychus flagelliger</i> (Berlèse 1910)	35
Claude COMBES et Alan CHANNING. Polystomatidae (Monogenea) d'Amphibiens d'Afrique du Sud : <i>Polystoma natalensis</i> n.sp., parasite de <i>Strongylopus grayi</i> (Smith, 1849)	61
Claude COMBES et Klaus ROHDE. <i>Polystomoides platynotae</i> n.sp. (Monogenea, Polystomatidae), parasite du Chélonien d'eau douce <i>Notochelys platynota</i> (Gray, 1834) en Malaisie	69
Giuseppe L. PESCE. A new Cyclopid from subterranean phreatic waters of Greece : <i>Acanthocyclops (acanthocyclops) cephalenus</i> n.sp. (Crustacea : Copepoda)	77
Françoise LESCHER-MOUTOUÉ. Cyclopidae des eaux souterraines de l'île de Majorque (Espagne)	83
Michel BERTRAND et Yves COINEAU. Une nouvelle forme biologique eudaphique d'Acarien <i>Akrostomma coralloides</i> n.sp. (Labidostommidae aveugle)	101
Paolo Marcello BRIGNOLI. Sur quelques Dysderidae de France, d'Espagne et de Tunisie (Araneae)	111
Louis-Philippe KNOEPFFLER. <i>Triops cancriformis</i> (Bosc), Crustacé Phyllo-pode, prédateur de têtards et de jeunes Amphibiens	117
Jean-Jacques CORRE. Etude phyto-écologique des milieux littoraux salés en Languedoc et en Camargue. III. — Groupements végétaux du bord des lagunes languedociennes. 2° partie : prés salés, roselières	123
A.-M. CAUWET-MARC. Le genre <i>Bupleurum</i> L. (Umbelliferae) dans le bassin occidental de la Méditerranée. Principales caractéristiques anatomiques de l'ensemble du sous-genre <i>Tenoria</i> (Sprengl.) Cauwet	151
<i>Analyses d'ouvrages</i>	169

MASSON



Publication bimestrielle

**BIOGÉOGRAPHIE ET ÉCOLOGIE
DES SCARABÉIDES COPROPHAGES
DU SUD DE LA FRANCE**

I. — MÉTHODOLOGIE ET MODÈLES DE RÉPARTITION

par Jean-Pierre LUMARET

*Université Paul Valéry, Laboratoire de Zoogéographie,
B.P. 5043, 34032 Montpellier Cedex (France)*

ABSTRACT

The biogeographic study of the distribution of 103 species of dung beetles has been carried out on two complementary aspects : ecology and history.

This study has been realized in the French Mediterranean region, *sensu lato*, situated to the West of the Rhone river, on 74,600 km²

An analysis of physical and biological variables, accomplished with the method of mutual information, allowed to extract determining factors which govern the distribution. According to the species, the most conclusive ones are: temperature, humidity, soil texture, as well as the duration of summer dryness. This study shows that it is possible to fit the distribution to 10 original patterns, eight being of edaphic or climatic nature, the two other ones being explained with paleogeographic considerations.

INTRODUCTION

La répartition des organismes est très inégale à la surface de la Terre et l'étude de leur distribution fait l'objet de la Biogéographie. Cette étude porte sur les limites des aires de répartition, sur leurs origines et sur les mécanismes qui conduisent à leur constitution et à leur maintien.

Les distributions passées et actuelles ont souvent été expliquées par les tenants de la biogéographie historique comme étant une conséquence des modifications tectoniques considérables qui se sont produites au cours des âges géologiques et des mécanismes évolutifs propres à chaque espèce, sans qu'entre vraiment en ligne de compte l'écologie réelle des espèces. Les facteurs historiques permettent effectivement d'expliquer les répartitions d'un certain nombre d'espèces, à la lueur de tel ou tel fait paléogéographique ou paléoclimatique. Cependant, le plus souvent, cette distribution dépend d'abord de l'écologie précise de chaque espèce, de son potentiel propre d'expansion et de sa place dans une niche écologique et ce n'est qu'ensuite que doivent être considérés les facteurs aléatoires de la dispersion (PAULIAN, 1961). Les véritables limites de distribution de chaque espèce rejoignent par ce biais le concept de la niche écologique multidimensionnelle (ROTRAMEL, 1973), tel qu'il a été conçu par HUTCHINSON (1958) et complété et modifié par MAC ARTHUR (1958) et WHITTAKER *et al.* (1973).

Cette approche écologique des répartitions, qui s'est développée sous l'impulsion de DAHL (1921, 1923) et de HESSE (1924) ne se contente plus de présenter le tableau des migrations et des peuplements d'un phylum, mais elle se propose d'éclairer les mécanismes de la constitution des écosystèmes (PAULIAN, *loc. cit.*).

Si on arrive à définir pour chaque espèce les limites exactes de sa niche écologique, prise selon une conception à n dimensions, on s'aperçoit alors que la compétition interspécifique empêche les espèces de niches confluentes de coexister indéfiniment; ainsi la superposition exacte d'espèces de mêmes exigences n'est conceptuellement possible qu'en équilibre métastable, et la moindre modification d'une de ses composantes entraînera une rupture de cet équilibre. L'aire biogéographique d'une espèce, considérée sous son aspect écologique, apparaît donc devoir être maintenue par les interactions continues entre de nombreuses variables écologiques et c'est dans ce sens qu'il faut, à notre avis, interpréter les travaux de HESSE, ALLEE et SCHMIDT (1937) et ceux de DANSEREAU (1957) pour lesquels l'aire de distribution d'une espèce constitue sa réponse momentanée aux contraintes du milieu.

Jusqu'à présent l'analyse de ces contraintes a surtout été envisagée dans des régions aux gradients écologiques très brutaux (îles, hautes montagnes...) dont certains seuils ne peuvent être dépassés par les espèces étudiées (HENNIG, 1966; MAC ARTHUR et WILSON, 1967) et ceci parce que peu de relevés sont nécessaires pour définir les limites atteintes par les organismes. Des études de ce genre effectuées sur un vaste territoire où l'intensité des facteurs écologiques varie insensiblement sont plus rares car il est alors nécessaire

de disposer d'un très grand nombre de stations de référence. Cette approche est toutefois fort possible à condition de bien choisir la zone d'étude et le groupe taxonomique qui servira de réactif biologique aux modifications du milieu.

La région méditerranéenne française *sensu lato* située à l'ouest du Rhône constitue à cet égard une zone d'étude privilégiée car elle est formée d'un ensemble d'éléments contrastés, aussi bien du point de vue climatique que géologique ou structural. Il est en effet absolument nécessaire d'étudier une région suffisamment diversifiée pour pouvoir établir avec précision, grâce à un nombre raisonnable de stations de prélèvements, les limites de distribution de chaque espèce le long des plus subtils gradients écologiques. En travaillant ensuite très finement aux limites des aires de répartition, on peut définir pour chaque espèce un ou plusieurs facteurs limitants qui peuvent ensuite être replacés dans un contexte plus général.

L'originalité de cette région réside également dans le fait qu'elle représente un carrefour où se retrouvent des espèces d'origines très diverses, ibériques, italiennes, méditerranéennes, médio-européennes et nordiques.

Le groupe des Coléoptères Scarabéides coprophages a été choisi comme support biologique d'une étude écologique des répartitions pour plusieurs raisons. Tout d'abord il s'agit d'un groupe dont la taxonomie est relativement bien connue et dont les dimensions sont assez limitées (une centaine d'espèces). Il présente en outre une unité dans la biologie des espèces, la coprophagie, ce qui amène à unifier les méthodes de prospection et permet une comparaison utile des résultats. Enfin des travaux préliminaires nous avaient montré que ces insectes semblaient réagir de façon significative à différentes intensités des variables du milieu.

Dans cet exposé nous développerons uniquement les problèmes méthodologiques et certains aspects du traitement des données amenant à définir des modèles cartographiques des répartitions. Dans un travail ultérieur, nous analyserons l'aspect synécologique des répartitions et proposerons un découpage biogéographique régional du sud de la France (LUMARET, à paraître).

I. — RÉGION ÉTUDIÉE

1) *Délimitation de la région*

Au carrefour des influences méditerranéennes, continentales et montagnardes, la région prospectée représente une surface

approximative de 74 600 km². Très hétérogène, elle recouvre partiellement les bassins hydrographiques de la Loire au nord-est, de la Garonne à l'ouest, du Sègre au sud-ouest (versant espagnol des Pyrénées), et totalement ceux de plusieurs petits fleuves côtiers au sud-est. Ces fleuves arrosent de grandes régions naturelles, pour la plupart entièrement incluses dans les limites de notre étude et qui sont (Fig. 1) :

— au nord, le 45° parallèle;

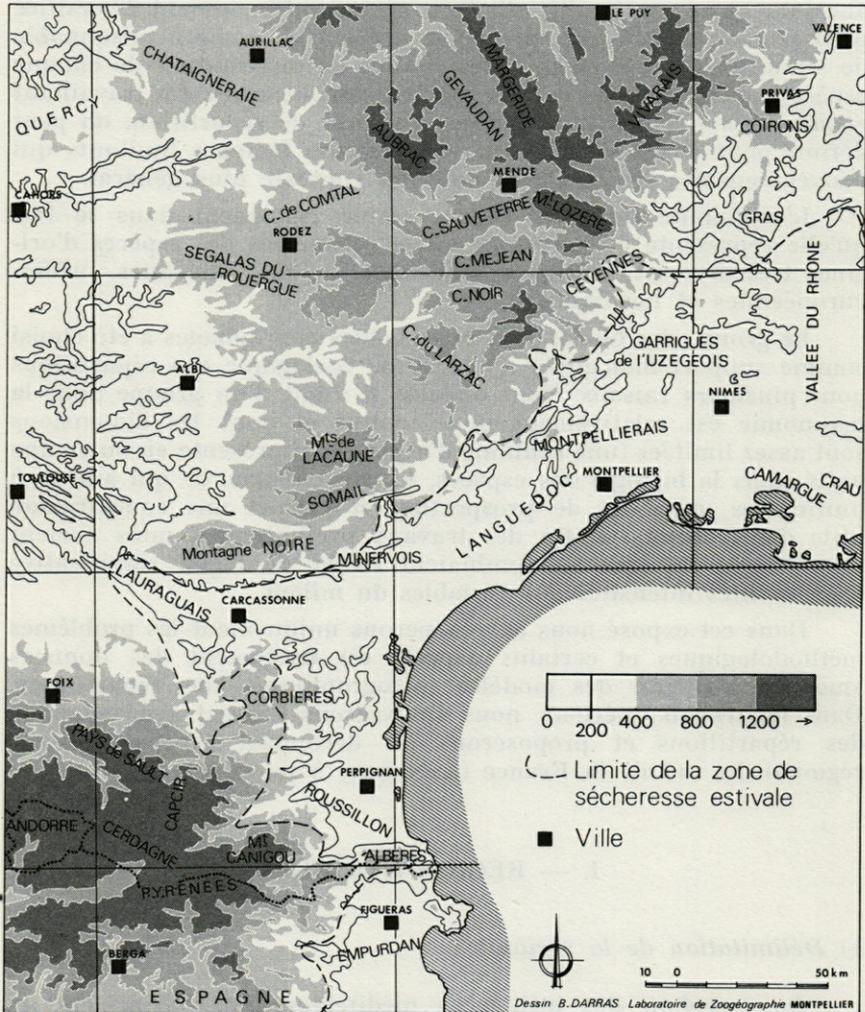


Fig. 1. — Région étudiée.

- à l'est, la vallée du Rhône;
- à l'ouest, un axe qui passe par Cahors, Toulouse et l'Andorre;
- au sud, les contreforts espagnols des Pyrénées orientales, c'est-à-dire l'extrême nord de la Catalogne espagnole.

Toute la partie sud-est de la zone prospectée est bordée par la mer Méditerranée.

On distingue, dans les limites définies précédemment, plusieurs grandes entités géographiques disposées d'une manière concentrique et qui correspondent, en allant de la mer vers l'intérieur, aux plaines littorales, aux régions des garrigues, aux piémonts et enfin aux montagnes. Vers le nord-ouest, par gradins successifs, on repasse des montagnes à la plaine.

2) Géologie

D'un point de vue géologique la diversité est extrême. Au nord, au centre et au sud prédominent des formations cristallines et métamorphiques qui constituent les prolongements méridionaux du Massif Central, de la Montagne Noire et d'une partie des Pyrénées. En bordure de ces massifs des formations calcaires (causses et garrigues) contribuent à donner à la façade méditerranéenne sa physionomie très particulière, tandis qu'on rencontre en de nombreux endroits des formations tertiaires (surtout dans l'Ouest) et quaternaires souvent densément occupées par des cultures (plaines de remblaiement du Roussillon, du Languedoc et de la basse vallée du Rhône).

3) Climat

La situation, l'étendue et la diversité morphologique de l'ensemble de cette région impliquent l'intrication de plusieurs types de climats, avec des zones de transition plus ou moins larges. Le climat méditerranéen typique, tel que l'a défini EMBERGER (1942), « caractérisé par des saisons thermiques nettement tranchées et à pluviosité concentrée sur la saison froide », avec une période plus ou moins longue de sécheresse estivale, est difficile à mettre vraiment en évidence. En effet, les bords de la Méditerranée ne sont pas soumis à un climat unique, mais à plusieurs climats dont certains constituent des formes de transition vers les climats océaniques et continentaux voisins (THIEBAUT, 1974).

L'influence méditerranéenne s'exerce essentiellement sur la façade sud et remonte facilement vers le nord, à travers la vallée

du Rhône, et vers l'ouest en direction du Lauraguais. A l'opposé, la façade ouest subit directement les influences atlantiques qui se font sentir jusqu'en Margeride au nord, à 400 kilomètres de l'océan, favorisées par la dominance des vents d'Ouest (CARLES, 1957).

La présence de massifs montagneux importants au centre et au nord d'une part, au sud d'autre part, entraîne du fait de l'altitude une modification du climat qui devient plus ou moins continental ou montagnard selon les cas. Toutes les transitions sont possibles entre ces diverses influences.

Il convient de souligner ici l'existence d'une zone de sécheresse estivale qui affecte toute la façade méditerranéenne, mais qu'il est difficile de cerner, aussi bien en intensité qu'en étendue, compte-tenu de la multiplicité des méthodes qui peuvent être utilisées pour la définir et de la densité très irrégulière des stations météorologiques.

Toutefois si la réalisation de diagrammes ombrothermiques de BAGNOULS et GAUSSEN (1953) peut en donner une idée approchée (ANDRÉ, 1975), la relation $P < 2 T$, critiquée par GIACOBBE (1959), est insuffisante car l'évaporation n'augmente pas tant avec la température moyenne qu'avec la température maximale. THIEBAUT (1974) souligne à ce propos que l'augmentation de la température peut s'accompagner d'une élévation de l'humidité de l'air, en particulier sur la frange littorale à proximité des étangs de bord de mer, et qu'elle a pour conséquence un ralentissement de l'évaporation. Toutefois, malgré les imperfections de cette méthode et les réserves qu'on peut y apporter, la réalisation d'une carte de durée de sécheresse montre que celle-ci affecte particulièrement le littoral, et qu'elle diminue en intensité et en durée dans l'arrière-pays. Vers l'ouest, au-delà du seuil de Naurouze, elle disparaît (Fig. 1). Les limites de cette zone de sécheresse correspondent globalement à celles tracées par J.-L. VERNET et Ph. VERNET (1966) à partir du calcul de l'indice bioclimatique I^* proposé par J.-L. VERNET (1965).

$$* \quad I = 100 \times \frac{H - h}{P} \times \frac{Me}{Pe}$$

où H = hauteur d'eau de la saison la plus pluvieuse, en mm ;

h = hauteur d'eau de la saison la moins pluvieuse, en mm ;

P = précipitations totales annuelles, en mm ;

Pe = précipitations estivales, en mm ;

Me = moyenne des températures maximales de l'été, en degrés centigrades. Le climat méditerranéen est caractérisé par $I < -3$; dans le cas du climat océanique $0 > I > -2$.

4) *Végétation*

L'analyse des cartes de la végétation montre qu'une flore riche et variée s'est mise en place sur ce territoire, favorisée par la diversité des climats et des sols. Les groupements dégradés ou à forte influence anthropique dominant surtout en plaine; ils ont pour conséquence une ouverture souvent importante des biotopes qui est favorable à l'implantation des Scarabéides coprophages.

II. — LES SCARABÉIDES COPROPHAGES DU SUD DE LA FRANCE

A. ECHANTILLONNAGE ET RÉSULTATS

1) *Introduction*

L'extrême hétérogénéité du territoire choisi pour cette étude biogéographique amène plusieurs commentaires. La multiplicité des combinaisons entre les facteurs écologiques entraîne un tri dans la distribution des espèces et de ce fait il est relativement aisé de sélectionner des facteurs limitants; la diversité des paysages implique nécessairement l'établissement d'un réseau très serré de stations de relevés de façon à cerner avec précision les distributions; enfin la coprophagie des Insectes recherchés amène des contraintes méthodologiques particulières à l'étude de ce groupe de Scarabéides.

2) *Biologie sommaire des Scarabéides coprophages et contraintes méthodologiques*

L'éthologie des Scarabaeoidea diffère considérablement selon les familles. Les espèces coprophages constituent du point de vue biologique et taxonomique un groupe relativement homogène, bien que quelques espèces se situent à la limite entre la coprophagie et la saprophagie: elles vivent le plus souvent dans les fumiers et les matériaux en décomposition et ne sont qu'occasionnellement attirées par les excréments. Toutefois, si elles doivent être prises en compte dans une étude sur les coprophages, les données qui seront recueillies à leur sujet resteront fragmentaires.

Les principales contraintes d'une telle étude biogéographique sont les suivantes:

- nécessité de trouver des excréments;

- âge et nature des excréments;
- comportement des bousiers;
- saison des relevés.

La nécessité de trouver des excréments dans une station au moment exact où s'effectue le relevé ne pose pas de problème particulier dans les zones densément pâturées. Par contre il s'agit d'un problème majeur dès que l'on prospecte des régions à forte dominance agricole (surtout des zones de vignobles) ou au contraire très peu exploitées par l'homme ou même abandonnées. La découverte d'un excrément attractif s'avère alors très aléatoire et on devra y suppléer en piégeant intensément par dépôt de crottin frais (cheval, mouton...), ceci de façon à conserver une densité de stations satisfaisante.

Une deuxième contrainte qu'il faut lever a trait aux excréments eux-mêmes qui évoluent rapidement (LUMARET, 1975) et qui souvent ne sont attractifs que dans les quelques heures ou jours qui suivent leur dépôt (FINNÉ et DESIÈRE, 1971). Cela contribue ainsi à augmenter au niveau de chaque station le temps de prospection nécessaire pour trouver des excréments d'âge requis. Par ailleurs, selon leur origine, leur attractivité est assez sélective et on doit en conséquence rechercher simultanément des excréments différents (principalement cheval, vache, mouton et homme) de façon à obtenir un spectre faunistique satisfaisant pour la station retenue.

Le comportement différentiel des Bousiers face à l'excrément complique légèrement le problème. Les uns se nourrissent sur place et se capturent soit dans l'excrément, soit dans les terriers creusés immédiatement au-dessous. Par contre certains (Sisyphini, Scarabaeini, Gymnopleurini...) détachent une parcelle d'excrément et l'emportent par roulage pour l'enfourir à une distance plus ou moins grande. Ces espèces diurnes sont beaucoup plus difficiles à échantillonner car on doit les surprendre en pleine activité à proximité immédiate des excréments et lors de conditions météorologiques favorables.

Enfin la saison importe également (cas des espèces à sorties uniquement estivale ou hivernale), d'où l'utilité d'effectuer à des moments différents de l'année plusieurs relevés consécutifs dans les mêmes stations de façon à en récolter toute la faune.

3) *Echantillonnage des stations*

Le choix de la maille sur laquelle doit être établi l'échantillonnage des stations est fondamental car il doit tenir compte à la

fois de la diversité de la région à prospector et des contraintes biologiques imposées par le groupe étudié.

Un prééchantillonnage s'est révélé nécessaire et a été établi sur la base du découpage du Languedoc et du Roussillon en secteurs et régions écologiques dont les limites ont été définies par des phytécologues (*in* Atlas du Languedoc-Roussillon, 1965) selon la méthode préconisée par GODRON (1963). Ces limites résultent de la confrontation de 4 types de documents cartographiques : géologiques, hypsométriques, pluviométriques et botaniques (cartes des étages et des séries de végétation). Lorsque la superposition des 4 documents de base fait apparaître la coïncidence des limites entre 3 ou 4 thèmes, celles-ci isolent des régions écologiques subdivisées ensuite en secteurs écologiques.

Il s'avère à l'usage que la taille des régions écologiques, leurs intrications et les axes de pénétration utilisables obligent à retenir une station de relevé chaque 10 km, selon un quadrillage à définir. Nous avons été ainsi conduit à adopter le quadrillage myriamétrique U.T.M. (Mercator Transverse Universal) qui est surimposé aux éditions dites militaires des cartes géographiques françaises au 1 / 50 000 et 1 / 100 000 utilisées sur le terrain (Fig. 2). Nous ne reviendrons pas sur l'utilisation d'un tel quadrillage, très pratique dans une région dénuée de zones de compensation, et dont les caractéristiques ont été détaillées par GASPARD (1971).

Toutefois, lorsque les unités cartographiques sont d'une taille comparable, ou presque, à celle de la maille utilisée (une forêt, un massif montagneux, un bassin versant...), il devient nécessaire d'augmenter la densité des stations pour tenir compte des gradients très forts des principales variables écologiques échantillonnées.

A partir des résultats du prééchantillonnage et des premières indications sur la répartition et la phénologie des espèces, on procède au tracé définitif des transects d'échantillonnage dont l'orientation, la longueur et la fréquence des passages sont choisis en conséquence.

4) *Prospection et relevé des variables écologiques*

Chacune des stations retenues correspond à une zone homogène bien délimitée appartenant à une formation végétale, un stade d'évolution ou un faciès caractéristiques du secteur écologique traversé.

Il est fondamental au niveau de la prospection de recueillir le maximum d'informations sur toutes les variables écologiques susceptibles d'agir sur la répartition spatiale des Scarabéides. Celles-ci sont transcrites sur des feuilles standard de relevés dont

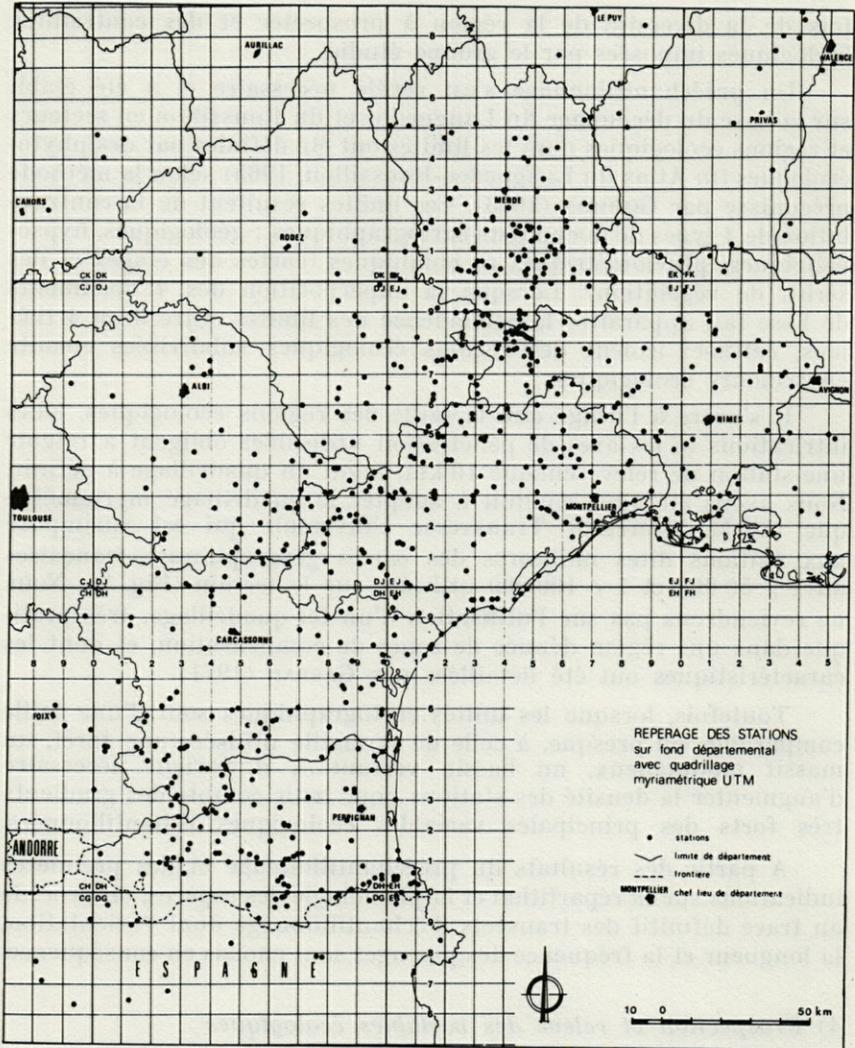


FIG. 2. — Repérage des stations sur fond départemental avec quadrillage myriamétrique U.T.M.

les caractéristiques se rapprochent de celles préconisées par les phytécologues pour décrire la végétation et le milieu (GODRON *et al.*, 1968). Elles sont en particulier précodées, ce qui facilite leur dépouillement en vue d'une analyse mécanographique ultérieure.

Le nombre de variables que l'on peut relever sur le terrain est quasiment illimité, et c'est en fait la connaissance du groupe taxonomique étudié qui guide le choix de celles que l'on va retenir, sans qu'à ce niveau de perception ne soient faites d'hypothèses sur l'importance de leur action. Les principales variables retenues sont d'ordre hypsométrique, climatique (température, pluviosité, sécheresse...), édaphique (nature de la roche, tassement, humidité...), topographique (pente...), botanique (principales essences, étages de végétation...) et physionomique (ouverture de la station...). Sont notées également la date du relevé, les conditions climatiques du moment, la nature de l'excrément...

1 026 relevés ont été ainsi réalisés dans 731 stations.

5) *Espèces récoltées*

La détermination de plus de 50 000 Scarabées a permis de recenser 103 espèces coprophages, chiffre à rapprocher des 112 espèces dénombrées en faisant la synthèse des divers catalogues de Coléoptères du sud de la France (CAILLOL, 1908; MAYET, 1904-1908; GAVOY, 1905; DAJOZ, 1965; THEROND, 1975).

Ces espèces sont les suivantes :

Famille des TROGIDAE

Gen. *Trox* Fabricius, 1775

Trox perlatus (Geoff.), 1762

Trox hispidus (Pontopp.), 1763

Famille des GEOTRUPIDAE

Gen. *Typhoeus* Leach, 1815

Typhoeus typhoeus (L.), 1758

Gen. *Geotrupes* Latreille, 1796

G. (Geotrupes) mutator Marsh., 1802

G. (Geotrupes) niger Marsh., 1802

G. (Geotrupes) spiniger Marsh., 1802

G. (Geotrupes) stercorarius (L.), 1758

G. (Anoplotrupes) stercorosus (Scriba), 1791

G. (Trypocopris) vernalis (L.), 1758

G. (Trypocopris) pyrenaicus Charp., 1925

Gen. *Thorectes* Mulsant, 1842

Thorectes albarracinus Wagner, 1928

Famille des SCARABAEIDAE

- Gen. *Scarabaeus* Linné, 1758
Scarabaeus typhon Fischer, 1823
Scarabaeus semipunctatus L., 1792
Scarabaeus laticollis L., 1767
- Gen. *Gymnopleurus* Illiger, 1803
Gymnopleurus sturmi M'L, 1821
Gymnopleurus coriarius (Herbst), 1789
- Gen. *Sisyphus* Latreille, 1807
Sisyphus schaefferi (L.), 1758
- Gen. *Copris* Geoffroy, 1762
Copris lunaris (L.), 1758
Copris umbilicatus Ab. de P., 1901
Copris hispanus (L.), 1764
- Gen. *Bubas* Mulsant, 1842
Bubas bison (L.), 1767
Bubas bubalus (Ol.), 1811
- Gen. *Euoniticellus* Janssens, 1953
Euoniticellus fulvus (Goeze), 1777
Euoniticellus pallipes (F.), 1781
- Gen. *Caccobius* C.G. Thomson, 1863
Caccobius (s.str.) schreberi (L.), 1767
- Gen. *Onthophagus* Latreille, 1802
Onthophagus (Euonthophagus) amyntas (Oliv.), 1789
Onthophagus (Euonthophagus) gibbosus (Scriba), 1790
Onthophagus (s.str.) punctatus Ill., 1803
Onthophagus (s.str.) illyricus (Scop.), 1763
Onthophagus (s.str.) taurus (Schreb.), 1759
Onthophagus (s.str.) nutans Fabricius, 1787
Onthophagus (s.str.) ruficapillus Brullé, 1832
Onthophagus (s.str.) grossepunctatus Reitter, 1906
Onthophagus (s.str.) ovatus (L.), 1767
Onthophagus (s.str.) joannae Goljan, 1953
Onthophagus (s.str.) furcatus (F.), 1781
Onthophagus (s.str.) semicornis (Panz.), 1789
Onthophagus (s.str.) maki (Ill.), 1803
Onthophagus (s.str.) lemur (F.), 1781
Onthophagus (s.str.) vacca (L.), 1767
Onthophagus (s.str.) nuchicornis (L.), 1758
Onthophagus (s.str.) coenobita (Herbst), 1783
Onthophagus (s.str.) fracticornis (Preysl.), 1790
Onthophagus (s.str.) similis (Scriba), 1790
Onthophagus (s.str.) opacicollis Orb., 1897

Famille des APHODIIDAE

- Gen. *Aphodius* Illiger, 1798
Aphodius (*Colobopterus*) *erraticus* (L.), 1758
Aphodius (*Colobopterus*) *subterraneus* (L.), 1758
Aphodius (*Colobopterus*) *scrutator* (Herbst), 1789
Aphodius (*Otophorus*) *fossor* (L.), 1758
Aphodius (*Otophorus*) *haemorrhoidalis* (L.), 1758
Aphodius (*Ammoecius*) *brevis* Er., 1948
Aphodius (*Ammoecius*) *elevatus* Ol. 1789
Aphodius (*Ammoecius*) *frigidus* Bris., 1866
Aphodius (*Plagiogonus*) *putridus* (Fourcr.), 1785
Aphodius (*Acrossus*) *luridus* (F.), 1775
Aphodius (*Acrossus*) *depressus* (Kug.), 1792
Aphodius (*Acrossus*) *rufipes* (L.), 1758
Aphodius (*Agolius*) *mixtus* Villa, 1833
Aphodius (*Biralus*) *satellitius* (Herbst), 1789
Aphodius (*Emadus*) *quadriguttatus* (Herbst), 1783
Aphodius (*Emadus*) *quadrinaculatus* (L.), 1761
Aphodius (*Emadus*) *biguttatus* Germ., 1824
Aphodius (*Volinus*) *equestris* Panzer, 1798
Aphodius (*Volinus*) *tessulatus* (Payk), 1798
Aphodius (*Volinus*) *distinctus* (Müll.), 1776
Aphodius (*Nimbus*) *obliteratus* Panz., 1823
Aphodius (*Nimbus*) *affinis* Panz., 1823
Aphodius (*Nimbus*) *contaminatus* (Herbst), 1783
Aphodius (*Melinopterus*) *prodromus* (Brahm), 1790
Aphodius (*Melinopterus*) *sphacelatus* (Panz.), 1798
Aphodius (*Melinopterus*) *reyi* Reitter, 1892
Aphodius (*Melinopterus*) *tingens* Reitter, 1892
Aphodius (*Melinopterus*) *consputus* Creutz., 1799
Aphodius (*Nobius*) *bonnairei* Reitter, 1892
Aphodius (*Amidorus*) *obscurus* (F.), 1792
Aphodius (*Amidorus*) *thermicola* Sturm, 1800
Aphodius (*Amidorus*) *porcus* (F.), 1792
Aphodius (*Trichonotulus*) *scrofa* (F.), 1787
Aphodius (*Mecynodes*) *striatulus* Waltl., 1835
Aphodius (*Esymus*) *merdarius* (F.), 1775
Aphodius (*Orodalus*) *pusillus* (Herbst), 1789
Aphodius (*Orodalus*) *coenosus* (Panz.), 1798
Aphodius (*Orodalus*) *paracoenosus* Balth. et Hrub., 1960
Aphodius (*s.str.*) *fimetarius* (L.), 1758
Aphodius (*s.str.*) *vaccinarius* Herbst, 1789
Aphodius (*s.str.*) *scybalarius* (F.), 1781

- Aphodius (Agrilinus) ater* (De Geer), 1774
Aphodius (Agrilinus) borealis Gyll., 1827
Aphodius (Agrilinus) constans Duft., 1805
Aphodius (Agrilinus) tenellus Say, 1823
Aphodius (Bodilus) lugens Creutz., 1799
Aphodius (Bodilus) rufescens Fabricius, 1801
Aphodius (Bodilus) immundus Creutz, 1799
Aphodius (Bodilus) ictericus (Laich.), 1781
Aphodius (Bodilus) ghardimaouensis Balth., 1929
Aphodius (Oromus) alpinus (Scop.), 1763
Aphodius (Oromus) corvinus Er., 1848
Aphodius (Nialus) varians Duft., 1805
Aphodius (Nialus) sturmi Har., 1870
Aphodius (Nialus) lividus (Ol.), 1789
Aphodius (Calamosternus) granarius (L.), 1767
- Gen. *Pleurophorus* Mulsant, 1842
Pleurophorus caesus (Creutzer), 1796
- Gen. *Oxyomus* Stephens, 1839
Oxyomus silvestris (Scop.), 1763

B. ANALYSE DES FACTEURS DE RÉPARTITION

1) Introduction

Le problème à résoudre consiste, dans le cadre d'une étude d'écologie causale, à déceler les variables physiques actives qui contribuent à définir les limites des aires de répartition potentielle des espèces.

Chaque excrément constitue en lui-même une unité écologique remarquable (MOHR, 1943) caractérisée par des conditions microclimatiques et biochimiques particulières (LANDIN B.O., 1961; LANDIN J., 1967; LUMARET, 1975) et par une faune spécifique, riche, variée et particulièrement dynamique (HANSKI et KOSKELA, 1977). Les communautés qui s'installent dans les excréments sont très instables car les excréments évoluent vite (LUMARET, 1975); les espèces s'y succèdent avec rapidité, leur renouvellement s'effectuant de proche en proche à partir d'excréments dont le degré de maturation est différent. D'un jour à l'autre, dans un excrément donné, le nombre d'espèces, et même d'individus pour une espèce, pourra varier du simple au décuple. Aussi n'est-il pas envisageable dans le cadre d'un travail de prospection tel que celui-ci de retenir de façon satisfaisante les données quantitatives relatives au nombre d'individus capturés pour chaque espèce dans une station donnée.

On ne peut donc utiliser, en ce qui concerne les espèces, que des données d'ordre qualitatif (présence-absence), ce qui limite le choix d'une méthode d'analyse.

2) *Choix d'une méthode d'analyse*

Les données peuvent être schématiquement réparties en trois ensembles non indépendants : espèces observées, relevés et variables écologiques. On peut chercher à établir des relations entre ces trois ensembles en tenant compte de la valeur relative de chacune des données analysées et de la fiabilité des observations.

La méthode d'analyse que nous avons utilisée répond à ces critères et tolère l'utilisation de données qualitatives (présence-absence). Il s'agit de la méthode de l'information mutuelle et des profils écologiques, adaptée et mise au point par les phytoécologues (GODRON, 1968) pour définir les profils écologiques des espèces végétales et pour former des groupes écologiques, mais elle est également applicable aux espèces animales (ANDRÉ, 1975). C'est une méthode analytique non métrique qui fait appel aux probabilités ainsi qu'à des éléments simples de la théorie de l'information. Dans ses possibilités d'analyse elle rejoint par certains points la méthode de l'analyse factorielle des correspondances (ROMANE, 1972).

3) *Analyse des données par la méthode de l'information mutuelle et des profils écologiques*

a) *Variables du milieu et qualité de l'échantillonnage*

Une vingtaine de variables ont été relevées dans chaque station retenue lors de l'échantillonnage. Chacune de ces variables a été scindée en un certain nombre de classes K. Le profil écologique d'ensemble pour une variable L donne le nombre de relevés effectués dans chaque classe de cette variable (GODRON, 1965) :

$$NR = \sum_1^{NR} R(K)$$

où NR est le nombre total de relevés; R(K) est le nombre de relevés effectués dans la classe K; NK est le nombre de classes de la variable.

Les profils d'ensemble sont des distributions de fréquences absolues. En divisant celles-ci par le nombre total de relevés on obtient des fréquences relatives qui peuvent être assimilées aux probabilités de présence d'un relevé dans les classes des variables

étudiées. Si une variable a été bien échantillonnée les relevés sont équitablement répartis entre ses diverses classes; ces états sont alors équiprobables et l'indétermination est proportionnelle au logarithme du nombre d'états possibles du système considéré. Dans le cas de logarithmes de base 2 l'unité d'indétermination, le binon, correspond au cas de deux états équiprobables (alternative simple).

L'indétermination relative à une variable est exprimée par son entropie $\hat{H}(L)$ dont la valeur maximale $\hat{H}(L)_{\max.}$ est atteinte lorsque cette variable a été échantillonnée au mieux, c'est-à-dire lorsqu'on a un nombre égal de relevés dans chaque classe.

$$H(L) = \sum_1^{NR} \frac{R(K)}{NR} \cdot \log_2 \frac{NR}{R(K)}$$

$$\text{et } \hat{H}(L)_{\max.} = \log_2 NK$$

On peut ainsi, en calculant l'entropie relative à chaque variable et l'entropie maximale correspondante, connaître la valeur de l'échantillonnage réalisé et le corriger si nécessaire. Une valeur élevée du rapport $Q(L) = \hat{H}(L)/\hat{H}(L)_{\max.}$ correspond à une bonne équitabilité de l'échantillonnage de la variable écologique considérée, tandis qu'une valeur faible correspond à une moins bonne équitabilité.

Le calcul réalisé a permis ainsi de sélectionner 14 facteurs écologiques relativement bien échantillonnés parmi la vingtaine qui ont été relevés (Tabl. I).

b) Relations entre les espèces et les variables du milieu

La distribution d'une espèce E dans les diverses classes d'une variable L est souvent fluctuante d'une classe à l'autre. Elle constitue son profil écologique. On peut calculer un indice de fréquence corrigée* FC qui tient compte à la fois de la distribution de l'espèce dans les diverses classes de la variable et de la fréquence de chacun des états possibles de la variable. Le calcul du profil écologique des fréquences corrigées permet, par un phénomène de compensation des valeurs qui pallie les défauts de l'échantillonnage, de déceler la similitude des réactions de plusieurs espèces à un même facteur, facilitant ainsi la constitution de groupes écologiques.

$$*FC(K) = \frac{U(K)}{R(K)} \bigg/ \frac{U(E)}{NR}$$

TABLEAU I

Entropies-variables observées et maximales des diverses variables retenues et qualité de l'échantillonnage.

VARIABLES DU MILIEU (L)	NOMBRE DE CLASSES NK	ENTROPIE-VARIABLE		QUALITÉ DE L'ECHANTILLONNAGE Q(L) = $\hat{H}(L)/\hat{H}(L)_{max.}$
		observée $\hat{H}(L)$	maximale $\hat{H}(L)_{max.}$	
Altitude	18	3,7923	4,2479	0,8927
T° moyenne annuelle	11	3,2385	3,4594	0,9361
T° moyenne de janvier	9	2,9787	3,1699	0,9396
T° moyenne de juillet	7	2,5140	2,8073	0,8955
Précipitations	9	2,8436	3,1699	0,8970
Sécheresse annuelle	6	1,8097	2,5849	0,7001
Texture du sol	5	1,8384	2,3219	0,7917
Humidité du sol	8	2,7467	3,0000	0,9155
Tassement du sol	7	2,4534	2,8073	0,8739
Nature de la roche	10	2,9122	3,3219	0,8766
Pente de la station	7	2,0200	2,8073	0,7195
Ouverture de la station	7	2,4842	2,8073	0,8849
Mois du relevé	12	3,2068	3,5849	0,8945
Nature de l'excrément	14	2,5515	3,8073	0,6701

La quantité d'information, au sens proposé par ABRAMSON (1963), apportée par une espèce E relativement à une variable écologique L peut être estimée à partir de son profil écologique. Cette information mutuelle* $I(L; E)$ mesure la corrélation entre L

$$I(L; E) = \sum_1^{NK} \frac{U(K)}{NR} \log_2 \frac{U(K)}{R(K)} \cdot \frac{NR}{U(E)} + \sum_1^{NK} \frac{V(K)}{NR} \log_2 \frac{V(K)}{R(K)} \cdot \frac{NR}{V(E)}$$

où

$FC(K)$ est la fréquence corrigée de l'espèce E dans la classe K de la variable L ;

$U(K)$ est le nombre de relevés dans l'état K de la variable L où l'espèce E est présente ;

$U(E) = \sum_1^{NK} U(K)$ est le nombre de relevés de la variable L où l'espèce E est présente ;

$V(E) = \sum_1^{NK} V(K)$ est le nombre de relevés de la variable L où l'espèce E est absente ;

$R(K) = \sum_1^{NK} U(K) + V(K)$ est le nombre total de relevés dans l'état K de la variable L ;

$NR = \sum_1^{NK} R(K)$ est le nombre total de relevés ;

NK est le nombre des états de la variable L.

et E puisqu'elle augmente d'autant plus que la présence ou l'absence de l'espèce E est corrélée aux états pris par la variable L.

On peut de la sorte classer pour chaque espèce les facteurs écologiques selon un ordre qui tient compte des valeurs décroissantes de l'information mutuelle.

Par exemple, dans le cas d'*Onthophagus coenobita* (Herbst) (Tab. II), la nature de l'excrément et l'ouverture de la station sont des facteurs beaucoup plus importants pour expliquer la présence de cette espèce dans un relevé que la texture du sol ou son humidité.

TABLEAU II

Information mutuelle entre *Onthophagus coenobita* (espèce Oc) et les facteurs L étudiés.

FACTEURS ÉCOLOGIQUES (L)	INFORMATION MUTUELLE \hat{I} (Oc ; L) POUR L'ESPECE Oc
Nature de l'excrément	0,1383
Ouverture de la station	0,0869
T° moyenne de janvier	0,0793
T° moyenne annuelle	0,0758
T° moyenne de juillet	0,0748
Altitude	0,0663
Sécheresse du climat	0,0651
Mois du relevé	0,0520
Nature de la roche	0,0379
Précipitations annuelles	0,0168
Tassement du sol	0,0148
Texture du sol	0,0064
Pente de la station	0,0052
Humidité du sol	0,0035

A l'opposé, pour une espèce comme *Scarabaeus semipunctatus* (F.), c'est la texture du sol ($\hat{I} = 0,1574$) et sa nature ($\hat{I} = 0,1066$) qui importent davantage que d'autres facteurs comme la pente ou l'humidité (respectivement $\hat{I} = 0,0072$ et $\hat{I} = 0,0290$).

Inversement, pour chaque facteur, les valeurs de l'information mutuelle permettent de classer l'ensemble des espèces selon leur réactivité décroissante. Ainsi, pour le sud de la France, les espèces

qui réagissent le mieux aux variations de l'altitude sont *Geotrupes stercorarius* (L.), *Onthophagus joannae* Goljan et *Onthophagus fracticornis* (Preysl.) (Tab. III).

TABLEAU III
Valeurs de l'information mutuelle \hat{I} (E; ALT)
entre les espèces E et l'altitude ALT.

ESPECES E	\hat{I} (E ; ALT)
<i>Geotrupes stercorarius</i>	0,1919
<i>Onthophagus joannae</i>	0,1804
<i>Onthophagus fracticornis</i>	0,1573
<i>Aphodius</i> (s. str.) <i>fimetarius</i>	0,1518
<i>Geotrupes stercorosus</i>	0,1260
<i>Onthophagus grossepunctatus</i>	0,1121
<i>Scarabaeus semipunctatus</i>	0,1038
<i>Onthophagus punctatus</i>	0,0985
<i>Aphodius</i> (<i>Orodalus</i>) <i>pusillus</i>	0,0849
<i>Aphodius</i> (<i>Acrossus</i>) <i>depressus</i>	0,0787

c) *Activité comparée des diverses variables écologiques*

Les valeurs de l'information mutuelle espèce-variable permettent de déterminer quels sont, parmi l'ensemble des facteurs analysés, ceux qui jouent un rôle important sur la distribution des espèces.

Le calcul effectué pour tous les facteurs et toutes les espèces montre que certaines sont peu sensibles à certains facteurs alors que d'autres en sont de bonnes indicatrices. C'est pourquoi nous avons retenu les 30 espèces ($N = 30$) qui apportent le plus d'information et comparé graphiquement cette information mutuelle moyenne \hat{H} moy. (N; L) à l'entropie-variable \hat{H} (L); on obtient une hiérarchisation de l'activité générale des facteurs et on peut de la sorte choisir ceux pour lesquels il serait souhaitable d'améliorer l'échantillonnage.

Sur ce graphique (Fig. 3) les facteurs bien échantillonnés sont situés vers la partie droite, tandis que ceux qui le sont moins bien sont dans la partie gauche; les facteurs les plus actifs sont situés dans la partie supérieure tandis que ceux qui jouent un rôle

secondaire sont placés vers la partie inférieure. On note que l'altitude est bien échantillonnée et constitue la variable la plus active; qu'à même qualité d'échantillonnage, le facteur « sécheresse estivale » est beaucoup plus actif que le facteur « texture du sol ».

Il est intéressant de remarquer que les facteurs d'ordre mésologique sont beaucoup plus actifs que les facteurs stationnels; cela montre que globalement, au niveau régional, la répartition des espèces n'est que peu affectée par les conditions locales. Toutefois,

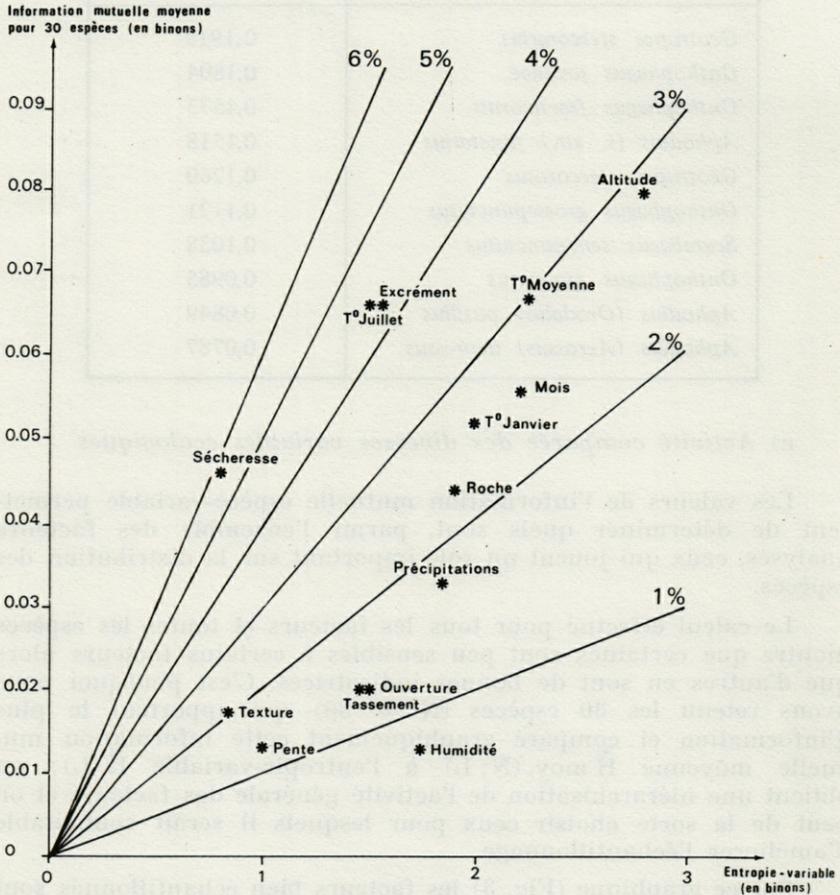


FIG. 3. — Relations entre l'information mutuelle moyenne $H_{\text{moy.}}(N; L)$ et l'entropie-variable $\bar{H}(L)$.

à grande échelle, les conditions édaphiques (par la nature du sol, sa texture, son humidité ou son pouvoir calorifique) modulent ensuite les répartitions individuelles qui, au niveau strictement stationnel, sont encore conditionnées par le degré d'ouverture du milieu.

C. DÉFINITION DE MODÈLES DE RÉPARTITION POUR LES SCARABÉIDES COPROPHAGES DU SUD DE LA FRANCE

L'utilisation de la méthode de l'information mutuelle complétée par les résultats des calculs des fréquences corrigées s'avère riche d'enseignements en biogéographie régionale car il est alors aisé de déceler les variables écologiques actives et leurs valeurs seuils. Il devient possible en particulier de tracer sur une carte les limites de zones potentiellement favorables pour chaque espèce et de définir de la sorte des modèles de distributions régionales (10 au total), regroupés en :

- distributions totales (espèces ubiquistes);
- distributions dues à des facteurs climatiques;
- distributions dues à la fois à des facteurs climatiques et des facteurs édaphiques;
- distributions dues à des facteurs édaphiques;
- distributions dues à des facteurs historiques.

1) *Les espèces ubiquistes* (Fig. 4).

Elles font preuve de peu d'exigences stationnelles et se retrouvent du niveau de la mer jusqu'en moyenne ou haute montagne. La présence dans un relevé d'*Onthophagus coenobita*, par exemple, est plus conditionnée par la présence d'excréments humains dans une station que par l'altitude, le degré d'ouverture ou la nature du substrat. De même *Aphodius* (*s. str.*) *fimetarius* (L.), qui est l'espèce la plus commune que l'on puisse recueillir, se trouve quasiment partout et dans tous les types d'excréments.

2) *Les distributions dues à des facteurs climatiques*

a) *Les espèces montagnardes* (Fig. 5)

Ces espèces se rencontrent ordinairement à partir de 800 m d'altitude et remontent souvent au-delà de 2 000 m. Parmi les Géotrupes par exemple, on trouve 3 espèces exclusivement montagnardes, *G. stercorarius* (L.), *G. stercorosus* (Scriba) et *G. pyrenaeus* (Charp.). Leur présence n'est significative qu'à partir de 800 m et

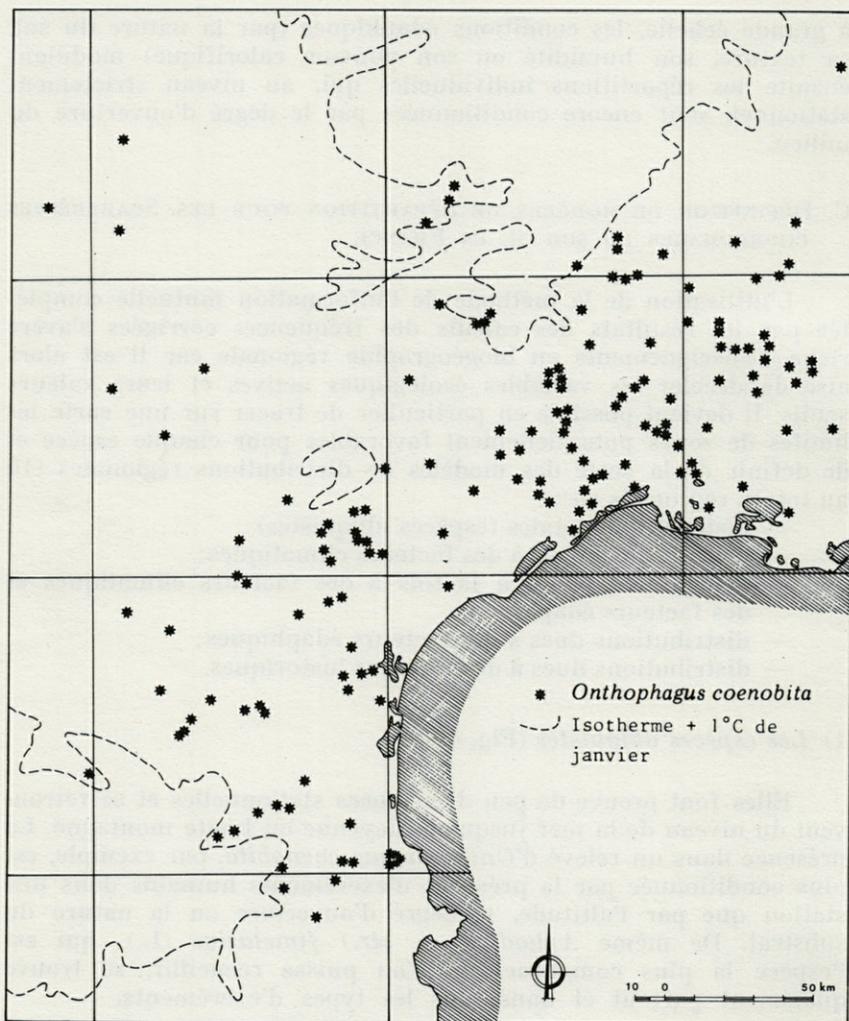


FIG. 4. — Répartition d'une espèce ubiquiste : *Onthophagus coenobita* (Hebst).

c'est cette isohypse que nous avons retenue pour délimiter leur aire de répartition optimale dans le sud de la France. Mais il est évident que l'altitude ne fait que traduire sur le terrain l'activité d'autres facteurs moins directement perceptibles au niveau stationnel, en particulier la température. En effet la plupart des espèces montagnardes de cette région se retrouvent en plaine à des latitudes

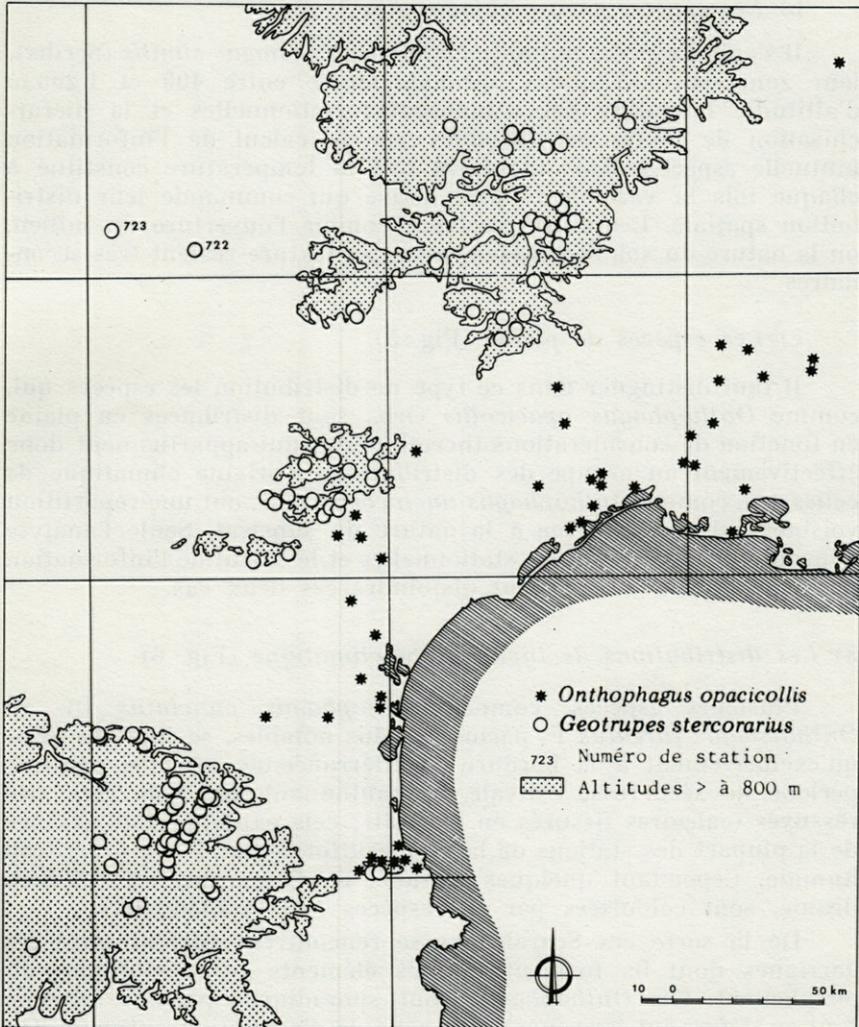


FIG. 5. — Exemples de distributions selon un gradient altitudinal : répartitions de *Geotrupes stercorarius* (L.) et d'*Onthophagus opacicollis* Orb.

plus élevées ou bien dans des stations méridionales particulièrement froides (cas des stations 722 et 723, très encaissées et situées respectivement à 680 et 360 m, mais où le microclimat reproduit les conditions thermiques de stations plus méridionales situées à des altitudes nettement supérieures).

b) *Les espèces semi-montagnardes*

Il s'agit d'espèces qui ont, comme *Onthophagus similis* (Scriba), leur zone de distribution optimale située entre 400 et 1 200 m d'altitude. L'analyse des composantes stationnelles et la hiérarchisation de toutes les variables par le calcul de l'information mutuelle espèce-facteur montrent que la température constitue à chaque fois la variable la plus active qui commande leur distribution spatiale. Les autres facteurs comme l'ouverture du milieu, ou la nature du sol, son tassement ou sa texture restent très secondaires.

c) *Les espèces de plaine* (Fig. 5)

Il faut distinguer dans ce type de distribution les espèces qui, comme *Onthophagus opacicollis* Orb., sont distribuées en plaine en fonction de considérations thermiques et qui appartiennent donc effectivement au groupe des distributions d'origine climatique de celles qui, comme *Onthophagus nuchicornis* (L.), ont une répartition voisine mais qui est due à la nature du substrat. Seule l'analyse approfondie des conditions stationnelles et le calcul de l'information mutuelle espèce-facteur peut disjoindre ces deux cas.

3) *Les distributions de type édapho-climatique* (Fig. 6)

Plusieurs espèces, comme *Onthophagus punctatus* Ill. ou *Onthophagus furcatus* F. parmi les plus notables, se limitent presque exclusivement à la bordure méditerranéenne affectée par une période de sécheresse estivale, se cantonnant aux sols secs vite ressuyés (calcaires fissurés en général); cela explique leur absence de la plupart des stations de la plaine littorale car le sol y est trop humide. Cependant quelques stations de Camargue, au sol bien drainé, sont colonisées par ces espèces (sols sablonneux).

De la sorte ces Scarabéides se rencontrent surtout dans les garrigues dont ils forment un des éléments caractéristiques du peuplement. Ces *Onthophagus* sont sporadiques partout ailleurs, tout en dépassant largement leur zone de distribution optimale. On les retrouve en particulier dans le Bassin parisien (cas d'*O. punctatus*) et en Allemagne (cas d'*O. furcatus*) mais dans ces régions ils se limitent presque toujours à des stations au sol sablonneux parce que celles-ci sont sèches et bien drainées. Ce sont ces caractères physiques du substrat, communs aux stations calcaires ou sablonneuses, qui permettent de comprendre la diffusion de ces *Onthophages* vers le Nord et qui expliquent les divergences apparentes entre nos observations et les données de la littérature (CAILLOL, 1904; PAULIAN, 1959).

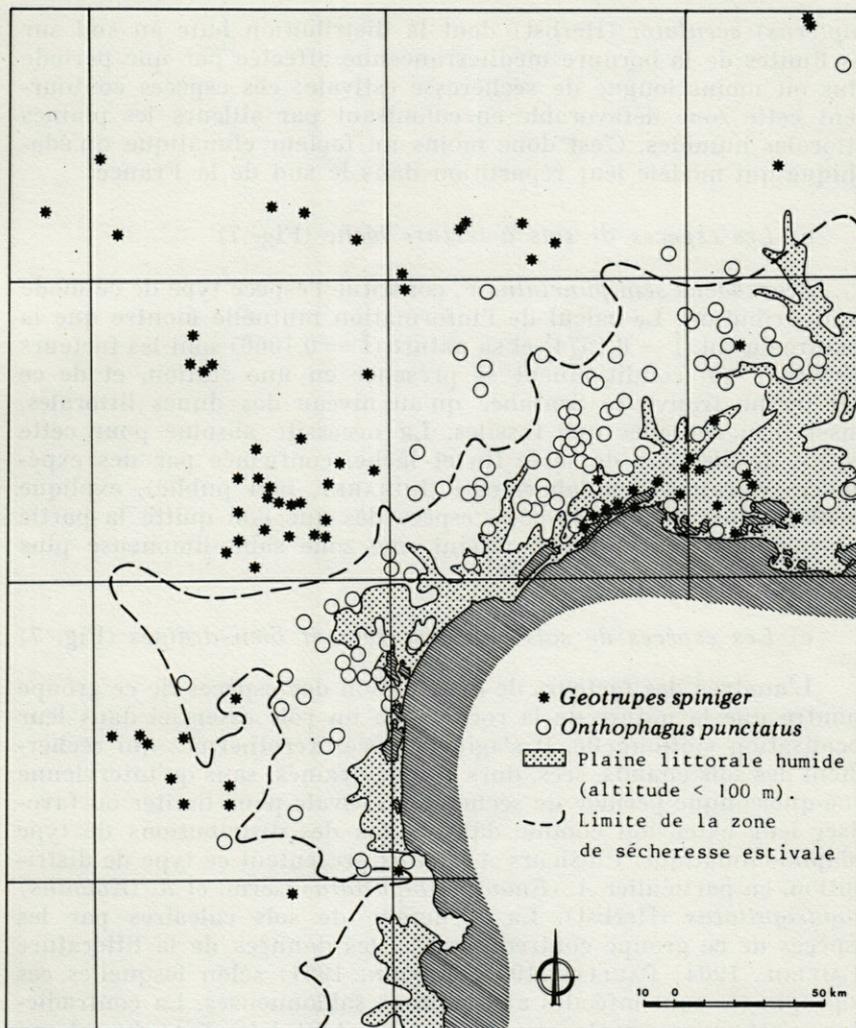


FIG. 6.— Exemples de distributions d'origine édaphique et édapho-climatique : répartitions de *Geotrupes spiniger* Marsh. et d'*Onthophagus punctatus* Ill.

4) Les distributions dues à des facteurs édaphiques

a) Les espèces de sols humides (Fig. 6)

La distribution de ces espèces est complémentaire de celle du groupe précédent. C'est le cas par exemple de *Geotrupes spiniger* Marsh., d'*Onthophagus ruficapillus* Brullé ou d'*Aphodius* (Colo-

bopterus) *scrutator* (Herbst) dont la distribution bute au sud sur les limites de la bordure méditerranéenne affectée par une période plus ou moins longue de sécheresse estivale; ces espèces contournent cette zone défavorable en colonisant par ailleurs les plaines littorales humides. C'est donc moins un facteur climatique qu'édaphique qui modèle leur répartition dans le sud de la France.

b) *Les espèces de sols à texture lâche* (Fig. 7)

Scarabaeus semipunctatus F. constitue l'espèce type de ce mode de distribution. Le calcul de l'information mutuelle montre que la texture du sol ($\hat{I} = 0,1574$) et sa nature ($\hat{I} = 0,1066$) sont les facteurs essentiels qui conditionnent sa présence en une station, et de ce fait on ne trouve ce Scarabée qu'au niveau des dunes littorales, aussi bien actuelles que fossiles. La nécessité absolue pour cette espèce de disposer de sable fin et lâche, confirmée par des expériences effectuées en laboratoire (LUMARET, non publié), explique la disparition brutale de cette espèce dès que l'on quitte la partie sableuse littorale et qu'on atteint une zone sablo-limoneuse plus humide.

c) *Les espèces de sols calcaires secs et bien drainés* (Fig. 7)

L'analyse des facteurs de distribution des espèces de ce groupe montre que la nature de la roche joue un rôle essentiel dans leur localisation stationnelle. Il s'agit d'espèces xérophiles qui recherchent des sols chauds, secs, durs et bien drainés, sans qu'intervienne une quelconque période de sécheresse estivale pour limiter ou favoriser leur extension comme dans le cas des distributions de type édapho-climatique. Plusieurs *Aphodius* présentent ce type de distribution, en particulier *A. (Emadus) biguttatus* Germ. et *A. (Emadus) quadriguttatus* (Herbst). La recherche de sols calcaires par les espèces de ce groupe contredit toutes les données de la littérature (CAILLOL, 1904; PAULIAN, 1959; LANDIN, 1961) selon lesquelles ces coprophages sont inféodés aux stations sablonneuses. La contradiction n'est qu'apparente car ce n'est pas tant la nature du sol qui importe que ses possibilités de drainage et d'échauffement rapides. Dans les régions où les formations calcaires sont absentes elles sont relayées par les sols sablonneux qui leur sont équivalents par le fait qu'ils sont très vite ressuyés après une chute de pluie.

5) *Les distributions dues à des facteurs historiques*

Quelques espèces présentent des distributions très précises dont les contours ne peuvent s'expliquer que par l'intervention de

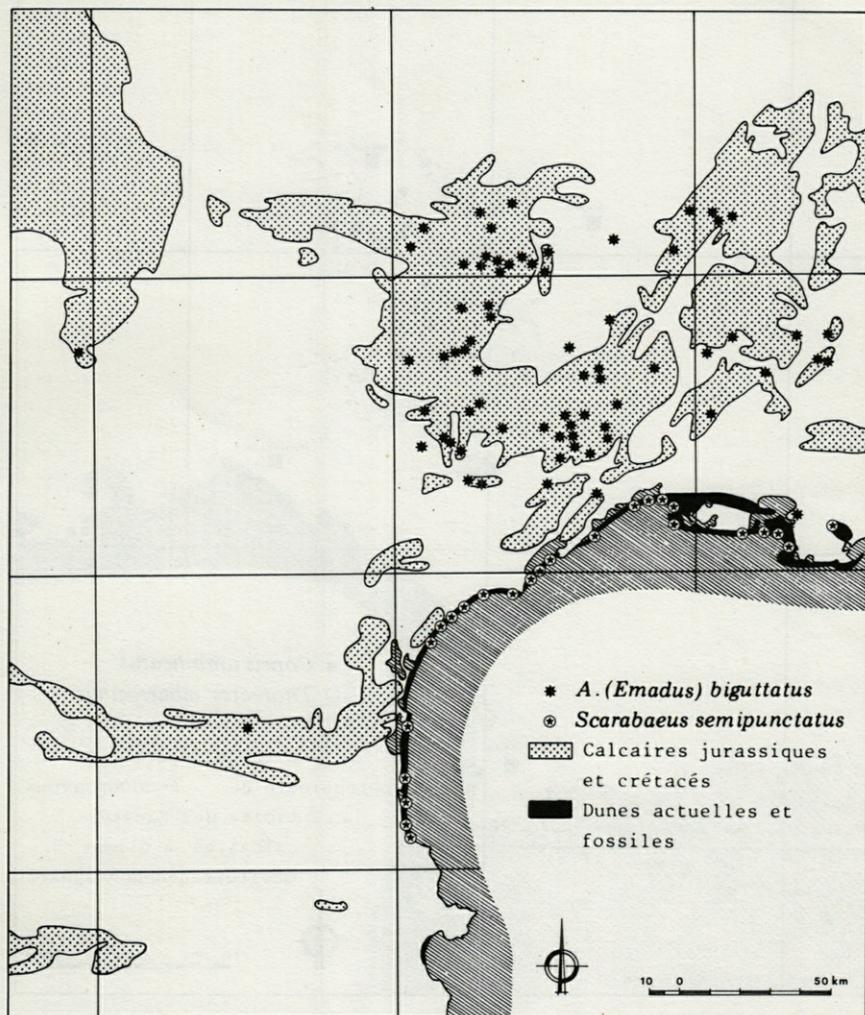


FIG. 7. — Exemples de distributions d'origine édaphique : cas des espèces de sols à texture lâche (*S. semipunctatus* F.) et des espèces de sols calcaires (*A. (Emadus) biguttatus* Germ.).

facteurs paléoclimatiques ou paléogéographiques. Leur extension actuelle ou leur maintien dans le sud de la France sont souvent subordonnés à des conditions édapho-climatiques particulières.

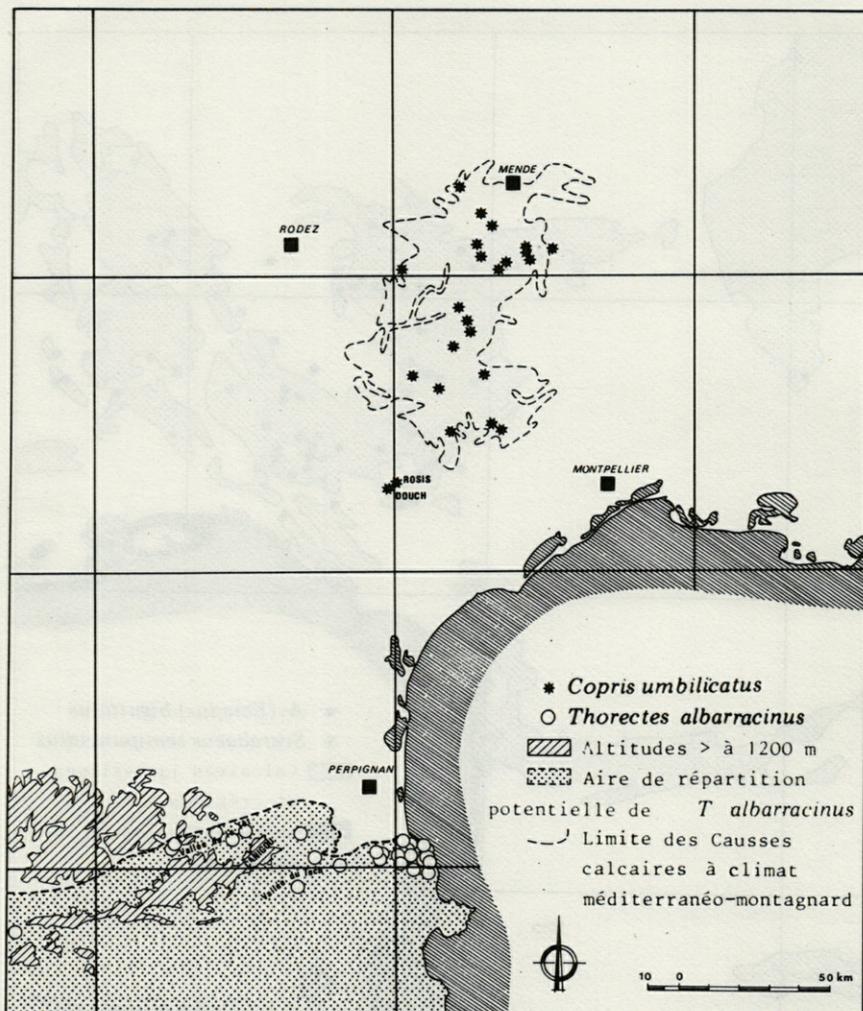


FIG. 8. — Distributions à contours d'origine historique : cas de *Copris umbilicatus* Ab. de P. et de *Thorectes albarracinus* Wagner.

a) Cas de *Copris umbilicatus* Ab. de P. (Fig. 8).

Le contour de la distribution de cette espèce tient compte de la conjonction d'un climat de type méditerranéo-montagnard s'exerçant sur un sol vite ressuyé. De la sorte ce *Copris* se trouve presque exclusivement confiné à la région des Grands Causses; il en déborde

légèrement vers le massif de l'Espinouse (région de Rosis et de Douch) au niveau d'une zone que nous considérons comme résiduelle de la migration est-ouest effectuée vraisemblablement par cette espèce au cours des périodes froides du Quaternaire (LUMARET, 1978).

L'étude des facteurs stationnels montre que la distribution de ce *Copris* est sous la dépendance de facteurs édaphiques (sols calcaires à échauffement rapide) et climatiques (températures hivernales basses, sécheresse estivale).

La disjonction de l'aire globale de répartition de ce *Copris* semble due au réchauffement climatique survenu à l'issue des glaciations quaternaires puisqu'en France on ne le retrouve que dans des stations analogues de la montagne Sainte-Victoire (Bouches-du-Rhône), du massif de la Sainte-Beaume et des plateaux calcaires des Alpes de Haute-Provence. Il est également présent par places de l'Italie à l'Albanie.

b) *Cas de Thorectes albarracinus Wagner* (Fig. 8)

Thorectes albarracinus Wagner est par de nombreux points une espèce originale, aussi bien par son comportement différent de celui des autres Géotrupes que par sa localisation en France (extrême sud des Pyrénées-orientales).

C'est essentiellement une espèce ibérique assez répandue en Espagne dans toutes les provinces orientales, des Pyrénées à la Sierra Nevada (BARAUD, 1965, 1968 et 1977).

Aptère, elle se déplace très peu et occupe des localités aussi diverses que les pelouses arides de la région de Banyuls-sur-Mer et que les hêtraies fraîches et humides de Valbonne et de la Massane. Aucun facteur écologique actuel ne paraît déterminant pour expliquer la concentration de ce *Thorectes* dans les Albères et son absence presque partout ailleurs, alors que beaucoup d'autres stations lui conviendraient. Sa fréquence très élevée dans ce massif et les contours de sa distribution actuelle en France nous amènent à la conclusion que ce ne sont pas tant les facteurs écologiques actuels que les conditions passées qui mènent à la situation observée. Nous pensons que *Thorectes albarracinus* a trouvé refuge dans les Albères lors des glaciations quaternaires et qu'après cette période cette espèce a entrepris une lente reconquête du terrain perdu selon un axe est-ouest, en remontant les vallées du Tech et de la Têt. Ce redéploiement actuel ne peut s'effectuer qu'extrêmement lentement car il s'agit d'une espèce aptère, très sédentaire et à faible fécondité, et cela expliquerait son absence de nombreuses stations potentielles.

Cette hypothèse conduit à admettre l'existence dans les Albères de refuges glaciaires occupés par les Scarabéides coprophages, et elle rejoint en cela les hypothèses d'un certain nombre de paléobotanistes (VAN CAMPO, 1969; JALUT, 1974). Notre hypothèse se fonde aussi sur l'arrangement très particulier de la faune de cette région (LUMARET, en préparation) où se mêlent intimement des espèces de zones montagnardes et méditerranéennes et où s'observent de nombreuses inversions dans leurs distributions altitudinales.

CONCLUSION

L'approche écologique des répartitions permet ainsi de tenir compte de nombreuses variables auxquelles les Scarabéides coprophages sont sensibles. La sélection de ces facteurs par la méthode de l'information mutuelle montre que la variété de leurs réponses tient compte de la diversité de la région étudiée et se traduit par des modèles de distribution très différents. Malgré les contraintes méthodologiques imposées par le choix de ces Insectes, il s'avère que ceux-ci constituent un matériel biologique intéressant dans le cadre d'une étude biogéographique régionale. La diversité de la région méditerranéenne, loin d'être un obstacle, permet au contraire de cerner avec précision les différents paramètres de leurs niches écologiques, à condition toutefois de disposer d'un nombre important de stations disposées selon une grille dont la maille tient compte de cette diversité.

Parmi les facteurs physiques la température, l'humidité du sol et sa texture sont particulièrement importants. La durée de la période de sécheresse estivale constitue pour un certain nombre d'espèces un facteur limitant si celle-ci n'est pas compensée par des conditions édaphiques favorables, rencontrées par exemple au niveau de la plaine littorale (humidité du sol).

L'ouverture de la station, son taux de couverture par la végétation et la hauteur des strates modifient également les distributions stationnelles. Dans certains secteurs la continuité du couvert végétal favorise la descente d'espèces de moyenne montagne vers les confins des garrigues (cas de *Copris lunaris* L. par exemple), tandis qu'au contraire on assiste ailleurs à la remontée de coprophages de basse ou moyenne altitude vers la montagne à l'occasion d'une ouverture des formations végétales, leur permettant ainsi de coloniser tous les endroits bien exposés.

L'étude des paramètres stationnels permet de la sorte de définir pour chaque espèce son aire de distribution potentielle que l'on peut ensuite confronter avec la répartition effective.

On peut détecter ainsi les irrégularités dans les distributions qui peuvent être dues soit à des conditions stationnelles particulières (cas de stations littorales sablonneuses pour *Onthophagus punctatus* par exemple) soit à des facteurs paléoclimatiques ou historiques (cas de *Copris umbilicatus* ou de *Thorectes albarracinus*).

Cette confrontation montre également que certaines espèces n'occupent pas toute leur aire potentielle de distribution. Une analyse détaillée permet souvent de constater que dans ces cas c'est parce qu'elles sont concurrencées par des espèces plus compétitives qui tendent à occuper leur niche aux limites de leur aire de distribution (cas de *Copris lunaris* qui élimine parfois *Copris umbilicatus*) ou parce que certaines conditions stationnelles ne sont plus remplies par suite de transformations anthropiques.

L'approche écologique des répartitions est, de ce point de vue, absolument complémentaire des études écologiques classiques, car la non-conformité des répartitions (ou les irrégularités constatées) par rapport aux modèles précis que nous avons définis, met souvent en valeur des situations qui amènent à des développements ultérieurs fructueux (étude des stratégies de compétition, d'adaptations stationnelles, mesure des largeurs de niche...).

RÉSUMÉ

L'étude biogéographique des répartitions des Scarabéides coprophages a été envisagée sous deux aspects complémentaires, écologiques et historiques.

Cette étude a été réalisée dans la région méditerranéenne française *sensu lato* située à l'ouest du Rhône, sur un territoire de 74 600 km² constitué d'éléments très contrastés, aussi bien du point de vue climatique que géologique ou structural. On peut ainsi distinguer trois grands domaines :

- la façade méditerranéenne, chaude et sèche;
- la bordure continentale et montagnarde, présentant un hiver rigoureux et un été chaud et sec;
- la façade atlantique, beaucoup plus humide.

Après un échantillonnage systématique effectué selon une grille de 10 × 10 km, 731 stations de prélèvements ont été retenues, dans lesquelles il a été procédé à 1 026 relevés indépendants.

Une analyse des variables physiques et biologiques a été effectuée par la méthode de l'information mutuelle et des profils écologiques de façon à définir les facteurs déterminants qui régissent la répartition de 103 espèces de Scarabéides coprophages.

Parmi ces facteurs, la température, l'humidité et la texture du sol et la durée de la période de sécheresse estivale permettent d'expliquer la répartition de la plupart des espèces. Nous avons été ainsi amené à définir 10 modèles de distribution régionale, dont 8 sont de nature climatique ou édaphique. Les deux autres modèles proposés concernent des distributions dont les contours ne peuvent être expliqués qu'en faisant appel à des données paléogéographiques ou paléoclimatiques précises.

BIBLIOGRAPHIE

- ABRAMSON, N., 1963. Information theory and coding. Mc Graw Hill éd., New-York, 201 p.
- ANDRÉ, J., 1975. Ecologie du Gastéropode terrestre *Cepaea nemoralis* Linné en Languedoc et en Roussillon. *Vie Milieu*, 25 (C) : 17-47.
- ATLAS DU LANGUEDOC-ROUSSILLON, 1969. Berger Levrault éd., Paris.
- BAGNOULS, F. et H. GAUSSEN, 1953. Saison sèche et indice xérothermique. Doc. cartes de productions végétales, sér. Généralités. Cartographie des limites écologiques. Article 8. E. Privat éd., Toulouse.
- BARAUD, J., 1965. Révision du sous-genre *Thorectes*. 1^{re} note. Les espèces ibériques. *Eos*, 41 : 181-198.
- BARAUD, J., 1968. Révision du sous-genre *Thorectes* (Col. Scarabaeidae). 4^e note. Sur une synonymie d'une espèce franco-espagnole. *Bull. Soc. ent. Fr.*, 73 (7-8) : 195-196.
- BARAUD, J., 1977. Coléoptères Scarabaeoidea. Faune de l'Europe occidentale : Belgique, France, Grande-Bretagne, Italie, Péninsule ibérique. *suppl. Nouv. Rev. Entomol.*, 7 (3) : 1-352.
- CAILLOL, H., 1904 à 1908. Catalogue des Coléoptères de Provence. 2^e partie. *Ann. Soc. Sci. nat. Provence* : 359-456.
- CARLES, J., 1957. Notice détaillée de la feuille 59 : Le Puy de la carte de la végétation de la France au 1/200 000. C.N.R.S. éd., 40 p.
- DAHL, F., 1921 et 1923. Oekologische Tiergeographie. 2 tomes : 1-113 et 1-119. Iena.
- DAJOZ, R., 1965. Catalogue des Coléoptères de la forêt de la Massane. Faune terrestre et d'eau douce des Pyrénées-Orientales. Suppl. 9, *Vie Milieu*, 15 (4) : 1-207. Masson et Cie éd., Paris.
- DANSEREAU, P., 1957. Biogeography : an ecological perspective. Ronald Press Co., New-York, 394 p.
- EMBERGER, L., 1942. Un projet de classification des climats du point de vue phytogéographique. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, 77 (2) : 97-124.
- FINNÉ, D. et M. DESIÈRE, 1971. Etude synécologique des bouses de Bovidés. I. Evolution estivale de la biomasse des Coléoptères en fonction du vieillissement des bouses. *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, 8 (3) : 409-417.

- GASPAR, C., 1971. Les fourmis de la Famenne. I. Une étude zoogéographique. *Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg.*, 47 (20) : 1-116.
- GAVOY, L., 1905. Catalogue des Coléoptères de l'Aude. *Bull. Soc. Etud. scient. Aude*, suppl. 16.
- GIACOBBE, A., 1959. Nouvelles recherches écologiques sur l'aridité dans les pays de la Méditerranée occidentale. *Nat. monspeliensia.*, sér. Bot., 11 : 7-27.
- GODRON, M., 1963. Esquisse des régions naturelles du Maroc. 1 carte au 1/2 000 000. *Inst. Nat. Rech. Agron.*, Rabat, Maroc.
- GODRON, M., 1965. Les principaux types de profils écologiques. *C.N.R.S., C.E.P.E. Montpellier*, 8 p. ronéo.
- GODRON, M. 1968. Quelques applications de la notion de fréquence en écologie végétale (recouvrement, information mutuelle entre espèces et facteurs écologiques, échantillonnage). *Oecol. Plant.*, 3 : 185-212.
- GODRON, M. *et al.*, 1968. Code pour le relevé méthodique de la végétation et du milieu. Principes et transcription sur cartes perforées. C.N.R.S. éd., Paris, 292 p.
- HANSKI, I et H. KOSKELA, 1977. Niche relations among dung-inhabiting beetles. *Oecologia*, 28 : 203-231.
- HENNIG, N., 1966. The Diptera fauna of New Zealand as a problem in systematics and zoogeography. *Pac. Insects Monogr.*, 9 : 1-81.
- HESSE, R., 1924. Tiergeographie auf oekologischer Grundlage, Berlin.
- HESSE, R., W.C. ALLEE ET K.P. SCHMIDT, 1937. Ecological animal Geography. 2nd ed., 1951, 715 p. John Wiley and sons ed., New-York.
- HUTCHINSON, G.E., 1958. Concluding remarks. *Cold Spring Harb. Symp. quant. Biol.*, 22 : 415-427.
- JALUT, G., 1974. Evolution de la végétation et variations climatiques durant les quinze derniers millénaires dans l'extrémité orientale des Pyrénées. *Thèse doc., Univ. Toulouse, A.O.C.N.R.S.*, n° 8190, 181 p. ronéo.
- LANDIN, B.O., 1961. Ecological studies on dung beetles. *Opusc. Entomol.*, suppl. 19 : 1-227.
- LANDIN, J., 1967. On the relationship between the microclimate in cow droppings and some species of *Sphaeridium* (Col. Hydrophilidae). *Opusc. Entomol.*, 32 (3) : 207-212.
- LUMARET, J.P., 1975. Etude des conditions de ponte et de développement larvaire d'*Aphodius (Agrilinus) constans* Duft. (Coléoptère Scarabaeidae) dans la nature et au laboratoire. *Vie Milieu*, 25 (2 C) : 267-282.
- LUMARET, J.P., 1978. Biogéographie et écologie des Scarabéides coprophages du sud de la France. *Thèse doc., Univ. Montpellier U.S.T.L.*, 254 p. ronéo.
- LUMARET, J.P. (en préparation). Biogéographie des Scarabéides coprophages du sud de la France. II. Analyse synécologique des répartitions. *Vie Milieu*.

- MAC ARTHUR, R.H., 1958. Population ecology of some warblers of northeastern coniferous forests. *Ecology*, **39** : 599-619.
- MAC ARTHUR, R.H. et E.O. WILSON, 1967. The theory of island biogeography. 1-203, Princeton Univ. Press, Princeton.
- MAYET, V., 1900 à 1904. Contribution à la faune entomologique des Pyrénées-Orientales (Coléoptères). Coléoptères des Albères. *Miscnea ent.*, **8** à **12**.
- MOHR, C.O., 1943. Cattle droppings as ecological units. *Ecol. Monogr.*, **13** : 275-309.
- PAULIAN, R. 1959. Coléoptères Scarabéides. *Faune Fr.*, **63** : 1-298, 2^e édit. P. Lechevalier éd., Paris.
- PAULIAN, R. 1961. La zoogéographie de Madagascar et des îles voisines. *Faune Madagascar*, **13** : 1-481. *Publs Inst. Rech. scient.*, Tananarive.
- ROMANE, F., 1972. Applications à la phytoécologie de quelques méthodes d'analyse multivariable. Discussion sur des exemples pris dans les Basses Cévennes et les garrigues occidentales. *Thèse doc. ing., Montpellier*, 124 p. ronéo.
- ROTRAMEL, G.L., 1973. The development and application of the area concept in biogeography. *Syst. Zool.*, **22** (3) : 227-232.
- THÉRON, J., 1975. Catalogue des Coléoptères de la Camargue et du Gard. 1^{re} partie. *Mém. Soc. ét. Sci. nat. Nîmes*, **10** : 1-409.
- THIÉBAUT, B., 1974. Esquisse bioclimatique dans le département de l'Aude et les régions limitrophes. *Bull. Ecol.*, **5** (3) : 239-258.
- VAN CAMPO, M. 1969. Végétation würmienne en France. Données bibliographiques. Hypothèses. in : PONS, A. et al., 1969, Etudes françaises sur le Quaternaire, INQUA, *Bull. Ass. fr. Etude Quater.*, suppl., : 104-111.
- VERNET, J.L., 1965. Recherches géobotaniques sur les colonies de chênes verts (*Quercus ilex* L.) du bassin supérieur du Tarn. *Thèse doc. spéc., Montpellier*, 132 p. ronéo., 1 pl. h.t.
- VERNET, J.L. et P. VERNET, 1966. Sur un indice bioclimatique applicable aux climats de la France. *Nat. monspeliensia.*, sér. Bot., **17** : 253-262.
- WHITTAKER, R.H., S.A. LEVIN et R.B. ROOT, 1973. Niche, habitat and ecotope. *Am. Nat.*, **107** (955) : 321-338.

Reçu le 29 juin 1978

ÉTUDE QUANTITATIVE DES UROPODIDES
(ACARIENS : ANACTINOTRICHES)
D'UN ARBRE MORT DE LA HÊTRAIE
DE LA MASSANE

2. — ÉLÉMENTS DÉMOGRAPHIQUES D'UNE POPULATION
D'*ALLODINYCHUS FLAGELLIGER* (BERLÈSE, 1910)

par Françoise ATHIAS-BINCHE
Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer

ABSTRACT

A single population of *A. flagelliger* (Uropodina : *Prodinychidae*) was studied during six consecutive years in a decaying tree.

The statistical analysis of body length at immature stages separates the pre-moulting immatures. This method shows that the moulting of immigrant deutonymphs (DN) occurs immediately after their arrival in the biotope; it also reveals the main periods of the protonymphs moulting.

One can observe two main adult cohorts, one adult generation born in autumn (moultings of immigrant DN) and a second, born in winter. The immigrant DN become immediately young adults in autumn; these massively reproduce so that a very large number of larvae results. The emigrant DN, which are born in winter and spring, leave the biotope during spring and summer.

The death and birth rates are density-dependent. The fecundity rate mainly depends on the early colonisation dynamics of the population in newly dead tree; it decreases in relation to the wood decomposition. Demographic features are climate-independent.

The relative annual rate of density change depends chiefly on the prereproductive individuals surviving, and, obviously, on the mortality of the immature stages. The total population mortality, the birth rate and the senescence rate do not greatly influence the relative rate of density change. The increase of the emigrant DN number in relation

to the wood decomposition may be correlated with the decrease of the population abundance.

Similar to many other populations, *A. flagelliger* shows a sigmoid population growth (size plotted against time), when introduced in a new locality. It may be assumed that some environmental factors linked with wood decomposition contribute to the final decrease of the population size.

INTRODUCTION

La première partie de ce travail (ATHIAS-BINCHE, 1977) concernait la description du milieu, l'évolution de la décomposition d'un hêtre mort et les variations quantitatives du peuplement en Uropodides colonisant cet arbre pendant les six premières années suivant sa mort.

La seconde partie est consacrée à l'étude de la phénologie et de certains éléments de la démographie de la population d'*Allodinychus flagelliger* (BERLESE, 1910), Uropodide appartenant à la famille des Prodiynchidae, qui domine numériquement le peuplement en Uropodides de 1972 à 1976. Les exemplaires de la Massane appartiennent peut-être à une sous-espèce dont les dimensions sont supérieures à celles des exemplaires de l'espèce-type distribuée en Italie, en Europe tempérée et en Scandinavie (ATHIAS-BINCHE, 1978).

1. — MÉTHODES ET TECHNIQUES

Le protocole d'échantillonnage est présenté dans la première partie de ce travail; rappelons qu'il n'y a qu'un prélèvement par mois, l'écorce (H1) et l'aubier (H2) étant dissociés.

Les données concernant les effectifs des animaux sont rapportées à 1 000 cm³ de bois sec pour le total de l'abondance H1 + H2.

Les diverses stases(*) des espèces en présence sont identifiées au microscope. Les animaux sont montés en lame ouverte selon la méthode de GRANDJEAN (1949). Les individus sont mesurés après un séjour de 10 jours environ dans l'acide lactique à froid (éclaircissement); les animaux ne sont pas chauffés pour éviter les gonflements.

* Stases : au cours du développement postembryonnaire, formes morphologiquement distinguables d'une mue à la suivante, par opposition aux simples mues de croissance (GRANDJEAN, 1938, 1969).

2. — DIMENSION DES DIFFÉRENTES STASES

Le développement des Acariens Anactinotriches comprend l'œuf et 4 stases : la larve hexapode (L), la protonympe (PN), la deutonymphe (DN) et les adultes.

Dans le cas d'*A. flagelliger*, comme chez d'autres Uropodides du bois mort ou des milieux non édaphiques, on observe deux stades deutonymphaux (ATHIAS, 1975; ATHIAS-BINCHE, 1976), une deutonymphe sédentaire, homéomorphe dans le cas d'*A. flagelliger*, et une deutonymphe phorétique, souvent hétéromorphe*. J'ai figuré ces deux stades dans un travail consacré à la morphologie d'*A. flagelliger* (ATHIAS-BINCHE, 1978). Les DN phorétiques se fixent sur leur hôte, un Insecte généralement, par un pédicelle (styloprocte) anhiste secrété par des glandes anales et se laissent ainsi véhiculer par le vecteur. La présence de ces phorétiques est importante pour la biologie de l'espèce et la suite de ce travail soulignera plusieurs fois l'impact de ces DN migrantes sur les caractéristiques de la population étudiée.

Il est indispensable, dans une étude démographique, d'identifier et de mesurer précisément la longueur du corps des juvéniles, particulièrement chez les *Prodinychidae* qui constituent une famille homogène dont les jeunes se ressemblent d'un genre à l'autre. Ici, trois espèces appartenant à cette famille colonisent l'arbre mort étudié : *A. flagelliger*, *Prodinychus carinatus* (Berl. 1910) et *Phyllo-dinychus* sp (voir la première partie de ce travail). Ces observations sur la démographie de petits Invertébrés tels que les Acariens supposent des connaissances taxonomiques et morphologiques préalables sérieuses.

Plus de 230 L, 415 PN, 148 DN sédentaires, 215 DN phorétiques, 111 ♀♀ et 92 ♂♂ ont été mesurés. Cet abondant matériel m'a permis de mesurer des juvéniles prêts à muer (c'est-à-dire dont les ébauches de la stase suivante sont visibles) et de constater que la longueur corporelle de ces individus était supérieure à celle du reste de la population appartenant à la même stase.

Il ne s'agit pas ici d'une croissance à proprement parler, d'ailleurs les Acariens ne sont pas des Arthropodes à croissance continue. C'est en fait un gonflement du corps qui caractérise la période préecdysiale; la peau molle se déplisse, mais les dimensions

* Les deutonymphes sédentaires sont sans doute ontogénétiquement différentes des DN phorétiques.

des scutums sclérotisés ne varient pas. L'état préecdysial précède la mue de quelques jours et ne modifie que légèrement l'activité de l'animal.

Ces mesures permettent de déceler la proportion de juvéniles prêts à muer dans l'ensemble d'une stase donnée, même lorsque les ébauches de la stase suivante ne sont pas encore visibles. D'un point de vue démographique, ces données fournissent une estimation de l'état de la population juvénile : population jeune ou à dominante de formes préecdysiales. Toutefois, la période préecdysiale est fugace, compte tenu de la durée de vie de la stase considérée, donc la probabilité de récolter un individu près de la mue est relativement faible, surtout lorsque l'échantillonnage n'est que mensuel et lorsque la taille de l'échantillon est petite. Il faut donc considérer ces résultats avec prudence et ne leur donner qu'une valeur d'estimation.

Les histogrammes de fréquences des longueurs corporelles sont indiqués en figure 1. Il est hasardeux de reconnaître à l'œil les différentes populations d'une courbe polymodale. Une méthode graphique simple utilisant la droite des probits a été proposée par HARDING (1949).

Sur un papier « probit » on porte en ordonnées le pourcentage cumulé de chaque classe de fréquence et en abscisse les classes de fréquence. Ces pourcentages sont alignés lorsque la distribution des fréquences suit une loi normale. Cette droite peut comporter un ou plusieurs points d'inflexion; ces accidents discriminent alors les diverses populations de classes de tailles. La méthode de HARDING n'est pas rigoureusement mathématique, mais elle est suffisante pour le biologiste. Signalons qu'en pratique l'alignement n'est bon qu'entre 2 et 99 % environ, les classes extrêmes ayant généralement des fréquences très faibles du fait de la taille limitée de l'échantillon.

Les pourcentages cumulés sont bien alignés chez les adultes (Fig. 1 A). Les $\delta\delta$ sont légèrement plus petits ($\bar{x} = 825,0 \mu$) que les $\varphi\varphi$ ($\bar{x} = 848,0 \mu$); la différence des moyennes est significative à 99 % ($t = 4,37$, $\bar{x}\varphi - x\delta = 23 \mu$). Les histogrammes sont ajustés aux courbes normales correspondantes.

Chez la DN phorétique, les points sont aussi bien alignés; les variations autour de la moyenne sont très faibles (Fig. 1 B). Le coefficient de variation des longueurs (voir par exemple LAMOTTE, 1967), $V \% = 100/\sigma/\bar{x} = 3,8 \%$ est inférieur à celui des adultes ($V \% \varphi = 4,3$ et $V \% \delta = 4,5 \%$). La population des DN phorétiques est donc très homogène et, en particulier, aucun individu prêt à muer n'a été récolté. Ecologiquement, ceci signifierait que ces DN ne muent pas dans le bois mort mais sur l'Insecte, ou bien que la mue est immédiatement postérieure à l'arrivée des migrantes

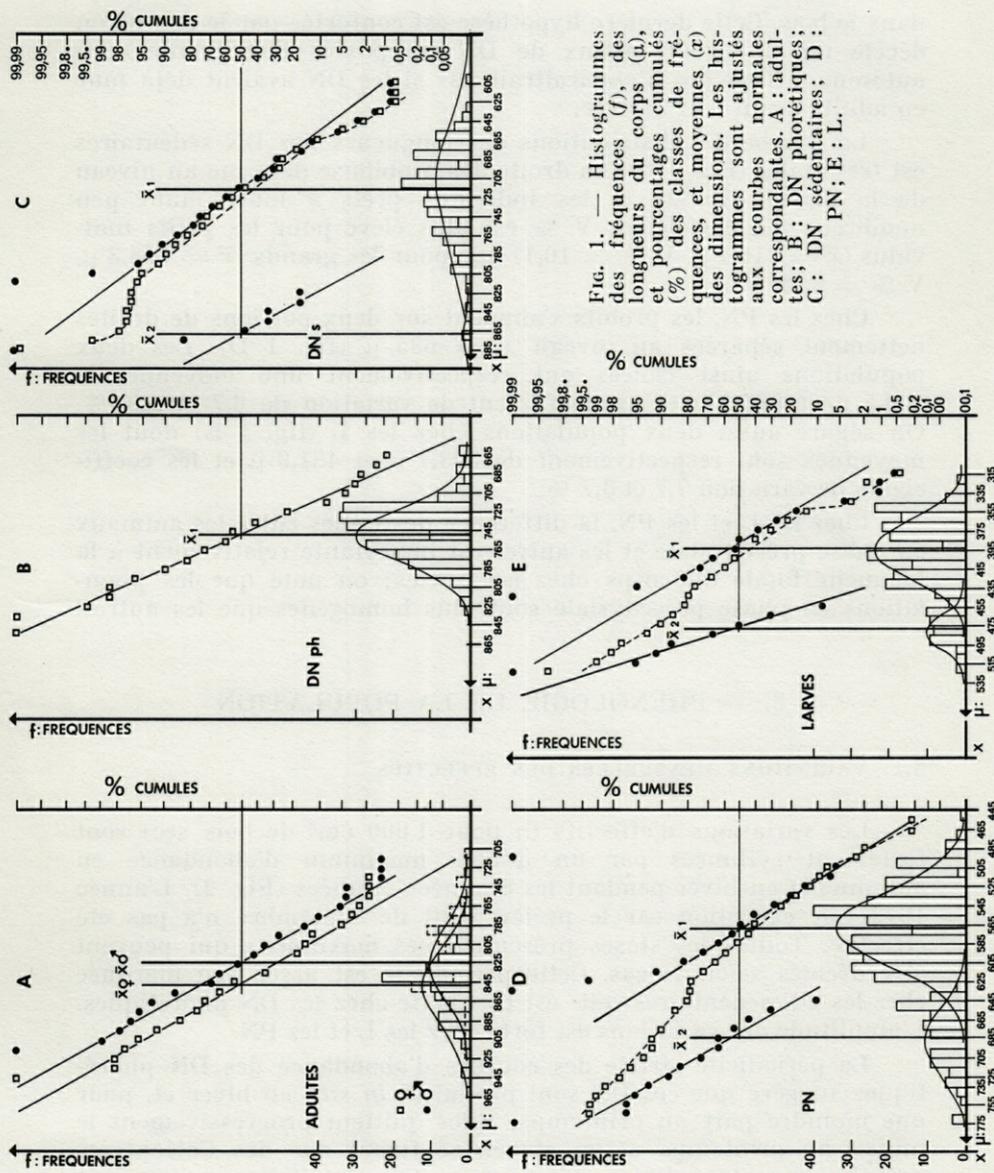


Fig. 1. — Histogrammes des fréquences (f), des longueurs du corps (μ), et pourcentages cumulés (%) des classes de fréquences, et moyennes (\bar{x}) des dimensions. Les histogrammes sont ajustés aux courbes normales correspondantes. A : adultes; B : DN phorétiques; C : DN sédentaires; D : PN; E : L.

dans le bois. Cette dernière hypothèse est confortée par le fait qu'on décèle un important afflux de DN (supposées immigrantes) en automne, afflux qui n'apparaîtrait pas si les DN avaient déjà mué en adulte avant leur arrivée.

La courbe des distributions des longueurs des DN sédentaires est très étalée (Fig. 1 C). La droite des probits se déforme au niveau de la classe 815-825 μ , les individus prêts à muer étant peu nombreux. Le coefficient V % est plus élevé pour les petits individus ($\bar{x} = 716,4 \mu$, V % = 10,1) que pour les grands ($\bar{x} = 868,3 \mu$, V % = 2,8).

Chez les PN, les probits s'alignent sur deux portions de droites nettement séparées au niveau $x = 635 \mu$ (fig. 1 D). Les deux populations ainsi isolées ont respectivement une moyenne de 568,5 μ et 686,4 μ et un coefficient de variation de 6,7 et 4,9 %. On sépare aussi deux populations chez les L (fig. 1 E) dont les moyennes sont respectivement de 393,7 μ et 481,9 μ et les coefficients de variation 7,7 et 3,7 %.

Chez les L et les PN, la différence des tailles entre les animaux en phase précédyale et les autres est importante relativement à la longueur totale du corps chez ces stases; on note que les populations en phase précédyale sont plus homogènes que les autres.

3. — PHÉNOLOGIE DE LA POPULATION

3.1. VARIATIONS MENSUELLES DES EFFECTIFS

Les variations d'effectifs (n pour 1 000 cm^3 de bois sec) sont fortement rythmées par un double maximum d'abondance en automne et en hiver pendant les 5 années étudiées (Fig. 2). L'année 1972 fait exception car le prélèvement de septembre n'a pas été effectué. Toutes les stases présentent ces maximums qui peuvent être décalés selon le cas. Cette périodicité est assez peu marquée chez les DN sédentaires; elle est très nette chez les DN phorétiques. L'amplitude des variations est forte chez les L et les PN.

La périodicité stricte des courbes d'abondance des DN phorétiques suggère que ces DN sont produites *in situ* en hiver et, pour une moindre part au printemps. Elles quittent progressivement le milieu au printemps et en été en se fixant sur des Coléoptères xylophages sortant de leur hibernation. Ces phorétiques passeraient tout l'été sur l'hôte (on ne récolte que très peu de DN phorétiques dans l'arbre en été et on n'en trouve jamais dans le sol); elles migreraient dans un nouvel arbre en automne et en hiver (Fig. 2 A) lorsque l'hôte rejoint un arbre pour pondre et hiberner. A ce

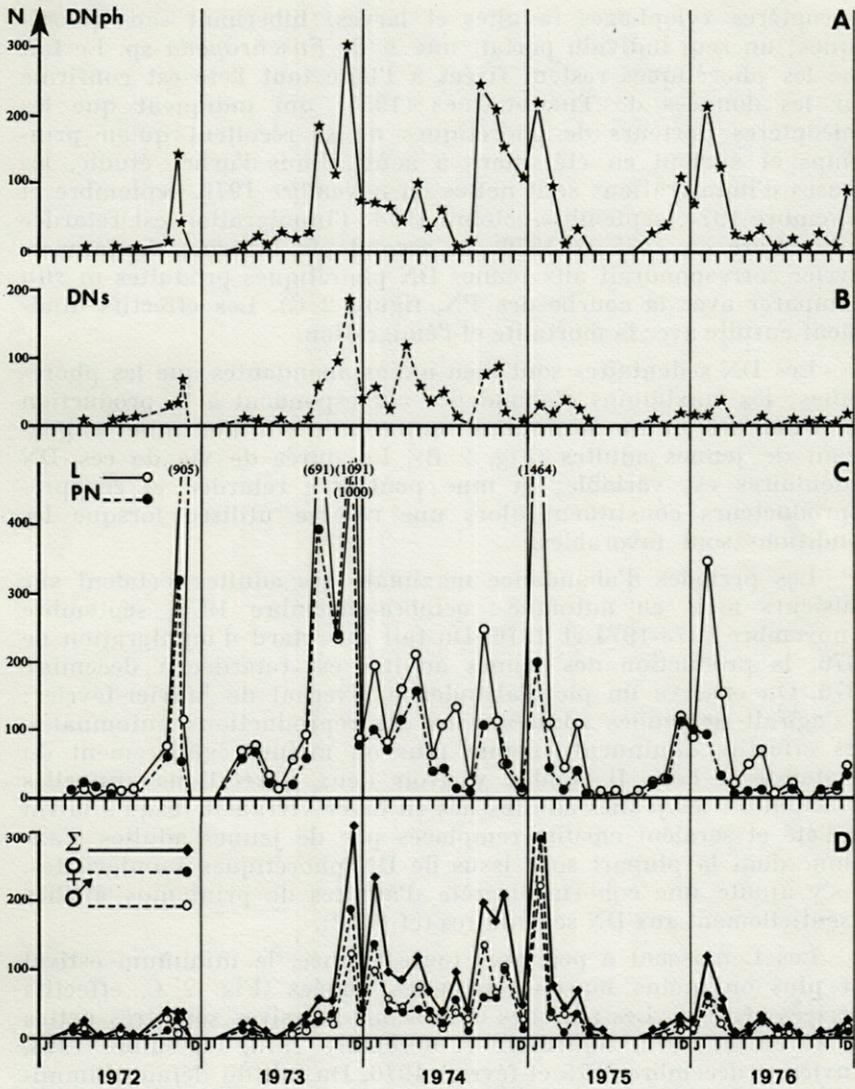


FIG. 2. — Effectifs mensuels (individus pour 1000 cc de bois sec) de chaque stade de 1972 à 1976. DNph : DN phorétiques; DN_s : DN sédentaires; Σ : total des adultes.

moment, les DN abandonneraient leur hôte et mueraient immédiatement. On ne trouve pratiquement pas de DN phorétiques fixées sur un hôte en plein hiver : j'ai capturé plus de 125

Coléoptères xylophages (adultes et larves) hibernant sans phorétiques; un seul individu portait une ♀ de *Fuscuropoda* sp. Le fait que les phorétiques restent fixées à l'hôte tout l'été est confirmé par les données de THÉODORIDÈS (1955) qui indiquent que les Coléoptères porteurs de phorétiques ne se récoltent qu'au printemps et surtout en été (mars à août). Dans l'arbre étudié, les phases d'immigrations sont nettes en novembre 1972, septembre et novembre 1973, septembre-octobre 1974; l'immigration est retardée à décembre en 1975 et 1976. Le second pic hivernal de janvier-février correspondrait aux jeunes DN phorétiques produites *in situ* (comparer avec la courbe des PN, figure 2 C). Les effectifs diminuent ensuite avec la mortalité et l'émigration.

Les DN sédentaires sont bien moins abondantes que les phorétiques; les maximums d'abondance correspondent à la production de jeunes DN et les minimums sont consécutifs aux mues engendrant de jeunes adultes (Fig. 2 B). La durée de vie de ces DN sédentaires est variable; la mue peut être retardée et ces pré-reproducteurs constituent alors une réserve utilisée lorsque les conditions sont favorables.

Les périodes d'abondance maximale des adultes s'étalent sur plusieurs mois en automne : octobre-novembre 1972, septembre à novembre 1973-1974 et 1976. Du fait du retard d'immigration de 1976, la production des jeunes adultes est retardée à décembre 1976. On observe un pic d'abondance hivernal de janvier-février; il s'agirait de jeunes adultes issus des reproductions automnales. Les effectifs diminuent ensuite plus ou moins régulièrement du printemps à l'été. Il semble y avoir deux générations annuelles principales : les jeunes adultes nés en hiver vivraient jusqu'à la fin de l'été et seraient ensuite remplacés par de jeunes adultes d'automne dont la plupart sont issus de DN phorétiques immigrantes. Il s'y ajoute une cohorte discrète d'adultes de printemps affiliés essentiellement aux DN sédentaires (cf § 3.2).

Les L naissent à peu près toute l'année, le minimum estival est plus ou moins marqué selon les années (Fig. 2 C, effectifs corrigés cf. § 4). Les périodes d'éclosions massives sont très nettes en novembre 1972, septembre et décembre 1973, septembre 1974, janvier et décembre 1975 et février 1976. Du fait du défaut d'immigration de 1976, les L sont peu abondantes en décembre 1976.

La courbe des effectifs des PN est sensiblement parallèle à celle des L (Fig. 2 C). On note en outre un léger afflux de PN de printemps (avril-mai 1972 et 1973, avril 1974) dont certaines donnent les DN sédentaires de printemps.

3.2. MOYENNES SAISONNIÈRES

Les principales tendances saisonnières de l'évolution numérique des différentes stases ont été représentées par la moyenne des effectifs N_i de chaque mois de l'année pour les 5 ans étudiés ($N_i = N_i/5$ pour le mois i , Fig. 3).

On voit que les oscillations des effectifs des adultes, particulièrement des ♀♀, sont bien plus faibles que chez les autres stases (Fig. 3 C). Les maximums d'abondance des jeunes adultes d'automne et d'hiver sont nets; les effectifs décroissent ensuite régulièrement jusqu'au minimum estival.

Toutes proportions gardées, la courbe des L est parallèle à celle des adultes (Fig. 3 A); elles sont d'autant plus abondantes que les adultes sont jeunes*. Les PN suivent le même schéma, le pic

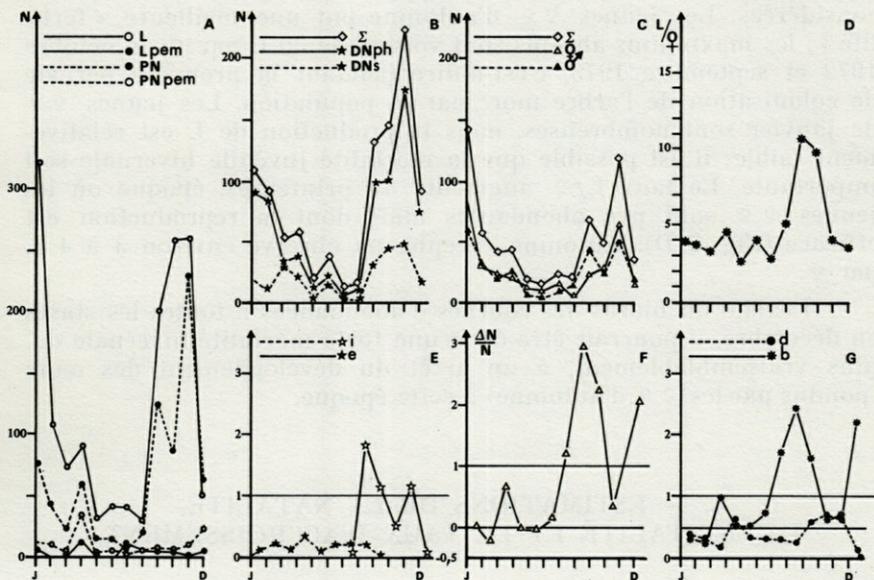


FIG. 3. — Moyennes mensuelles des effectifs sur 5 ans (1972-1976).
 A : L et PN; B : DN phorétiques et sédentaires; C : Adultes; D : nombre de L rapporté au nombre de ♀♀; E : taux de migrations; F : taux d'accroissement; G : mortalité et natalité; b : natalité; d : mortalité totale; e : taux d'émigration (E/N); i : taux d'immigration (I/N); L pem : L en période préecdysiale; PN pem : PN en période préecdysiale.

* Les jeunes adultes se reconnaissent à leurs téguments faiblement pigmentés.

printanier d'avril est bien visible (Fig. 3 A). A cette époque, la proportion des PN en phase préecdysiale est importante et correspond à une production de DN de printemps, puis de jeunes adultes. En décembre aussi des PN prêtes à muer annoncent les DN et les adultes de janvier-février.

Les DN phorétiques nées *in situ* sont surtout nombreuses en janvier-février. Une cohorte moins importante paraît être produite en avril et en juin (Fig. 3 B). Le pic automnal signale l'irruption des DN immigrantes qui sont plus nombreuses que les DN phorétiques nées sur place, par contre ces DN naissent *in situ* de l'hiver à la fin du printemps et leurs départs s'étalent sur 6 mois environ (février-août, Fig. 3 E). Les DN sédentaires sont peu abondantes; leurs maximums se situent en automne et au début du printemps (Fig. 3 B); l'apparition des jeunes adultes d'avril paraît consécutive à ce dernier maximum.

La production de jeunes effectivement éclos par ♀ est estimée par la moyenne mensuelle du rapport L/\varnothing pour les 5 années considérées. Les jeunes ♀♀ d'automne ont une meilleure « fertilité »; les maximums absolus sont voisins de 30 L par ♀ en octobre 1972 et septembre 1973, c'est-à-dire pendant la première période de colonisation de l'arbre mort par la population. Les jeunes ♀♀ de janvier sont nombreuses, mais la production de L est relativement faible; il est possible que la mortalité juvénile hivernale soit importante. Le taux L/\varnothing augmente au printemps, époque où les jeunes ♀♀ sont peu abondantes mais dont la reproduction est efficace (Fig. 3 D). Automne excepté, on observe environ 3 à 4 L par ♀.

Il existe un hiatus des courbes d'abondances à toutes les stases en décembre, il pourrait être dû à une forte mortalité hivernale ou, plus vraisemblablement, à un arrêt du développement des œufs (pondus par les ♀♀ d'automne) à cette époque.

4. — ESTIMATIONS DE LA NATALITÉ, LA MORTALITÉ ET LE TAUX D'ACCROISSEMENT

L'étude démographique des Invertébrés se heurte à des difficultés majeures comme le souligne GILLON (1976) à propos des Insectes. On sait que les concepts de la dynamique des populations ont été principalement élaborés à partir de populations de laboratoire dont les conditions d'élevage sont connues, voire déterminées. La transposition de ces concepts à des populations naturelles est plus ardue. La première cause de distorsion provient de la qualité

de l'échantillonnage, et surtout de sa périodicité qui est fondamentale chez les Invertébrés dont le taux de renouvellement est rapide. Ensuite, de nombreux facteurs mésologiques susceptibles d'influencer la démographie sont mal connus et, notamment, l'impact des facteurs biotiques est mal évalué. Enfin, la durée d'une génération et l'âge réel des individus d'une population naturelle sont inconnus.

Dans le cas présent, on peut estimer que l'insuffisance de l'échantillonnage est la source prépondérante de difficultés; une périodicité d'un mois paraît nettement trop longue. En outre, les prélèvements n'ont pas eu lieu aux mêmes dates d'une année à l'autre, ce qui pourrait être important pour révéler des éclosions massives ou des phénomènes fugaces. La suite du travail montre d'ailleurs que les L, qui ont une durée de vie assez courte (15 à 21 jours), ont été moins bien échantillonnées que les autres stases et que des corrections sont nécessaires.

Malgré les restrictions présentées ci-dessus, les données chiffrées qui suivent sont étayées par le fait que les courbes d'abondances sont superposables d'une année sur l'autre, donc que les résultats constituent un bon reflet de la réalité.

4.1. VARIATIONS SAISONNIÈRES

La natalité et la mortalité sont estimées par l'équation fondamentale de la dynamique des populations (cf. WILLIAMSON, 1972) :

$$N_{t+1} = N_t + B - D + I - E(1),$$

où N_t est l'effectif total de la population au temps t , N_{t+1} , cet effectif au temps $t + 1$, B , le nombre de naissances, D , le nombre de morts, I , le nombre d'immigrants et E , les émigrants du temps t au temps $t + 1$.

On a

$$N_{t+1} - N_t = \Delta N = B - D + I - E(2)$$

et

$$\Delta N/N_t = B - D + I - E/N_t = b - d + i - e(3),$$

où $\Delta N/N_t$ est le taux d'accroissement relatif du temps t au temps $t + 1$, b et d respectivement le taux de natalité et de mortalité totale, i et e , les taux d'immigration et d'émigration. L'équation (3) a une expression relative et permet les comparaisons d'une population à une autre.

Il faut noter que d est la mortalité totale de la population et que ce taux ne reflète pas les mortalités par classes d'âge (voir

tableau I). Lorsque $d = 1$, $D = N_t$ et $N_{t+1} = 0$, la mortalité est maximale. La population est équilibrée lorsque $b = d = e = i$, alors $N_{t+1} = N_t$.

Dans les calculs, B est estimé par le nombre de L, ce qui représente le nombre de jeunes effectivement éclos. De fait, B est biaisé si le prélèvement a eu lieu un certain temps après l'éclosion car beaucoup de jeunes L peuvent mourir entre temps. KRASINSKAIA (1961) estime qu'une ♀ d'Uropodide peut produire 50-60 œufs au cours de sa vie; seuls 2 à 4 œufs viennent simultanément à maturité (2 chez *A. flagelliger*). Je corrige la natalité lorsque l'effectif observé des L est insuffisant pour obtenir l'égalité de base (1), soit $N_{t+1} > N_t + B - D + I - E$; on calcule B corrigé de façon à restaurer l'égalité (1). Les L sont en effet moins bien échantillonnées que les autres stases; assez fragiles, elles supportent mal l'extraction. D'autre part les mues $L \rightarrow PN$ peuvent avoir lieu entre 2 échantillonnages successifs.

L'effectif des immigrants, I, est estimé par le nombre de DN phorétiques récoltées en automne; on suppose donc qu'elles sont toutes des immigrantes. Comme ces DN muent immédiatement soit sur l'hôte soit dès leur arrivée (cf. § 2), on tient compte des jeunes adultes (A) produits par les immigrantes (DNph), déduction faite des adultes éventuellement issus de DN sédentaires (DNs), soit : $I = DNph = (A_{t+1} - A_t) - (DNs_{t+1} - DN_s_t)$.

L'émigration verno-estivale est plus difficile à estimer, surtout si l'échantillonnage a lieu après un départ, le nombre réel de DN phorétiques nées *in situ* est inconnu. Pour simplifier, les auteurs estiment généralement $I = E$; cette évaluation est fautive si les immigrants sont plus nombreux que les émigrants; I peut être supérieur à N_t , mais, bien entendu, le nombre d'émigrants E ne peut être supérieur à N. J'ai estimé que les DN phorétiques nées *in situ* au temps t émigrent au temps $t + 1$, par exemple la cohorte de février quitte le milieu en mars, etc... L'estimation est forcément grossière, mais c'est la seule façon d'évaluer l'émigration.

Enfin, D se déduit de l'égalité (1), B, I, E, N_t et N_{t+1} étant connus. Le taux d'accroissement observé $\Delta N/N_t$ est nul lorsque l'effectif ne varie pas quels que soient b , d , i ou e ; il est positif si N augmente de t à $t + 1$ et négatif dans le cas contraire.

Les variations saisonnières des divers paramètres de l'équation (3) sont indiquées aux figures 3 et 4. Le taux d'accroissement est surtout important en automne (Fig. 3 E, 4 A) et en hiver; ces valeurs concordent avec l'arrivée des immigrants et l'accroissement de la natalité pendant ces périodes (Fig. 3 E, 3 G, 4 A, 4 C). Le taux d'accroissement est fortement rythmé par les saisons.

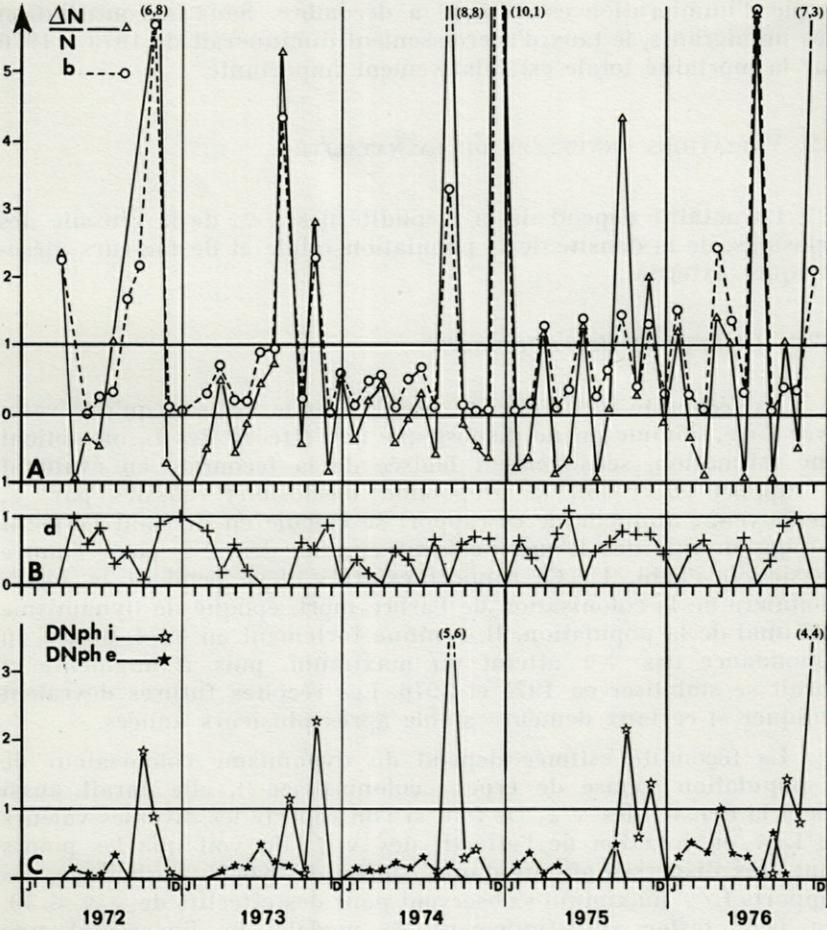


FIG. 4. — A : Valeurs mensuelles du taux d'accroissement ($\Delta N/N$) et de la natalité b ; B : id. pour la mortalité d ; C : id. pour l'immigration i et pour l'émigration e .

Les fortes mortalités succèdent de peu aux pics de natalité, ce qui indique une forte mortalité juvénile (Fig. 3 G).

Les moyennes annuelles du taux d'accroissement sont voisines de 1, de même pour la natalité (Fig. 4); elles diminuent en 1973 et 1974, années caractérisées par un effectif total élevé. La mortalité annuelle moyenne augmente régulièrement à partir de 1973. Le taux d'immigration excède l'émigration (Fig. 4 B et 4 C). En 1976,

le pic d'immigration est retardé à décembre. Sans la contribution des immigrants, le taux d'accroissement diminuerait de 1973 à 1976 car la mortalité totale est relativement importante.

4.2. VARIATIONS ANNUELLES DE LA NATALITÉ

La natalité dépend de la fécondité des ♀♀, de la réussite des éclosions, de la densité de la population totale et de facteurs méso-logiques externes.

4.2.1. Estimation de la fécondité

La fécondité réelle des ♀♀ est inconnue, on sait qu'elle varie avec l'âge. Comme on ne dispose que de l'effectif des L, on obtient une estimation, sensiblement biaisée de la fécondité en évaluant le rapport L/φ , soit la proportion d'éclosions réussies par ♀. La moyenne annuelle de ce rapport se calcule en divisant l'effectif corrigé cumulé des L par l'effectif cumulé des ♀♀ pour l'année considérée (Tabl. 1). Ce rapport est très élevé pendant la phase pionnière de la colonisation de l'arbre mort, époque de dynamisme maximal de la population. Il diminue fortement en 1974, année où l'abondance des ♀♀ atteint un maximum, puis il augmente et paraît se stabiliser en 1975 et 1976. Les récoltes futures devraient indiquer si ce taux demeure stable après plusieurs années.

La fécondité estimée dépend du dynamisme colonisateur de la population (phase de type r colonisatrice ?), elle paraît aussi liée à la densité des ♀♀. De fait, si l'on reporte les diverses valeurs de L/φ en fonction de l'effectif des ♀♀, on voit que les points sont très dispersés autour d'une courbe de type hyperbolique, les rapports L/φ maximum s'observent pour des effectifs de ♀♀ ≤ 40 . On peut tester statistiquement ce modèle en linéarisant une courbe hyperbolique de fonction $y = m/x$ par les logarithmes : $\log y = m' - \log x$ avec $y = L/\varphi$ et $x = N_{\varphi}$ (Fig. 5 B); on calcule ensuite le coefficient de corrélation de SPEARMAN. Ici, il est positif mais non significatif. La fécondité est donc peu liée à la densité des ♀♀; elle est surtout associée aux saisons et au dynamisme colonisateur de la population.

4.2.2. Natalité et facteurs dépendants de la densité

La natalité annuelle moyenne est exprimée par le rapport de l'effectif cumulé des L à celui de l'effectif total cumulé de la popu-

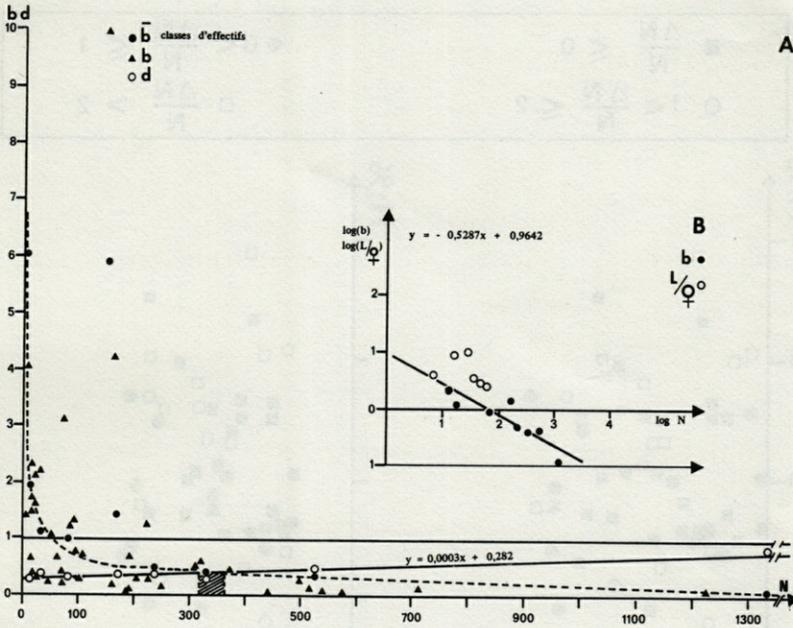


FIG. 5. — A : Relation entre la natalité mensuelle b et la mortalité mensuelle totale d en fonction de l'effectif total de la population (N) et droite de régression de la mortalité en fonction de l'effectif; B : transformation logarithmique de la natalité b et de la fécondité estimée (L/φ) en fonction de l'effectif $\log_{10}N$ et droite de régression de b en fonction de N .

lation pour l'année considérée (Tabl. I). La natalité est maximale en 1972 et 1975; elle est minimale en 1973 et 1974, années d'effectif total élevé. La natalité paraît très liée à la densité totale de la population; on a porté en figure 5 A les diverses valeurs mensuelles de b en fonction de N . Ces points suivent une courbe de type hyperbolique; la courbe a été tracée à main levée en utilisant les valeurs moyennes de b pour 8 classes d'effectifs N (0-20; 20-50; 50-100; 100-200; 200-300; 300-400, 400-600 et $N > 600$). On linéarise cette courbe comme précédemment en utilisant les logarithmes. Le coefficient de corrélation est significatif à 95 % ($r = 0,878$) pour les 8 couples de valeurs (Fig. 5 B).

La natalité est donc dépendante de la densité, elle décroît lorsque la densité augmente.

La figure 5 A montre que la mortalité croît linéairement avec la densité (afin de clarifier la figure, les mortalités moyennes pour les 8 classes d'effectifs déjà utilisées sont seules indiquées). Dans

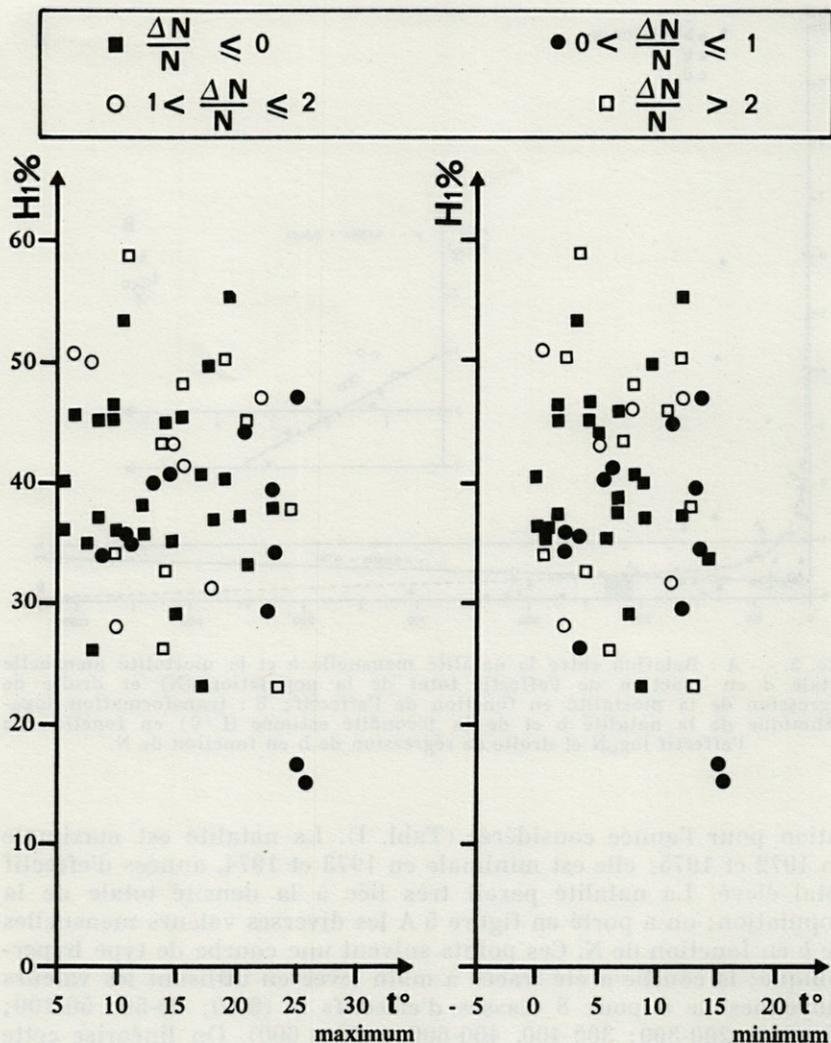


FIG. 6. — Valeurs remarquables du taux d'accroissement mensuel ($\Delta N/N$) en fonction du pourcentage d'eau de l'écorce (H 1 %) lors de l'échantillonnage et des températures maximales (t° max) et minimales (t° min) moyennes de la quinzaine précédant la date d'échantillonnage.

ce cas, le coefficient de corrélation est significatif à 99 % ($r = 0,914$ pour 8 couples de valeurs).

Au point d'intersection de la courbe des natalités et des mortalités (Fig. 5 A), $b = d$ et la population est considérée comme équi-

librée (cf. WILLIAMSON, 1972, p. 31-32). Dans le cas d'*A. flagelliger*, l'équilibre sera atteint pour $325 < N < 375$ environ. Lorsque $N < 325$, la population est en expansion, ce qui est observé en 1972 et 1975; pour les densités supérieures, la mortalité l'emporte sur la natalité. La suite du travail montre que c'est la mortalité juvénile au passage $L \rightarrow PN$ qui influence surtout le taux d'accroissement global de la population.

4.2.3. Facteurs climatiques

L'influence des facteurs climatiques sur le taux d'accroissement $\Delta N/N$ (expression qui intègre b , d , i et e) est recherchée en figurant diverses valeurs remarquables du taux d'accroissement en fonction des températures moyennes soit maximales soit minimales de la quinzaine précédant la date du prélèvement faunistique et du pourcentage d'eau de l'assise H 1 où les Uropodides sont les plus abondants (ATHIAS-BINCHE, sous-presse). La proportion d'eau dans le bois a été préférée à la pluviosité, car elle tient compte du vieillissement du bois, qui s'imbibe d'eau avec l'âge.

On remarque qu'on ne rencontre pas de conditions climatiques nettement drastiques dans ce milieu naturel (Fig. 6); il n'y a pas de relations entre le micro-climat et le taux d'accroissement. Les conclusions de la première partie de ce travail indiquent d'ailleurs que les Uropodides échappent aux températures excessives estivales ou à la sécheresse du milieu en se réfugiant dans la couche profonde de l'aubier H 2. Si les facteurs climatiques influencent peu l'évolution numérique de la population, cela ne veut pas dire qu'ils n'ont aucun rôle sur d'autres aspects, comme la durée du développement des juvéniles par exemple.

5. — VARIATIONS ANNUELLES DE L'EFFECTIF DE LA POPULATION

Le taux d'accroissement annuel $N_{n+1} - N_n/N_n$, où N_n est l'effectif annuel moyen de l'année n et N_{n+1} celui de l'année suivante, est évidemment très élevé au début de la colonisation du hêtre mort, puis il décroît de plus en plus rapidement de 1974 à 1976; de 1975 à 1976, la population perd plus de la moitié de son effectif (Tabl. I).

On peut étudier le déterminisme de l'évolution du taux d'accroissement en utilisant la différence algébrique $N_{n+1} - N_n = \Delta N$ qui élimine le signe ∞ de l'année 1971.

TABLEAU I

Effectifs annuels moyens ($n/12$) des L, PN, DN sédentaires (DNs), DN phorétiques émigrantes (DNe), DN phorétiques immigrantes (DNI), total des DN (Σ DN), $\delta \delta$, $\varphi \varphi$ adultes (A), du sex-ratio (δ/φ), de la natalité (b), de la mortalité des larves, ($L - PN/L$), de la mortalité totale (d), de l'effectif total sans les immigrantes ($N - I/12$), de l'effectif total ($N/12$) et du taux d'accroissement annuel ($\Delta N/N$).

	L(e)	PN	DNs	DNe	DNI	Σ DN	δ	φ	A	δ/φ	b	L/ φ	$\frac{L-PN}{L}$	d	$\frac{N-I}{12}$	N/12	$\Delta N/N$
1970																	
1971																	∞
1972	79,0	44,5	8,0	0,7	20,0	28,7	6,0	5,5	11,5	1,10	0,48	14,3	0,43	0,59	143,7	163,7	+ 817,50
1973	202,8	171,4	34,8	15,8	62,8	113,4	18,6	27,5	46,1	0,67	0,38	7,3	0,15	0,50	470,9	533,7	+ 2,26
1974	115,9	68,0	43,3	31,7	71,1	146,1	58,1	52,1	110,2	1,10	0,26	2,2	0,41	0,43	369,1	440,2	- 0,17
1975	159,4	39,1	9,5	37,8	16,1	63,4	28,4	34,1	62,5	0,83	0,49	4,6	0,75	0,66	308,3	324,4	- 0,26
1976	67,0	15,9	7,5	43,5	13,4	64,4	9,2	14,3	23,5	0,64	0,39	7,2	0,76	0,65	157,4	170,8	- 0,47

5.1. FACTEURS INTRINSÈQUES DES VARIATIONS ANNUELLES D'EFFECTIFS

La variation d'effectifs ΔN n'est pas directement liée à l'effectif de l'année précédente (Fig. 7 A), on ne note qu'une légère tendance à une diminution de ΔN lorsque N_n augmente. La variation annuelle d'effectifs peut dépendre de divers facteurs intrinsèques : natalité, mortalité, sénilité de la population (exprimée par la proportion d'adultes), nombre de PN ou de DN qui évalue l'effectif des préreproducteurs survivants. Dans ce dernier cas, il vaut mieux choisir le nombre de PN, stase dont on est sûr qu'elle est sédentaire.

La natalité globale annuelle, exprimée par la proportion des larves, influence peu la différence ΔN ; le coefficient de corrélation de ΔN en b est très faible ($r = 0,1916$). Par contre, les variations d'effectifs sont très dépendants des jeunes préreproducteurs survivants, évalués par l'effectif des PN. Dans ce cas, $r = 0,985$ est significative à 99 % pour 5 couples de valeurs (Fig. 7). Dans le même ordre d'idée, la mortalité larvaire $L - PN/L$ exprimant les pertes entre les jeunes et les préreproducteurs survivants, influence ΔN . Ces deux résultats indiquent que la natalité peut être très forte et n'avoir aucun effet sur le taux d'accroissement de la population si en même temps la mortalité juvénile est élevée.

La mortalité totale a beaucoup moins d'influence que la mortalité juvénile seule. La mortalité globale est estimée par la somme

des mortalités de chaque stase pour l'année considérée, en admettant que tous les adultes meurent pendant l'année, soit :

$$\Sigma d = (L - PN/L) + (PN - DN/PN) + (DN - A/DN) + (A/A) \\ = D/N \text{ (Tabl. I).}$$

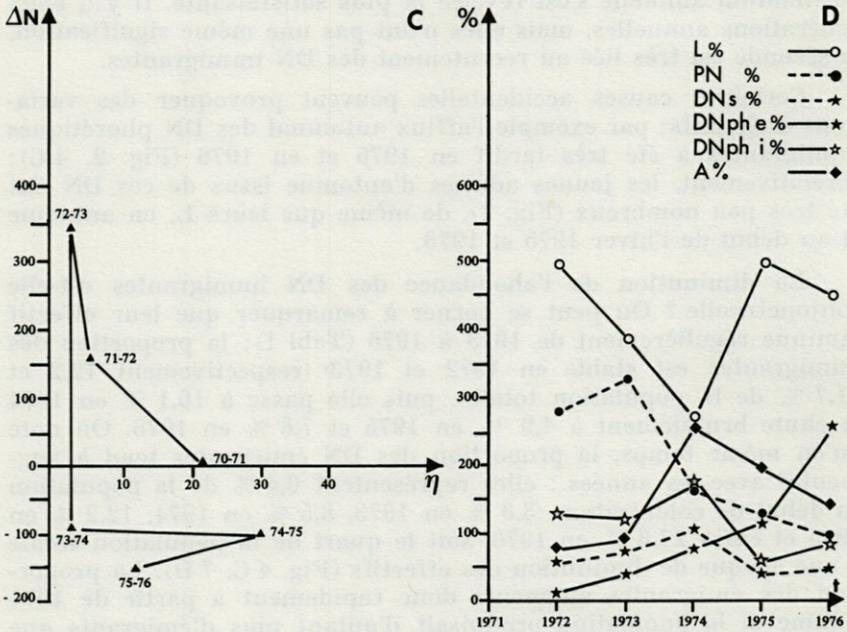
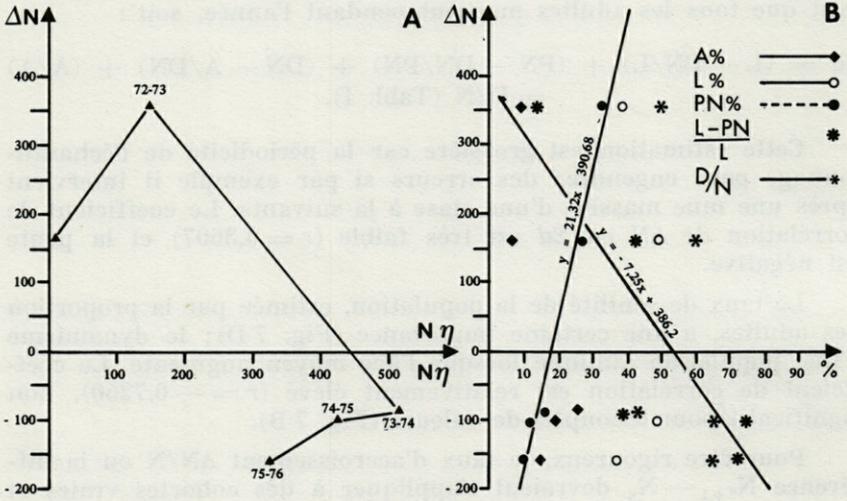
Cette estimation est grossière car la périodicité de l'échantillonnage peut engendrer des erreurs si par exemple il intervient après une mue massive d'une stase à la suivante. Le coefficient de corrélation de ΔN en Σd est très faible ($r = 0,3607$) et la pente est négative.

Le taux de sénilité de la population, estimée par la proportion des adultes, a une certaine importance (Fig. 7 D); le dynamisme d'une population diminue lorsque l'âge moyen augmente. Le coefficient de corrélation est relativement élevé ($r = -0,7250$), non significatif pour 5 couples de valeurs (Fig. 7 B).

Pour être rigoureux, le taux d'accroissement $\Delta N/N$ ou la différence $N_{n+1} - N_n$ devraient s'appliquer à des cohortes vraies et non à des effectifs annuels. Divers types de calcul ont été utilisés par tâtonnement pour tenir compte des diverses générations, mais l'estimation annuelle s'est révélée la plus satisfaisante. Il y a deux générations annuelles, mais elles n'ont pas une même signification, la seconde est très liée au recrutement des DN immigrantes.

Certaines causes accidentelles peuvent provoquer des variations d'effectifs; par exemple l'afflux automnal des DN phorétiques immigrantes a été très tardif en 1975 et en 1976 (Fig. 2, 4 C); corrélativement, les jeunes adultes d'automne issus de ces DN ont été très peu nombreux (Fig. 2), de même que leurs L, en automne et au début de l'hiver 1975 et 1976.

La diminution de l'abondance des DN immigrantes est-elle conjoncturelle? On peut se borner à remarquer que leur effectif diminue régulièrement de 1973 à 1976 (Tabl I); la proportion des immigrantes est stable en 1972 et 1973 (respectivement 12,2 et 11,7 % de la population totale), puis elle passe à 16,1 % en 1974 et chute brutalement à 4,9 % en 1975 et 7,8 % en 1976. On note qu'en même temps, la proportion des DN émigrantes tend à augmenter avec les années: elles représentent 0,4 % de la population en début de colonisation, 3,3 % en 1973, 8,5 % en 1974, 12,2 % en 1975 et enfin 27,6 % en 1976, soit le quart de la population totale à une époque de diminution des effectifs (Fig. 4 C, 7 D). La proportion des émigrantes augmente donc rapidement à partir de 1974 comme si la population produisait d'autant plus d'émigrants que les conditions de milieu devenaient défavorables à l'espèce. Inversement, en phase active de colonisation d'un milieu neuf, les immi-



grants piment sur les émigrants, comme on peut le voir en 1972 et 1973 (Fig. 7 D).

Ces réflexions posent le problème de la connaissance de la biologie et de l'écologie des DN phorétiques d'Uropodides, qui n'ont jusqu'à présent pas été étudiées de façon précise sur le terrain; des recherches ultérieures s'avèrent nécessaires.

5.2. FACTEURS EXTRINSÈQUES

On a vu que les facteurs climatiques n'ont pratiquement aucun effet sur le taux d'accroissement de la population (§ 4.2.3).

La compétition avec les autres espèces d'Uropodides ne semble pas primordiale; l'effectif des populations éventuellement compétitrices paraît trop faible en regard de l'abondance d'*A. flagelliger*. Il serait plus vraisemblable de considérer qu'*A. flagelliger* élimine d'autres espèces (voir 1^{ère} partie de ce travail). Les valeurs ΔN en fonction de l'effectif v des autres Uropodides (Fig. 7 C, noter que l'échelle des abscisses est décuplée) montre que ΔN augmente lorsque v diminue en 1971 et 1973, mais ensuite ΔN varie indépendamment de v , lequel augmente légèrement sans dépasser 30 individus pour 1 000 cc de bois sec.

Il est possible que les Uropodides entrent en compétition avec d'autres Arthropodes, Acariens ou Insectes (les données quantitatives de ces groupes ne sont pas encore disponibles). Il faut noter que la compétition est d'autant plus vive que les niches écologiques sont comparables; si compétition il y a, elle aurait lieu avec des organismes écologiquement proches (autres Uropodides, Acariens Oribates ou Collemboles).

La pression de prédation, surtout importante sur les œufs et les juvéniles, et les maladies, surtout les maladies cryptogamiques, ont certainement un rôle, sans doute dépendant de la densité. Ces facteurs ne sont pas quantifiés, mais ils sont pris en compte globalement car ils interviennent sur la mortalité.

Fig. 7. — A : Relations entre la différence algébrique des effectifs annuels ($N_{n+1} - N_n = \Delta N$, voir texte) et N_n ; B : relations entre les différences d'effectifs annuels (ΔN) et la proportion annuelle moyenne des adultes (A %), des L (L %), des PN (PN %), de la mortalité larvaire (L-PN/L), et de la mortalité annuelle totale (D/N); droite de régression de ΔN en fonction de la proportion des PN et de la mortalité larvaire; C : relations entre les variations annuelles d'effectifs d'*A. flagelliger* et les effectifs totaux annuels des autres Uropodides (n); D : proportions annuelles des différentes stases chez *A. flagelliger* de 1972 à 1976 : L (L %), PN (PN %), DN sédentaires (DNs %), DN phorétiques émigrants (DNpn e), DN phorétiques immigrants (DNph i) et adultes (A %).

Finalement, le facteur prépondérant de l'évolution numérique de la population apparaît être la mortalité juvénile, elle-même dépendante de la densité. Les autres facteurs, comme la natalité, la fécondité, la sénilité de la population jouent un rôle plus effacé. Par contre, les taux d'immigration et d'émigration, s'ils n'influencent pas directement l'effectif, semblent liés au dynamisme colonisateur de la population, que cet effort de colonisation soit centrifuge ou centripète. La figure 7 D résume les différents caractères de la population pendant les 5 années étudiées en indiquant la proportion annuelle des différentes stases.

Il est trop tôt pour affirmer que la population d'*A. flagelliger* évolue strictement selon la sigmoïde de l'équation logistique de PEARL et VERHULST. Les premiers résultats indiquent qu'on se trouve au début de la courbe : augmentation des effectifs pendant l'invasion d'un espace disponible, suivie d'une dépression consécutive au dépassement de la charge biotique maximale K . Les données futures devraient montrer si le plateau est atteint ou si des oscillations se produiront. Le milieu lui-même évolue, puisqu'il s'agit d'un arbre mort en décomposition. La résistance du milieu paraît augmenter vis-à-vis de la population, mais les composantes de cette résistance du milieu (ressources trophiques, facteurs biotiques, etc) sont mal connues ou difficilement quantifiables. On peut simplement remarquer que le bois mort très décomposé paraît plutôt défavorable au développement d'*A. flagelliger*, qui est alors supplanté par d'autres Uropodides (voir 1^{ère} partie de ce travail).

DISCUSSION

La présente étude doit être considérée comme une description de la démographie d'une population plutôt qu'une recherche purement quantitative, recherche qui n'aurait de valeur qu'avec un échantillonnage plus abondant. C'est pourquoi des analyses mathématiques sophistiquées ne se justifient pas ici. Toutefois, ces recherches ont l'avantage de s'étaler sur six ans et se prolongent encore, ce qui permet d'affiner les conclusions.

Les résultats du présent travail trouvent de nombreux échos dans les réflexions de GILLON (1976) à propos de la stratégie démographique chez les Insectes. Les difficultés d'obtenir un échantillonnage satisfaisant sont comparables, ainsi que la méconnaissance générale de l'âge réel des individus.

Un autre aspect original du travail de GILLON est de considérer le pouvoir colonisateur des Insectes sur des habitats « dont l'ap-

parition est périodique », comme par exemple les bouses de vache très rapidement envahies par les Insectes (notons que certaines espèces d'Uropodides colonisent activement ces habitats, voir à ce sujet FAASCH, 1967), et des habitats « s'insèrent dans l'évolution des successions écologiques ». Pour GILLON, les biocénoses en évolution « passent par des phases qui offrent des possibilités successives de conquête par de nouvelles espèces (...). Ces transformations du milieu poussent les Insectes dans le sens d'une dynamique très active : course dans l'espace pour la découverte de nouvelles ressources et course dans le temps pour leur exploitation ». A une échelle moindre, on rencontre cette stratégie chez *A. flagelliger* dont on a suivi la colonisation de l'arbre, les efforts de migrations et le remplacement progressif par d'autres Uropodides au fur et à mesure de la décomposition du bois (ATHIAS-BINCHE, 1977). Les migrations assurées par des DN phorétiques, qui profitent d'organismes vecteurs, et la fécondité relativement faible (comparée à celle des Insectes) des Uropodides suggèrent que les dépenses énergétiques sont peu coûteuses.

Un autre parallèle avec les Insectes concerne les migrations. GILLON note que les migrations de Vertébrés et d'Invertébrés ne sont pas comparables : « La faible longévité des Invertébrés interdit le plus souvent aux mêmes individus d'effectuer le retour de leur voyage. Ce retour, lorsqu'il a lieu, implique aussi un changement de génération, donc une possibilité de reproduction à chaque extrême de l'espace occupé. Dans ces conditions, les migrations d'Insectes auraient, du point de vue des stratégies démographiques, une signification bien plus *r* (colonisatrice) que *K* (préservatrices des densités maximales chez les reproducteurs) ». Chez *A. flagelliger*, les migrations sont aussi de type *r* colonisatrice et paraissent avoir pour but principal d'installer l'espèce dans des arbres morts assez peu décomposés ; lorsque le milieu devient défavorable, l'effort d'émigration paraît augmenter. En outre, le rôle d'échange génétique assuré par les migrants ne doit pas être négligé.

En ce qui concerne les stratégies de type *r* ou *K*, les éléments de comparaison manquent encore chez les Acariens. A côté des Tiques ou de certains Pyémotides (Tarsonemida), Acariens orientés vers le parasitisme qui peuvent pondre plus d'une centaine d'œufs à la fois, les Uropodides suivraient plutôt une stratégie de type *K* ; les ♀♀ ont une fécondité potentielle de 60 œufs, seuls 2 à 4 œufs sont pondus à la fois. Cependant, au sein des Uropodides, *A. flagelliger* et d'autres Uropodides spécialisés du bois mort ou des bouses, ont sans doute un dynamisme *r* colonisateur plus poussé que leurs congénères purement édaphiques qui vivent dans le sol, milieu stable et climatiquement tamponné. Il serait intéressant de rechercher une éventuelle sélection au sein d'un continuum *r-K* en

fonction de l'habitat chez les Uropodides. Des recherches sur les Uropodides du sol de la Massane devraient fournir ultérieurement des éléments de réponse à ces questions.

GILLON émet une hypothèse intéressante sur l'évolution vers la miniaturisation chez les Insectes et de quelques-unes de ses implications sur les stratégies démographiques. Les Acariens étant des Arthropodes extrêmement miniaturisés (une taille supérieure à 1 mm est exceptionnelle chez eux), il serait intéressant de connaître leur stratégie à ce sujet.

Les résultats obtenus chez *A. flagelliger* n'ont rien de très singulier. La primauté des facteurs dépendants de la densité sur le taux observé d'accroissement de la population a été démontrée plusieurs fois chez diverses populations. L'évolution des effectifs suit grossièrement une courbe sigmoïde qui est typique des populations envahissant un biotope écologiquement vierge pour l'espèce considérée. La diminution de l'abondance après une vive phase colonisatrice est inéluctable et n'est pas équilibrée par le flot des immigrants. Les récoltes futures diront si *A. flagelliger* doit disparaître totalement au fur et à mesure de la décomposition du bois.

La poursuite des recherches sur cet Uropodide est envisagée dans le cadre d'un mémoire de thèse. Des mesures de biomasses et d'équivalents énergétiques ainsi que des élevages au laboratoire sont prévus afin d'étudier la production de la population.

RÉSUMÉ

Une population d'*Allodinychus flagelliger* (Anactinotriches, Uropodides) est étudiée pendant six années consécutives dans un hêtre mort en cours de décomposition.

L'analyse statistique de la longueur du corps des juvéniles permet de discriminer les individus en phases préecdysiale. Cette méthode indique que les deutonymphes phorétiques immigrantes muent rapidement dès leur arrivée dans le milieu, et elle signale les principaux passages PN → DN.

On observe deux générations principales d'adultes, les jeunes adultes d'automne surtout issus de DN immigrantes, et les jeunes adultes de la fin de l'hiver; une cohorte plus discrète naît au printemps. Les DN immigrantes muent dès leur arrivée en adultes, la reproduction est rapide et suivie d'une forte émergence de larves. Les DN phorétiques nées *in situ* en hiver et au printemps émigrent du printemps à la fin de l'été.

La mortalité et la natalité sont dépendantes de la densité. La fécondité est surtout liée au dynamisme colonisateur de la population et diminue avec le vieillissement du bois mort. Les caractéristiques démographiques paraissent indépendantes des facteurs climatiques.

Le taux annuel d'accroissement de la population est principalement lié à l'effectif des préreproducteurs survivants, donc aussi à la mortalité juvénile. La mortalité totale, la proportion d'adultes et la natalité n'ont qu'une faible influence. Par contre, la diminution du taux d'accroissement peut être rapprochée de la fuite de préreproducteurs traduite par l'augmentation de l'effectif des DN émigrantes au cours du vieillissement du bois.

La courbe des effectifs suit grossièrement une sigmoïde (équation logistique); la résistance du milieu vis-à-vis de la population augmente avec l'état de décomposition du bois mort.

BIBLIOGRAPHIE

- ATHIAS, F. 1975. Observations morphologiques sur *Polyaspis patavinus* BERLESE 1881 (Acariens : Uropodides). 1. Morphologie de l'idisoma au cours du développement postembryonnaire. *Acarologia*, 17 (3) : 410-435.
- ATHIAS, F., 1976. Observations morphologiques sur *Polyaspis patavinus* BERLESE 1881 (Acariens : Uropodides). 2. Morphologie et chétotaxie des appendices au cours du développement postembryonnaire. *Acarologia*, 18 (2) : 194-216.
- ATHIAS-BINCHE, F., 1977. Etude quantitative des Uropodides (Acariens : Anactinotriches) d'un arbre mort de la hêtraie de la Massane. 1. Caractères généraux du peuplement. *Vie Milieu*, 27 (2 C) : 157-175.
- ATHIAS-BINCHE, F., 1978. Observations sur *Allodinychus flagelliger* (BERLESE 1910) au cours du développement postembryonnaire (Acariens : Uropodides). *Acarologia*, 20 (1) : 44-57.
- BERLESE, A., 1910. Brevi dianosi di generi e specie novi di Acari. *Redia*, 6 : 346-388.
- FAASCH, H., 1967. Beitrag zur Biologie der einheimischen Uropodiden *Uroobovella marginata* (C.L. KOCH, 1839) und *Uropodida orbicularis* (O.F. MÜLLER, 1776) und experimentale Analysis ihres Phoresieverhaltens. *Zool. Jb. (Syst.)*, 94 : 521-608.
- GILLON, Y., 1976. Stratégies démographiques chez les Insectes, leurs processus biologiques. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 101 (4) : 653-670.
- GRANDJEAN, F., 1938. Sur l'ontogénie des Acariens. *C.r. Séanc. Acad. Sci.*, 206 : 146-150.

- GRANDJEAN, F., 1949. Observation et conservation de très petits arthropodes. *Bull. Mus. natl. Hist. Nat. Paris*, 2^e sér., 21 (2) : 155-169.
- GRANDJEAN, F., 1969. Stases. Actinopiline. Rappel de ma classification des Acariens en 3 groupes majeurs. Terminologie en *soma*. *Acarologia*, 11 (4) : 796-827.
- HARDING, J.P., 1949. The use of probability paper for the graphical analysis of polymodal frequency distributions. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 28 (1) : 141-153.
- KRASINSKAYA, A.L., 1961. (En russe) Caractères morphologiques et biologiques du développement postembryonnaire d'Uropodides de la région de Léninegrad. *Parasit. Sbornik*, 20 : 108-147.
- LAMOTTE, M., 1967. Initiation aux méthodes statistiques en biologie. 2^e édition. Masson, Paris : 144 pp.
- THÉODORIDES, J. 1955. Contribution à l'étude des parasites et phorétiques de Coléoptères terrestres. *Vie Milieu*, Suppl. 4 : 310 pp.
- WILLIAMSON, M. 1972. The analysis of biological populations. Edward Arnolds, London : 180 pp.

Reçu le 10 mai 1978.

POLYSTOMATIDAE
(MONOGENEA) D'AMPHIBIENS
D'AFRIQUE DU SUD :
POLYSTOMA NATALENSIS N. SP.,
PARASITE DE *STRONGYLOPUS GRAYI*
(SMITH, 1849)

par Claude COMBES et Alan CHANNING *

Département de Biologie Animale, Université, 66025 Perpignan Cedex

* J.R. Ellerman Museum of Zoology, University of Stellenbosch,
Stellenbosch 7600 (South Africa)

ABSTRACT

Polystoma natalensis is described from specimens collected in Natal (South Africa) from the frog *Strongylopus grayi*. *P. natalensis* belongs to the « *P. africanum* » group and can be distinguished from related species by characters such as size, development of the haptor, morphology of the digestive tract, shape of the hooks (hamuli). Its geographical localization is the southernmost known in Africa.

Bien que les espèces d'Amphibiens Anoures soient nombreuses en Afrique du Sud, aucun représentant du genre *Polystoma* n'a été signalé jusqu'ici dans ce pays. Le seul Polystomatidae récolté est *Protopolystoma xenopodis* (Price, 1943), connu chez *Xenopus laevis* (Daudin, 1802), de différentes localités.

L'examen d'un lot de *Strongylopus grayi* du Natal nous a permis de recueillir un Polystome dont nous donnons la description ci-après.

POLYSTOMA NATALENSIS n. sp.

HÔTE : *Strongylopus grayi* (Smith, 1849). Syn. : *Rana grayi* Smith, 1849.

HABITAT : Vessie urinaire.

LOCALITÉ : Cathedral Peak (28° 45' S - 29° 01' E), Natal, Afrique du Sud.

MATÉRIEL DE DESCRIPTION : 11 individus, dont 9 ovigères, récoltés chez un même individu-hôte.

Hôte

Strongylopus grayi est un Ranidae dont la répartition s'étend de la Rhodésie jusqu'au Cap. Il semble que les *Strongylopus* aient pour origine les écosystèmes forestiers, tandis que les *Rana* auraient leur origine dans les savanes; *S. grayi* est une espèce pionnière, fréquentant volontiers jardins ou plantations; plusieurs sous-espèces sont reconnues; les Polystomes récoltés proviennent de *S. g. grayi*.

DESCRIPTION

Mensurations

Les mensurations du corps et des principaux organes de 6 exemplaires ovigères sont données dans le tableau I.

TABLEAU I

Mensurations de 6 exemplaires de Polystoma natalensis n. sp.
Ces exemplaires, tous ovigères, sont classés par ordre de taille décroissante; la figure 1 représente les individus 4, 5 et 6.

	1	2	3	4	5	6
Longueur (mm)	5,57	5,16	5,02	4,44	2,37	1,72
Largeur maximale (mm)	1,82	1,65	1,82	1,41	1,03	0,79
Longueur happeurs (mm)	1,55	1,58	1,44	1,48	0,79	0,68
Largeur happeurs (mm)	1,99	1,92	2,03	2,02	1,24	1,10
Diamètre ventouses antérieures (µm)	370	345	375	370	260	210
Diamètre ventouses moyennes (µm)	390	355	380	380	280	260
Diamètre ventouses postérieures (µm)	365	365	343	375	255	240
Longueur hamuli (µm)	437 et 416	395 et 385	437 et 420	375 et 370	218 et 208	240 et 240
Entonnoir buccal (µm)	250 x 440	290 x 410	240 x 450	230 x 350	180 x 290	190 x 270
Pharynx (µm)	230 x 260	230 x 230	230 x 225	220 x 240	150 x 150	120 x 135
Ovaire (µm)	719 x 332	677 x 359	511 x 276	553 x 304	224 x 166	203 x 130
Bulbe copulateur (µm)	80	85	90	70	83	82

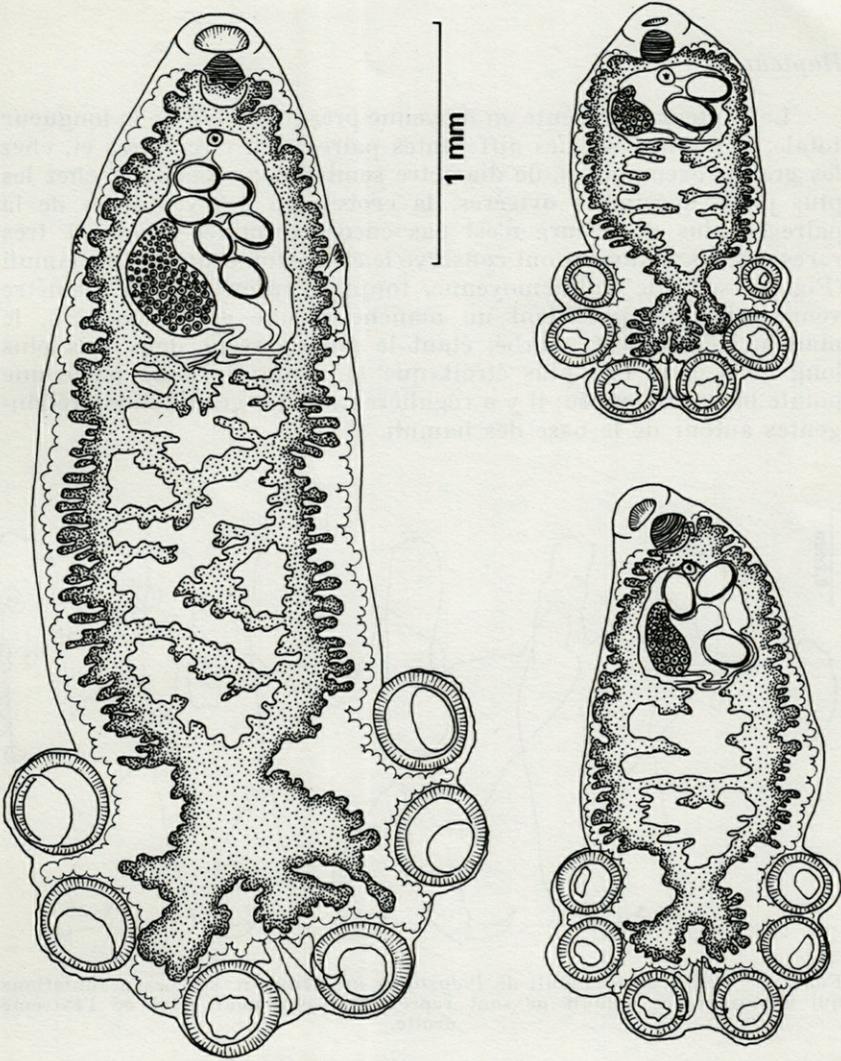


FIG. 1. — Type (à gauche) et cotypes de *Polystoma natalensis* n. sp. Vues ventrales.

Corps

Le corps (Fig. 1) est aplati, assez peu élancé, à forme classique de Polystomatidae. L'emplacement des ouvertures vaginales est marqué par deux mamelons latéraux situés au quart antérieur de l'animal.

Hapteur

Le hapteur représente en moyenne presque le 1/3 de la longueur totale. Les ventouses des différentes paires sont circulaires et, chez les grands exemplaires, de diamètre semblable; cependant, chez les plus petits spécimens ovigères, la croissance des ventouses de la paire la plus antérieure n'est pas encore terminée. Dans de très rares cas, les ventouses ont conservé le crocheton central. Les hamuli (Fig. 2) sont de taille moyenne, toujours inférieure au diamètre ventousaire; ils possèdent un manche et une garde distincts, le manche, légèrement courbé, étant le plus souvent deux fois plus long mais deux fois plus étroit que la garde; la lame porte une pointe bien développée; il y a régulièrement des granulations réfringentes autour de la base des hamuli.

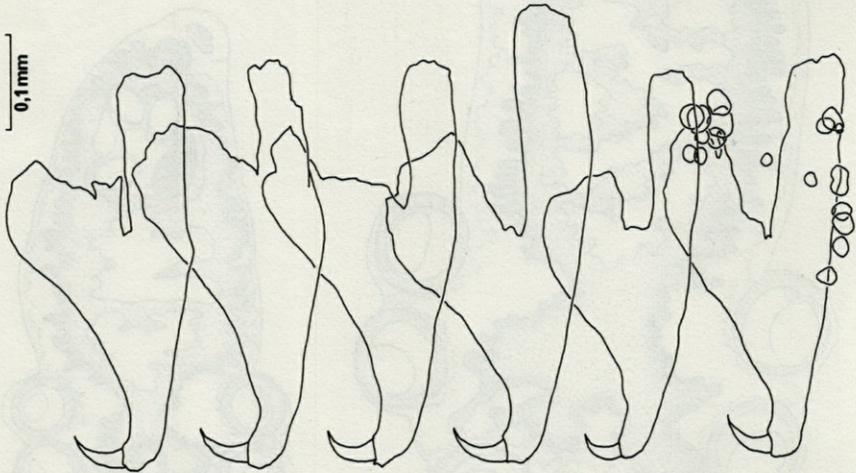


FIG. 2. — Détail de 6 hamuli de *Polystoma natalensis* n. sp. Les granulations qui entourent les hamuli ne sont représentées que pour celui de l'extrême droite.

Appareil digestif

L'entonnoir buccal précède un pharynx assez petit; l'œsophage est nul. Les branches de l'appareil digestif présentent de nombreux caecums sur leur bord extérieur et de longues digitations irrégulières vers l'intérieur; ces digitations se rejoignent pour former des anastomoses transverses en nombre variable (jusqu'à 3 - 4). A l'arrière se trouve une anastomose haptoriale peu massive mais

fortement digitée. L'ensemble du gastroderme est souligné par la présence de grains noirs d'hématine.

Appareil génital mâle

Le testicule forme une nappe ventrale; le canal déférent aboutit au bulbe copulateur sphérique garni de 8 épines.

Appareil génital femelle

La disposition des organes est classique. L'ovaire est volumineux, les vitellogènes très développés, y compris dans le haptéur; les mamelons vaginaux se situent au niveau de la région antérieure de l'ovaire. Les œufs utérins sont généralement nombreux (jusqu'à 10); ils mesurent en moyenne 207 sur 123 μm ; certains d'entre eux contiennent une larve complètement formée; ce dernier caractère fait penser à l'existence possible d'un cycle interne, comparable à celui décrit chez quelques autres Polystomatidae.

DISCUSSION

Par l'ensemble de leurs caractères, nos spécimens se rangent dans le genre *Polystoma* Zeder, 1800 et dans le groupe « *Polystoma africanum* », auquel se rattachent actuellement près de 20 espèces; la répartition de celles-ci forme une large bande traversant le continent africain d'est en ouest (Fig. 3). Ces espèces, de diagnose souvent délicate, se distinguent morphologiquement par la taille et le rapport haptéur / corps, par la silhouette de l'appareil digestif, par la taille et la forme des hamuli.

On peut ainsi classer les espèces du groupe « *africanum* » en 3 sous-groupes d'après le développement des caecums axiaux du système digestif :

sous-groupe 1 : les caecums axiaux ne dépassent pas ou ne dépassent qu'exceptionnellement la ligne médiane, et par conséquent ne sont amenés que très rarement à s'anastomoser. C'est le cas de *P. chiromantis*, *P. llewellynni*, *P. prudhoei* et *P. togoensis*.

sous-groupe 2 : les caecums axiaux dépassent la ligne médiane et s'anastomosent fréquemment, mais sans former de réseau. C'est le cas de *P. aethiopiense*, *P. africanum*, *P. assoulinei*, *P. baeri*, *P. batchvarovi*, *P. dorsalis*, *P. gabonensis*, *P. galamensis*, *P. ivindoi*, *P. manganoti*, *P. perreti* *.

* Nous ne tenons pas compte ici de *Polystoma vaucheri* Maeder, 1973 dont la séparation vis-à-vis de *Polystoma manganoti* Gallien, 1957 demande à être confirmée.

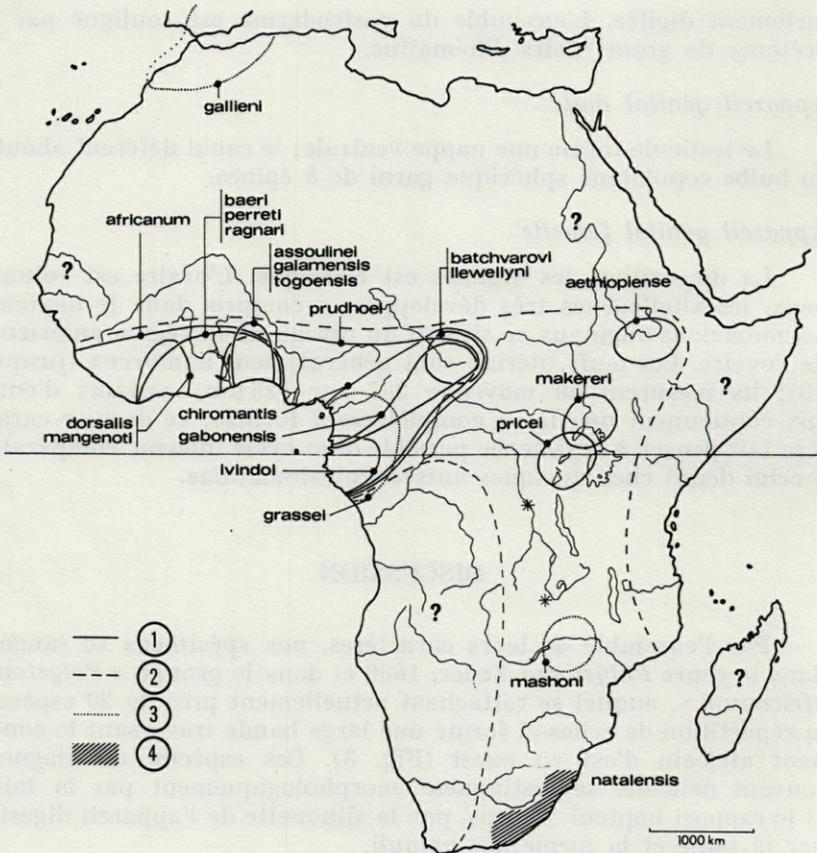


FIG. 3. — Distribution géographique des *Polystoma* d'Afrique (état provisoire correspondant aux données disponibles).

(1) Limites d'aire des espèces appartenant au groupe « *africanum* »; (2) Limite d'aire du groupe « *africanum* »; (3) Limites d'aires des *Polystomes* n'appartenant pas au groupe « *africanum* » *P. gallieni*, *P. grassei*, *P. mashoni*;
(4) Aire supposée de *Polystoma natalensis* n. sp.

N.B. : les deux astérisques portées au voisinage du fleuve Congo correspondent à deux mentions de *Polystomes* qui appartiennent vraisemblablement au groupe « *africanum* » mais qui n'ont pas été clairement déterminées; les « ? » indiquent des zones où pourraient se trouver des *Polystoma* mais qui n'ont fait l'objet d'aucune investigation.

sous-groupe 3 : les caecums axiaux sont très développés et leurs nombreuses anastomoses plus ou moins régulières forment un réseau. C'est le cas de *P. makereri* et *P. ragnari*.

Il est clair que nos spécimens se rangent dans le sous-groupe 2; ils doivent être distingués sur des critères complémentaires.

Parmi les espèces du sous-groupe 2, il est facile d'éliminer *P. aethiopiense*, *P. gabonensis* et *P. galamensis* qui, très grandes, ont de plus un rapport hapter/corps bien plus petit que celui de nos exemplaires. On peut également écarter *P. baeri*, *P. batchvarovi*, *P. ivindoi*, *P. perreti* qui ont des hamuli de morphologie différente. Enfin, *P. assoulinei* et *P. dorsalis* dont les caecums axiaux sont bien développés mais très peu digités, ne peuvent davantage convenir.

Restent *P. africanum* et *P. mangeloti*, avec lesquels nos spécimens présentent à première vue un certain nombre d'affinités. Cependant :

— par rapport à *P. africanum* (dont nous avons pu examiner le type, le co-type, et une collection rassemblée par R. BOURGAT au Togo), *P. natalensis* se distingue par un hapter relativement plus grand, des anastomoses plus découpées, des hamuli plus trapus, à lame moins élancée.

— par rapport à *P. mangeloti* (dont nous avons pu examiner les exemplaires récoltés par A.-M. MAEDER en Côte d'Ivoire), *P. natalensis* possède une taille de moitié plus petite, un hapter proportionnellement plus développé, et des hamuli à manche nettement plus long que la garde.

L'ensemble des caractères morphologiques de nos exemplaires permet donc de les séparer des *Polystoma* décrits jusqu'à ce jour. La découverte de cette nouvelle espèce, chez un hôte n'ayant semble-t-il fait l'objet d'aucune enquête parasitologique, confirme la spécificité remarquable des *Polystoma*, démontrée expérimentalement (COMBES, 1968) chez les espèces européennes, confirmée en Afrique expérimentalement (BOURGAT et SALAMI-CADOUX, 1977) et par une étude comparative très fine (BOURGAT, 1977)*.

La localisation géographique de *P. natalensis* est la plus australe connue en Afrique. Nous avons regroupé dans la figure 3 les aires supposées des différentes espèces du groupe « *africanum* » et des trois autres espèces de *Polystoma* d'Afrique, *P. gallieni*, *P. grassei* et *P. mashoni*. On voit qu'il existe une discontinuité entre *P. natalensis* et les autres espèces du groupe « *africanum* », mais nous pensons qu'elle résulte avant tout du manque de documents. La faune sud-africaine recèle probablement plusieurs espèces de *Polystoma* encore inconnues.

* Cette spécificité n'est pas admise par TINSLEY (1974); selon cet auteur, un même *Polystoma* pourrait se trouver chez des *Bufo*, *Rana* et *Ptychadaena*; bien qu'on doive s'attendre à des exceptions possibles à l'habituelle spécificité, cette affirmation nous paraît peu vraisemblable.

RÉSUMÉ

Polystoma natalensis est décrit d'après des exemplaires récoltés au Natal (Afrique du Sud) chez le Ranidae *Strongylopus grayi*. *P. natalensis* appartient au groupe « *P. africanum* » et se différencie des espèces voisines par un ensemble de caractères concernant la taille, l'importance du hapter, la morphologie de l'appareil digestif et des hamuli. Sa localisation géographique est la plus australe connue en Afrique.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BOURGAT, R., 1977. Etude comparative des Polystomes (Monogènes) de Ranidés (Anoures) du Sud Togo. Description de *Polystoma togoensis* n. sp. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, Paris, 3^e sér., n° 449, Zool. 312 : 447-463.
- BOURGAT, R., & M.L. SALAMI-CADOUX, 1977. Recherche expérimentale sur la spécificité parasitaire des Polystomes de *Bufo regularis*, *Rana galamensis* et *Hylarana albolabris* au Togo. *Bull. soc. Biol. Médic. Togo*, 3 : 1-2.
- COMBES, C., 1968. Biologie, écologie des cycles et biogéographie de Digènes et Monogènes d'Amphibiens dans l'Est des Pyrénées. *Mém. Mus. natn. Hist. nat.*, 51 (1) : 1-195.
- TINSLEY, R., 1974. A redescription of *Polystoma pricei* Vercammen-Grandjean, 1960 (Monogenoidea, Polystomatidae). *Rev. Zool. afr.*, 88 (1) : 165-174.

Reçu le 10 mai 1978

***POLYSTOMOIDES PLATYNOTAE* N. SP.
(MONOGENEA, POLYSTOMATIDAE),
PARASITE DU CHÉLONNIEN D'EAU DOUCE
NOTOCHELYS PLATYNOTA (GRAY, 1834)
EN MALAISIE**

par Claude COMBES et Klaus ROHDE *

*Département de Biologie Animale,
Université, 66025 Perpignan Cédex (France)*

** Department of Zoology, the University of New England,
Armidale N.S.W. 2351 (Australie)*

ABSTRACT

Description of *Polystomoides platynotae* n. sp., a mouth cavity parasite of the freshwater tortoise *Notochelys platynota* in Malaysia. The species is related to an eurasiatic group of *Polystomoides* species, but can be distinguished by morphological features, mainly concerning the haptor hooks and the genital spines.

L'examen d'un lot de Tortues d'eau douce de Malaisie a permis de récolter un Monogène parasite de la cavité buccale, dont nous donnons la description ci-après.

DESCRIPTION

HÔTE : *Notochelys platynota* (Gray, 1834) (Chélonien).

HABITAT : Cavité buccale.

LOCALITÉ : Malaisie.

MATÉRIEL DE DESCRIPTION : 2 exemplaires adultes.

Type et co-type déposés au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, sous les numéros 238 PE (lame Tj 50) et 239 PE (lame Tj 51).

Mensurations

Les mensurations du corps et des principaux organes des deux exemplaires sont données dans le tableau I.

TABLEAU I

Mensuration des deux exemplaires de *Polystomoides platynotae* n. sp. (lorsque deux dimensions sont données pour un organe, la première concerne la longueur et la deuxième concerne la largeur; les chiffres entre parenthèses indiquent des moyennes).

	EXEMPLAIRE N° 1	EXEMPLAIRE N° 2
Longueur totale	4,92 mm	5,22 mm
Largeur maximale	2,06 mm	1,61 mm
Longueur du haptéur	1,47 mm	1,44 mm
Largeur du haptéur	1,89 mm	1,82 mm
Entonnoir buccal	440 x 790 μ m	470 x 732 μ m
Pharynx	485 x 550 μ m	455 x 470 μ m
Ventouse haptoriale	(373 μ m)	(414 μ m)
Grands crochets externes	(100 μ m)	(108 μ m)
Grands crochets internes	(62 μ m)	(60 μ m)
Ovaire	285 x 115 μ m	300 x 95 μ m
Testicule	510 x 415 μ m	470 x 360 μ m
Bulbe copulateur	240 μ m	225 μ m
Longueur des épines génitales	60 à 70 μ m	60 à 68 μ m

Corps

Le corps est aplati, moyennement élancé, à forme classique de Polystomatidae. L'emplacement des ouvertures vaginales est assez nettement marqué par des mamelons latéraux situés au tiers antérieur de la longueur totale de l'animal.

Haptéur

Le haptéur représente un peu plus du quart de la longueur totale. Les ventouses des différentes paires sont circulaires et de

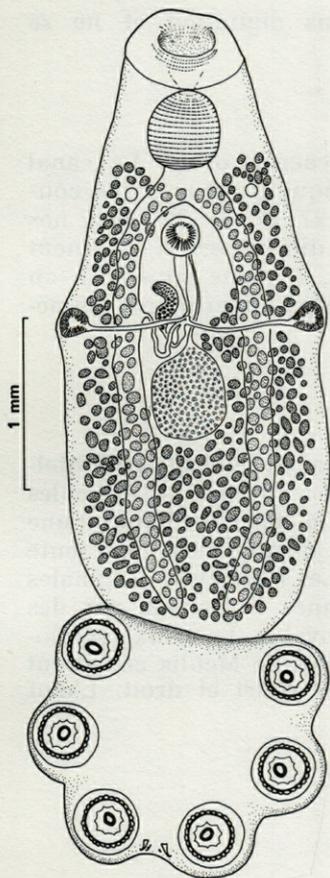


FIG. 1. — *Polystomoides platynotae* n. sp.
Vue ventrale.

diamètres semblables; elles sont de structure classique et portent un crocheton au centre de la concavité. Les grands crochets sont de dimensions nettement inférieures au diamètre ventousaire; ceux de la paire externe ne présentent pas de manche et de garde distincts: la pointe, fine et très recourbée, s'insère directement sur une base triangulaire aplatie; ceux de la paire interne ont un manche fin et rectiligne sur lequel s'insère une garde courte. Deux paires de crochetons s'observent à l'intérieur des crochets précédents.

Appareil digestif

L'entonnoir buccal est bien développé et précède un pharynx subsphérique puissant; l'œsophage est nul; les branches de l'appa-

reil digestif sont de calibre régulier, sans digitation et ne se rejoignent pas postérieurement.

Appareil génital mâle

Le testicule unique est ventral, intercaecal, ovale. Le canal déférent aboutit au bulbe copulateur sphérique porteur d'une couronne d'épines génitales, au nombre de 27 et de 30 chez nos individus; les épines sont de deux tailles différentes et alternent plus ou moins régulièrement, mais l'écart, à peine supérieur au 1/10^e de la longueur totale (racine comprise), n'apparaît pas immédiatement.

Appareil génital femelle

L'ovaire est petit, contourné, intercaecal et latéral. Les vitellogènes sont constitués d'un grand nombre de petits follicules formant deux champs qui s'affrontent sur la ligne médiane, d'une part au niveau de la bifurcation intestinale, d'autre part dans toute la zone post-testiculaire et pré-haptoriale. Les ouvertures vaginales sont très visibles, à bords finement festonnés et portées par des mamelons latéraux situés au niveau de l'ovaire. Le canal génito-intestinal est présent, côté ovaire. Les glandes de Mehlis encadrent l'ootype mais sont peu visibles, l'utérus est court et droit. L'œuf n'a pas été observé.

DISCUSSION

Par l'ensemble de leurs caractères, notamment les 2 paires de crochets et la disposition des organes génitaux, nos exemplaires sont à rapporter au genre *Polystomoides* Ward, 1917.

On connaît sur le continent eurasiatique six espèces de *Polystomoides* parasites de la cavité buccale, du pharynx ou de l'œsophage des Tortues d'eau douce*. Il s'agit de :

- P. ocellatum* (Rudolphi, 1819), parasite de *Emys orbicularis*;
- P. japonicum* Ozaki, 1935, parasite de *Clemmys japonica*;
- P. asiaticus* Rohde, 1965, parasite de *Cyclemys amboinensis*;
- P. renschi* Rohde, 1965, parasite de *Siebenrockiella crassicollis*;

* Le microbiotope indiqué pour *P. cyclemidis* est le gros intestin : ou bien il s'agit là d'une localisation réellement originale, ou bien les 2 exemplaires récoltés avaient été entraînés accidentellement dans le tractus digestif.

P. microrchis Fukui et Ozata, 1936, parasite de *Ocadia sinensis*;

P. cyclemidis Fischthal et Kuntz, 1964, parasite de *Cyclemys dentata*.

Tous les autres *Polystomoides* parasites de la cavité buccale sont américains. Tous les autres *Polystomoides* eurasiatiques sont parasites de la vessie urinaire.

Les six espèces ci-dessus sont très voisines quant à leur morphologie générale; en particulier l'organisation de l'appareil génital, y compris l'extension des vitellogènes, sont comparables. Elles ont été distinguées par les dimensions ou la forme des crochets, le nombre et les dimensions des épines génitales.

Nous avons regroupé dans le tableau II les données utilisables pour différencier nos spécimens des espèces voisines. Les valeurs sont des moyennes provenant, soit des publications des auteurs, soit dans le cas de *P. platynotae* et de *P. ocellatum* de l'examen des

TABLEAU II

Comparaison, d'après divers paramètres, des *Polystomoides* parasites de la région antérieure du tube digestif de Tortues d'Europe et d'Asie.

Toutes les valeurs données sont des moyennes et sont exprimées en mm (L et H) ou en μm (les autres).

L = longueur totale du ver; H = longueur du haptreur; EB = diamètre moyen de l'entonnoir buccal; Ph = diamètre moyen du pharynx; V = diamètre moyen des ventouses haptorales; C = longueur des grands crochets de la paire externe; EG(n) = nombre d'épines génitales; EG(L) = longueur des épines génitales

Les chiffres suivis d'une astérisque (*) ne sont pas donnés par l'auteur de la description, mais ont été obtenus à partir de ses schémas.

	L	H	H/L	EB	Ph	Ph/EB	V	C	C/V	EG(n)	EG(L)
<i>Polystomoides ocellatum</i>	3,5	1,1	0,31	370	270	0,78	335	66	0,20	23-41	36
<i>Polystomoides japonicum</i>	4,5	1,3	0,28	550*	375	0,68	325	80	0,25	31-39	43*
<i>Polystomoides asiaticus</i>	4,6	1,1	0,24	500	510	1,02	340	140	0,41	34-40	36 et 50
<i>Polystomoides renschi</i>	2,6	1,0	0,36	290	240	0,81	250	88	0,35	20-25	15 et 20
<i>Polystomoides microrchis</i>	5,3	1,3	0,25	550	450	0,86	400	100	0,25	42-47	81
<i>Polystomoides cyclemidis</i>	2,7	0,8	0,29	310	260	0,83	257	81	0,32	32	24 et 34
<i>Polystomoides platynotae</i>	5,1	1,4	0,28	610	490	0,81	393	103	0,26	27-30	60 et 69

spécimens en notre possession **. Par ailleurs, nous avons établi (Fig. 2) une comparaison des grands crochets, encore que celle-ci

** Pour *P. ocellatum*, il s'agit de 4 exemplaires récoltés chez *Emys orbicularis* en Corse par M. L.-Ph. KNOEPFLER; nous n'avons pu utiliser pour cette espèce les données, anciennes et très imprécises, de la littérature (à l'exception du nombre d'épines génitales pour lequel nous donnons la fourchette résultant de l'ensemble des observations).

exige une grande prudence dans l'interprétation; il existe en effet une possibilité de variation individuelle et, suivant l'orientation du crochet par rapport au plan de la préparation, un crochet de type *g*, par exemple, peut apparaître sous l'aspect *e*.

Il apparaît que *P. platynotae* n. sp. se différencie de :

P. ocellatum par la taille des crochets, du pharynx et des épines génitales;

P. japonicum par la forme des crochets et le nombre d'épines génitales;

P. asiaticus par les rapports Ph/E, C/V, et la forme des crochets;

P. renschi par le rapport H/L, les dimensions des épines génitales et la forme des crochets;

P. cyclemidis par la dimension des épines génitales et la forme des crochets.

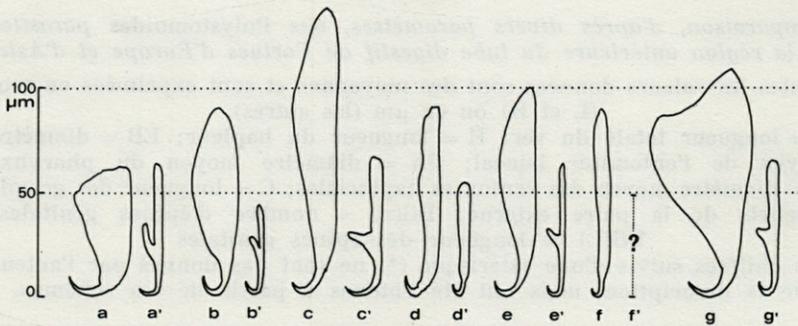


FIG. 2. — Grands crochets des *Polystomoides* parasites de la région antérieure du tube digestif des Tortues d'Europe et d'Asie. Pour chaque espèce est dessiné un crochet de la paire externe (à gauche) et un crochet de la paire interne (à droite).

a et a' : *P. ocellatum* (exemplaires récoltés en Corse). b et b' : *P. japonicum* (d'après OZAKI, 1935); c et c' : *P. asiaticus* (d'après ROHDE, 1965); d et d' : *P. renschi* (d'après ROHDE, 1965); e et e' : *P. microrchis* (d'après FUKUI et OGATA, 1936); f et f' : *P. cyclemidis* (d'après FISCHTHAL et KUNTZ, 1964; la forme des crochets de la paire interne n'est pas connue); g et g' : *P. platynotae* (d'après le type).

Il est clair cependant que toutes les espèces citées, y compris *P. platynotae*, sont étroitement apparentées et de séparation morphologique délicate. Il est souhaitable que des études sur les oncomiracidiums et des recherches expérimentales sur la spécificité vis-à-vis des hôtes, viennent compléter dans l'avenir la diagnose des parasites adultes.

RÉSUMÉ

Description de *Polystomoides platynotae* n. sp., parasite de la cavité buccale de la Tortue d'eau douce *Notochelys platynota* en Malaisie. L'espèce est apparentée à un groupe eurasiatique d'espèces de *Polystomoides* mais se distingue par des caractères morphologiques concernant en particulier les crochets du hapter et les épines génitales.

BIBLIOGRAPHIE

- FISCHTHAL J.H. & R.E. KUNTZ, 1964. A monogenetic and seven digenetic trematodes of Amphibians and Reptiles from Palawan Island, Philippines. *Proc. Helminth. Soc. Wash.*, 31 (2) : 230-240.
- FUKUI T. & T. OGATA, 1936. On three species of Trematodes from *Ocadia sinensis* (Gray). *Vol. jubil. Prof. Yoshida*, 2 : 187-202.
- OZAKI, Y., 1935. Studies on the frog-trematode *Diplorchis ranae*. I. Morphology of the adult form with a review of the family Polystomatidae. *J. Sci. Hiroshima Univ. B.1*, 3 (16) : 193-225.
- ROHDE, K., 1965. Studies on the genus *Polystomoides* Ward, 1917 (Monogenea). I. Description of 4 Malayan species, a key to the known species, and a comparison of the subcuticular layer in *Polystomoides* and some digenetic trematodes. *Zool. Jb. Syst.*, 92 : 345-368.

Reçu le 10 mai 1978.

**A NEW CYCLOPID
FROM SUBTERRANEAN PHREATIC WATERS
OF GREECE
ACANTHOCYCLOPS
(ACANTHOCYCLOPS) CEPHALLENUS N. SP.
(CRUSTACEA : COPEPODA)**

by Giuseppe L. PESCE

Zoological Institute of University of L'Aquila, Italy

ABSTRACT

During researches still in progress on the biology of underground phreatic waters of Greece, fairly large numbers of interstitial cyclopid copepods were obtained from fresh-water wells of Epirus and of the Island of Cephalonie (PESCE and coll., 1978; MAGGI and PESCE, 1978).

Among these materials two new species of the genus *Acanthocyclops* Kiefer were identified, of which one, *A. (Megacyclops) dussarti*, from Epirus, has been recently described (PESCE and MAGGI, 1977); the second, from the Island of Cephalonie, is reported in the present paper.

ACANTHOCYCLOPS (ACANTHOCYCLOPS) CEPHALLENUS n. sp.

Material

1 ♀ (holotype) and 1 ♂ (allotype), completely dissected and mounted in Faure solution on microscope slides labelled GA.1-GA.2; 35 paratypes (♂♂, ♀♀ and juveniles), preserved in alcohol 70° and glycerol, or dissected and mounted in Faure solution on microscope slides labelled GA.3-GA.27. Greece, Ag. Ephinia (Cepha-

lonie), station G.57, fresh-water well (water level on 0.70 m; water depth 6.50 m; temperature : 16.5 °C; pH : 7.3; bottom sediment composed of small limestone detritus; coll. Pesce, Maggi and Miranda, 7 may 1977). Accompanying fauna : amphipods (*Salentinella angelieri*), microparasellid isopods (*Microcharon latus*), harpacticoid copepods, ostracods, nematods, gastropods and some mosquito larvae.

Holotype and allotype deposited at the « Museo Civico di Storia Naturale di Verona », Italy; paratypes deposited at the Zoological Institute, University of L'Aquila, Italy (author's collection).

Description (female)

A large *Acanthocyclops*, well over 1350 μm long (including furcal rami; not including furcal setae, antennae and antennulae). Genital segment short, with *receptaculum seminis* not well defined; other abdominal segments subequal in size and much larger than long; posterior margin of each segment indented except the last one, which bears a range of numerous small spinules. Anal operculum well developed and armed with numerous thin hairs on each lobe.

Antennula

It is composed of 17 articles; articles 1,4 and 7 are the longest ones; article 12 bears a long aesthete which reaches up one half of the article 15.

Antenna

4-segmented and armour with numerous setae of different length, some of which are plumose.

Trunk limbs

All rami are three-segmented. The spine formula of the exopodites 3 is : 2 3 3 3. The setae formula is the following :

	P ₁	P ₂	P ₃	P ₄
art. 1	1/1	1/1	1/1	1/1
art. 2	1/2	1/2	1/2	1/2
art. 3	4/4	4/4	4/4	4/2

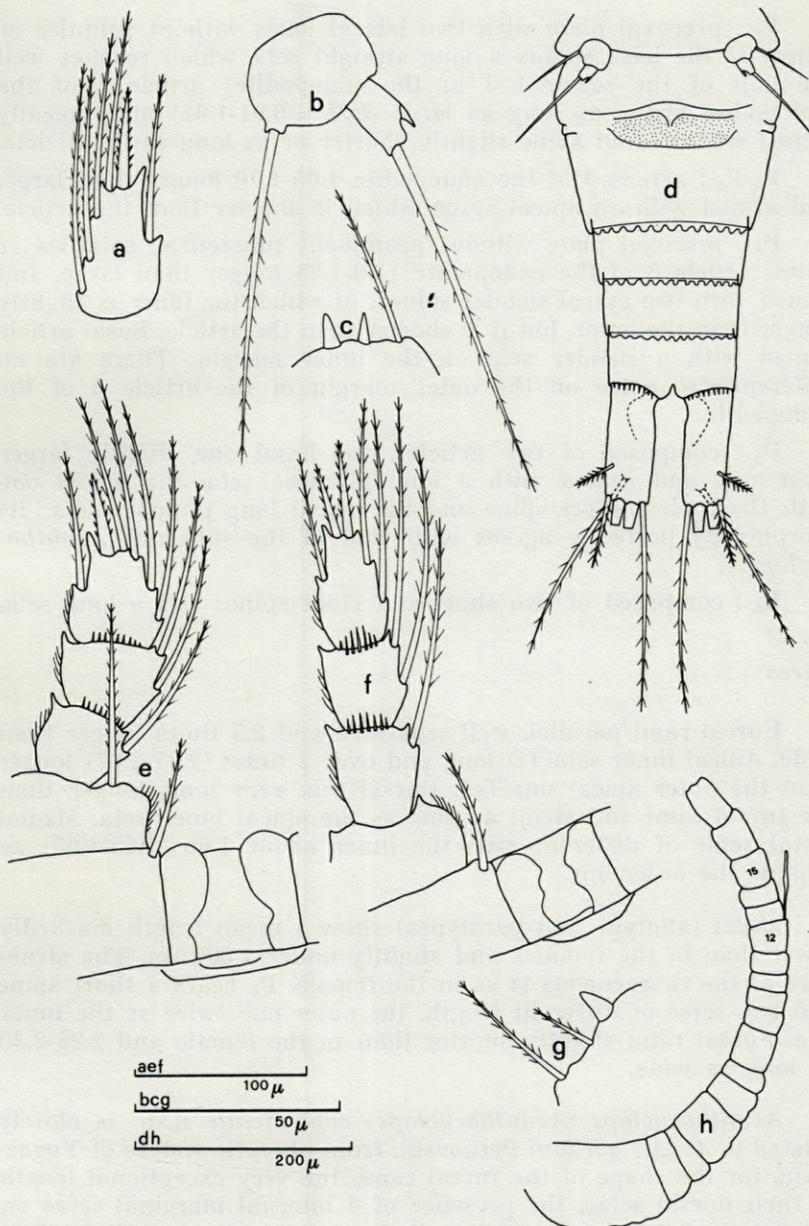


FIG. 1. — *Acanthocyclops (Acanthocyclops) cephalenus* n.sp.
 a : article 3 of the endopodite of P₃; b : P₅; c : P₆, female; d : abdomen and furca, ventral view; e : endopodite P₁; f : endopodite P₄; g : P₆, male; h : antennula.

P₁ : precoxal plate with two lateral lobes without spinules or hairs; at the base stands a long straight seta which reaches well the half of the segment 3 of the endopodite; article 3 of the endopodite about as long as large ($L/l = 0.91-1.01$) and apically armed with a stout spine slightly shorter or as long as the article.

P₂-P₃ : article 3 of the endopodite 1.65-1.70 longer than large, and armed with an apical spine which is shorter than the article.

P₄ : precoxal plate without prominent tubercles, spinules or hairs; article 3 of the endopodite 1.60-1.65 longer than large, and armed with two apical slender spines, of which the inner is slightly longer than the outer, but it is shorter than the article. Basal article armed with a slender seta on the inner margin. There are no differentiated setae on the outer margin of the article 3 of the endopodite.

P₅ : composed of two articles, the basal one slightly larger than long and armed with a long plumose seta, the apical one with the typical short spine and the apical long plumose seta; its morphology perfectly agrees with that of the subgenus *Acanthocyclops*.

P₆ : composed of two short and stout spines and a long seta.

Furca

Furcal rami parallel, well separated and 2.5 times longer than wide. Apical inner seta (Ti) long and over 2 times (2.37-2.67) longer than the outer apical one (Te). Dorsal seta very long, longer than the furcal rami and about as long as the apical inner seta. Medial distal setae of different size, the inner about 1.60 (1.55-1.65) as long as the outer one.

Males (allotype and paratypes) show a mean length markedly lower than in the females and slightly under 1 000 μm . The structure of the thoracopods is as in the female. P₆ bears a short spine and two setae of different length, the outer one twice as the inner one. Furcal rami slightly shorter than in the female and 2.25-2.30 as long as wide.

Acanthocyclops (Acanthocyclops) cephalenus n.sp. is closely related to *A. (A.) gordani* Petkovski, from phreatic waters of Yugoslavia, for the shape of the furcal rami, the very exceptional length of their dorsal setae, the presence of 4 internal marginal setae on the article 3 of the exopodites P₁-P₄; moreover, as well as Petkovski pointed out in *A. (A.) gordani*, the new species shows features of both the subgenus *Acanthocyclops* and *Megacyclops*, but

for the morphology of P_5 it is to be considered as a true *Acanthocyclops*. Particularly, for the shortness of the furcal rami as well as for its ecology the new species could be considered in the same phyletic line of the following other subterranean species of the genus: *A. (A.) kieferi* (Chappuis 1925) from the underground waters of Rumania, Yugoslavia and Germany; *A. (A.) rhenanus* Kiefer 1937 from a cave in Spain and *A. (A.) sensitivus* (Greater et Chappuis 1914) from the phreatic habitat of Europe (Germany, Belgium, Austria, etc.).

From all the above species, as well as from the others of the genus, *A. (A.) cephalenus* n.sp. differs by the remarkable shortness of the furcal rami, the mean ratio between the inner and the outer apical setae on the furcal rami, the shape of the precoxal plate of P_4 , the morphology and the armature of the endopodite 3 of P_4 and the shortness of the spine on the article 3 of the endopodite of P_1 .

ACKNOWLEDGMENTS

Many thanks are due to Bernard Dussart and T. Petkovski for reading the manuscript and for generous and valuable advice.

RÉSUMÉ

Description d'un Cyclopidé troglobie nouveau, *Acanthocyclops (Acanthocyclops) cephalenus* n. sp., provenant des eaux souterraines phréatiques de l'île de Céphalonie (Grèce). La nouvelle espèce se rapproche de *A. (A.) gordani* Petkovski des eaux souterraines de la Yougoslavie; comme celle-ci, la nouvelle espèce est, par certains caractères, intermédiaire entre *Acanthocyclops* et *Megacyclops*.

A. (A.) cephalenus n. sp. se distingue de toutes les autres espèces du genre par les branches furcales très courtes, par la longueur considérable des soies dorsales des branches furcales et par la forme et l'ornementation de l'endopodite de P_1 et de P_4 .

BIBLIOGRAPHY

- MAGGI, D. and G.L. PESCE, 1978. Cyclopidés des eaux souterraines phréatiques de la Grèce du Nord (Crustacea: Copepoda). Act. du 1^{er} Symp. Int. sur la Zoogéogr. et l'Ecol. de la Grèce et des régions avoisinantes, Athènes, avril 1978.

- PESCE, G.L., R. ARGANO and D. MAGGI, 1978. Biological researches on the subterranean phreatic waters of Northern Greece. Act. du 1^{er} Symp. Int. sur la Zoogéogr. et l'Ecol. de la Grèce et des régions avoisinantes, Athènes, avril 1978.
- PESCE, G.L. and D. MAGGI, 1977. Un nouveau cyclopite des eaux souterraines phréatiques de Grèce : *Acanthocyclops (Megacyclops) dussarti* n. sp. *Vie Milieu*, 27 (1 C) : 77-82.
- PETKOVSKI, T.K., 1971. Einige neue und seltene subterrane Cyclopiden (Crustacea Copepoda) aus Jugoslawien. *Acta Mus Macedonici Sci. Nat.*, 12 (5) : 77-113.

Reçu le 8 mai 1978.

RESUME

Les auteurs ont étudié les Cyclopidés trouvés dans les eaux souterraines phréatiques de Grèce. Ils ont découvert une nouvelle espèce de Cyclopidés, *Acanthocyclops (Megacyclops) dussarti* n. sp. Les caractéristiques morphologiques et taxonomiques de cette espèce sont décrites. Les auteurs ont également étudié les relations entre les Cyclopidés et les autres organismes de ces eaux souterraines.

Les auteurs ont étudié les Cyclopidés trouvés dans les eaux souterraines phréatiques de Grèce. Ils ont découvert une nouvelle espèce de Cyclopidés, *Acanthocyclops (Megacyclops) dussarti* n. sp. Les caractéristiques morphologiques et taxonomiques de cette espèce sont décrites. Les auteurs ont également étudié les relations entre les Cyclopidés et les autres organismes de ces eaux souterraines.

BIBLIOGRAPHIE

ARGANO, R. and G.L. PESCE, 1978. Cyclopidés des eaux souterraines phréatiques de Grèce. Act. du 1^{er} Symp. Int. sur la Zoogéogr. et l'Ecol. de la Grèce et des régions avoisinantes, Athènes, avril 1978.

CYCLOPIDAE DES EAUX SOUTERRAINES DE L'ILE DE MAJORQUE (ESPAGNE)

par Françoise LESCHER-MOUTOUÉ

Laboratoire souterrain du C.N.R.S., 09410 Moulis

ABSTRACT

Cyclopidae (Crustacea Copepoda) which have been studied here have been collected in Majorca island in the karstic waters (caves and springs) and the river underflow. Among the seventeen species and subspecies recognized, twelve had never been recorded in the Balearic islands, and one is described for the first time : *Diacyclops balearicus*.

Three troglobiont Cyclopidae have been recognized : genus *Speocyclops* with the species *Sp. hellenicus*, *Halicyclops troglodytes* and *Thermocyclops stephanidesi*. *Eucyclops* aff. *hadjebensis* is close to a North African form. The other species are frequently encountered in Western Europe and some are largely recorded in the subterranean waters.

The precise distribution of *H. troglodytes* and *Th. stephanidesi* in the Mediterranean basin is given.

Les seuls travaux auxquels nous puissions nous référer à ce jour mentionnant la présence de Cyclopidés dans les eaux douces et saumâtres de l'île de Majorque sont dus aux recherches de MARGALEF (1953 a et b). Les neuf espèces signalées par cet auteur sont toutes largement réparties en Europe continentale : *Halicyclops neglectus*, *Macrocyclops albidus*, *Eucyclops serrulatus*, *Tropocyclops prasinus*, *Paracyclops fimbriatus*, *Acanthocyclops* (*Megacyclops*) *viridis viridis*, *A. bicuspidatus odessanus*, *Microcyclops rubellus*, *Thermocyclops crassus*.

C'est en 1970-1971 que des chercheurs roumains, conduits par M. le Professeur Traian Orghidan, firent des prospections dans différents biotopes hypogés de l'île (ORGHIDAN et coll., 1975) : ils

signalent, en particulier, la capture en plusieurs localités de Copépodes Cyclopidés.

J'ai indiqué (LESCHER-MOUTOUÉ, 1976) que Jordi Comas i Navarro a récolté en août 1975 le premier Cycloptide appartenant à un genre troglobie, *Speocyclops*, dans la grotte de Can Sion, à Soller. Une telle découverte permettait de penser que les eaux souterraines de Majorque pouvaient recéler également d'autres Copépodes intéressants.

C'est pourquoi, en collaboration avec Mlle Nicole GOURBAULT, Chargée de recherche au C.N.R.S., j'ai fait une série de prélèvements du 22 au 27 mai 1976, au cours d'une mission qui nous a été accordée par le Muséum et le Centre National de la Recherche Scientifique; différents biotopes susceptibles d'héberger notamment des Cyclopidés souterrains ont été prospectés.

Je signalerai également dans cette note les Cyclopidés reconnus dans des échantillons qui m'ont été confiés par MM. Jordi Comas i NAVARRO (août 1975) et Angel GINÉS (octobre 1976).

I. — LISTE DES ESPÈCES PAR LOCALITÉS

(Les formes troglobies sont signalées par un astérisque).

Palma. — (1) Cova de Génova : pêche dans les gours (24 mai 1976) :

Eucyclops serrulatus.

Soller. — (2) Cova dets Estudiants : pêche dans les gours (15 août 1975) (leg. J. Comas i Navarro) :

Paracyclops fimbriatus, *Diacyclops languidoides clandestinus*.

La Calobra. — (3) Entre La Calobra et Soller : pêche dans un abreuvoir (26 mai 1976) :

Paracyclops fimbriatus, *Eucyclops* aff. *hadjebensis*, *Diacyclops languidoides badeniae*.

(4) Faune interstitielle du torrent de Pareis : sondages Bouch (26 mai 1976), prélèvements en eaux saumâtres et douces :

**Halicyclops troglodytes*, *Halicyclops rotundipes*, *Diacyclops languidoides badeniae*.

Lluc. — (5) Entre La Calobra et Lluc : pêche dans le bassin d'une source captée (22 mai 1976) :

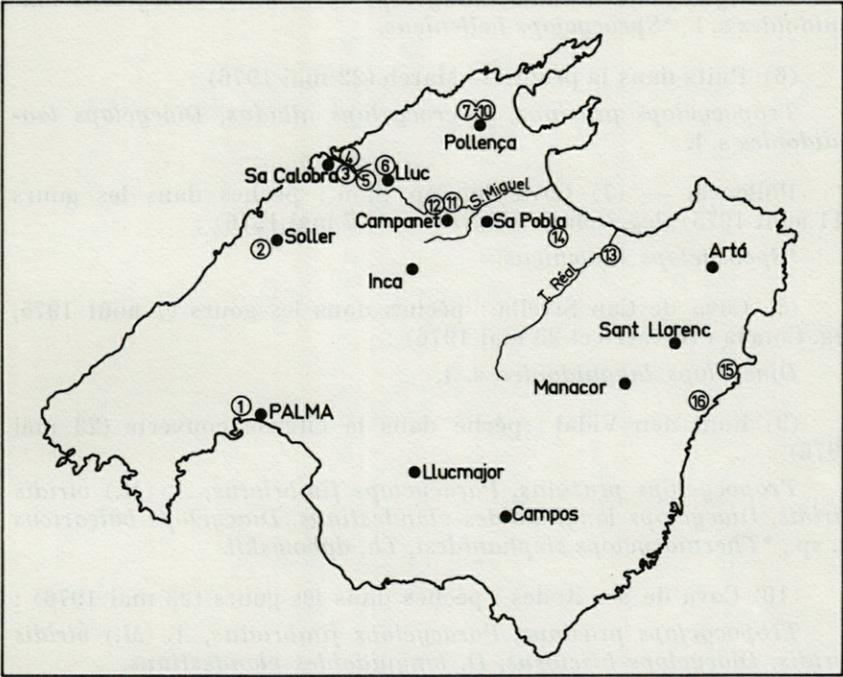


FIG. 1. — Localisation des stations de prélèvements.

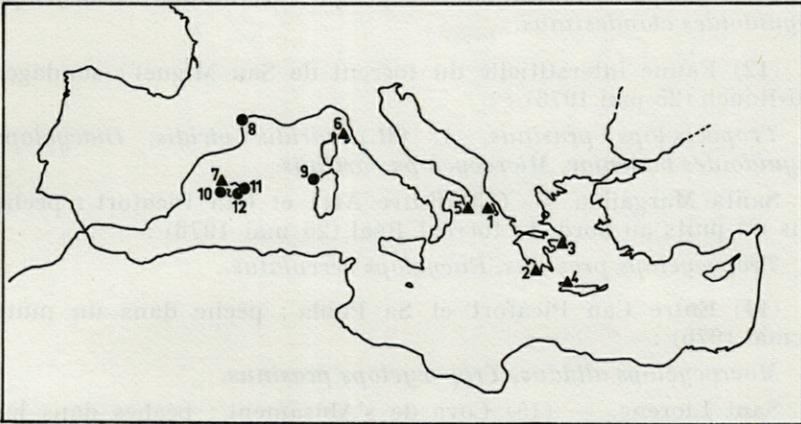


FIG. 2. — Carte de répartition de *Halicyclops troglodytes* (stations 8 à 12) et de *Thermocyclops stephanidesi* (stations 1 à 7).

Paracyclops fimbriatus, *Eucyclops serrulatus*, *Diacyclops languidoides* s. l., **Speocyclops hellenicus*.

(6) Puits dans la propriété March (22 mai 1976) :

Tropocyclops prasinus, *Macrocyclus albidus*, *Diacyclops languidoides* s. l.

Pollença. — (7) Cova de Can Sion : pêches dans les gours (11 août 1975) (leg. Comas i Navarro et 27 mai 1976) :

**Speocyclops hellenicus*.

(8) Cova de Can Sivella : pêches dans les gours (7 août 1975, leg. Comas i Navarro et 23 mai 1976) :

Diacyclops languidoides s. l.

(9) Font den Vidal : pêche dans la citerne couverte (23 mai 1976) :

Tropocyclops prasinus, *Paracyclops fimbriatus*, *A. (M.) viridis viridis*, *Diacyclops languidoides clandestinus*, *Diacyclops balearicus* n. sp., **Thermocyclops stephanidesi*, *Th. dybowskii*.

(10) Cova de Ses Rodes : pêches dans les gours (23 mai 1976) :

Tropocyclops prasinus, *Paracyclops fimbriatus*, *A. (M.) viridis viridis*, *Diacyclops bisetosus*, *D. languidoides clandestinus*.

Campanet. — (11) Cova de Campanet : pêches dans les gours (25 mai 1976) :

Paracyclops fimbriatus, *Eucyclops serrulatus*, *Diacyclops languidoides clandestinus*.

(12) Faune interstitielle du torrent de San Miguel : sondages Bou-Rouch (25 mai 1976) :

Tropocyclops prasinus, *A. (M.) viridis viridis*, *Diacyclops languidoides badeniae*, *Microcyclus varicans*.

Santa Margalida. — (13) Entre Arta et Can Picafort : pêche dans un puits au bord du torrent Real (25 mai 1976) :

Tropocyclops prasinus, *Eucyclops serrulatus*.

(14) Entre Can Picafort et Sa Pobla : pêche dans un puits (25 mai 1976) :

Macrocyclus albidus, *Tropocyclops prasinus*.

Sant Llorenç. — (15) Cova de s'Abisament : pêches dans les gours (octobre 1976, leg. A. Ginés) :

**Halicyclops troglodytes*, *Diacyclops languidoides clandestinus*.

Manacor. — (16) Cova dels Hams : pêches dans le lac (25 mai 1976) :

**Halicyclops troglodytes*.

Les stations sont indiquées sur la figure 1*.



II. — LISTE DES ESPÈCES CAPTURÉES

Sous-famille des Halicyclopinæ :

**Halicyclops troglodytes* Kiefer, 1954, *Halicyclops rotundipes* Kiefer, 1935.

Sous-famille des Eucyclopinæ :

Macrocyclus albidus (Jurine, 1820), *Eucyclops serrulatus* (Fischer, 1851), *Eucyclops* aff. *hadjebensis* Kiefer, 1926, *Tropocyclops prasinus* (Fischer, 1860), *Paracyclops fimbriatus* (Fischer, 1853).

Sous-famille des Cyclopinæ :

Acanthocyclops (Megacyclops) viridis viridis (Jurine, 1820), *Diacyclops bisetosus* (Rehberg, 1880), *D. languidoides* (Lilljeborg, 1901), *D. languidoides clandestinus* (Kiefer, 1926), *D. languidoides badeniae* (Kiefer, 1933), *Diacyclops balearicus* n. sp., *Microcyclops varicans* (Sars, 1863), **Speocyclops hellenicus* Lindberg, 1953, **Thermocyclops stephanidesi* Kieder, 1938, *Thermocyclops dybowskii* (Landé, 1890).

III. — REMARQUES SUR QUELQUES ESPÈCES

Halicyclops troglodytes Kiefer.

Quelques individus ont été capturés, les uns dans les grottes (une femelle et un copépodite à la Cova dels Hams, deux mâles à la Cova de s'Abisament), les autres par sondage tubé dans le sous-écoulement du torrent de Paréis (plusieurs adultes et jeunes).

* Je remercie bien sincèrement MM. Angel GINÉS et Leonardo LLORENS, et les membres du Grupo Espeleológico de Palma de Mallorca, grâce auxquels la visite de certaines stations a été possible.

Les figures au trait de cette note ont été exécutées par M^{me} Jacqueline DAFIS que je remercie chaleureusement.

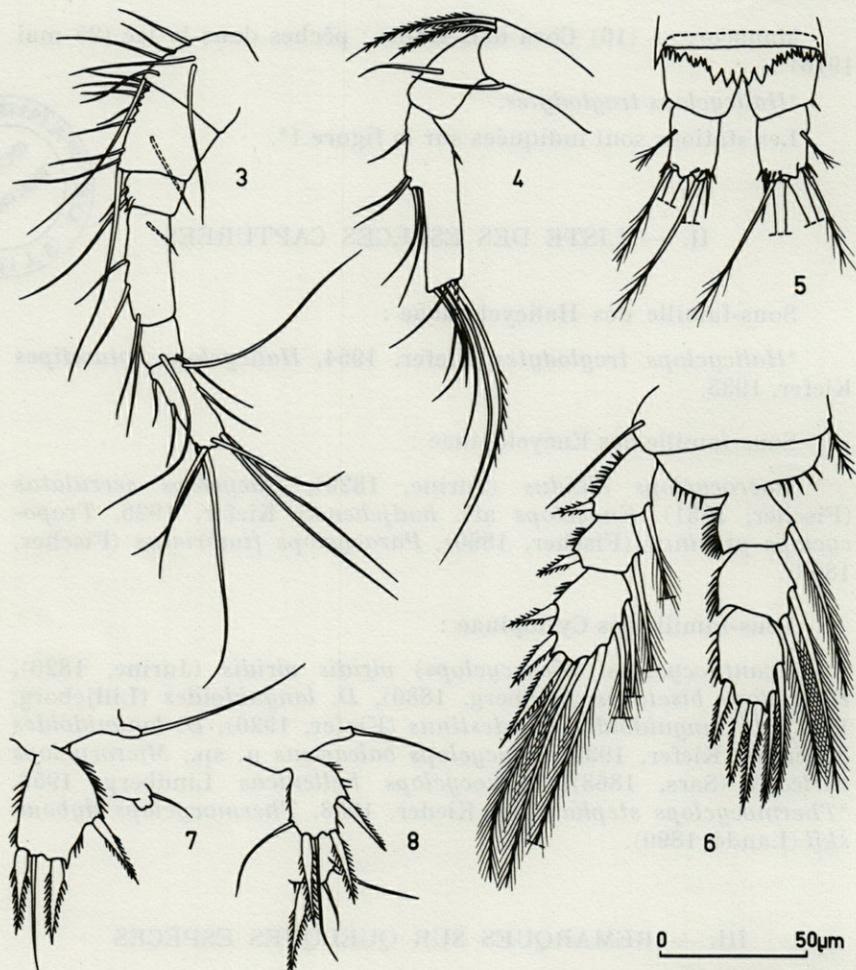


FIG. 3 à 8. — *Halicyclops troglodytes*. Femelle, 3 : antennule; 4 : antenne; 5 : branches furcales en vue dorsale; 6 : P4; 7 : P5 et P6. Mâle, 8 : P5 et P6.

Les exemplaires examinés sont conformes aux descriptions fournies par KIEFER (1954) et LINDBERG (1956 b) et seules quelques figures complémentaires sont présentées ici.

Mensurations de la femelle de la grotte dels Hams : longueur globale égale à $467\ \mu\text{m}$ (un peu contractée); branches furcales près de 1,3 fois plus longues que larges ($L = 23,8\ \mu\text{m}$, $l = 18,7\ \mu\text{m}$). Soies terminales furcales mesurant de l'intérieur vers l'extérieur :

Ti : Tmi : Tme : Te : (Sd) = 13,6 μm : 360 μm : 182 μm : 30,6 μm : (59,5 μm). Segment génital légèrement plus long que large. Dents dorsales de la membrane du troisième segment abdominal nettement plus courtes sur les régions latérales. Endopodites 3 de P4 presque 1,5 fois plus longs que larges (L = 32,2 μm , l = 21,85 μm); les épines apicales mesurent, l'interne, 37,95 μm et l'externe, 31,05 μm .

Décrit à la suite de sa capture dans la grotte des Fées, à Leucate dans l'Aude (France) par KIEFER en 1954, *H. troglodytes* n'avait été retrouvé qu'une seule fois en Sardaigne, dans la grotte Foiba della Dragonera près d'Alguero (LINDBERG, 1956 b). Sa présence dans trois localités Majorquines, deux grottes sur la côte est et dans le sous-écoulement du torrent de Paréis sur la côte ouest, laisse à penser que cette espèce doit être largement répartie dans les eaux souterraines saumâtres de Majorque; ces récoltes permettent ainsi de préciser la distribution géographique de *H. troglodytes* dans la partie occidentale du bassin méditerranéen (Fig. 2). Enfin, il doit s'agir d'une espèce troglobie puisque toutes les captures recensées à ce jour ont été effectuées dans des biotopes souterrains.

Eucyclops aff. hadjebensis Kiefer.

Nombreux individus trouvés dans un abreuvoir alimenté par une source karstique, sur la route menant de La Calobra à Soller.

Femelle. — Matériel examiné : 9 exemplaires.

Longueur moyenne sans les soies furcales : 886 μm (de 860 à 950 μm). Cinquième segment thoracique frangé latéralement de cils raides. Fine membrane hyaline dentée sur la bordure postérieure des segments abdominaux, dernier segment bordé de spinules. Antennules de douze articles, dépassant l'extrémité du premier segment thoracique; les trois derniers articles présentent une étroite membrane hyaline au bord lisse. Branches furcales de 4,5 fois à 5,1 fois plus longues que larges (en moyenne : L = 115 μm , l = 24,5 μm). Serra bien développée d'environ 15 spinules, s'étendant sur un peu plus de la moitié de la bordure externe des branches furcales; les spinules distales sont un peu plus longues que les proximales. Bordure interne des branches furcales glabre. Soies apicales des furca mesurant de l'intérieur vers l'extérieur : 52,5 μm : 469 μm : 299 μm : 53 μm ; soie latérale très courte, soie dorsale plus courte que la terminale externe. Les soies apicales externes sont robustes, spiniformes, non effilées à leur extrémité, présentant de ce fait une forme en lame de poignard. Les soies apicales médianes sont très caractéristiques, d'aspect spiniforme, avec un revêtement de cils denses et courts.

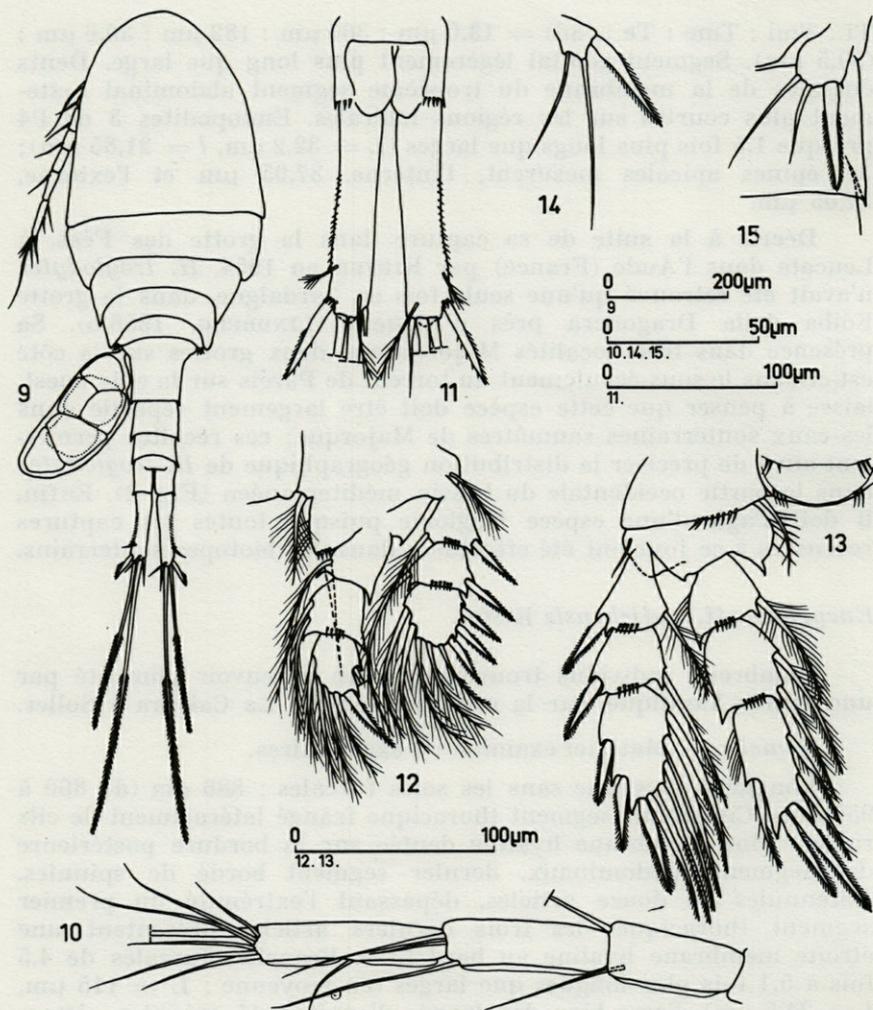


FIG. 9 à 15. — *Eucyclops* aff. *hadjebensis*. Femelle, 19 : habitus, vue dorsale; 10 : extrémité distale de l'antennule; 11 : branches furcales, vue dorsale; 12 : P1; 13 : P4; 14 : P5; Mâle, 15 : P6.

Formule des épines des pattes natatoires : 3.4.4.3. Les épines, tant sur les exopodites que sur les endopodites de P4 sont lancéolées; cette structure est encore observable, quoique moins nette, sur P2 et P3, alors que sur P1 les épines n'ont aucun caractère notable. En outre, toutes les soies des articles terminaux des endo-

podites et des exopodites de P4 sont spiniformes; il en est de même pour les soies les plus apicales de P3 et de P2; sur P1, les soies sont normales. Endopodite 3 de P4 environ 2,2 fois plus long que large; épine terminale interne un peu plus longue que l'épine externe et que l'article lui-même.

Mensurations concernant l'endopodite 3 de P4 et ses épines terminales pour deux femelles :

- L = 61,2 μm , l = 28,9 μm
épine int. = 68 μm , épine ext. = 52,7 μm .
- L = 57,8 μm , l = 25,5 μm
épine int. = 68 μm , épine ext. = 51 μm .

Cinquième paire de pattes thoraciques assez comparable à celle de *E. serrulatus*; l'épine interne est très puissante et lancéolée, la soie externe est de la longueur de cette épine, cependant que la soie médiane est une fois et demie plus longue.

Une femelle ovigère portait sur le côté gauche un sac renfermant sept œufs.

Mâle. — Matériel examiné : 7 exemplaires.

Longueur moyenne sans les soies furcales : 738 μm (de 701 à 766 μm). Branches furcales de 3,35 à 3,6 fois plus longues que larges (en moyenne : L = 79,5 μm , l = 22,9 μm). Longueur des soies furcales terminales de l'intérieur vers l'extérieur : 40 μm : 404 μm : 255 μm : 43 μm .

Sixième paire de pattes avec une puissante épine interne lancéolée et deux soies dont l'externe est en moyenne aussi longue que l'épine, la médiane étant toujours plus courte; l'épine atteint la bordure postérieure du deuxième segment abdominal.

Par une série de caractères, ce Cycloptide évoque *E. hadjebensis* Kiefer, connu du Maroc (KIEFER, 1926 et 1928) et de l'Algérie (ROY et GAUTHIER, 1927) : les soies apicales médianes furcales sont spiniformes, recouvertes d'une ciliature courte mais dense, bien typique; les endopodites 3 de P4 présentent aussi des soies spiniformes. Sur les P5, et sur la P6 du mâle, les épines internes ont un aspect en lame de poignard (alors qu'elles sont normalement effilées chez *E. serrulatus*). Cependant, il faut noter des différences par rapport à la description originale d'*E. hadjebensis* dans laquelle la soie médiane de P5 serait aussi longue que l'épine, la soie interne étant plus courte; sur la P6 du mâle, les trois appendices sont de longueurs comparables, l'épine atteignant seulement les trois quarts du deuxième segment abdominal; la soie furcale interne est plus longue que l'externe et elle est ciliée; l'endopodite 3 de P4 est seulement 1,9 fois plus long que large; enfin, les branches furcales seraient seulement trois fois plus longues que larges, mais parfois

plus longues, et la serra est moins développée que dans le cas du *Eucyclops* de Majorque. Néanmoins, ces différences pourraient être dues à des variations d'ordre intraspécifique.*

Diacyclops balearicus n. sp.

Matériel examiné : 4 femelles et 2 mâles capturés dans le puits Font den Vidal (Pollença).

Femelle. — Longueur sans les soies furcales : 460 à 505 μm . Antennule de onze articles atteignant, lorsqu'elle est rabattue, le bord postérieur du céphalothorax; sur le huitième article, on observe un bâtonnet sensitif dont l'extrémité atteint le bord distal du neuvième article. Segment génital plus large que long ($L = 73 \mu\text{m}$, $l = 85 \mu\text{m}$), réceptacle séminal occupant toute la partie antérieure du segment.

Branches furcales quatre fois plus longues que larges (de 3,8 à 4,4 fois) (en moyenne : $L = 60 \mu\text{m}$, $l = 15 \mu\text{m}$). Longueur des soies furcales terminales, de l'intérieur vers l'extérieur, et de la soie dorsale : 20 μm : 318 μm : 163 μm : 34,5 μm (60,5 μm). Soie interne fine et glabre; ciliature des soies médianes, dorsale et latérale difficilement observable.

Formule d'articulation des pattes natatoires : 2-2/3-2/3-3/3-3. Formule des épines des articles distaux des exopodites : 5-4-4-4, et des endopodites : 4-5-4-2. Premières paires de pattes présentant les caractéristiques suivantes : épine basale longue, atteignant la moitié de l'article distal de l'exopodite, soie basale très longue, épines de l'exopodite à extrémité étirée en filament. Sur les quatre paires de pattes, les soies terminales externes des endopodites sont plus de deux fois plus longues que les épines distales. Endopodite 3 de P4 une fois et demie plus long que large ($L = 25 \mu\text{m}$, $l = 17 \mu\text{m}$); l'épine apicale interne mesure, en moyenne, 26,8 μm et l'externe 23,5 μm . Chez une femelle, les endopodites 3 de P4 offraient la particularité d'avoir une seule épine apicale, l'externe ($L = 23$ et 24 μm).

Cinquième paire de pattes biarticulée, de type *Diacyclops* : épine distale interne approximativement de la longueur de l'article (ciliature non discernable), insérée en position subapicale; soie

* M. Daniel GUIRAL, que je remercie ici vivement, m'a confié un prélèvement effectué en avril 1978 à Madère, dans une vasque creusée au pied d'une falaise et alimentée par des suintements de la roche. Quelques exemplaires d'*E. hadjebensis* se trouvaient là dont une femelle ovigère (10 œufs par sac) qui présentait les mensurations suivantes : $L/1 \text{ BFu} = 3,71$ ($L = 88,4 \mu\text{m}$, $l = 23,8 \mu\text{m}$); soies furcales (de l'intérieur vers l'extérieur) : 52 μm , 401 μm , 244 μm , 44 μm ; $L/1 \text{ Enp3 P 4} = 2,06$ ($L = 56,1 \mu\text{m}$, $l = 27,2 \mu\text{m}$).

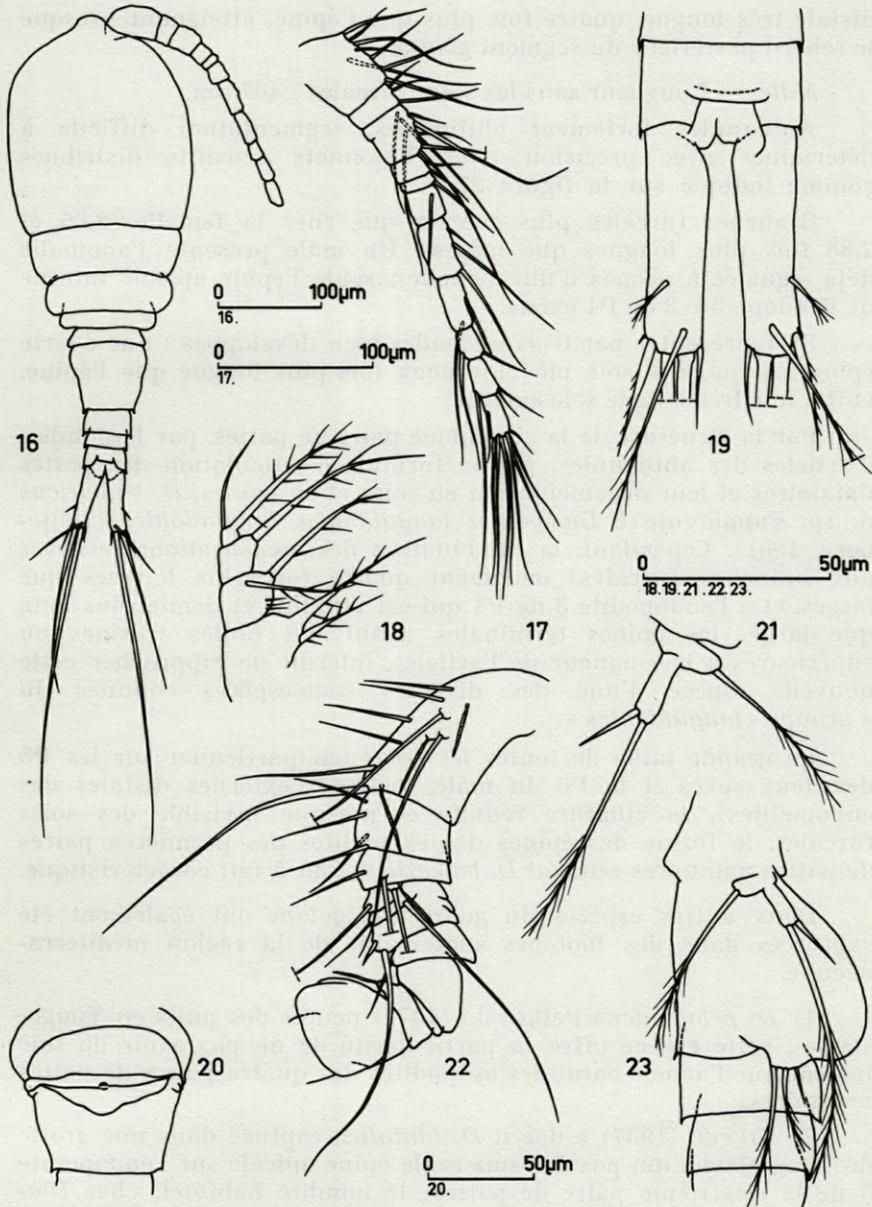


FIG. 16 à 23. — *Diacyclops balearicus* n. sp. Femelle, 16 : habitus, vue dorsale; 17 : antenne; 18 : maxillipède; 19 : branches furcales, vue dorsale; 20 : segment génital et réceptacle séminal; 21 : P5. Mâle, 22 : partie proximale de l'antennule; 23 : profil de l'abdomen, P5 et P6.

distale très longue, quatre fois plus que l'épine, atteignant presque le rebord postérieur du segment génital.

Mâle. — Longueur sans les soies furcales : 467 μm .

Antennules fortement chitinisées, segmentation difficile à déterminer avec précision; cinq bâtonnets sensitifs distribués comme indiqué sur la figure 27.

Branches furcales plus courtes que chez la femelle (2,66 et 2,88 fois plus longues que larges). Un mâle présente l'anomalie déjà signalée à propos d'une femelle : seule l'épine apicale interne de l'endopodite 3 de P4 existe.

P6 représentée par trois addendes bien développés : une courte épine interne, une soie médiane deux fois plus longue que l'épine, enfin, une très longue soie externe.

Par la structure de la cinquième paire de pattes, par le nombre d'articles des antennules, par la formule d'articulation des pattes natatoires et leur ornementation en soies et en épines, *D. balearicus* n. sp. s'apparente à *Diacyclops languidoides languidoides* (Lilljeborg, 1901). Cependant, la combinaison des mensurations relatives aux branches furcales, seulement quatre fois plus longues que larges, et à l'endopodite 3 de P4 qui est une fois et demie plus long que large (les épines terminales ayant des tailles voisines ou supérieures à la longueur de l'article), interdit de rapprocher cette nouvelle espèce d'une des diverses sous-espèces connues du « groupe - *languidoides* ».

La grande taille de toutes les soies (en particulier sur les P5 des deux sexes et la P6 du mâle, les soies externes distales des endopodites), la ciliature réduite et presque invisible des soies furcales, la forme des épines des exopodites des premières paires de pattes natatoires rendent *D. balearicus* tout à fait caractéristique.

Deux autres espèces du genre *Diacyclops* ont également été capturées dans des biotopes souterrains de la région méditerranéenne.

1) *D. pelagicus* Petkovski (1971) peuple des puits en Yougoslavie : cette espèce offre la particularité de ne pas avoir de soie interne sur l'article basal des exopodites des quatre paires de pattes natatoires.

2) KIEFER (1937) a décrit *D. tantalus*, capturé dans une grotte de Yougoslavie, qui possède une seule épine apicale sur l'endopodite 3 de la quatrième paire de pattes; le nombre habituel, chez *Diacyclops*, de cinq addendes terminaux est conservé puisque on observe une soie à la place de l'épine interne. J'ai noté, au sujet d'un mâle et d'une femelle de *D. balearicus*, la présence d'une

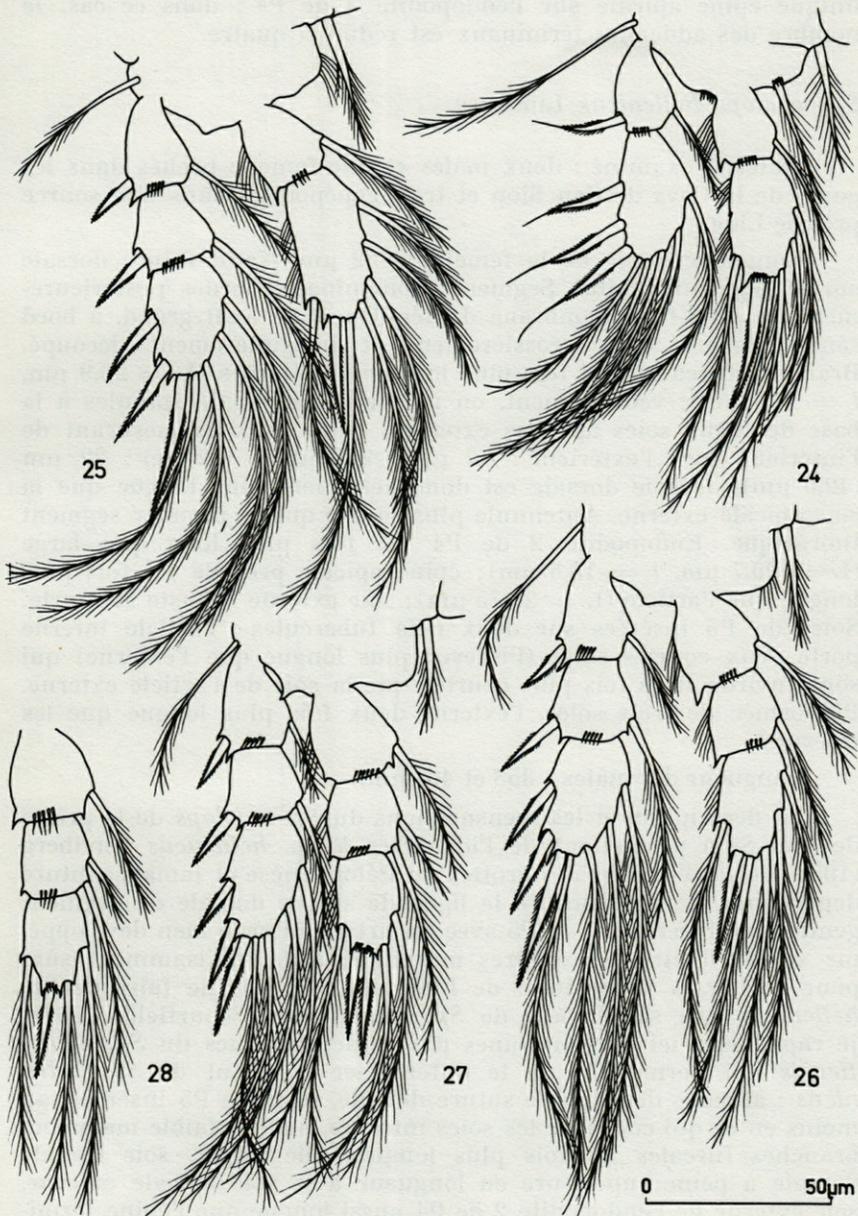


FIG. 24 à 28. — *Diacyclops balearicus* n. sp. Femelle, 24 : P1; 25 : P2; 26 : P3; 27 : P4; 28 : endopodite de P4 chez une femelle anormale.

unique épine apicale sur l'endopodite 3 de P4 : dans ce cas, le nombre des addendes terminaux est réduit à quatre.

Speocyclops hellenicus Lindberg.

Matériel examiné : deux mâles et une femelle pêchés dans les gours de la Cova de Can Sion et trois copépodites dans une source près de Lluc.

Longueur totale de la femelle : 452 μm . Nette suture dorsale sur le segment génital. Segments abdominaux bordés postérieurement par une fine membrane dentée. Opercule anal grand, à bord semi-circulaire mais grossièrement et irrégulièrement découpé. Branches furcales 1,54 fois plus longues que larges ($L = 28,9 \mu\text{m}$, $l = 18,7 \mu\text{m}$); ventralement, on note une rangée de spinules à la base des deux soies apicales externes. Soies furcales mesurant de l'intérieur vers l'extérieur : 17 μm : 229 μm : 122 μm : 22 μm (42,5 μm); la soie dorsale est donc nettement plus longue que la soie apicale externe. Antennule plus courte que le premier segment thoracique. Endopodite 2 de P4 1,5 fois plus long que large ($L = 20,7 \mu\text{m}$, $l = 13,8 \mu\text{m}$); épine apicale près de 1,4 fois plus longue que l'article ($L = 28,75 \mu\text{m}$); soie externe robuste et courte. Soies de P5 insérées sur deux nœuds tubercules : l'article interne porte deux courtes soies (l'interne plus longue que l'externe) qui sont environ trois fois plus courtes que la soie de l'article externe. P6 formée de trois soies, l'externe deux fois plus longue que les internes.

Longueur des mâles : 358 et 401 μm .

La description et les mensurations du *Speocyclops* de la grotte de Can Sion permettent de l'identifier à *Sp. hellenicus* Lindberg (1953) découvert dans des grottes du Péloponnèse et jamais capturé depuis lors. La présence de la ligne de suture dorsale du segment génital, la structure de la P5 avec un article interne bien développé, me semblent être des critères morphologiques suffisamment sûrs pour rejeter la proposition de LINDBERG (1956 a) de faire de *Sp. hellenicus* une sous-espèce de *Sp. demetiensis* (Scourfield, 1932); je rappellerai ici quelques-unes des caractéristiques du *Sp. demetiensis* qui permettent de le différencier aisément de *Sp. hellenicus* : absence de ligne de suture dorsale, soies de P5 insérées, au moins en ce qui concerne les soies internes, sur un faible mamelon, branches furcales 1,3 fois plus longues que larges, soie furcale dorsale à peine supérieure en longueur à la soie apicale externe, soie externe de l'endopodite 2 de P4 aussi longue que l'épine terminale, cet article étant aussi long que large (d'après le dessin de l'auteur).

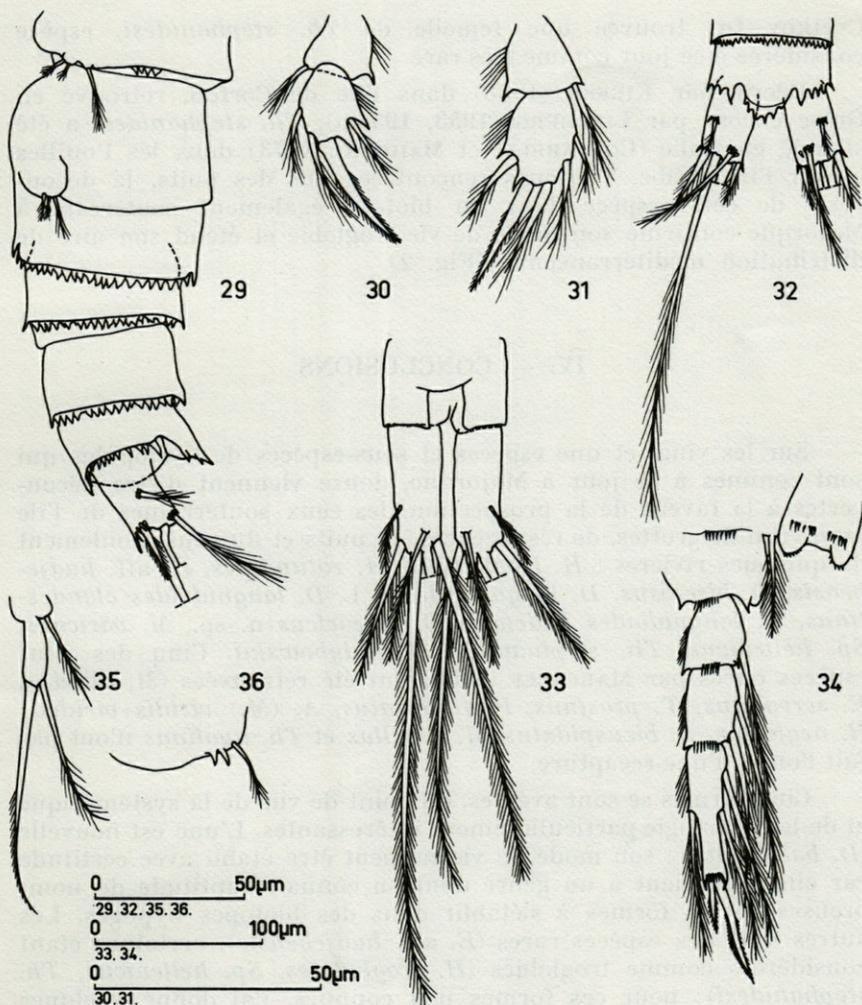


FIG. 29 à 32. — *Speocyclops hellenicus*. Femelle, 29 : abdomen, vue de profil, P5 et P6; 30 : endopodite de P1; 31 : endopodite de P4. Mâle, 32 : branches furcales, vue dorsale.

FIG. 33 à 36. — *Thermocyclops stephanidesi*. Femelle, 33 : branches furcales, vue dorsale; 34 : endopodite de P4; 35 : P5; 36 : P6.

Thermocyclops stephanidesi Kiefer.

Le puits Font den Vidal est une citerne couverte alimentée par des eaux d'origine karstique. Dans un prélèvement effectué au filet

Cvetkov fut trouvée une femelle de *Th. stephanidesi*, espèce considérée à ce jour comme très rare.

Décrit par KIEFER (1938) dans l'île de Corfou, retrouvé en Grèce encore par LINDBERG (1953, 1956 a), *Th. stephanidesi* a été signalé en Italie (COTTARELLI et MAIOLINI, 1973) dans les Pouilles et sur l'île d'Elbe. Toujours rencontrée dans des puits, la découverte de cette espèce dans un biotope également souterrain à Majorque confirme son mode de vie troglobie et étend son aire de distribution méditerranéenne (Fig. 2).

IV. — CONCLUSIONS

Sur les vingt et une espèces et sous-espèces de Cyclopidés qui sont connues à ce jour à Majorque, douze viennent d'être découvertes à la faveur de la prospection des eaux souterraines de l'île au niveau de grottes, de résurgences, de puits et du sous-écoulement de quelques rivières : *H. troglodytes*, *H. rotundipes*, *E. aff. hadjebensis*, *D. bisetosus*, *D. languidoides* s. l., *D. languidoides clandestinus*, *D. languidoides badeniae*, *D. balearicus* n. sp., *M. varicans*, *Sp. hellenicus*, *Th. stephanidesi*, *Th. dybowskii*. Cinq des neuf espèces citées par MARGALEF (1953) ont été retrouvées (*M. albidus*, *E. serrulatus*, *T. prasinus*, *P. fimbriatus*, *A. (M.) viridis viridis* ; *H. neglectus*, *D. bicuspidatus*, *M. rubellus* et *Th. hyalinus* n'ont pas fait l'objet d'une recapture.

Cinq formes se sont avérées, du point de vue de la systématique, et de leur écologie particulièrement intéressantes. L'une est nouvelle (*D. balearicus*) : son mode de vie ne peut être établi avec certitude car elle appartient à un genre dont on connaît l'aptitude de nombreuses de ses formes à s'établir dans des biotopes hypogés. Les autres sont des espèces rares (*E. aff. hadjebensis*), certaines étant considérées comme troglobies (*H. troglodytes*, *Sp. hellenicus*, *Th. stephanidesi*) ; pour ces formes peu connues, j'ai donné quelques compléments aux diagnoses originales.

Ainsi, il apparaît que la faune des Cyclopidés des eaux douces et saumâtres de l'île de Majorque est bien diversifiée. La prospection des eaux souterraines vient de permettre, plus particulièrement, de découvrir des formes typiquement inféodées à ces milieux. Déjà connues de quelques localités du bassin méditerranéen, leur aire de distribution se trouve ainsi élargie. Il serait intéressant de poursuivre ces recherches relatives aux Cyclopidés hypogés dans les îles de la Méditerranée occidentale, à propos desquelles, dès 1955, LINDBERG notait l'indigence de nos connaissances.

RÉSUMÉ

Les Cyclopidae (Crustacés Copépodes) qui font l'objet de cette note ont été récoltés à Majorque dans les eaux karstiques (grottes et résurgences) et le milieu hyporhéique. Parmi les dix-sept espèces et sous-espèces recensées, douze sont nouvelles pour les Baléares, une est décrite ici pour la première fois : *Diacyclops balearicus*.

Trois formes troglodytes ont été reconnues : le genre *Speocyclops* avec l'espèce *Sp. hellenicus*, *Halicyclops troglodytes* et *Thermocyclops stephanidesi*. *Eucyclops* aff. *hadjebensis* se rattache à une forme d'Afrique du Nord. Les autres Cyclopidés sont fréquents en Europe occidentale et certains sont largement répartis dans les eaux souterraines.

La distribution de *H. troglodytes* et de *Th. stephanidesi* dans le bassin méditerranéen est précisée.

BIBLIOGRAPHIE

- COTTARELLI, V. et B. MAIOLINI, 1973. « *Thermocyclops stephanidesi* » Kiefer, Ciclopoide (Crust. Copepoda) di acque freatiche, nuovo per la fauna italiana. *Notiz. Circ. Speleol. romano*, 18 (2) : 37-42.
- KIEFER, F., 1926. Diagnosen neuer Süswasser-Copepoden aus Afrika. *Zool. Anz.*, 66 (9-12) : 262-269.
- KIEFER, F., 1928. Beitrag zur Kenntnis der Freilebenden Copepoden Marokkos. *Bull. Soc. Sci. Nat. Phys. Maroc*, 8 (4-6) : 88-106.
- KIEFER, F., 1937. Über zwei Höhlencyclopiden (Crust. Cop.) aus Jugoslawien. *Zool. Anz.*, 119 (1-2) : 16-19.
- KIEFER, F., 1938. Ein neuer Cyclopoide (Crust. Cop.) von der Insel Korfu. *Zool. Anz.*, 123 (4) : 96-98.
- KIEFER, F., 1954. Einige Cyclopiden aus südfranzösischen Höhlen. *Notes biospéol.*, 9 : 157-165.
- LESCHER-MOUTOUÉ, F., 1976. *Speocyclops cantabricus* n. sp., Crustacé Copépoide Cyclopoide des eaux souterraines du nord de l'Espagne; actuelle répartition du genre dans ce pays. *Ann. Spéleol.*, 31 : 85-89.
- LINDBERG, K., 1953. Cyclopidés (Crust. Cop.) de la Grèce. *Prak. Hell., Hydrobiol. Inst.*, 6 : 19-39.
- LINDBERG, K., 1955. Contribution à l'étude de la faune d'eau douce de Corse. Copépodes. *Vie Milieu*, 6 (2) : 241-247.
- LINDBERG, K., 1956 a. Cyclopidés (Crust. Cop.) de Crète avec une liste de Crustacés divers recueillis dans le lac de Kourna. *Acta Mus. Macedonici Sci. Nat.*, 4 : 97-120.

- LINDBERG, K., 1956 b. Cyclopides (Crustacés Copépodes) de la Sardaigne. *Mem. Soc. Entomol Ital.*, **35** : 71-79.
- MARGALEF, R., 1953 a. Materiales para la hydrobiologia de la isla de Mallorca. *Publ. Inst. Biol. Apl., Barc.*, **15** : 100-102.
- MARGALEF, R., 1953 b. Los Crustaceos de las aguas continentales ibéricas. *Inst. For. Invest. Exp. comun.* : 1-243.
- ORGHIDAN, T., M. DUMITRESCO et M. GEORGESCO, 1975. Mission biospéologique « Constantin Dragan » à Majorque (1970-1971). Première note : Arachnides (Araneae et Pseudoscorpionidea). *Trav. Inst. Spéol. « Emile Racovitza »*, **14** : 9-33.
- PETKOVSKI, T.K., 1971. Einige neue und seltene subterrane Cyclopiden (Crustacea Copepoda) aus Jugoslawien. *Acta Mus. Macedonici Sci. Nat.*, **12** (5) : 77-113.
- ROY, J. et H. GAUTHIER, 1927. Sur les Copépodes d'Algérie et Tunisie (eaux douces et eaux saumâtres). *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **52** : 558-575.
- SCOURFIELD, D.J., 1932. A new species of *Cyclops* found on the Cliff-face at Tenby (*Cyclops* (*Bryocyclops*) *demetiensis* sp. n.). *Ann. Mag. Nat. Hist.*, **10** (10) : 559-570.

Reçu le 20 juillet 1978.

UNE NOUVELLE FORME BIOLOGIQUE
EU-ÉDAPHIQUE D'ACARIEN
AKROSTOMMA CORALLOIDES N. SP.
LABIDOSTOMMIDAE AVEUGLE

par Michel BERTRAND et Yves COINEAU

Laboratoire de Zoogéographie, Université Paul-Valéry, 34032 Montpellier
Laboratoire Arago, Université de Paris VI, 66650 Banyuls-sur-Mer

ABSTRACT

The authors describe a new blind species of Labidostommidae from southern France, *Akrostomma coralloides*, closely allied to *A. grandjeani* Robaux 1977, from California. Owing to its morphology and its ecology this species appears to be a fine example of eu-edaphic biological form.

La grande majorité des Labidostommidae est pourvue d'une paire d'yeux latéraux et d'un œil antérieur. Il existe toutefois quelques formes qui semblent liées à une vie endogée et qui présentent plusieurs stades de régression des formations oculaires.

On assiste tout d'abord à la disparition de l'œil médian antérieur avec réduction des yeux latéraux : *Dicatriella fungifera* Feider et Vasiliu 1970 et *Akrostomma grandjeani* Robaux 1977. On connaît enfin des formes complètement aveugles :

- *Labidostomma glymma* Grandjean 1942
- *L. jacquemarti* Coineau 1964
- *Dicatriella caeca* Feider, Vasiliu et Magda Calugar 1974.

Akrostomma coralloides n. sp. appartient à cette dernière catégorie. Cette espèce de la région méditerranéenne française est manifestement très proche d'*Akrostomma grandjeani*, décrite de Californie.

Les espèces aveugles ont une taille nettement plus petite que les autres; la réduction de la taille et des formations oculaires caractérisent d'ailleurs les formes biologiques eu-édaphiques.

1. — MATÉRIEL ÉTUDIÉ

Les animaux qui font l'objet de ce travail ont été récoltés aux environs de Banyuls, (vallée de la Baillaurie, route de Pouade) sous maquis bas, versant exposé au nord, dans des prélèvements d'humus et de sol profond. Les récoltes de cette espèce sont très aléatoires dans la station et leur présence dans les échantillons n'est pas systématique. Les prélèvements ont été effectués en avril et mai. Seuls des adultes ont été récoltés. Les femelles étaient porteuses d'un ou deux œufs.

Type dépôt

Syntype : 1 mâle et 2 femelles déposés dans la collection d'Acarologie du Muséum National d'Histoire naturelle de Paris, France.

2. — DESCRIPTION

Akrostomma coralloides n. sp. est une espèce de petite taille et de coloration jaune pâle. Les dimensions extrêmes obtenues sur les exemplaires étudiés varient pour la plus grande longueur, sans les chélicères, de 366 μ à 415 μ correspondant à des largeurs respectives de 212 μ à 235 μ .

Les femelles sont de taille légèrement plus importante que les mâles : 390 μ à 415 μ , contre 366 μ à 388 μ . Le contour est très semblable à celui de *A. grandjeani*; il s'en distingue toutefois par une proéminence frontale plus obtuse. Comme pour cette espèce les reliefs fondamentaux dorsaux décrits par GRANDJEAN sont considérablement estompés. L'échancrure *ech* est toutefois visible (Fig. 1, A).

La dépression post-boithridique postérieure est soulignée par un sillon paraxial.

Les surfaces dorsales et ventrales sont entièrement recouvertes d'alvéoles hexagonaux très irréguliers. Ces alvéoles sont semblables au type C de GRANDJEAN 1942 (crassalvéoles de FEIDER et VASILIU, 1968). Certaines cristules pénètrent profondément dans les alvéoles. Celles-ci ont des parois plus épaisses que chez *Labidostomma*

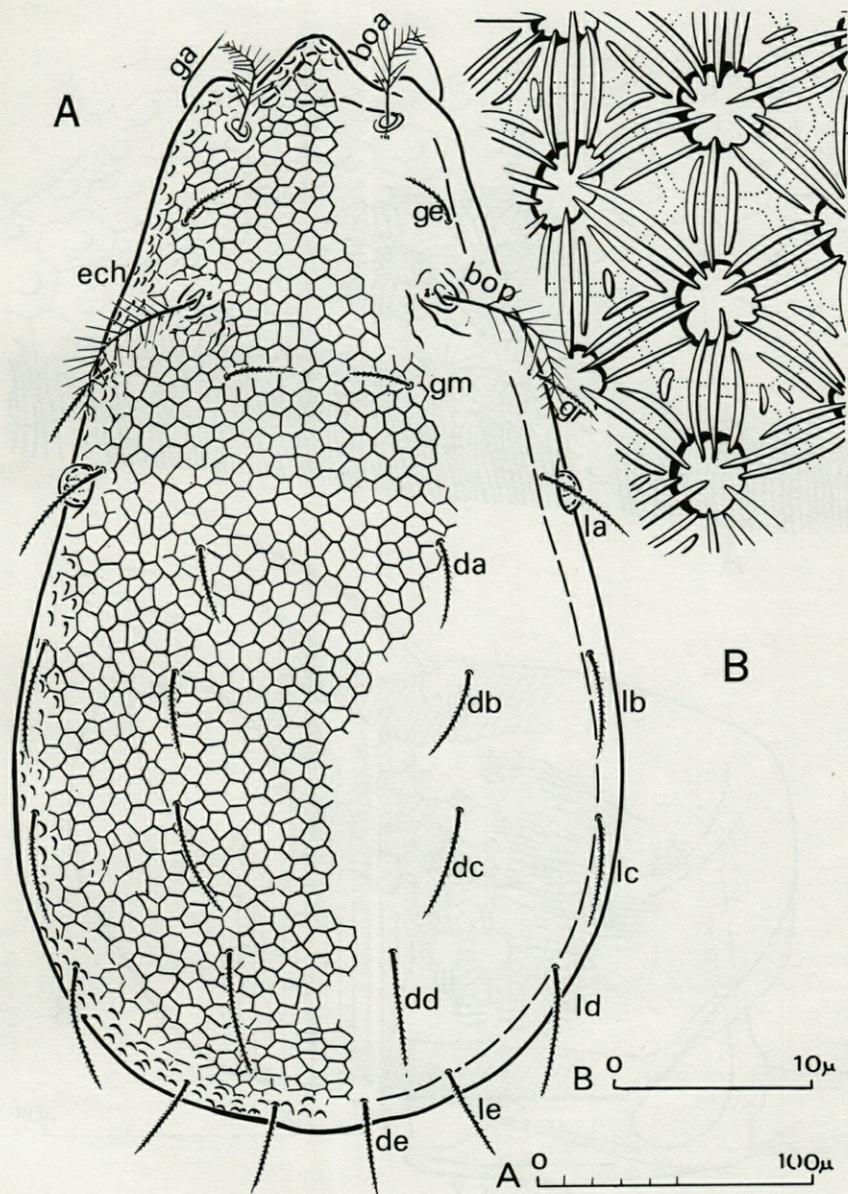


FIG. 1. — *A. coralloides* n. sp. A : bouclier dorsal d'une femelle; B : détail des alvéoles dorsales.

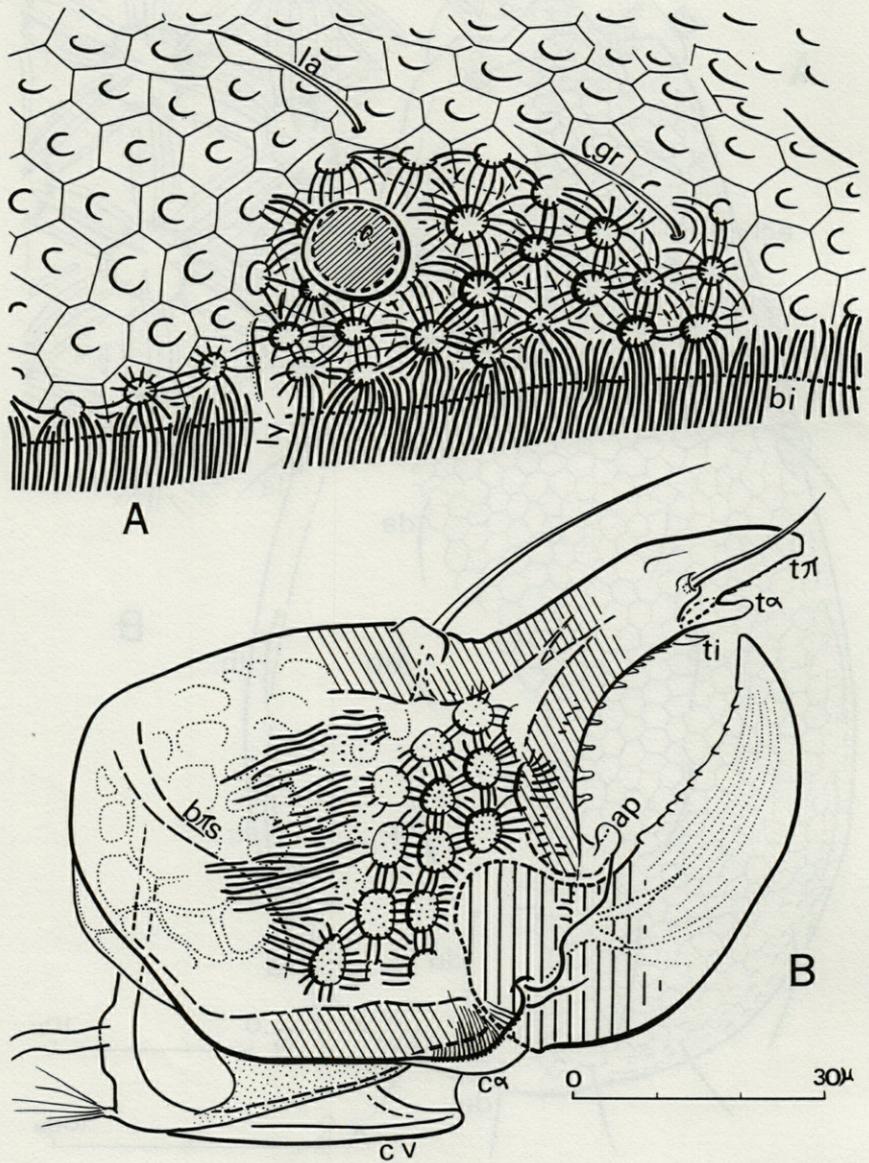


FIG. 2. — *A. coralloides* n. sp. A : zone oculo-pustulaire vue latérale; B : chelicère droite, vue antiaxiale d'une femelle.

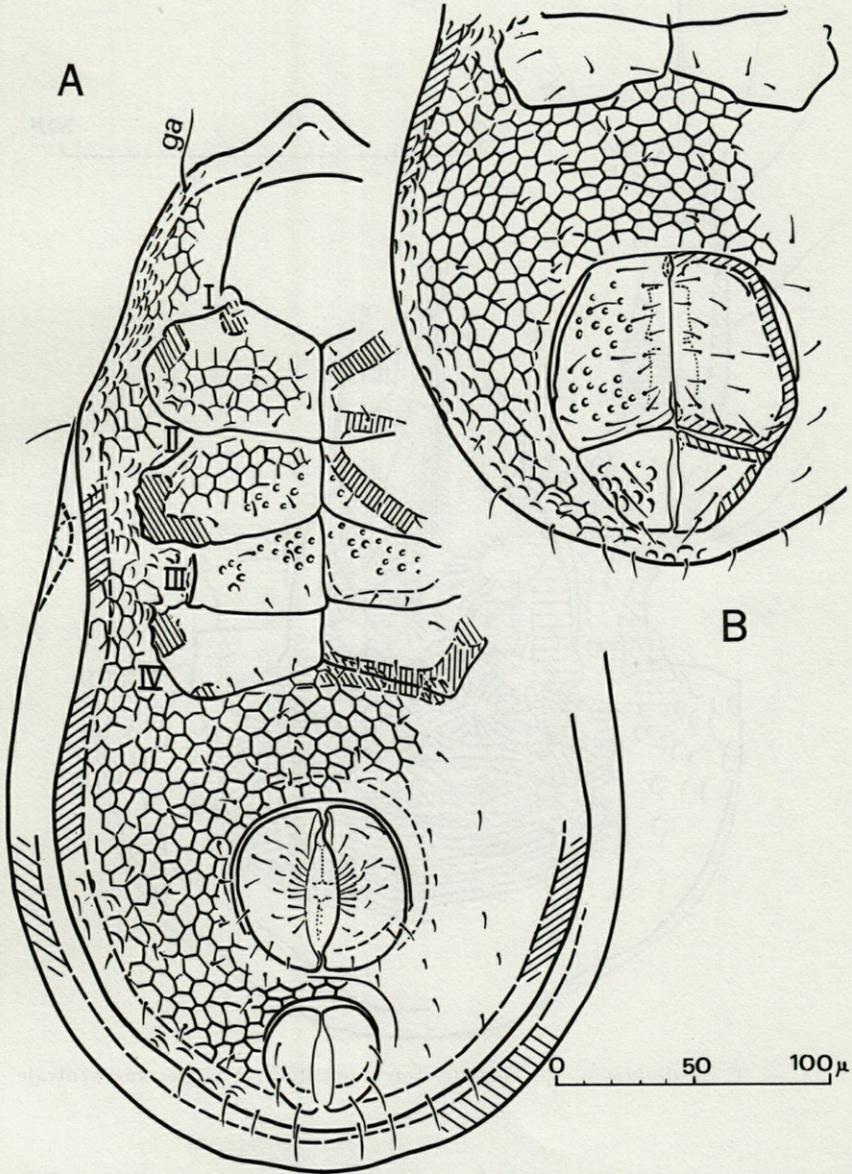


FIG. 3. — *A. coralloides* n. sp. A : podosoma et région ano-génitale du mâle; B : région ano-génitale d'une femelle.

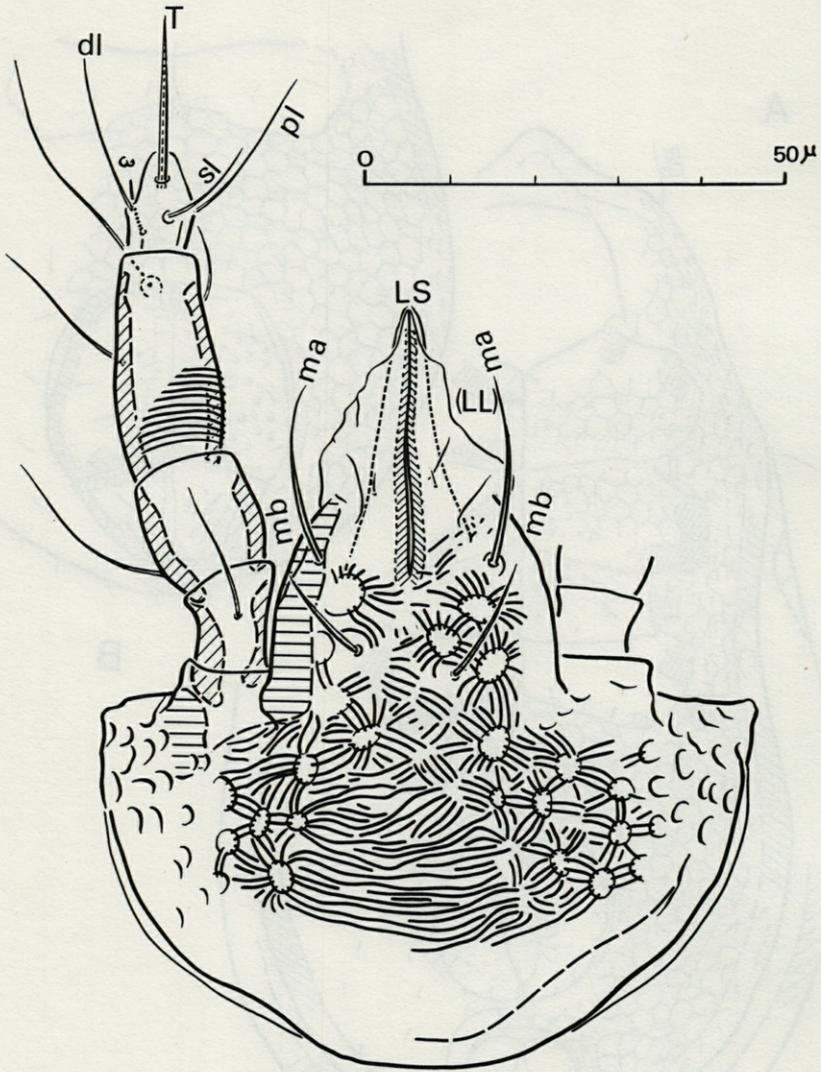


FIG. 4. — *A. coralloides* n. sp. Femelle, infracapitulum et palpe, vue ventrale.

glymma : en conséquence la dépression centro-alvéolaire est réduite mais conserve un contour lobé (Fig. 1, B). L'ornementation semble très proche de celle d'*A. grandjeani*.

Les poils dorsaux et latéraux (Fig. 1, A)

Les poils (*ga*), lisses, antérieurs, sont en position légèrement ventrale au-dessous du rebord.

La chétotaxie dorsale est typique des *Labidostommidae* : on reconnaît les alignements dorsaux et latéraux. Ces poils sont finement ciliés. Leur taille est légèrement plus grande que chez *A. grandjeani*, et croît d'avant en arrière, de (*da*) et (*la*) à (*dd*) et (*ld*). Les paires (*le*) et (*de*) sont légèrement plus courtes que les paires (*dd*) (*ld*).

Pustules et zones oculaires (Fig. 2, A)

Les pustules latérales uniporeuses sont situées en position latérodorsale au niveau des poils (*la*), en arrière des poils (*gr*), dont elles sont séparées par 4 alvéoles alors que les pustules de *A. grandjeani* sont nettement latérales. On distingue la lyrifissure latérale postpustulaire près de la zone marginale costulée. L'ornementation tégumentaire autour de la pustule et du poil *gr* n'est pas troublée par la présence d'un œil vestigial. Il n'y a ni cornée ni trace de pigmentation. Il n'existe pas non plus d'œil antérieur au sommet de la proéminence frontale dont l'avant est costulé.

Podosoma (Fig. 3, A et B)

La disposition des épimères ne présente pas de variations sensibles avec les autres espèces de *Labidostommidae*. Toutefois leur microsculpture est différente selon la paire considérée :

- sur la 1^{re} paire, des alvéoles fortement marqués,
- sur la 2^e paire, des alvéoles dans la partie antérieure et des fossettes sur le reste de la surface,
- la 3^e paire présente des fossettes dans la partie antérieure et des costules dans la partie postérieure,
- la 4^e paire est entièrement costulée.

La chétotaxie épimérique est la suivante :

Epimères	Nombres extrêmes	Nombre le plus fréquent
I	3-7	6
II	2-5	4
III	3-6	4
IV	2-5	4

Le *podosoma* diffère nettement de celui de *A. grandjeani* : la néotrichie est plus importante sur les épimères I et II. D'autre

part la première paire d'épimères n'est pas entièrement alvéolée chez cette espèce.

Région ano-génitale

Les volets anaux et génitaux ont la disposition classique des Labidostommidae. Le nombre des poils est constant sur les volets anaux (3). Ces derniers présentent des fossettes. Les volets génitaux du mâle et de la femelle ne présentent pas d'ornementation bien définie.

Ils portent un nombre relativement constant de poils, 25 chez le mâle et 15 chez la femelle. Alors que *A. grandjeani* en comporte 19 chez le mâle et 15 chez la femelle en moyenne.

Gnathosoma

Infracapitulum (Fig. 4)

Il se caractérise par un bord antérieur large. Le labre LS est aussi long que les lèvres latérales (LL). Celles-ci sont membraneuses et aussi larges que le menton à leur base.

L'expansion membraneuse est soutenue par une nervure paraxiale. Il y a passage progressif de la structure massive du menton à la structure membraneuse qui supporte une paire de poils adoraux. La commissure est visible au bord antérieur du menton. Elle n'existe pas chez *A. grandjeani*. Les lèvres latérales sont contiguës. En cela cette espèce diffère grandement de *A. grandjeani* dont les lèvres latérales sont réduites. L'infracapitulum ne présente pas de néotrichie et porte uniquement les paires (*ma*) et (*mb*). La zone antérieure est alvéolée. Par contre les bords latéraux de la zone postérieure portent des fossettes tandis que la zone médiane est ornée de costules.

Le palpe est orné de costules transverses. Sa formule chéto-taxique est classique (1.1.3.4. + ω). Le poil subterminal T est une eupathidie implantée en position dorsale. Le solénidion ω est court et ne dépasse pas le tarse vers l'avant.

La chélicère a une morphologie qui rappelle beaucoup celle de *A. grandjeani*. La dent *ta* est réduite alors que *t π* est épaisse. La dent subterminale *ti* forme une fourche avec *ta* où vient se loger l'extrémité du mors mobile. Le mors fixe présente au bord inférieur une série de petites dents (10 ou 11) de taille de plus en plus réduite d'arrière en avant, arrondies à leur extrémité.

L'appendice mandibulaire (*ap*) est épais et dirigé vers le haut.

Le mors mobile est serrulé et les dents (10) sont dirigées vers l'arrière.

Sur le corps mandibulaire et le trochanter on reconnaît les différentes carènes et lignes décrites par GRANDJEAN (1942) : α , π , ν , $\beta\alpha s$, $\beta\pi s$.

La grande carène ν qui coulisse sur le rail de l'infracapitulum se termine distalement en éperon (forme accentuée de la forme en patin décrite par GRANDJEAN chez *L. cornuta*).

Les pattes

Elles présentent les subdivisions classiques du fémur des Labidostomidae. Les tarsi de la 1^{re} paire montrent un famulus à pied court muni de bractées et portant un fruit arrondi et oblong. L'étude de la chétotaxie sera entreprise ultérieurement.

Diagnose différentielle

Akrostomma coralloides n. sp. ressemble beaucoup à *A. grandjeani* Robaux, 1977. Toutefois cette espèce est aveugle et s'en distingue par de nombreux caractères, notamment les détails de l'infracapitulum et la chétotaxie des volets génitaux du mâle.

RÉSUMÉ

Les auteurs décrivent une nouvelle espèce de Labidostomidae aveugle, du midi de la France, *Akrostomma coralloides*, très proche de *A. grandjeani* Robaux, 1977 de Californie. Par sa morphologie et son écologie cette espèce constitue un excellent exemple de forme biologique eu-édaphique.

BIBLIOGRAPHIE

- COINEAU, Y., 1964. Un nouveau *Labidostoma* à pustules multiples : *Labidostoma jacquemarti* n. sp. (Labidostomidae Acar. Prostigmata). *Revue Ecol. Biol. sol*, 1 (3) : 543-552.
- FEIDER, Z. et N. VASILIU, 1968. *Nicoletiella romanica* n. sp. (Acariformes), une nouvelle espèce d'acararien de litière. *Revue roum. Biol.-Zool.*, 13 (1) : 31-41.
- FEIDER, Z. et N. VASILIU, 1970. Six espèces de Nicoletiellides d'Amérique du sud. *Acarologia*, 12 (2) : 282-309.

- FEIDER, Z., N. VASILIU & MADGA CALUGAR, 1974. Nouvelles contributions à l'étude des Nicoletiellides d'Amérique du Sud. The hungarian soil zoological expedition in Chile and the collection of Pr. R. SCHUSTER from Brasil. *Acarologia*, **16** (3) : 413-427.
- GRANDJEAN, F., 1942. Observations sur les Labidostommidae (1^{re} série). *Bull. Mus. Hist. nat. Paris*, 2^e série, **14** (2) : 118-125.
- GRANDJEAN, F., 1942. Observations sur les Labidostommidae (2^e série). *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, **3** : 185-192.
- GRANDJEAN, F., 1942. Observations sur les Labidostommidae (3^e série). *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, **5** : 319-326.
- GRANDJEAN, F., 1942. Observations sur les Labidostommidae (4^e série). *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, **6** : 414-418.
- ROBAUX, P. 1977. Observations sur quelques Actinedida (= Prostigmata) d'Amérique du Nord. VI. Sur deux espèces nouvelles de Labidostommidae (Acari). *Acarologia*, **18** (3) : 442-461.

Reçu le 3 juillet 1978.

SUR QUELQUES DYSDERIDAE DE FRANCE D'ESPAGNE ET DE TUNISIE (ARANEAE)*

par Paolo Marcello BRIGNOLI

Istituto di Zoologia dell'Università, L'Aquila, Italia

ABSTRACT

Harpactea haymozi n. sp. (♂ ♀ : France, Ardèche) is described. It is similar to *H. hombergi* (Scopoli, 1763), with which it has probably been confused in the past. *H. dufouri* (Thorell, 1873) is recorded (♂ only) from Mallorca (Balearic islands). As the species has been described from Formentera, there are some doubts on the determination. *Rhode biscutata* Simon, 1893, known from Algeria and Italy, is new for Tunisia.

HARPACTEA HAYMOZI, n. sp. (Fig. 1, 4-6)

France - Ardèche, Saint-Péray, près de Valence, humus, 300 m, 9.VIII.75,
P. Haymoz leg., 1 ♂ (Holotype), 9 ♀ ♀ (Paratypes, un dans ma
collection).

DESCRIPTION

♂ ♀ : prosoma rouge-brun foncé, lisse; six yeux adégaux dans un anneau; sternum rouge-brun, avec de faibles impressions punctiformes; chélicères avec les bases des soies légèrement élevées; bulbe, (Fig. 1, 4, 5) semblable à celui de *H. hombergi* (Scopoli, 1763), mais avec les apophyses terminales nettement différentes (cf. avec les illustrations de LOCKET & MILLIDGE, 1951; WIEHLE, 1953

* Le matériel ici publié fait partie des collections du Muséum d'Histoire Naturelle de Genève; je remercie vivement le D^r Bernd HAUSER qui me l'a confié en étude ainsi que ma femme Micha qui m'a aidé dans la préparation des illustrations.

et ALICATA, 1966); pattes brunes, fémur I avec une épine prolatérale fémur II avec deux épines prolatérales. Opisthosoma allongé, blanchâtre; vulve (Fig. 6) semblable à celle de *H. hombergi*, mais avec la « crête » de la spermathèque en proportion plus élevée.

MESURES (en mm)

♂ : prosoma 2,17 long, 1,55 large; opisthosoma 3,36 long.
Longueur totale : 5,53.

Pattes	Fémur	Patelle	Tibia	Métatarse	Tarse	Total
I	1,92	1,12	1,82	1,70	0,55	7,11
II	1,55	0,87	1,42	1,30	0,47	5,61
III	1,20	0,57	0,90	1,20	0,40	4,27
IV	1,62	0,75	1,38	1,50	0,45	5,70

♀ : prosoma 1,62 long, 1,20 large; opisthosoma 2,62 long.
Longueur totale : 4,24.

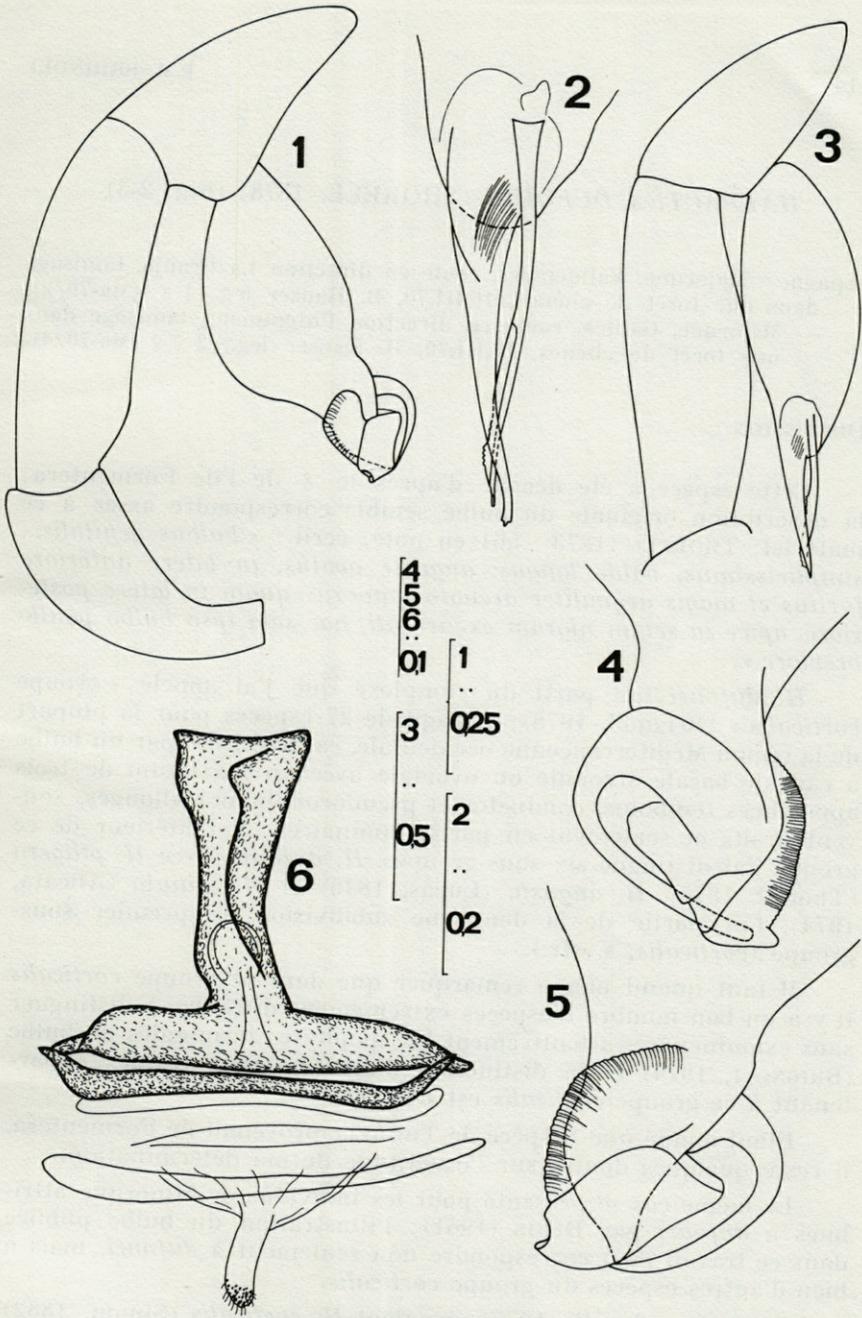
Pattes	Fémur	Patelle	Tibia	Métatarse	Tarse	Total
I	1,30	0,85	1,12	0,98	0,45	4,70
II	1,18	0,80	1,02	0,98	0,45	4,43
III	1,00	0,45	0,72	0,90	0,40	3,47
IV	1,45	0,70	1,20	1,35	0,45	5,15

Derivation nominis : l'espèce est dédiée à son collecteur, Mr. P. HAYMOZ.

DISCUSSION

La découverte d'une espèce nouvelle en France peut paraître assez extraordinaire, mais il faut noter que *H. hombergi*, qui ressemble assez à la nouvelle espèce, était la seule *Harpactea* non illustrée dans les « Arachnides de France ». En plus, jusqu'à une époque récente, *H. hombergi* était considérée, en partie à tort, comme la seule espèce du genre commune en Europe et il n'existait que très peu d'illustrations acceptables (et aucune de la vulve).

La découverte de cette espèce est aussi intéressante parce que jusqu'à maintenant *H. hombergi* était assez isolée dans le genre (BRIGNOLI, 1978).



Harpactea haymozi n. sp.

Fig. 1 : pédipalpe du ♂; Fig. 6 : vulve, de l'extérieur; Fig. 4-5 : extrémité du bulbe, de l'intérieur et de l'extérieur.

Harpactea dufouri (Thorell, 1873)

Fig. 2 : apophyses terminales du bulbe; Fig. 3 : pédipalpe du ♂. Echelles en mm.

HARPACTEA DUFOURI (THORELL, 1873) (Fig. 2-3)

- Espagne - Majorque, Valldemosa, route en direction La Granja, tamisage dans une forêt de chênes, 16.III.70, B. Hauser leg., 1 ♂ (Ma-70/2).
 — Majorque, Galilea, route en direction Puigpudent, tamisage dans une forêt de chênes, 17.III.70, B. Hauser leg., 2 ♀ ♀ (Ma-70/4).

DISCUSSION

Cette espèce a été décrite d'après le ♂ de l'île Formentera; la description originale du bulbe semble correspondre assez à ce matériel; THORELL (1873 : 561 en note) écrit : « *bulbus genitalis... simplicissimus, valde longus, anguste ovatus, in latere anteriore fortius et magis aequaliter arcuato-convexus quam in latere posteriore, apice in setam nigram excurrenti, hac seta ipso bulbo paullo brevior* ».

H. dufouri fait parti du complexe que j'ai appelé « groupe *corticalis* » (Brignoli, 1978); il s'agit de 27 espèces pour la plupart de la région Méditerranéenne occidentale, caractérisées par un bulbe à capsule basale arrondie ou ovoïdale avec un maximum de trois appendices (embolus, conductor et pseudoconductor) allongés, souvent droits et seulement en partie laminaires. A l'intérieur de ce groupe j'ai distingué six sous-groupes. *H. dufouri*, avec *H. piligera* (Thorell, 1875), *H. angusta* (Lucas, 1846) et *H. minuta* (Alicata, 1974), fait partie de la deuxième subdivision du premier sous-groupe (*corticalis*, s. str.).

Il faut quand même remarquer que dans le groupe *corticalis* il y a un bon nombre d'espèces extrêmement difficiles à distinguer sans examiner très attentivement les apophyses terminales du bulbe (BRIGNOLI, 1979) et la distinction d'espèces sympatriques appartenant à ce groupe *corticalis* est délicate.

Etant donné que l'espèce de THORELL provenait de Formentera, il reste quelques doutes sur l'exactitude de ma détermination.

Le même cas se présente pour les individus de Minorque attribués à *dufouri* par DENIS (1961); l'illustration du bulbe publiée dans ce travail peut correspondre non seulement à *dufouri*, mais à bien d'autres espèces du groupe *corticalis*.

ORGHIDAN *et coll.* (1975) signalent *H. corticalis* (Simon, 1882) de Majorque; en elle-même cette donnée n'est pas impossible (l'espèce est connue de France et d'Italie), mais elle devrait être contrôlée. *H. corticalis*, par son bulbe un peu plus anguleux et des

apophyses terminales moins droites, diffère de mon matériel de Majorque et rappelle assez le dessin de DENIS (1961).

THORELL (1873) semble avoir eu quelques doutes sur les différences entre *dufourii* et *H. parvula* (Dufour, 1820), mais au moins, d'après la très petite et mauvaise figure de *parvula* publiée par DUFOUR (1831) cette espèce ne semble pas faire partie du groupe *corticalis*.

RHODE BISCUTATA SIMON, 1893

Tunisie - Kairouan, 1915, F. Santschi leg., 1 ♀.

DISCUSSION

Rare espèce connue seulement d'Algérie et d'Italie; v. BRIGNOLI, 1979, pour les illustrations.

RÉSUMÉ

Harpactea haymozi, n. sp., (Ardèche, France), ♂ est décrite. Elle est proche de *H. hombergi* (Scopoli, 1753) avec laquelle elle a probablement été confondue. *H. dufourii* (Thorell, 1873) est citée de Mallorca (îles Baléares) (♂ seulement). Comme cette espèce a été décrite de Formentera, il y aurait quelques doutes quant à sa détermination. *Rhode biscutata* (Simon, 1893), connue seulement d'Algérie et d'Italie est nouvelle pour la Tunisie.

BIBLIOGRAPHIE

- ALICATA, P., 1966. Le *Harpactea* della fauna italiana e considerazioni sulla loro origine. *Atti Accad. gioenia Sci. nat.*, **18** (6) : 190-221.
- BRIGNOLI, P.M., 1978. Ragni di Turchia V. Specie nuove o interessanti, cavernicole ed epigee di varie famiglie. *Revue suisse Zool.*, **85** : 461-541.
- BRIGNOLI, P.M., 1979. Ragni d'Italia XXIX. Dysderidae nuovi o interessanti. *Boll. Soc. ent. ital.* (sous presse).
- DENIS, J., 1961. Quelques araignées de Minorque. *Arch. Zool. exp. gén.*, **90** (*Biospeologica* **80**) : 235-243.
- DUFOUR, L., 1831. Descriptions et figures de quelques Arachnides nouvelles ou mal connues... *Annales Sci. nat., Sér., Zool.*, **22** : 355-371.

- LOCKET, G.H. & A.F. MILLIDGE, 1951. British spiders I. Ray Society, London. 1-310.
- ORGHIDAN, T., M. DUMITRESCO & M. GEORGESCO, 1975. Mission biospéologique « Constantin Dragan » à Majorque. Première note : Arachnides. *Trav. Inst. Spéol. « E. Racovitza »*, 14 : 9-33.
- THORELL, T., 1873. Remarks on synonyms of European spiders. Part IV. Uppsala. 375-645.
- WIEHLE, H. 1953. Spinnentiere oder Arachnoidea (Araneae). IX. Orthognatha, Cribellatae, Haplogynae, Entelegynae in « Die Tierwelt Deutschlands ». Jena. 42, 150 pp.

Reçu le 8 mai 1978.

**TRIOPS CANCRIFORMIS (BOSC),
CRUSTACÉ PHYLLOPODE PRÉDATEUR
DE TÊTARDS ET DE JEUNES AMPHIBIENS**

par Louis-Philippe KNOEPFFLER
Laboratoire Arago (LA 117), 66650 Banyuls-sur-Mer, France

ABSTRACT

A study of the tadpoles and newly metamorphosed juveniles of *Pelobates cultripipes* allowed to point out that the Phyllopode *Triops cancriformis* (Bosc) is a vigorous predator that attacks live preys of sizes similar to its own, and which in certain cases is a regulating factor for the populations of Amphibians.

Opoul est une petite commune viticole au passé historique située à 170 m d'altitude sur les flancs sud du Montoulié de Périllou (707 m) au nord de Perpignan, dans les Corbières.

Elle domine le site classique de la « dépression d'Opoul », vaste cuvette occupée par des vignes et parsemée d'avens. Au fond de la cuvette se trouve une mare qui servit longtemps de réserve d'eau aux vigneronns jusqu'à l'installation d'un réseau de distribution d'eau potable, puis de déversoir aux eaux usées du village. Celles-ci sont captées depuis peu et se déversent par l'intermédiaire d'une rivière souterraine, dans le gouffre des Amandiers d'où elles rejoignent les résurgences de Font Dames et de Font Estramer en bordure de l'étang de Salses.

La mare d'Opoul recouvre environ 2 000 m²; sa profondeur maximale ne dépasse pas 2 m lorsqu'elle est pleine car, au delà de cette profondeur, le trop plein se jette également dans le gouffre des Amandiers.

Depuis que les eaux du village ne s'y déversent plus, la mare est le plus souvent à sec. Ce fut le cas de 1972 à 1977, c'est-à-dire durant 5 années consécutives.

Comme il s'agit de la seule nappe d'eau douce accessible aux Amphibiens, à plusieurs kilomètres à la ronde, ceux-ci n'ont donc pu se reproduire durant 5 ans, ce qui donne une idée de la longévité de ces espèces dans la région, mais aussi de l'extraordinaire mémoire qui leur permet de retrouver de nuit après 5 ans une nappe d'eau qui vient d'apparaître. En effet les reproducteurs sont présents sur place aussitôt que la mare est pleine, c'est-à-dire au bout de quelques heures.

Il faudrait cependant déterminer si les Amphibiens qui sont éparpillés sur plusieurs kilomètres carrés durant l'année se réunissent tous les printemps à proximité de la mare, même si celle-ci ne se remplit pas, comme on a pu le constater chez le Crapaud commun, dont les géniteurs recherchent pendant plusieurs années après sa disparition une mare comblée pour des raisons quelconques (KNOEPFFLER, 1952).

Les eaux de la mare d'Opoul sont blanches et laiteuses; leur pH se situe aux environs de 7,5. Leur température peut dépasser 26 °C en été. En hiver, la mare peut être gelée durant plusieurs jours et la température de l'eau est basse jusqu'au fond.

Celui-ci, marneux, est recouvert d'une mince couche de limon et de feuilles de vigne décomposées, mais ce revêtement est régulièrement balayé par la tramontane lorsque la mare est à sec, ce qui est le plus souvent le cas.

Les années 1972-1976 ont été fortement déficitaires au point de vue pluviométrique dans les Corbières, ce qui explique l'absence totale d'eau dans la mare d'Opoul au cours de cette longue période; les quelques pluies ayant été intégralement absorbées par les sols desséchés.

En mai 1977, les chutes de pluie atteignirent 304 mm dont 253,5 mm en 5 jours (Station météorologique de la Llabanère, 12 km à vol d'oiseau). Dès la première averse (68,6 mm), qui dura 2 heures seulement, la mare était remplie et, quelques heures plus tard, les habitants d'Opoul, qui n'avaient pas entendu une grenouille durant 5 ans, furent réveillés par un concert infernal, qui dura trois nuits et au cours desquelles des milliers d'Amphibiens appartenant aux espèces suivantes : *Triturus helveticus helveticus* (Razoumowsky, 1789); *Discoglossus pictus* Otth, 1837; *Pelobates cultripes* (Cuvier, 1829); *Pelodytes punctatus* (Daudin, 1802); *Bufo calamita* Laurenti, 1768 et *Hyla meridionalis* Boettger, 1874, vinrent déposer leurs pontes. Et ceci pose un problème concernant la maturation des ovules et les processus déclencheurs de la ponte.

Dès le 4^e jour, la plupart des adultes avaient quitté les eaux et s'étaient à nouveau dispersés dans les vignes inondées par les pluies constantes.

La température favorable des eaux et la quantité de nourriture très importante, comme le montre la quantité considérable de plancton recueilli aussi bien dans le domaine végétal qu'animal et dont l'étude est en cours, permirent un développement rapide et sans à-coups des larves écloses.

Au début de juin, on ne pouvait se déplacer sans écraser à chaque pas quelques jeunes de toutes ces espèces, à l'exception des Pélobates dont le développement est plus long, et qui n'avaient pas encore atteint le stade des métamorphoses. La quantité de têtards de cette dernière espèce était prodigieuse et l'eau bouillonnait en permanence sous l'action des milliers de têtes crevant la surface à la recherche d'oxygène. Une estimation prudente faite le 16 juillet et étayée par de nombreux prélèvements (*chaque coup d'épuisette ramenant 2 à 3 kg de têtards*) a fourni le chiffre de 2 tonnes pour la seule masse des têtards de *Pelobates*.

La plupart de ces têtards présentaient de nombreuses blessures de la membrane caudale, comme découpées à l'emporte pièce, ou du corps. Certains d'entre eux étaient même totalement éventrés, intestins pendants dans l'eau.

Convaincu que ces dégâts étaient dûs à la méthode de prélèvement, j'ai pris des précautions et constaté qu'en dépit de celles-ci les individus endommagés étaient aussi nombreux. Il y avait donc là une cause à rechercher. Une observation attentive du comportement des têtards nageant dans les eaux littorales peu profondes et plus claires dénonça rapidement le responsable de ces agressions.

Il s'agit d'un grand Crustacé Phyllopode *Triops cancriformis* (Bosc), long de 11 centimètres, hôte classique des eaux temporaires d'Europe où il apparaît parfois en quantités immenses (GASCHOTT, 1928).

Ces Crustacés qui se reproduisent habituellement par voie parthénogénétique — je n'ai trouvé aucun mâle sur 300 spécimens étudiés — (KOZUBOWSKY, 1957) se nourrissent en général de débris organiques qui sont amenés à la bouche en suivant la gouttière ventrale par l'intermédiaire des pattes constamment en mouvements (CAMPAN, 1929; MATHIAS, 1937).

Mais ils sont également capables de capturer et de dévorer des proies vivantes parfois plus grosses qu'eux-mêmes. Un *Branchypus stagnalis* (L.), Crustacé Anostracé habitant les mêmes eaux et long de 4 cm est attaqué, tué, dépecé et mangé en moins de 10 minutes. Un têtard de *Pelobates cultripes* dont le corps atteint le diamètre

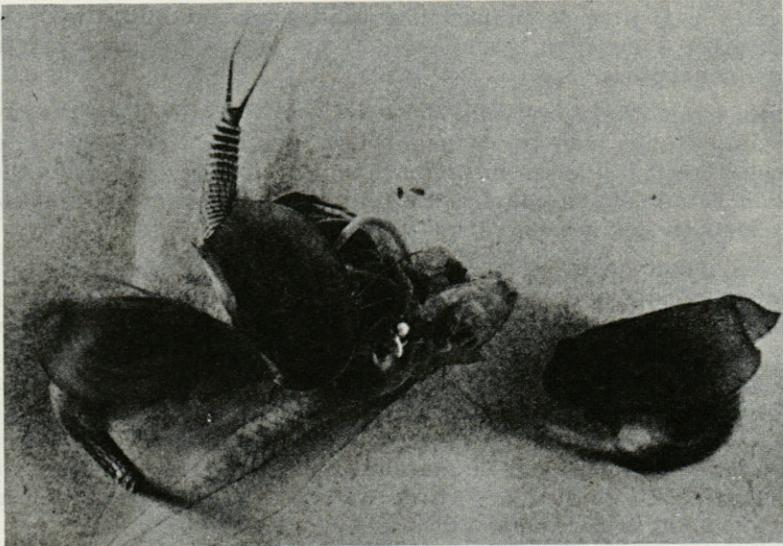


FIG. 1. — Trois *Triops cancriformis* ont tué un énorme têtard de *Pelobates cultripipes* qu'ils dévorent. $\times 0,5$.

d'un œuf de pintade disparaît intégralement en un quart d'heure et un *Triops* attaqué par un congénère est englouti aussi rapidement, seul le bouclier portant témoignage du meurtre. Les proies ne sont apparemment pas attaquées en pleine eau comme l'ont montré les expériences faites en aquarium, mais seulement lorsqu'elles sont posées sur le fond. L'attaque envers les têtards ne réussit pas toujours. Dans la plupart des cas, le *Triops* attaquant le têtard réussit à lui arracher un lambeau de membrane caudale avant que celui-ci ne puisse s'enfuir. Lorsque plusieurs *Triops* à la fois s'attaquent à un têtard, celui-ci n'a aucune chance de survie (Fig. 1).

Il faut noter que la défécation suit immédiatement l'ingestion; on voit souvent des *Triops* en train de manger traînant derrière eux un cordon stercoral long de 5 cm.

Les jeunes Amphibiens dont les métamorphoses viennent de se terminer et qui séjournent encore dans les eaux peu profondes de la berge sont également les victimes de ces carnassiers. Ils sont généralement attaqués aux membres postérieurs et, aussitôt qu'ils ont une plaie ouverte, assaillis par plusieurs *Triops* qui les déchiquètent.

Je n'ai pas fait en 1977 de comptage des *Triops* dans la mare d'Opoul, mais si l'on considère le fait qu'ils sont extrêmement

abondants, qu'ils ont des besoins métaboliques très élevés, qui mériteraient d'ailleurs une étude, et qu'ils sont toujours présents lorsque la mare est en eau, il faut bien admettre qu'ils constituent un facteur limitant très actif envers les têtards d'Amphibiens qui ne semblent pas conscients du danger avant qu'il ne soit trop tard.

BRAUER avait signalé en 1877 que les Notostracés étaient susceptibles de manger des pontes et des têtards d'Amphibiens, mais ses allégations avaient été mises en doute par de nombreux auteurs et personne n'avait apparemment constaté le fait depuis ces observations avant que la mare d'Opoul n'attire mon attention. Il faut noter que seuls les *Triops* adultes s'attaquent aux Amphibiens et cela est dû vraisemblablement à des raisons mécaniques. Les pièces buccales des formes juvéniles ne sont pas en mesure de venir à bout des téguments pourtant fragiles de la queue et surtout du ventre des têtards.

RÉSUMÉ

Les *Triops* adultes de la mare d'Opoul (Pyrénées- Orientales) se comportent en prédateurs extrêmement actifs envers les têtards et les jeunes Amphibiens qui habitent cette mare. Compte tenu de leur abondance, ils jouent certainement un rôle non négligeable dans la régulation des populations d'Amphibiens de la région, car il s'agit de la seule nappe d'eau douce à plusieurs kilomètres à la ronde.

BIBLIOGRAPHIE

- BRAUER, F., 1877. Beiträge zur Kenntniss der Phyllopoden. *Stz. Ber. Math. Natw. Kl. Kaiserl. Akad. Wiss., Wien*, 75 (1) : 583-614.
- CAMPAN, F., 1929. Contribution à la connaissance des Phyllopodes Notostracés. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 54 : 95-118.
- GASCHOTT, O., 1928. Beobachtungen und Versuche an *Triops cancriformis* (Bosc). *Zool. Anz.*, 75 : 267-280.
- KNOEFFFLER, L. Ph., 1952. Comment les Crapauds communs repèrent-ils leurs frayères ? *L'Aquarium et les Poissons*, 2 : 16-19.
- KOZUBOWSKY, A., 1857. Ueber den männlichen *Apus cancriformis*. *Arch. Naturgesch.*, 23 : 313-318.
- MATHIAS, P., 1937. Biologie des Crustacés Phyllopodes. Paris, Hermann éd., 108 pp.

Reçu le 17 mars 1978.

ÉTUDE PHYTO-ÉCOLOGIQUE
DES MILIEUX LITTORAUX SALÉS
EN LANGUEDOC ET EN CAMARGUE
III. — GROUPEMENTS VÉGÉTAUX
DU BORD DES LAGUNES LANGUEDOCIENNES
2^{ème} PARTIE : PRÉS SALÉS, ROSELIÈRES

par Jean-Jacques CORRE

*Laboratoire de systématique et écologie méditerranéennes
Institut de botanique, 163, rue Auguste-Broussonnet, 34000 Montpellier,
France*

ABSTRACT

In an earlier work we have described the environmental conditions in salt marshes of the Languedoc and the Camargue, and we have defined ecological groups. As with the vegetation, which is dominated by *Salicornia* sp., we use these ecological groups for a new definition of associations and state precisely their ecological conditions.

INTRODUCTION

Si les enganes étudiées précédemment (CORRE, 1977) constituent un des aspects les moins perturbés par l'homme et les plus typiques de la végétation du pourtour des étangs littoraux, les prés salés présentent dans ces zones d'agriculture marginale un maigre potentiel de ressources de tout temps exploitées. Il est symptomatique que le long de ces lagunes l'archéologue localise ses sites de fouille au vu de la répartition des prés salés.

Leur vocation prédominante se résume en un maigre pâturage pour les moutons ou pour les manades de taureaux et de chevaux. Un quadrillage de roubines* et des restes d'éoliennes montrent que dans un passé récent on a tenté de les vouer à une agriculture plus intensive. De nos jours, ces essais ont été repris avec des moyens bien plus considérables. Il s'en suit qu'actuellement leur surface se réduit et que nombre des stations que nous avons étudiées sont, à l'heure actuelle, remplacées par des cultures.

Les roselières font également l'objet d'une exploitation : coupes des roseaux, pâturages par les manades, faucardage pour l'aménagement de plans d'eau propres à attirer le gibier, etc. Ainsi, la physionomie des stations qui leur sont favorables en est souvent profondément perturbée.

En dépit de cette pression constante de l'homme, hormis les mises en culture, les facteurs édaphiques restent prédominants. C'est à l'analyse du rôle de ces derniers que nous allons consacrer cet article.

Comme pour les « enganes », nous appliquerons les principes et les méthodes d'analyse de la végétation développés antérieurement (CORRE, 1976 et 1977).

1. — LES PRÉS SALÉS A SUBMERSION PÉRIODIQUE (annexe 2)

Les deux groupements qui forment cette unité appartiennent aux formations herbacées fermées et se définissent par la présence du groupe écologique à *Aeluropus littoralis*. Les principales caractéristiques écologiques qui les régissent ayant déjà été évoquées (CORRE, 1977) nous nous contenterons de signaler le particularisme de chacun d'eux.

1.1. GROUPEMENT A *Juncus subulatus* ET *Aeluropus littoralis* (7 relevés)

Juncus subulatus (a 2) * donne sa physionomie au groupement. Les peuplements très denses qu'il constitue gênent considérable-

* Roubine : terme local pour désigner des fossés de drainage.

* Le symbole (a 2) indique que l'espèce (ou le groupe écologique) appartient à l'échelle a 2 pour les conditions hydriques (CORRE, 1977 et annexe 1). Un chiffre précédent ce sigle aurait indiqué l'appartenance à une échelle de salinité. Dans la diagnose des groupements, seules les espèces ou les groupes les moins tolérants sont affectés de ce symbole d'appartenance car ce sont eux qui ont une valeur indicatrice.

ment le développement des autres espèces (Fig. 1). Néanmoins on y rencontre le groupe à *Aeluropus littoralis* (3 a 2) et les espèces indicatrices *Suaeda splendens* (a 3) et *Salsola soda* (a 2).

La submersion est périodique, mais inférieure à 6 mois. En été, la nappe descend entre 60 et 160 cm. Dans le sol, le pourcentage d'eau à saturation est supérieur à 80 pour les horizons superficiels, compris entre 60 et 70 dans les horizons sous-jacents.

La salinité varie, en surface, entre 20 et 30 g/l d'extrait à saturation. Elle croît avec la profondeur.

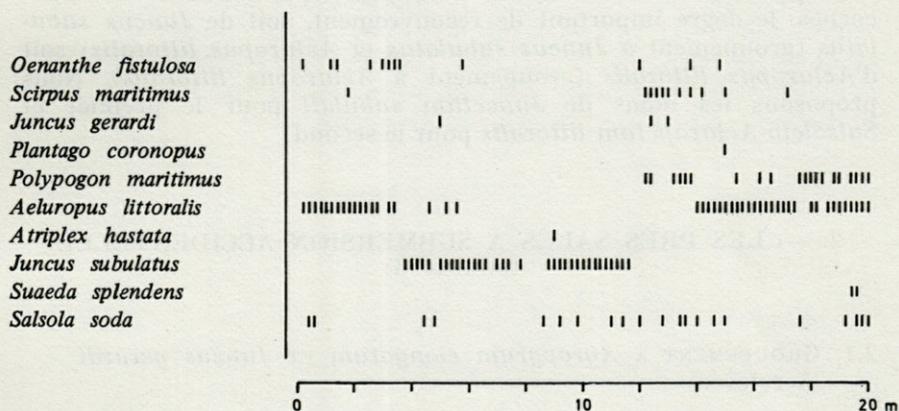


FIG. 1. — Structure du groupement à *Juncus subulatus* et *Aeluropus littoralis*.

1.2. GROUPEMENT A *Aeluropus littoralis* (7 relevés)

Il diffère du groupement précédent par l'absence de *Juncus subulatus*. *Salsola soda* (a 2) et les espèces du groupe à *Aeluropus littoralis* (3 a 2) y ont un degré de recouvrement plus élevé. Il existe cependant entre les deux groupements des faciès de transition.

Les fluctuations du niveau phréatique sont ici toujours plus importantes. La submersion dure parfois plus de 6 mois, mais la nappe s'enfonce en été jusqu'à 120 ou 160 cm. Le pourcentage d'eau à saturation dans l'horizon superficiel est moins élevé : les valeurs les plus fréquentes sont comprises entre 70 et 90 %. Pour ce même horizon, la salinité est plus faible : 4 à 20 g/l d'extrait à saturation. Elle croît plus fortement avec la profondeur, ce qui traduit un phénomène de lessivage plus important.

Par la fréquence et le degré de recouvrement de *Salsola soda* et *Suaeda splendens*, ces deux groupements pourraient être considérés comme sous-associations du *Suaedeto-Salsoletum sodae*. Toutefois les principales caractéristiques de l'ordre des *Salicornietalia* en sont absentes. Les conditions de salinité font la transition avec les prés salés appartenant typiquement à l'ordre des *Juncetalia*. Ce caractère, joint à l'absence des Salicornes, justifie, à notre avis, leur position en dehors des enganes. Nous en ferons deux associations nouvelles qui font la transition entre les enganes et les prés salés. Elles se différencient du *Suaedeto-Salsoletum sodae* avec qui elles ont des affinités floristiques, par l'absence des Salicornes, le degré important de recouvrement, soit de *Juncus subulatus* (groupement à *Juncus subulatus* et *Aeluropus littoralis*) soit d'*Aeluropus littoralis* (groupement à *Aeluropus littoralis*). Nous proposons les noms de *Juncetum subulati* pour le premier et *Salsoleto-Aeluropetum littoralis* pour le second.

2. — LES PRÉS SALÉS À SUBMERSION ACCIDENTELLE (annexe 3)

2.1. GROUPEMENT A *Agropyrum elongatum* ET *Juncus gerardi* (5 relevés)

Ce groupement appartient aux formations herbacées fermées. Il se caractérise à l'aide des groupes à *Juncus gerardi* (5), à *Agropyrum elongatum*, à *Aeluropus littoralis*, à *Bromus mollis* (5 d 2), à *Glyceria festucaeformis* (d 2) et parmi les espèces indicatrices les plus fréquentes : *Juncus maritimus* et *Limonium vulgare*.

Le drainage interne est mauvais. Bien que la nappe soit peu salée (moins de 10 g/l) et relativement profonde (80-120 cm), les caractéristiques physiques du sol (structure massive) favorisent les remontées salines, sous l'effet de l'évaporation. Dans les horizons situés entre 0 et 10 cm, on observe de 30 à 40 g/l de sels solubles pour l'extrait à saturation et de 6 à 20 g/l pour les horizons sous-jacents.

La diagnose floristique, aussi bien que les caractères écologiques nous conduisent à assimiler ce groupement à la « sous-association moins halophile à *Agropyrum elongatum* et *Juncus maritimus* » qu'évoquent BRAUN-BLANQUET et coll. (1952) dans leur description de l'*Agropyreto-Inuletum crithmoidis* Br.Bl. S'il existe, par l'intermédiaire du groupe à *Agropyrum elongatum* qui rassemble les caractéristiques d'association, une certaine parenté avec le

groupement à *Salicornia fruticosa* et *Inula crithmoides* précédemment décrit, les autres caractéristiques du cortège floristique permettent de distinguer avec netteté ces deux unités. La première décrite est tout à fait à sa place parmi les enganes, la composition floristique qui caractérise la seconde est tout à fait en faveur d'un rattachement à l'ordre des *Juncetalia* et, par là-même, aux prés salés.

2.2. GROUPEMENT A *Juncus gerardi* ET *Plantago coronopus* (3 relevés)

Ce groupement appartient aux formations herbacées. Il se caractérise par la présence des groupes à *Juncus gerardi* (5), à *Bromus mollis* (5 d 2), à *Glyceria festucaeformis* (5 d 2), ainsi que par celle de *Limonium vulgare*.

Le drainage interne est mauvais. En été, la nappe est entre 80 et 120 cm de profondeur. Sa salinité est élevée (40 à 60 g/l), mais la structure du sol, souvent influencée par d'anciennes pratiques culturales, favorise le lessivage des sels. De ce fait, les horizons superficiels sont peu salés (moins de 10 g/l dans l'extrait à saturation). La valeur de la salinité augmente progressivement avec la profondeur.

Ce groupement possède par de nombreux caractères floristiques des affinités avec le *Junceto-Triglochinetum* Br.Bl. s. ass. à *Aeluropus littoralis* et *Statice limonium* (BRAUN-BLANQUET et de RAMM, 1957). Quelques caractères l'en éloignent : l'absence de *Triglochin maritimum*, la moindre importance des espèces du groupe à *Aeluropus littoralis*, celle plus grande des espèces du groupe à *Bromus mollis*. Ces différences floristiques suggèrent un degré d'humidité et une salinité moins importante que la sous-association, ce qui est conforme aux observations mésologiques que l'on possède sur les deux types de stations où elles se rencontrent. Il pourrait donc s'agir d'une nouvelle association. Un nombre plus important de relevés serait cependant nécessaire pour conclure.

2.3. GROUPEMENT A *Lotus decumbens* ET *Glyceria festucaeformis* (9 relevés)

Ce groupement appartient aux formations herbacées fermées. Il est défini à l'aide des groupes à *Juncus gerardi* (5), à *Aeluropus littoralis*, à *Bromus mollis* (5 d 2), à *Glyceria festucaeformis* (5 d 2) et des espèces indicatrices : *Limonium vulgare*, *Atriplex hastata*, *Salsola soda*.

Le drainage interne est mauvais. La salinité du sol est, en général, comprise entre 20 et 50 g/l. Dans un cas, cependant, nous avons observé une teneur de 70 g/l. Le gradient de salure croît avec la profondeur, ce qui tend à prouver l'existence d'un processus de lessivage, mais cette tendance n'est pas générale.

Nous rattacherons ce groupement au *Caricetum divisae* Br.Bl. var. à *Aeluropus littoralis* et *Statice limonium* Br.Bl. et de RAMM (1957) dont il serait un faciès plus salé.

2.4. GROUPEMENT A *Lotus decumbens* ET *Carex divisa* (4 relevés)

Il appartient aux formations herbacées fermées. Ses caractéristiques floristiques tiennent à la présence des groupes à *Aeluropus littoralis*, à *Aster squamatus* (5 d 3) et à *Althaea officinalis*. Quatre espèces indicatrices y sont particulièrement bien représentées : *Juncus maritimus*, *Limonium vulgare*, *Atriplex hastata* et *Salsola soda*.

Le drainage interne est imparfait. En été, la nappe est proche de la surface : 40 à 60 cm. Sa salinité est d'environ 20-30 g/l. La salure du sol varie selon les stations de 0,4 à 4,5 %. Le maximum correspond à une teneur de 34 g/l dans l'extrait à saturation pour une capacité en eau de 132 %. Le gradient de sel croît vers la surface, ce qui accrédite l'hypothèse d'un mouvement *per ascensum* des sels. Ce phénomène n'est pas étonnant, étant donné la faible profondeur de la nappe.

D'après les diagnoses classiques, on est amené à rattacher ce groupement, comme le précédent, au *Caricetum divisae* Br.Bl. var. à *Aeluropus littoralis* et *Statice limonium* Br.Bl. et Cl. de RAMM (1957). Toutefois la présence du groupe écologique à *Aster squamatus* (d 3) nous incite à en faire une sous-variante plus sèche, ce que confirment les conditions de drainage interne.

3. — LES PRÉS SALÉS SECS (annexe 4)

3.1. GROUPEMENT A *Trifolium maritimum* ET *Agropyrum acutum* (8 relevés)

Il appartient aux formations herbacées fermées. Sa physiologie varie fortement au cours des saisons par suite de l'abondance des annuelles à développement printanier.

Nous le caractériserons par les groupes à *Lotus decumbens* (5 d 2), à *Aster squamatus* (5 d 3), à *Bromus mollis* (5) et le bon développement de *Limonium vulgare*.

Le drainage externe est lent, le drainage interne bon à imparfait. Les stations ne sont qu'accidentellement submergées. En été, la nappe est à plus de 60 cm de profondeur. Sa salinité est très faible : moins de 10 g/l. Le sol est uniformément peu salé.

Par ses caractéristiques physiologiques, floristiques et écologiques, il est à rattacher à l'*Agropyreto-Trifolietum maritimi* Br.Bl.

3.2. GROUPEMENT A *Trifolium maritimum* ET *Alopecurus bulbosus* (5 relevés)

Ce groupement est très voisin du précédent. Floristiquement, il s'en distingue par l'absence du groupe à *Aster squamatus* et par la présence du groupe à *Juncus gerardi* (5).

Les conditions hydriques sont similaires. La nappe phréatique est, en été, plus salée mais plus profonde. Ceci compense cela et la salinité du sol demeure peu élevée.

Il convient de rattacher ce groupement à l'*Agropyreto-Trifolietum maritimi* et, très vraisemblablement, à ce que BRAUN-BLANQUET et coll. (1952) considèrent comme « variante initiale à *Hordeum maritimum* ».

3.3. LES GROUPEMENTS A *Agropyrum acutum**

Ils appartiennent aux formations herbacées fermées. Leur physiologie est déterminée par le recouvrement très important d'*Agropyrum acutum* (5 d 3). Le cortège floristique qui accompagne cette espèce est réduit. On peut cependant identifier plusieurs groupements, liés à la présence de certains groupes ou de certaines espèces caractéristiques. Ils occupent rarement de grandes surfaces. Très souvent, ils forment un liseré plus ou moins large au bord des canaux de drainage ou le long de talus.

* En Camargue, MOLINIER et TALLON (1968) indiquent la présence d'*Agropyrum pycnanthum* G.G., à l'exclusion d'*Agropyrum acutum* (DC.) Roem. et S. En Languedoc, et pour des groupements similaires, BRAUN-BLANQUET et coll. (1952) avaient adopté une attitude inverse, considérant d'ailleurs les deux taxons comme synonymes. En attendant que la systématique de ces deux espèces soit mieux précisée, nous ne ferons pas la distinction entre elles et nous les désignerons sous le vocable d'*Agropyrum acutum*.

3.3.1. Groupement à *Agropyrum acutum* et *Obione portulacoides* (6 relevés)

Il se reconnaît à la présence du groupe à *Bromus mollis* (5 d 2) et de *Limonium vulgare* comme espèce indicatrice.

Le drainage externe est lent, le drainage interne bon à moyen. Les stations ne sont jamais submergées. En été, la nappe est en-dessous de 80 cm. Sa salinité varie entre 20 et 85 g/l. Aux concentrations en sels les plus élevées correspond un plan d'eau profond. Le sol possède une structure bien développée, de type polyédrique ou grumeleuse, au moins dans les horizons superficiels. Il s'ensuit que sa teneur en sel est relativement faible : moins de 20 g/l dans l'extrait à saturation pour la surface, moins de 10 g/l pour les horizons sous-jacents.

3.3.2. Groupement à *Agropyrum acutum* et *Juncus maritimus* (6 relevés)

Ce groupement présente de grandes ressemblances avec le précédent. Sa flore y est également pauvre. Deux particularités le caractérisent : le groupe à *Althaea officinalis* (5) remplace celui à *Bromus mollis*; *Juncus maritimus* y possède un recouvrement important.

Le drainage externe et le drainage interne sont moyens. Ce type de station n'est jamais submergé. En été, la nappe est à 80 cm de profondeur ou plus. Sa salinité est d'environ 10-30 g/l. Dans les 50 premiers cm du sol, la salinité est inférieure à 20 g/l pour l'extrait à saturation.

Pour l'un et l'autre de ces groupements, la tendance à la désalinisation du profil est peu nette.

Le premier se rattache à l'*Agropyreto-Trifolietum maritimi* Br.Bl. dont il serait un faciès lié à l'extension d'*Agropyrum acutum*. Le deuxième présente une certaine parenté avec le *Junceto-Iridetum spuriae agropyretosum* Mol. et Tal. Cette association a été décrite, en Camargue, dans des stations plus humides et plus sableuses. On pourrait donc le considérer comme une nouvelle sous-association du *Junceto-Iridetum spuriae* Mol. et Tal.

3.3.3. Groupement à *Agropyrum acutum* et *Dorycnium gracile* (6 relevés)

Ce groupement, le troisième de la série, se différencie des deux précédents par la présence d'*Agrostis maritima*, *Schoenus nigricans*, *Dorycnium gracile*. On y rencontre des psammophytes, telles qu'*Asparagus officinalis*, *Plantago crassifolia*, *Linum maritimum*

Les conditions hydriques sont assez semblables à celles des groupements précédents, mais certaines stations peuvent être plus humides. La salinité du sol, en surface, est inférieure à 40 g/l dans l'extrait à saturation.

La position phytosociologique de ce groupement est ambiguë. Par certains aspects, tels que fréquence et recouvrement élevés de *Dorycnium gracile* et de *Schoenus nigricans*, il se rapproche du *Schoeneto-Plantaginetum crassifoliae* Br.Bl., mais la dominance d'*Agropyrum acutum* jointe au caractère sablo-limoneux du sol nous incite plutôt à le rapprocher du *Junceto-Iridetum spuriae agropyretosum* Mol. et Tal. qui a été récemment décrit en Camargue.

3.4. GROUPEMENT A *Spartina versicolor* (3 relevés)

Ce groupement est dominé par la Spartine qui élimine la plupart des autres espèces.

Le drainage externe est lent, le drainage interne bon. Cependant certaines stations sont très humides avec un drainage externe nul et un drainage interne très mauvais. En été, la profondeur de la nappe est comprise entre 60 et 120 cm. Sa salinité est inférieure à 40 g/l. En surface la salinité du sol est comprise entre 10 et 50 g/l pour l'extrait à saturation.

POUR FLAHAULT et COMBRES (1894), du Grau du Roi à l'embouchure de l'Hérault, *Spartina versicolor* Fabre = *S. patens* (Ait.) Muhl. se rencontre dans les sables humectés d'eau douce. Le groupement que nous décrivons a une plus grande amplitude puisqu'on le trouve aussi bien sur des limons sableux. Il n'est pas impossible que l'espèce se soit étendue depuis le début du siècle, à la suite d'abandons de cultures ou de toute autre action de l'homme sur le milieu (feu, pâturage).

La position phytosociologique de ce groupement est très discutée. BRAUN-BLANQUET et coll. (1952) en font une sous-association du *Schoeneto-Plantaginetum crassifoliae*. Après s'être ralliés à cette opinion, MOLINIER et TALLON (1965 et 1970) nuancent leur jugement et reconnaissent l'hétérogénéité de la sous-association qu'ils rattachent selon les cas au *Juncion maritimi* Br.Bl. ou au *Plantaginion crassifoliae* Br.Bl.

Plus les observations s'accroissent, plus il apparaît difficile de définir un groupement à *Spartina versicolor*. Pour GÉHU (1973), cette définition est même impossible. Ceci n'a rien de paradoxal, compte tenu du comportement biologique de la Spartine. Sa large

amplitude écologique l'amène à occuper de nombreux biotopes. Les peuplements très denses qu'elle constitue éliminent la plupart des autres espèces que le milieu autoriserait. On pourrait envisager de considérer ces groupements comme des faciès d'autres phytocoenoses. Dans le cas qui nous préoccupe, un trop petit nombre de relevés, la densité de la Spartine et la pauvreté floristique ne nous permettent pas de décider à quel groupement le rattacher. Par contre, les caractéristiques écologiques (CORRE, 1977) nous autorisent à le laisser dans les prés salés secs, au voisinage du groupement à *Agropyrum acutum* et *Dorycnium gracile*.

3.5. GROUPEMENT A *Suaeda fruticosa* (4 relevés)

Il appartient aux formations complexes herbacées-ligneux bas, généralement ouvertes.

Il se caractérise par la présence du groupe écologique à *Bromus mollis* (5 d 2) et par la présence de *Suaeda fruticosa*.

Le drainage externe est lent, le drainage interne moyen. Les stations ne sont jamais submergées. En été, la nappe est à plus de 160 cm de profondeur. Sa salinité est comprise entre 20 et 60 g/l. En raison de la profondeur du plan d'eau, elle n'intervient pas ou très peu sur la salinité du sol qui est très faible : moins de 10 g/l pour les horizons de surface, moins de 20 g/l pour les horizons jusqu'à 70 cm. Le gradient de salinité est toujours croissant avec la profondeur.

Ce groupement se rattache au *Suaedetum fruticosae* Br.Bl. dont la position phytosociologique est controversée. Mis par BRAUN-BLANQUET et coll. (1952) dans la classe des *Chenopodietea* Br.Bl., il est rattaché en Camargue par MOLINIER et TALLON (1970) à la classe des *Salicornietea* Br.Bl. et Tx.

En Languedoc, où ont été faits nos relevés et ceux cités par BRAUN-BLANQUET, le groupement se situe en limite des zones salées, soit au bord des chemins, soit à l'emplacement de jachères anciennes. Il n'est donc pas étonnant d'y rencontrer, à la fois des rudérales et des espèces des milieux salés. Aussi, suivant que l'on mette l'accent sur le caractère nitrophile ou salin, peut-on hésiter à placer ce groupement dans l'une ou dans l'autre de ces classes. Nous le rangerons dans les groupements salés, suivant en cela MOLINIER et TALLON (1970). La présence du groupe à *Bromus mollis*, où *Obione portulacoides* possède un recouvrement souvent élevé, nous conduit à penser qu'il y a de réelles affinités entre ce groupement et l'*Obioneto-Suaedetum fruticosae* Mol. et Tal. Dans le cas présent,

il serait cependant plus justifié de le classer dans l'ordre des *Juncetalia*, les espèces que nous considérons comme caractéristiques des *Salicornietalia* étant absentes. En Camargue, par contre, les observations faites par MOLINIER et TALLON et, en particulier, les analyses de sol établies par TALLON (1958), ne justifieraient pas la même attitude.

La situation de ce groupement est tout à fait similaire à celle de l'*Agropyreto-Inuletum crithmoidis* qu'il a fallu découper en deux unités, l'une se rangeant avec les enganes (*Salicornietalia*), l'autre avec les prés salés (*Juncetalia*).

4. — LES PRAIRIES HUMIDES FAIBLEMENT SALÉES (annexe 5)

Elles constituent, en l'absence d'accident de relief important, la limite, vers l'intérieur des terres, de la zone salée. Elles sont, la plupart du temps, fortement influencées par l'homme qui les exploite pour le pâturage, la fauche ou les remplace par des cultures.

Nous ne les citons qu'à titre de comparaison, car elles se trouvent, le plus souvent, hors de la limite de notre sujet. Les renseignements écologiques sur les espèces qu'elles renferment sont encore fragmentaires. Une étude plus approfondie révélera, à n'en point douter, une plus grande diversité de groupes écologiques.

4.1. GROUPEMENT A *Sonchus maritimus* ET *Juncus obtusiflorus* (1 relevé)

Il appartient aux formations herbacées fermées. On y trouve le groupe écologique à *Althaea officinalis* (5 b).

Ce groupement est peu fréquent. Nous l'avons rencontré sur « sol hydromorphe minéral, à gley peu profond, présentant une texture fine et des niveaux organiques tourbeux ou de tourbe en profondeur »*. Le drainage externe est lent, le drainage interne moyen. Les submersions sont accidentelles. Dans la station que nous avons étudiée, la nappe se trouvait en été à 90 cm de profondeur avec une salinité inférieure à 1 g/l. La salinité du sol était,

* Dans ce paragraphe et les suivants, nous avons utilisé les renseignements pédologiques fournis par la carte des sols levée par la C.N.A.R.B.R.L., sur la rive nord de l'étang de Mauguio. Nous les citons entre guillemets.

en surface, de 10 g/l pour l'extrait à saturation (environ 1 %) et de 1,5 g/l (environ 0,1 %) entre 25 et 60 cm. Il y a donc un gradient décroissant avec la profondeur, ce qui traduit un phénomène de salinisation, au moins en été.

En raison de l'abondance de *Juncus obtusiflorus* et de *Sonchus maritimus*, nous le rattacherons au *Junceto-Galietum* Br.Bl. Lorsque la salure est encore plus faible, ce groupement cède la place au *Molinetum mediterraneum* Br.Bl. étudié par ZITTI (1938).

4.2. GROUPEMENT A *Brachypodium phoenicoides* ET *Plantago lanceolata* (2 relevés)

Le groupe à *Lotus decumbens* (5 d 3) nous renseigne sur son écologie. Ce type de groupement se rencontre dans des milieux relativement secs. A titre indicatif nous en donnons deux relevés. L'un (n° 157, annexe 5) a été effectué sur « sol hydromorphe minéral noir d'alluvions préanthropogènes, présentant une texture fine et des éléments grossiers en profondeur », l'autre (n° 66, annexe 5) sur « sol brun calcaire d'accumulation calcaire de sol fersialitique fortement tronqué », avec une croûte dure près de la surface. Pour l'un comme pour l'autre, le drainage externe est lent, le drainage interne imparfait. Ces stations ne subissent apparemment pas de submersion. En mai, la nappe est à 65 cm de profondeur sous le relevé 157. Sa salinité est de 0,7 g/l. Sous le relevé 66, la croûte beaucoup trop dure, ne nous a pas permis d'atteindre la nappe. Dans les deux stations la salinité du sol est faible : au printemps, de 2 à 12 g/l (environ 0,1 à 0,5 %) en surface, 1 à 2 g/l (environ 0,08 %) entre 20 et 40 cm. L'existence de ce groupement n'est donc pas incompatible avec un processus de salinisation.

Nous le rattacherons à la classe des *Thero-Brachypodietea* Br. Bl. Il est difficile d'être plus précis, aucun de ces relevés n'étant assez caractéristique pour être affecté à une association déjà décrite. Lorsque la salinité est plus élevée, il est remplacé par les groupements à *Agropyrum acutum*.

4.3. GROUPEMENT A *Gaudinia fragilis* (7 relevés)

Il fait partie des formations herbacées fermées. Son optimum de développement se situe au printemps, époque à laquelle nous avons fait les relevés. Les groupes à *Gaudinia fragilis* (5 d 3) et à *Lotus decumbens* (d 2) permettent de le caractériser.

On le rencontre sur « sol hydromorphe minéral à gley peu profond ou sur sol légèrement brunifié d'apport alluvial, non ou très légèrement salé, avec une très forte exohydromorphie ». Le drainage externe est lent, le drainage interne imparfait. Les stations ne sont pas soumises à submersion. Au printemps, la nappe se situe entre 50 et 75 cm de profondeur, avec une salinité comprise entre 0,7 et 2 g/l. La salinité du sol est de 3,1 à 5,7 g/l dans l'horizon superficiel, de 1,5 à 3 g/l entre 20 et 70 cm de profondeur.

Nous rattacherons ce groupement au *Gaudinieto-Arrhenatheretum* Br. Bl. s. ass. à *Festuca rubra* Soroceanu, dont on retrouve la plupart des caractéristiques. Il présente des variantes qui font la transition avec le *Brachypodietum phoenicoidis* Br. Bl. En Roussillon, DUBUIS et SIMONNEAU (1968) décrivent un groupement à *Gaudinia fragilis* (40 % des espèces sont communes). On y retrouve, en particulier, la plupart des espèces du groupe à *Gaudinia fragilis* et une partie de celles du groupe à *Lotus decumbens*. Il s'en écarte cependant par un plus grand nombre d'espèces indiquant un milieu relativement salé, ce que confirment les résultats d'analyse.

5. — LES ROSELIÈRES (annexe 6)

Les roselières correspondent à des types de végétation caractérisant des conditions de salinité plus faibles que celles qui règnent dans les enganes. On peut y distinguer deux séquences de végétation. La première, faiblement salée, conduit par assèchement aux « prairies humides, faiblement salées ». Elle est représentée selon un gradient d'humidité décroissant par :

- le groupement à *Phragmites communis* et *Scirpus tabernaemontani*;
- le groupement à *Phragmites communis* et *Sonchus maritimus*.

La deuxième, plus nettement salée, conduit aux « prés salés à submersion périodique ». Toujours selon un degré d'humidité décroissante, trois groupements peuvent y être reconnus qui sont dans l'ordre :

- le groupement à *Phragmites communis* et *Scirpus maritimus*;
- le groupement à *Phragmites communis* et *Aster tripolium*;
- le groupement à *Oenanthe fistulosa* et *Polypogon maritimus*.

Ces différents groupements appartiennent aux formations herbacées fermées.

5.1. GROUPEMENT A *Phragmites communis* ET *Sonchus maritimus*
(5 relevés)

Il se caractérise par le groupe écologique à *Oenanthe fistulosa* et celui à *Althaea officinalis* (5 b).

Les sols, de type « hydromorphe minéral », ont une texture très fine avec parfois des niveaux tourbeux. Le drainage externe est nul, le drainage interne mauvais. La submersion dure plus de 6 mois par an. En été, la nappe se situe entre 70 cm et plus de 2 m. Sa salinité est comprise entre 4 et 10 g/l. Elle est plus faible en profondeur : 1 à 4 g/l. Le tassement du sol, consécutif au surpâturage, facilite, dans ces sols de texture fine, l'ascension et l'accumulation des sels et il nous a été donné d'observer, sous ces conditions une valeur de 50 g/l en surface.

Ce groupement est assez proche des associations de l'alliance du *Magnocaricion elatae* (W. Koch) Br. Bl. et en particulier du *Caricetum elatae* W. Koch. Il n'est pas très homogène et présente un faciès à *Agrostis maritima* qui semble correspondre à de meilleures conditions de drainage.

5.2. GROUPEMENT A *Phragmites communis* ET *Scirpus tabernaemontani*
(5 relevés)

Pauvre en espèces, il se caractérise par le groupe à *Phragmites communis* (4 a 1) et celui à *Oenanthe fistulosa* (4 a 1). *Scirpus tabernaemontani* et *Potamogeton fluitans* jouent également un rôle important dans la composition floristique du groupement.

Les sols qui caractérisent ces stations sont de type « hydromorphe minéral à gley peu profond, sur alluvions palustres très fines ». Le drainage externe est nul, le drainage interne très mauvais. La submersion dépasse 6 mois par an. En été, la nappe est à moins de 60 cm de profondeur. Sa salinité est de moins de 10 g/l. La salinité du sol est inférieure, durant l'été, à 15 g/l d'extrait à saturation, pour la surface et à 10 g/l pour l'horizon 10-50 cm.

Bien que nous n'ayons pas rencontré *Scirpus pungens*, ce groupement présente de grandes affinités avec le *Scirpetum maritimi littoralis* s. ass. à *Scirpus pungens*.

5.3. GROUPEMENT A *Oenanthe fistulosa* ET *Polypogon maritimus*
(9 relevés)

Trois groupes écologiques le caractérisent : à *Oenanthe fistulosa* (4 a 1), à *Phragmites communis* (4 a 1) et à *Aeluropus littoralis*

(a 2). Leur importance, exprimée par le recouvrement des espèces qui les constituent, est très inégale. Des trois, le groupe à *Aeluropus littoralis* est le mieux représenté. Parmi les espèces indicatrices les plus fréquentes, nous citerons *Limonium vulgare*.

Le sol est de type « salin ou hydromorphe minéral à gley peu profond, sur alluvions fluviales, fluvio-palustres ou palustres à texture fine ou très fine avec parfois des horizons organiques. L'exohydromorphie est toujours très forte ». Le drainage externe est nul, le drainage interne mauvais. La submersion est périodique, mais inférieure à 6 mois. En été, la nappe est entre 85 et 130 cm. Sa salinité varie de 30 à 45 g/l. Celle du sol est comprise entre 10 et 55 g/l pour l'extrait à saturation dans l'horizon de surface et à peu près entre les mêmes limites pour l'horizon 10-50 cm.

Ce groupement se rattache au *Junceto-Triglochinietum maritimi*. La présence simultanée de « caractéristiques » des *Salicornieta* (espèces du groupe à *Aeluropus littoralis*) et des *Phragmiteta* (*Phragmites communis* et *Oenanthe fistulosa*) soulignent son caractère de transition entre les prés salés et les roselières.

5.4. GROUPEMENT A *Phragmites communis* ET *Aster tripolium* (8 relevés)

Par l'importance du groupe à *Phragmites communis* (4 a 1) qui détermine sa physionomie, ce groupement présente des affinités avec celui à *Phragmites communis* et *Scirpus tabernaemontani*. Par la présence du groupe à *Aeluropus littoralis* (a 2), il se rapproche du groupement à *Oenanthe fistulosa* et *Polypogon maritimus*. Comme eux, il possède également le groupement à *Oenanthe fistulosa*.

Ses caractères écologiques permettent de comprendre cette double affinité floristique.

Les sols sont du type « hydromorphe minéral à gley peu profond, sur alluvions fluvio-palustres ou palustres très fines présentant une très forte exohydromorphie ». Le drainage externe est nul, le drainage interne mauvais à très mauvais. La submersion est supérieure à 6 mois. En été, la nappe se situe entre 75 et 130 cm de profondeur. Sa salinité varie, selon les stations, de 20 à 40 g/l. Celle du sol, pour l'horizon de surface, est comprise entre 8 et 15 g/l dans l'extrait de saturation, de 5 à 20 g/l pour les horizons sous-jacents.

L'engorgement du sol, très marqué, bien que la nappe soit relativement profonde en été, est favorable au groupe à *Phragmites communis*, d'où l'affinité avec le groupement à *Phragmites com-*

munis et *Scirpus tabernaemontani*. Les caractères de salinité et l'enfoncement estival de la nappe facilitent le développement des espèces du groupe à *Aeluropus littoralis*, ce qui rapproche ce groupement de celui à *Oenanthe fistulosa* et *Polypogon maritimus*.

Du point de vue phytosociologique, ce groupement se rattache au *Scirpetum maritimi littoralis* Br. Bl. dont il serait une sous-association plus sèche à *Aeluropus littoralis*.

5.5. GROUPEMENT A *Phragmites* ET *Scirpus maritimus* (7 relevés)

Ce groupement se caractérise par le groupe écologique à *Phragmites communis* (4 a 1).

On le trouve sur des « sols hydromorphes minéraux à gley peu profond, constitués à partir d'alluvions palustres très fines présentant très souvent des horizons tourbeux. L'exohydromorphie y est très forte ». Le drainage externe est nul, le drainage interne très mauvais. La submersion dure plus de 6 mois par an. En été, la nappe se localise entre 30 et 85 cm de profondeur. Sa salinité varie de 25 à 55 g/l. La salinité du sol est comprise entre 23 et 83 g/l dans l'extrait à saturation des horizons superficiels. Pour les horizons sous-jacents, elle varie de 9 à 25 g/l. Le gradient de plus forte salinité est orienté vers la surface, ce qui n'est pas étonnant en raison de la faible profondeur de la nappe en été et de sa teneur en sels relativement élevée.

Bien que les conditions de salinité soient compatibles avec le groupe à *Aeluropus littoralis*, il est éliminé par la persistance de la nappe, à proximité de la surface. La présence, quasi exclusive, de *Phragmites communis* et de *Scirpus maritimus*, nous conduit à rattacher ce groupement au *Scirpetum maritimi littoralis*, s. ass. à *Phragmites isiacus* Br. Bl.

Dans ce groupement, on distingue des faciès, voire des sous-associations (MOLINIER et TALLON, 1970), selon le degré de recouvrement de l'une ou de l'autre de ces espèces. Leur signification écologique est parfois ambiguë. *Phragmites communis* supporte une hauteur d'eau de submersion plus grande (SIMONNEAU, 1966) que le Scirpe. *Scirpus maritimus* supporte des salinités plus élevées. En fait, on rencontre des faciès à *Scirpus maritimus* dominant, bien que la salinité soit relativement faible. Ils sont alors liés à la disparition du roseau par pâturage.

A ce groupement, nous rattacherons des peuplements purs de *Juncus maritimus*. Bien que cette espèce soit habituellement peu fréquente dans ce type de biotope, elle peut y prendre une extension

considérable sous l'action de l'homme. Le tracé géométrique de certaines stations, occupées exclusivement par ce jonc, nous en a convaincu.

CONCLUSION

Comme pour les « enganes » étudiées précédemment (CORRE, 1977), il est possible d'établir une correspondance entre associations végétales définies selon la méthode sigmatiste et celle qui utilise les groupes écologiques. Ceci souligne la compatibilité qui existe entre les deux approches.

Les groupes écologiques nous ont offert l'avantage d'une vision très analytique et très nuancée du rôle des principaux facteurs du milieu dans la caractérisation et l'individualisation des groupements. Ils nous ont donné de nouveaux arguments pour discuter des affinités entre associations, ce qui nous a amené à reconsidérer le classement de certaines d'entre elles. Les différences écologiques étant parfois plus marquées que les différences floristiques, ce qui est peu étonnant dans un contexte floristique aussi pauvre et un milieu aussi contraignant que celui de ces régions lagunaires, il nous a parfois été possible de souligner l'individualité de certaines unités de végétation considérées autrefois comme de simples sous-associations, voire seulement des faciès.

RÉSUMÉ

Dans un travail précédent nous avons décrit les caractères du milieu dans les marais salés du Languedoc et de Camargue, puis nous avons défini des « groupes écologiques ». L'utilisation de ces groupes permet, comme nous l'avons fait pour la végétation dominée par les Salicornes, de donner une nouvelle définition des associations et de préciser leurs caractéristiques écologiques.

BIBLIOGRAPHIE

- BRAUN-BLANQUET, J. & Cl. de RAMM, 1957. Les prés salés du Languedoc méditerranéen. *Bull. Mus. Hist. nat. Mars.*, 27 : 5-43.
- BRAUN-BLANQUET, J., N. ROUSSINE & R. NÈGRE, 1952. Les groupements végétaux de la France méditerranéenne. C.N.R.S., Paris : 297 p.

- CORRE, J.J., 1976. Etude phyto-écologique des milieux littoraux salés en Languedoc et en Camargue. I. Caractéristiques du milieu. *Vie Milieu*, 26 (2C) : 179-245.
- CORRE, J.J., 1977. Etude phyto-écologique des milieux littoraux salés en Languedoc et en Camargue. II. Groupes écologiques du bord des lagunes languedociennes. *Vie Milieu*, 27 (1C) : 1-49.
- CORRE, J.J., 1977. Etude phyto-écologique des milieux littoraux salés en Languedoc et en Camargue. III. Groupements végétaux du bord des lagunes languedociennes. 1^{re} partie : les enganes. *Vie Milieu*, 27 (2C) : 177-213.
- DUBUIS, A. & P. SIMONNEAU, 1968. Les prairies à Fétuque dans la basse-plaine du Roussillon. *Vie Milieu*, 19 (2C) : 287-302.
- FLAHAULT, Ch. & P. COMBRES, 1894. Sur la flore de la Camargue et des alluvions du Rhône. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 41 : 37-58.
- GÉHU, J.M., 1973. Premiers compléments chorologiques au fascicule n° 1, *Spartinetea maritima* du Prodrome des groupements végétaux d'Europe. *Documents phytosociologiques*, fasc. 4, mai 1973, 59 Lille et Bailleul, France : 47-49.
- MOLINIER, R. & G. TALLON, 1965. Etudes botaniques en Camargue. I. La Camargue pays de dunes. II. Vers la forêt en Camargue. *Terre Vie*, 1965 (1-2) : 1-192.
- MOLINIER, R. & G. TALLON, 1968. Friches et prairies de Camargue. *Terre Vie*, 22 : 423-457.
- MOLINIER, R. & G. TALLON, 1979. Prodrome des unités phytosociologiques observées en Camargue. *Bull. Mus. Hist. nat. Mars.*, 30 : 5-110.
- SIMONNEAU, P., 1966. Les niveaux écologiques. Observations de la campagne 1965-1966. Entente interdépartementale pour la démoustication, 8 p. ronéo.
- TALLON, G., 1958. Les sols alcalins de Camargue et leur végétation. *C.r. du Congrès des Soc. savantes, Sess. d'Aix et Marseille, 1958* : 503-518.
- ZITTI, R., 1938. Recherches sociologiques sur le *Molinietum mediterraneum* de la plaine languedocienne. Communication 66 à la S.I.G.M.A., Montpellier, 49 p.

Reçu le 7 juillet 1978.

ANNEXE 1. — *Signification des « écailles » de salinité et de conditions hydriques.**Salinité*

Ecaille 1 : $H_1^* > 90$ g/l, $H_2^* > 50$ g/l

Ecaille 2 : H_1 compris entre 70 et 90 g/l, H_2 compris entre 30 et 50 g/l

Ecaille 3 : H_1 compris entre 40 et 70 g/l, H_2 compris entre 40 et 50 g/l

Ecaille 4 : H_1 compris entre 40 et 70 g/l, H_2 compris entre 20 et 40 g/l

Ecaille 5 : H_1 compris entre 10 et 40 g/l, H_2 compris entre 10 et 20 g/l

Ecaille 6 : H_1 et $H_2 < 10$ g/l.

Conditions hydriques

Ecaille a : Drainage externe (D.e.) nul

Drainage interne (D.i.) très mauvais

submersion (Sub.) périodique, > 6 mois/an.

a.1. Ces conditions correspondent à l'optimum des espèces;

a.2. Les espèces ont un optimum pour un drainage interne mauvais;

a.3. L'optimum se situe à la fois pour un drainage interne mauvais et une submersion périodique < 6 mois/an;

a.4. Les espèces ont leur optimum pour des conditions hydriques moins sévères (D.e. lent, D.i. mauvais, submersion < 6 mois/an).

Ecaille b : D.e. nul, D.i. mauvais, Sub. périodique, > 6 mois/an.

Ecaille c : D.e. nul, D.i. mauvais, Sub. périodique, < 6 mois/an.

Ecaille d : D.e. lent, D.i. mauvais, Sub. périodique, < 6 mois/an.

d.1. Ces conditions correspondent à l'optimum des espèces;

d.2. Les espèces sont plus fréquentes dans les stations où la submersion n'est qu'accidentelle;

d.3. Les espèces sont plus fréquentes lorsque le drainage interne est meilleur (du type imparfait) et la submersion accidentelle.

* H_1 = horizon superficiel du sol; H_2 = horizon compris entre 30 et 70 cm de profondeur. Les salinités sont mesurées dans l'extrait à saturation.

ANNEXE 2. — Prés salés à submersion périodique.

	13 Groupement à <i>Juncus subulatus</i> et <i>Aeluropus littoralis</i>						14 Groupement à <i>Aeluropus littoralis</i>								
	85	136	281	282	128	8	220	31	130 a	130 b	36	59	18	291	292
Groupe à <i>Aeluropus littoralis</i>															
<i>Polygonum maritimum</i>	2/x				5/30		2/x	3/1			2/x	3/5	4/15		
<i>Aster tripolium</i>		1/x	1/x	3/x	2/2	4/10	2/x				2/x	1/x		4/5	4/10
<i>Aeluropus littoralis</i>					/50	4/40	3/5	/1			5/85	5/75	5/60	5/40	5/10
Espèces indicatrices															
<i>Juncus maritimus</i>										/60					
<i>Limonium vulgare</i>		1/x				2/10					3/5		2/x		
<i>Atriplex hastata</i>		1/x	3/1	2/x				5/95	2/2		3/x		2/x		1/x
<i>Salsola soda</i>		1/x		4/5	5/50	2/x	4/50	2/x	5/95	4/30	3/1	3/5	2/x		3/2
<i>Suaeda splendens</i>			3/1	3/x	1/x		2/x	3/5						5/30	2/x
<i>Juncus subulatus</i>	/90	/100	/70	/95	/75	/50	/95								
<i>Arthrocnemum glaucum</i>										1/x					
Transgressives de groupes															
<i>Alisma ranunculoides</i>	1/x														
<i>Phragmites communis</i>			3/1	2/x											
<i>Scirpus maritimus</i>					/x		/x	3/x				1/x		2/1	
<i>Daucus carota</i>														2/x	
<i>Lactuca scariola</i>														1/x	1/x
<i>Agropyrum acutum</i>										1/x					
<i>Alopecurus bulbosus</i>		3/95										4/10			
<i>Bupleurum tenuissimum</i>												3/1			
<i>Salicornia fruticosa</i>							1/x								
<i>Suaeda maritima</i>		1/x	2/x		2/x			1/x						1/x	
<i>Glyceria festucaeformis</i>							1/x								
<i>Pieris hieracioides</i>			1/x												
Divers															
Cyanophycées		/100				/99	/100								

Accidentelles : *Lithospermum arvense* (R36-1/x) ; *Myosurus minimus* (R36-1/x) ; *Ranunculus aquatilis* (R59-1/x)

N ^{os} des relevés	15 Groupement à <i>Agropyrum elongatum</i> et <i>Juncus gerardi</i>				16 Groupement à <i>Juncus gerardi</i> et <i>Plantago coronopus</i>				17 Groupement à <i>Lotus decumbens</i> et <i>Glyceria festucaeformis</i>										18 Groupement à <i>Lotus decumbens</i> et <i>Carex divisa</i>							
	70	63	72	80	149	47	49	50	50	0	0	103	52	2	2	148	117	38	10	5	39	14	11	15	15	
						a	b	a	b	a	b	a	b	a	b						a	b	a	b		
Groupe à <i>Juncus gerardi</i> <i>Juncus gerardi</i> <i>Alpeyroux bulbosus</i> <i>Dupleurum tenuissimum</i>	4/10		2/x	4/5		4/5	5/50	1/x	4/5	1/x	1/x		2/x			4/60	1/x	4/10			3/1					
Groupe à <i>Agropyrum elongatum</i> <i>Imula crithmoides</i> <i>Lepturus filiformis</i> <i>Trichochia barvireti</i>	4/40	4/25	4/15	/60	/90																					
Groupe à <i>Aeluropus litoralis</i> <i>Polygoum maritimum</i> <i>Aster tripolium</i> <i>Aeluropus litoralis</i>	1/x		1/x	2/x	3/x					2/x		3/5	1/x	3/5		4/1	2/x	3/10	3/15		2/x	2/x	1/x	2/x	2/x	
Groupe à <i>Bromus mollis</i> <i>Bromus mollis</i> <i>Plantago coronopus</i> <i>Obione portulacoides</i>	1/x	2/x	3/10	1/x	/1	1/x	1/x	1/x	5/95	2/x	3/x	5/100	1/x	3/5		5/80	1/x	5/10	1/x	2/x	3/10	3/5				
Groupe à <i>Glyceria festucaeformis</i> <i>Hordeum maritimum</i> <i>Glyceria festucaeformis</i>	2/x	2/1	3/1	1/x	3/5	2/x	5/60	4/25	5/50	5/80	3/x	5/80	1/x	5/20	1/x	5/10	1/x	2/x	3/10	3/5						
Groupe à <i>Aster squamatus</i> <i>Imula viscosa</i> <i>Lactuca scariola</i> <i>Agropyrum acutum</i> <i>Aster squamatus</i>	2/x	1/x			3/2	3/1	2/x	1/x	5/40	4/15	1/x	2/x	4/25	2/x	4/10	5/80	1/x	3/60	5/60	3/5	3/10					
Groupe à <i>Althaea officinalis</i> <i>Althaea officinalis</i> <i>Sonchus maritimus</i>																1/x		3/5	2/x		2/1	1/x		1/x	2/x	
Espèces idicatrices <i>Juncus maritimus</i> <i>Urtica vulgaris</i> <i>Atriplex hastata</i> <i>Salsola soda</i> <i>Suaeda splendens</i> <i>Juncus subulatus</i>	4/25	5/60	4/10	3/5	4/10	3/25	4/35	4/5	4/15	2/5	2/x	1/x	4/20	2/x	1/x	1/x	5/60	4/80	4/40	4/40	5/60	2/2	5/60	5/70	5/80	
Transgressives de groupes <i>Pirragmites communis</i> <i>Picris hieracioides</i> <i>Sonchus asper</i> <i>Picris echioides</i> <i>Dianthus carota</i> <i>Lotus decumbens</i> <i>Trifolium maritimum</i> <i>Gallium palustre</i> <i>Scirpus maritimus</i> <i>Salicornia frutescens</i> <i>Suaeda maritima</i> <i>Salicornia herbacea</i>	4/50	4/10	1/x	4/50	4/10					3/x	1/x	1/x		1/x	2/x	1/x	1/x	3/2	2/x	4/40	1/x	3/5	2/2	2/10	4/40	3/20
Caractéristiques phytosociologiques n'appartenant pas à des groupes <i>Spergularia marginata</i> <i>Orechis palustris</i> <i>Ranunculus sardous</i> <i>Erigeron canadense</i> <i>Medicago lupida</i> <i>Carex divisa</i> <i>Melilotus parviflora</i>																										
Divers <i>Tetragonolobus siliquosus</i> <i>Erythraea spicata</i> <i>Romulea ramiflora</i> <i>Erythraea centaureum</i> <i>Lactuca siligina</i> <i>Polygonum aviculare</i> <i>Plantago major</i> <i>Lolium temense</i> <i>Sonchus oleraceus</i> <i>Rumex crispus</i>	1/x		2/x	4/25	2/x									1/x												

Accidentelles

Allium vineale (R72 - 1/x)
Juncus bufonius (R72 - 1/x)
Melilotus sulcata (R72 - 1/40)
Metilium britannica (R11 - 1/x)

Pulicaria sicula (R38 - 1/x)
Bellis annua (R10 - 2/x)
Cyanophycées (ROa - /x)
Matricaria inodora ssp. maritima (ROb - 1/x)

Trifolium resupinatum (R2b - 1/x)
Sagina maritima (R49 - 2/x)
Trifolium campestre (R10 - 2/x)

ANNEXE 4. — Prés salés secs.

19

20

N° des relevés	Groupement à <i>Trifolium maritimum</i> et <i>Agropyrum acutum</i>										Groupement à <i>Trifolium maritimum</i> et <i>Alopecurus bulbosus</i>					
	9	104	73	16	24 a	24 b	40	48	51	17	1 a	1 b	110	113	34	
Groupe à <i>Lotus decumbens</i> <i>Pieris echinoides</i> <i>Daucus carota</i> <i>Lotus decumbens</i> <i>Trifolium maritimum</i> <i>Cynodon dactylon</i>	4/10 4/20 2/10 2/x 3/20	4/10 3/x 2/10 4/50	3/5 2/x 2/1 4/40	4/20 3/5 3/2 4/10	3/2 3/2 3/x	2/x 2/x 3/x	4/10 5/30 2/x 3/1	1/x 3/5 3/x 2/x	2/x 5/10 3/x	1/x 2/3 4/3			1/x 5/100 2/2 4/40		3/x 3/x	
Groupe à <i>Aster squamatus</i> <i>Imula viscosa</i> <i>Lactuca scariola</i> <i>Agropyrum acutum</i> <i>Aster squamatus</i>	2/x 3/x	4/60	4/5	4/30 2/x 3/5	2/x 5/75	5/90	5/60 3/x 1/x	1/1 1/x 5/100	2/x 1/x 5/90	3/5		1/x			4/10 2/x	
Groupe à <i>Althaea officinalis</i> <i>Althaea officinalis</i> <i>Sonchus maritimus</i>								1/2 1/x	1/x			2/1				
Groupe à <i>Juncus gerardi</i> <i>Juncus gerardi</i> <i>Alopecurus bulbosus</i> <i>Bupleurum tenuissimum</i>			2/x		3/x 3/x				2/x 3/x			3/x 3/2		3/5 4/30 2/x	4/5	
Groupe à <i>Bromus mollis</i> <i>Bromus mollis</i> <i>Plantago coronopus</i> <i>Obione portulacoides</i>	2/10	2/x	5/20 4/5	3/5	3/1 4/15 2/x	3/1 2/x 2/x	4/10	1/x 3/x 1/x	2/x	4/5 5/85	3/x 5/65 1/x	2/1 4/20	1/x 4/95 2/5	2/x 2/x 4/95	5/80	
Espèces indicatrices <i>Agrostis maritima</i> <i>Juncus maritimus</i> <i>Limonium vulgare</i> <i>Atriplex hastata</i> <i>Salsola soda</i> <i>Salicornia radicans</i>	4/30		4/50 2/x	4/10 3/5	2/x 3/2	4/10	2/x	4/40	5/50	3/5	2/x		2/5 1/x	2/x	4/10	
Transgressives de groupes <i>Holcus lanatus</i> <i>Galium palustre</i> <i>Verbena officinalis</i> <i>Dactylis glomerata</i> <i>Pieris hieracioides</i> <i>Plantago lanceolata</i> <i>Vicia angustifolia</i> <i>Gaudinia fragilis</i> <i>Linum angustifolium</i> <i>Ranunculus bulbosus</i> <i>Geranium dissectum</i> <i>Triglochin barbellieri</i> <i>Glyceria festucaeformis</i> <i>Hordeum maritimum</i> <i>Polygouon maritimus</i> <i>Aster tripolium</i> <i>Achroopus littoralis</i> <i>Salicornia fruticosa</i> <i>Oenanthe fistulosa</i> <i>Scirpus maritimus</i> <i>Phragmites communis</i> <i>Agropyrum elongatum</i> <i>Imula crithmoides</i>	1/x 3/10 2/x	1/x 1/x	1/x 3/1 5/25 1/x 1/x 1/x	2/x 1/x 3/5	1/x	2/x		4/5 3/10 4/10	1/x			1/x		1/x	3/2 3/2 1/x	
Caractéristiques phytosociologiques n'appartenant pas à des groupes <i>Dorycnium gracile</i> <i>Plantago crassifolia</i> <i>Juncus acutus</i> <i>Linum maritimum</i> <i>Chlora imperfoliata</i> <i>Limonium virgatum</i> <i>Tetragonolobus silquosus</i> <i>Ranunculus sardous</i> <i>Erigeron canadense</i> <i>Medicago hispida</i> <i>Koeleria phleoides</i> <i>Artemisia gallica</i> <i>Mellilotus parviflora</i> <i>Medicago scutellata</i> <i>Scorzonera laciniata</i> <i>Sonchus asper</i> <i>Suaeda fruticosa</i> <i>Scelopopoa rigida</i>	4/10	1/x	3/5 1/x 3/1			2/x				2/x 2/x		4/10 2/x			2/x	
Divers <i>Convobolus sepium</i> <i>Poa pratensis</i> <i>Trifolium resupinatum</i> <i>Bromus madritensis</i> <i>Torilis nodosa</i> <i>Crepis taraxifolia</i> <i>Erythraea centaurium</i> Mousses <i>Schoenus nigricans</i> <i>Spartina versicolor</i> <i>Oenanthe lachenalii</i> <i>Asparagus officinalis</i>	1/x		3/1 3/1	1/x		2/1				4/10		3/20				

ANNEXE 5. — *Prairies humides, faiblement salées.*

	26 Grpt à <i>Sonchus maritimus</i> et <i>Juncus obtusiflorus</i>		27 Grpt à <i>Brachypodium</i> <i>phoenicoides</i> et <i>Plantago lanceolata</i>		28 Groupement à <i>Gaudinia fragilis</i>								
	N ^{os} des relevés			143	66	157	152	153	154	155	156	158	159
Groupe à <i>Gaudinia fragilis</i>													
<i>Galium palustre</i>							1/x					2/x	1/x
<i>Potentilla reptans</i>			3/5				1/x	2/x	2/x			2/x	3/10
<i>Trifolium pratense</i>			1/x	3/1	2/1	2/1	1/x	1/x	1/x	1/x	3/5	3/5	3/5
<i>Verbena officinalis</i>			3/5	2/x	2/x	3/x	1/x				1/x	2/x	
<i>Dactylis glomerata</i>			1/x	2/x					1/x				
<i>Picris hieracioides</i>			4/25	1/x	1/x	1/x	1/x	2/x				2/x	1/x
<i>Sonchus asper</i>		/x		1/x	1/x	1/x	1/x	1/x	1/x	1/x		2/x	2/x
<i>Tragopogon pratensis</i>					1/x	3/x	2/x	1/x	1/x	1/x	2/x	1/x	1/x
<i>Festuca arundinacea</i>					2/x	3/1	1/x	1/x	5/95			5/80	
<i>Plantago lanceolata</i>		4/10	2/x		1/x	1/x	1/x				2/x	1/x	1/x
<i>Vicia angustifolia</i>					1/x	3/5	2/x						
<i>Gaudinia fragilis</i>					2/5	1/x	2/x	1/x	3/5	3/5	2/1	4/20	
<i>Linum angustifolium</i>					4/20	2/1	4/20	3/20	3/2				
<i>Ranunculus bulbosus</i>							1/x	1/x	1/x				
<i>Geranium dissectum</i>		1/x	1/x				1/x	1/x	1/x				
Groupe à <i>Lotus decumbens</i>													
<i>Picris echinoides</i>			4/30				1/x	1/x	1/x	1/x		2/x	2/x
<i>Daucus carota</i>		2/x	1/x	1/x	1/x	1/x	1/x	2/x	1/x	1/x	1/x	1/x	1/x
<i>Lotus decumbens</i>	1/x		1/x	3/1	1/x	4/40			2/1	1/x	1/x	1/x	1/x
<i>Trifolium maritimum</i>		2/x	1/x			2/5			3/10				
<i>Cynodon dactylon</i>	1/x		1/x					2/x	1/x			2/x	2/x
Groupe à <i>Althaea officinalis</i>													
<i>Althaea officinalis</i>	1/1												1/x
<i>Sonchus maritimus</i>	5/90												
Espèces indicatrices													
<i>Agrostis maritima</i>	/2												
Transgressives de groupe													
<i>Inula viscosa</i>		3/5											
<i>Agropyrum acutum</i>		3/10											
<i>Alopecurus bulbosus</i>						1/x	2/x		4/5				
<i>Lepturus filiformis</i>		2/x											
<i>Polypogon maritimus</i>		1/x											
<i>Bromus mollis</i>		3/x					1/x						
<i>Plantago coronopus</i>							1/x						

LE GENRE *BUPLEURUM* L. (UMBELLIFERAE)
DANS LE BASSIN OCCIDENTAL
DE LA MÉDITERRANÉE.
PRINCIPALES CARACTÉRISTIQUES ANATOMIQUES
DE L'ENSEMBLE DU SOUS-GENRE *TENORIA*
(SPRENGL.) CAUWET

par A.-M. CAUWET-MARC

Centre Universitaire

Laboratoire de Botanique — 66025 Perpignan Cedex

ABSTRACT

The 30 taxa which constitute the subgenus *Tenoria* (Sprengl.) Cauwet, endemic of the Western Mediterranean basin, were investigated from an anatomical point of view (stems, leaves and fruits).

The states of 18 characters were determined from a study of 141 populations, and presented in standardized form allowing automatic analysis.

Taxonomical and evolutionary implications are discussed.

INTRODUCTION

Le genre *Bupleurum* L. (*Umbelliferae Apioideae*) comprend environ 200 espèces réparties dans l'hémisphère nord; il présente deux foyers d'origine, l'un asiatique, l'autre ouest-méditerranéen et il est subdivisé en deux sous-genres dont l'origine correspond à chacun des centres de différenciation.

Les 30 taxons qui constituent le sous-genre *Tenoria* (Sprengl.) Cauwet sont restés localisés dans le Bassin occidental de la Médi-

terranée; leurs caractéristiques anatomiques de feuille, tige et fruit mises en évidence sur 141 populations (dont 97 étudiées par nous-même) font l'objet du présent travail et constituent l'un des volets d'une approche multidisciplinaire de la biosystématique du genre *Bupleurum* L.

I. — HISTORIQUE

Abordée pour la première fois par CUSSON en 1782 avec une étude du fruit, l'anatomie des Ombellifères a fait, depuis, l'objet de travaux importants dans lesquels les données concernant le genre *Bupleurum* L. restent toutefois fragmentaires. Les recherches de TRECUL (1866), VAN TIEGHEM (1871, 1872, 1885), MOYNIER DE VILLEPOIX (1877), COURCHET (1884), FOURNIER (1932) et VEUILLET (1959), nous amènent à constater que les observations anatomiques au niveau infra-générique ont été jusque là, très réduites.

Le premier travail se situant à ce niveau taxonomique est dû à KLAUSCH (1887). Cependant, l'anatomie, traitée dans son ouvrage du point de vue purement physiologique, reste difficilement utilisable dans une étude systématique.

BRIQUET (1897), dans son excellent mémoire sur les Buplèvres des Alpes maritimes, ajouta pour chacun des taxons — et d'une manière particulièrement détaillée au niveau de la feuille, de la tige et du fruit — les caractères anatomiques de ces différents organes aux caractères morphologiques utilisés jusque là.

Après le travail de DAVID (1901) sur l'anatomie de quelques *Bupleurum* appartenant, pour la plupart, à la Flore de France, il faudra attendre la deuxième moitié du siècle pour que cette méthode d'investigation soit à nouveau utilisée. Cependant, alors que les premiers travaux d'anatomie intéressaient uniquement l'étude des tissus en coupe transversale, certains auteurs vont substituer à ce mode d'observation celle, non moins intéressante, des vaisseaux du bois chez des espèces arbustives.

La mise en évidence de ces nouveaux caractères sur des coupes longitudinales de tige revient à LEMESLE (1952) et RODRIGUEZ (1957 a et b, 1971) et présente l'avantage de comparer, sur ces critères, le genre *Bupleurum* L. au genre voisin *Heteromorpha*. Les travaux de ces deux auteurs, intéressent *B. fruticosum* L. et *Heteromorpha glauca* Engl. d'une part et *B. fruticosum* L., *B. dianthifolium* Guss., *B. longiradiatum* Turcz., *Heteromorpha arborescens* (Thumb.) Cham. et Schlechtd. et *H. trifoliata* (Wendl.) Eckl. et Zeyn, d'autre part.

Pourtant, si ce mode d'observation permet de résoudre certains problèmes particuliers liés au type biologique de la plante, l'anatomie classique qui s'appuie sur l'étude de coupes transversales de tige, de feuille ou de méricarpe sera à nouveau utilisée par PANELATTI (1959). L'importante étude de cet auteur, permet d'obtenir, non seulement une connaissance anatomique précise des espèces marocaines du genre *Bupleurum*, mais démontre, dans un groupe de taxons particulièrement complexe, l'importance de ce type d'étude au niveau de leur détermination.

Plus près de nous, dans le cadre des recherches sur la structure des méricarpes (Ombellifères de l'Hérault), DURRUTY (1970) décrit avec précision l'anatomie des fruits de 10 espèces de *Bupleurum*; très récemment ce même auteur (1976) donnant les caractéristiques des méricarpes de la famille des Ombellifères de la Flore de France, inclut dans son travail la description des taxons qui sont à rattacher au genre qui nous intéresse ici.

Malgré l'importance ainsi démontrée de l'anatomie chez les Ombellifères, il convient de remarquer que, jusqu'ici, ces travaux concernent des espèces dont la seule unité réside dans leur appartenance à un même complexe géographique.

Bien que les Flores récentes fassent le plus souvent appel à ce type de données, aucun travail homogène n'est paru au niveau du genre *Bupleurum* * ou de l'un de ses sous-ensembles taxonomiques.

Nos résultats complètent le travail de PANELATTI (1959) et nous ont permis de réunir un ensemble de données anatomiques qui couvrent tous les taxons du sous-genre *Tenoria* (Sprengl.) Cauwet.

II. — MATÉRIEL ET MÉTHODES

1. MATÉRIEL

Pour ce qui intéresse nos propres observations, les prélèvements de matériel ont été effectués dans les populations indiquées tableau II.

* La seule monographie concernant l'ensemble du genre est due à WOLFF (1910). Elle est basée sur la seule prise en compte de caractères morphologiques et des caractères anatomiques les plus évidents.

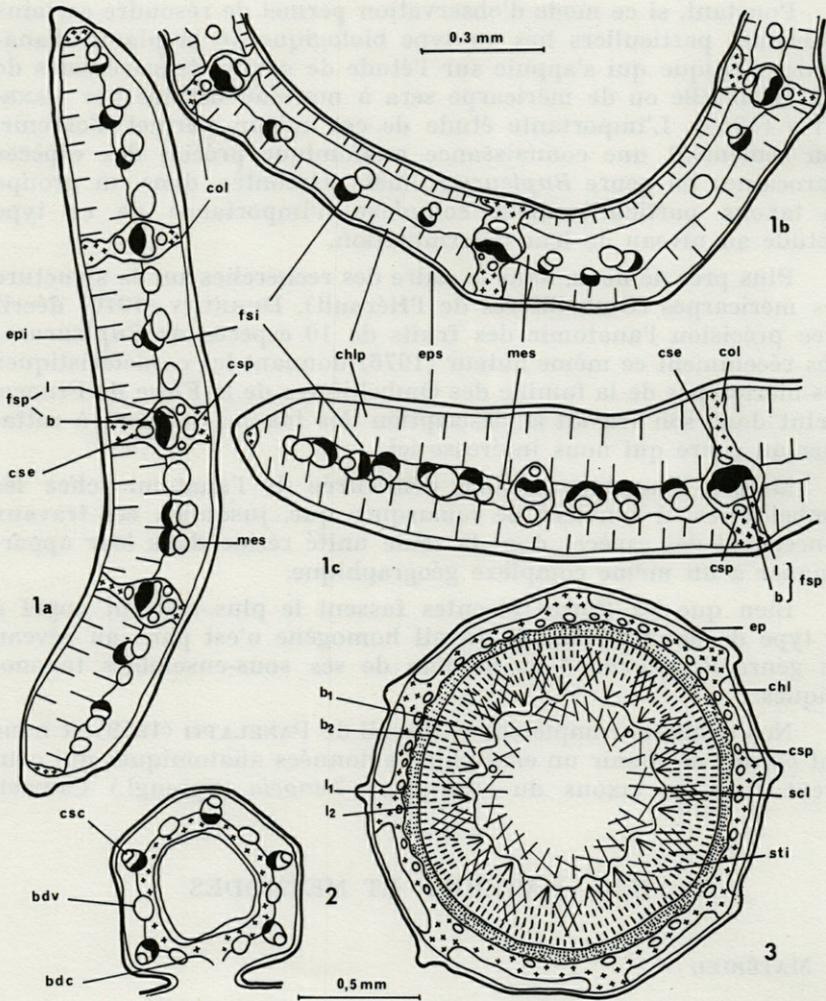


PLANCHE I

1. Partie médiane de la 1^{re} feuille caulinaire (coupe transversale) a : structure bifaciale (C 67.24); b : structure subcentrique (C 72.32); c : structure centrique (C 69.82). 2. Méricarpe (coupe transversale). 3. Tige (coupe transversale).
b : bois; *b*₁ : bois primaire; *b*₂ : bois secondaire; *bdv* : bandelette valléculaire; *chl* : chlorenchyme; *chlp* : chlorenchyme pallissadique; *col* : collenchyme; *csc* : canal sécréteur costal (mériscarpes); *cse* : canal sécréteur extra-tigineux (feuilles); *csp* : canal sécréteur péricyclique (tiges et feuilles); *ep* : épiderme; *epl* : épiderme inférieur; *eps* : épiderme supérieur; *fsi* : faisceau intermédiaire (feuilles); *fsp* : faisceau principal; *l* : liber; *l*₁ : liber primaire; *l*₂ : liber secondaire; *mes* : mésophylle; *scl* : sclérenchyme; *sti* : stéréome intrafasciculaire.

2. MÉTHODES

Comme les auteurs précédents (BRIQUET, 1897; DAVID, 1901 et PANELATTI, 1959) et dans le but de standardiser les résultats, nous avons procédé à des coupes transversales :

- dans la partie médiane de la première feuille nettement caulinaire;
- dans la partie moyenne de la tige située immédiatement au-dessus;
- dans la région moyenne des méricarpes.

Certains caractères se rapportant à l'ornementation des vaisseaux du bois, nous ayant paru particulièrement importants, nous avons fait, en outre, des coupes longitudinales dans la partie basse de la tige (espèces de la section *Tenoria*).

Dans la mesure où nous possédions du matériel suffisant (ce qui n'était pas toujours le cas surtout pour les spécimens types) chaque coupe a été effectuée sur plusieurs échantillons de la population citée.

Les coupes, effectuées à main levée ont été colorées par la méthode de double coloration au carmino vert de Mirande.

Les observations ont été faites au moyen d'un microscope Wild M 20, les dessins ont été réalisés à l'aide d'une chambre claire Wild.

III. — RÉSULTATS

Les résultats sont consignés dans le tableau I. La définition des 18 caractères utilisés est donnée en légende à la fin du tableau et illustrée planche I.

IV. — DISCUSSION

La liste des 18 caractères anatomiques retenus et utilisés n'a pas été établie facilement et sa mise au point définitive est le résultat de nombreuses observations. Elle constitue l'ensemble des seuls caractères indépendants ayant résisté à notre examen critique et n'ayant pas leur répercussion dans un caractère morphologique qui aurait déjà été pris en considération surtout lorsque apparaissait pour celui-ci une variabilité qui pouvait être considérée comme taxonomiquement significative. Chacune de ces conditions restrictives va maintenant être succinctement examinée.

TABLEAU I

Principaux caractères anatomiques mis en évidence dans le sous-genre
Tenoria (Spreng.) Cauwet.

TAXONS	N.popul. étudiées	AUTEUR	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
1 . <i>B. acutifolium</i> Boiss.	2	Présent travail	bif.	5	+	2	-	++++	-	B	+	+++	-	+	-	-	-	1	2	-
2 . <i>B. album</i> Maire	3	PANELATTI, 1959	cent.	3(5)	+	1-3 p	+	+	+	A	+	+	-	+	-	+	-	3-5	4-6	+
3 . <i>B. antonii</i> Maire	3	Présent travail	bif subbif.	5-7	+	1	+-	+++	+	AC	+	++	+	+	0 1-4	-	-	1	2	+
4 . <i>B. atlanticum</i> Murb. subsp. <i>atlanticum</i>	9	CAUWET et CARBONNIER, 1976b	subbif.	5-7	+	1	-	++++	+	A	+	++	-	+	-	-	-	1	2	-
5 . <i>B. atlanticum</i> Murb. subsp. <i>mairei</i> (Panel et Vindt) Cauwet et Carbonnier	3	CAUWET et CARBONNIER, 1976a et b	subbif.	5-7	+	1-2	-	++++	+	A	+	+	+-	+	+-	-	-	1	2-4	-
6 . <i>B. atlanticum</i> Murb. subsp. <i>atouense</i> Cauwet et Carbonnier	15	CAUWET et CARBONNIER, 1976b	subbif.	5-7	+	1-2	-	++++	+	A	+	+	+	+	+	-	-	1	2	+
7 . <i>B. atlanticum</i> Murb. subsp. <i>algeriense</i> Cauwet et Carbonnier	11	"	subbif.	5-7	+	1-2	-	++++	+	A	+	+	+-	+	-	-	-	1	2	-
8 . <i>B. balansae</i> Boiss. et Reut. var. <i>balansae</i>	2	PANELATTI, 1959	subbif.	3-5	+	1(2,3)	-	++++	+	A	+	+	-	+	-	-	-	1	2	+
9 . <i>B. balansae</i> Boiss. et Reut var. <i>longiradiatum</i> Faure et Maire	1	"	subbif	3-5	+	1(2,3)	-	++++	+	A	+	+	-	+	+	-	-	1	2	+
10 . <i>B. barceloi</i> Cosson	1	Présent travail	subbif.	5	++	3 p	-	++++	+	A	+	++	+	+	+	-	-	1	2	-
11 . <i>B. benoitii</i> Lit. et Maire	8	"	subcent.	5-7	+	1-2 p	+-	++	+	B	+	++	+	+	+-	-	-	1	2	-
12 . <i>B. canescens</i> Schoub.	1	PANELATTI, 1959	cent.	5	+	2-5 f.g.	-	++	+	A	++	+++	-	+	+	-	-	1	2	-
13 . <i>B. dianthifolium</i> Guss.	1	Présent travail	bif.	3	+	2	+	++	+	A	+	+++	+	+	+	-	-	3	4	+
14 . <i>B. dumosum</i> Cosson	1	"	cent.	3	+	3 f.g.	-	++	+	A	+	+	-	+	-	-	-	1	2	-
15 . <i>B. faurelii</i> Maire	6	PANELATTI, 1959	subcent.	5-7	+	1-2	-	++	-	C	+	++	+	+	-	-	-	1	2	+
16 . <i>B. foliosum</i> L.	1	Présent travail	subbif.	3	++	0	+	++	+	A	+++	++	-	+	+	-	-	1	2	+
17 . <i>B. frutescens</i> L. var. <i>frutescens</i>	7	CAUWET, 1975	bif.	3-5	+	1	+	++	+	B	+	++	-	+	+	-	-	1	2	+
18 . <i>B. frutescens</i> L. var. <i>elatus</i> Lange	3	CAUWET, 1975	bif.	5-7	+	3	+	++	+	B	+	++	-	+	+	-	-	1	2	+
19 . <i>B. fruticosum</i> L.	3	Présent travail	subbif.	3	+++	0	+	++	+	A	++	++	-	+	+	-	-	1	2	-
20 . <i>B. gibraltaricum</i> Lam.	6	"	subbif. subcent.	1	+++	0	+	++	-	A	+++	+++	-	-	+	-	-	1	2	-

TAXONS	N.popul. étudiées	AUTEUR	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
21 . <i>B. handiense</i> (Bolte) Sund.	2	Présent travail	bif.	9	++	2 p	-	++	+	D	++	+++	-	+	+	-	-	1	2	-
22 . <i>B. laterifolium</i> Cosson	3	PANELATTI, 1959	bif.	5-7	++	2	-	++	+	A	++	+++	+	+	+	-	-	1	2	+
23 . <i>B. mesatlanticum</i> Lit. et Maire	8	PANELATTI, 1959	bif.	5-9	+	1 p	+	++	+	B	++	++	+	+	-	+	-	1-3	2	+
24 . <i>B. montanum</i> Cosson	11	"	bif.	5-9	+	1-3	-	+++	+	B	++	+++	-	+	+	-	-	1	2	+
25 . <i>B. oligactis</i> Boiss. var. <i>oligactis</i>	8	"	bif.	3-5	+	1 p	-	+++	+	A	+	++	+	+	-	-	-	1	2	-
26 . <i>B. oligactis</i> Boiss. var. <i>chouletetii</i> Pomel	1	"	subcent.	3	+	1-2 g 6 p.	+	++	+	A	+	++	+	+	-	-	-	1	2	-
27 . <i>B. plantagineum</i> Desf.	3	Présent travail	bif.	7	++	6 p.	-	+++	+	A	+	++	+	+	+	-	-	1	2	+
28 . <i>B. salicifolium</i> Soland var. <i>salicifolium</i> var. <i>aciphyllum</i> (Bark.-Webb et Berth) Cauwet	3 1	" "	bif. subcent.	6-12 5-7	+	2-3	+ +	++	+	A	++	+++	-	+	+	+	-	1	2	+
29 . <i>B. spinosum</i> Gouan var. <i>spinosum</i> var. <i>mauritanicum</i> Cauwet	5 8	" "	bif. subcent. cent.	3-5 3-5	+	3 g 3 g.	+	++	+ +	B B	++ ++	+	-	+	+	-	-	1	2	+
30 . <i>B. subsphosum</i> Maire et Weil	1	Présent travail	cent.	3	+	2-3	+	++	-	A	+	+	-	-	+	-	-	1	4	-

Les 18 colonnes numérotées de 1 à 18 correspondent respectivement à :

Feuille : 1 - Structure du limbe (cent. = centrique, subcent. = subcentrique ; bif. = bifaciale, subbif. = subbifaciale). 2 - Nombre de faisceaux principaux. 3 - Taille relative des faisceaux principaux et secondaires (+ = F.P. et F. 2e équivalents, ++ = F.P. plus important et F. 2e équivalents entre eux, +++ = F.P. beaucoup plus important que F. 2e). 4 - Nombre de faisceaux intermédiaires. 5 - Canaux sécréteurs extraligineux ⁽¹⁾. 6 - Tissu de soutien reliant les 2 faces (+ = nul, ++ = amas inférieur et supérieur collenchymateux, +++ = quelques cellules sclérifiées entre les faisceaux et les piliers supérieurs, ++++ = piliers supérieurs massifs atteignant la moitié du mésophylle, piliers inférieurs collenchymateux). 7 - Stomates enfoncés. 8 - Cellules épidermiques (A : cellules de grande taille, collenchymateuses, à lumière rectangulaire et larges papilles externes ; B : cellules de taille moyenne à parois externes très coniques ; C : cellules épidermiques plates ou légèrement bombées ; D : grandes cellules allongées tangentiellement et à parois externes et internes bombées - selon PANELATTI, 1959).

Tige : 9 - Collenchyme cortical (+ = amas carénaux distincts, ++ = amas carénaux reliés par un anneau collenchymateux, +++ = l'épaississement collenchymateux interne tout le cortex ; la partie interne est sclérifiée). 10 - Moelle (+ = moelle réduite, en partie ou entièrement sclérifiée, ++ = moelle abondante à cellules moyennes zone périphérique un peu lignifiée, +++ = moelle abondante à très grandes cellules pecto-cellulosiques). 11 - Liber secondaire discontinu. 12 - Cuticule épaisse. Mericarpes : 13 - Canaux sécréteurs costaux. 14 - Côtes ailées. 15 - Sclérénchyme dans les côtes primaires. 16 - Nombre de bandelettes valléculaires. 17 - Nombre de bandelettes commissurales. 18 - Taille de la bandelette valléculaire ≤ au 1/2 vallécule.

(Toutes les réponses présence-absence sont traduites par + : oui, - : non ; pour les canaux sécréteurs costaux + signifie qu'il y en a 5, - qu'il y en a 0, sinon le chiffre exact est indiqué entre parenthèses ; l'adjectif qui accompagne le nombre de faisceaux intermédiaires qualifie leur taille : p. = petits, g. = gros, t.g. = très gros).

(1) Les coupes ont toujours été faites dans la partie moyenne de la première feuille caulinaire. L'expérimentation nous a en effet permis de constater qu'on ne les rencontrait pas toujours à la base ou dans la partie terminale de la feuille.

a) Variabilité

Nous nous sommes rendu compte très rapidement, au cours de ce travail, de l'extrême fragilité systématique de certains caractères anatomiques.

Ces derniers peuvent en effet présenter, peut-être plus fréquemment que les autres, des variations au sein même des taxons dont pourtant l'excellente homogénéité est prouvée par ailleurs (CARBONNIER et CAUWET, 1976). Dans certains cas, les causes de cette variabilité dans le genre *Bupleurum* L. ont pu être appréhendées (importance des fibres péricycliques et corticales variable d'une année sur l'autre); dans d'autres cas, cette analyse s'est révélée impossible : présence ou absence de canaux sécréteurs médullaires par exemple.

Toutefois, la valeur de la variabilité en tant qu'état de caractère (ce qui, dans le Tableau I, se traduit par le signe \pm) n'a pas été totalement rejetée; elle a en effet une très haute signification dans le cas où l'origine du taxon est hybride (*B. atlanticum* Murb. subsp. *mairi* (Panel. et Vindt) Cauwet et Carbonnier, CAUWET et CARBONNIER, 1976 a).

Dans le cas où les états de certains caractères anatomiques apparaissent variables, et que nous ne pouvions pas les rattacher à un phénomène d'hybridation, donc accorder une valeur à cette variation, nous les avons purement et simplement rejetés (que nous ayons ou non compris la raison de leur variabilité). Ceci parce qu'aussi bien du point de vue des caractères diagnostiques en systématique classique, qu'en tant que données dans une méthode d'analyse automatique, elles auraient pu conduire à une déformation de la réalité.

b) Indépendance des caractères

Certains caractères anatomiques n'ont pas été retenus parce que directement dépendants d'un autre caractère anatomique, ce qui nous a amenée à distinguer les notions d'indépendance et de corrélation. En effet, ne doivent être considérés comme dépendants, que les états de caractère liés par une relation directe. Ainsi l'existence d'une cuticule épaisse et la présence de stomates enfoncés sont des états de caractère liés à un même facteur qui est le milieu xérique. Nous avons néanmoins constaté qu'ils ne variaient pas nécessairement ensemble; bien que leur coefficient de corrélation soit élevé, ils restent indépendants et nous les avons retenus tous les deux.

Par contre, la présence de piliers de sclérenchyme sur la face supérieure de la feuille entraîne la présence obligatoire de 3 assises

au moins de parenchyme pallissadique. Ces caractères sont dépendants et considérer l'un revient à examiner l'autre; dans notre étude nous n'avons retenu que le premier.

V. — CONCLUSION

L'étude anatomique du genre *Bupleurum* L. aura donc permis, à travers toutes les observations qui ont pu être faites, de mettre en évidence un certain nombre de caractères ayant pris une importance particulière dans la systématique de ce genre.

En effet, c'est déjà sur la base de telles données que PANELATTI et VINDT (1958) avaient distingué, à l'intérieur du complexe *B. oligactis* Boiss., un nouveau taxon *B. mairei*. Récemment, ce sont des différences fondamentales au niveau de la structure anatomique des méricarpes qui nous ont amenés à créer quatre sous-espèces au sein du complexe *B. atlanticum* Murb. (CAUWET et CARBONNIER, 1976 b); de même l'étude anatomique des feuilles a permis de mettre en évidence deux variétés ayant, par ailleurs, une distribution biogéographique et une composition chimique différente, respectivement chez *B. spinosum* Gouan et *B. salicifolium* Soland. (CAUWET-MARC, 1976, fascicule II).

D'autre part, outre cet apport particulièrement précieux au niveau infraspécifique, les données anatomiques ont pu être utilisées dans la définition du sous-genre *Tenoria* (Spreng.) Cauwet qui est caractérisé par les états suivants :

- structure subbifaciale de la feuille;
- présence de piliers collenchymateux sur la face inférieure et supérieure de la feuille;
- cellules épidermiques de la feuille rattachées au type A;
- présence d'une seule bandelette par vallécule dans le fruit.

Au-delà de l'utilisation des caractères anatomiques dans la définition du genre et des espèces qui le composent il est intéressant de noter que ce type d'étude permet de mettre en évidence le sens évolutif, inconnu jusqu'ici, de certains états de caractères anatomiques.

En effet, les résultats d'une analyse cladistique utilisant des caractères morphologiques dont la signification évolutive était établie, ont permis la construction d'un arbre phylogénique du genre (ROUX et al., 1977) en accord avec les données chorologiques et la distribution biogéographique connue. La position des taxons sur les différents phylums permet ainsi de considérer que l'apparition de canaux sécréteurs dans les côtes du fruit est un état

évolué, de même que la transformation, dans la feuille, des piliers sclérifiés en piliers collenchymateux pouvant même aller jusqu'à disparaître totalement.

Ainsi en permettant une meilleure connaissance de la systématique et de la phylogénie, les caractères anatomiques auront donc pleinement contribué à une meilleure connaissance du genre *Bupleurum* L. et leur utilisation, du moins en ce qui concerne ce genre, ne devra jamais être négligée.

Toutes les coupes anatomiques que nous avons observées intéressaient toujours des coupes transversales de tiges, feuilles ou fruits; il est un domaine que nous avons jusqu'ici peu exploité et dans lequel les premiers travaux effectués se sont pourtant traduits par des résultats intéressants : il s'agit de celui des coupes longitudinales de vaisseaux. Il semble devoir apporter, au niveau des espèces ligneuses tout au moins, de solides informations. Nous nous proposons de l'envisager dans un proche avenir.

RÉSUMÉ

Les 30 taxons qui constituent le sous-genre *Tenoria* (Sprengl.) Cauwet, endémique du bassin occidental de la Méditerranée, ont été étudiés du point de vue anatomique (tiges, feuilles, fruits).

Les états vis-à-vis de 18 caractères sont établis après examen de 141 populations et présentés sous une forme standardisée permettant leur utilisation dans une analyse automatique.

Leurs significations taxonomique et évolutive sont discutées.

BIBLIOGRAPHIE

- BRIQUET, J., 1897. Monographie des Buplèvres des Alpes-Maritimes in E. BURNAT, Matériaux pour servir à la flore des Alpes-Maritimes. Georg. et Cie éd. Genève et Bâle, 132 p.
- CARBONNIER, J., et A.M. CAUWET, 1976. Problèmes soulevés par la variabilité infraspécifique. Avantages et inconvénients en taxonomie. C.r. 10^e Congrès National Sociétés Savantes, section Sciences, 12 p., Lille.
- CAUWET-MARC, A.M., 1976. Biosystématique des espèces vivaces de *Bupleurum* (*Umbelliferae*) du bassin méditerranéen occidental. Thèse Doctorat Etat, Perpignan : 848 p.
- CAUWET, A.M., et J. CARBONNIER, 1976 a. Recherches sur l'origine du *Bupleurum atlanticum* subsp. *mairi* endémique du Haut Atlas marocain. *Candollea*, 31 : 17-35.

- CAUWET, A.M., et J. CARBONNIER, 1976 b. Etude biosystématique du complexe *Bupleurum atlanticum* Murb. *emend.* Cauwet et Carbonnier en Afrique du Nord, mise en évidence de nouvelles sous-espèces. *Bull. Soc. Hist. nat. Afr. Nord*, **66** (3-4) : 5-38.
- COURCHET, 1884. Etude anatomique sur les Ombellifères et sur les principales anomalies de structure que présentent leurs organes végétatifs. *Ann. Sci. nat.*, 6^e sér., **17**.
- CUSSON, P., 1782. Cité d'après A.P. de CANDOLLE, 1829, *Mémoire sur la famille des Ombellifères*, p. 2.
- DAVID, C., 1901. Etude anatomique du genre *Bupleurum*. *Thèse de Doctorat Université, Fac. Pharmacie, Paris* : 95 p.
- DURRUTY, M., 1970. Application de l'étude des méricarpes à la détermination des Ombellifères de l'Hérault. *Rapport de stage DEA, Biologie Végétale, Montpellier* : 45 p.
- DURRUTY, M., 1976. in GUINOCHET M., *Flore de France*, **2** : 818 p., C.N.R.S. éd. Paris.
- FOURNIER, M., 1932. Sur la caryologie des Oenanthes nord-africaines. *Bull. Soc. hist. nat. Afr. Nord*, **23** : 144.
- KLAUSCH, 1887. Über die Morphologie und Anatomie der Blätter von *Bupleurum*, mit Berücksichtigung des Einflusses von klima und Standort. Leipzig.
- LEMESLE, R., 1952. Trachéides à face interne striée dans le bois de deux Ombellifères apioïdées à port arbustif. *C.r. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris*, **235** : 896-898.
- MOYNIER de VILLEPOIX, R., 1877. Recherches sur les canaux sécréteurs du fruit des Ombellifères. *Ann. Sci. nat.*, 6^e sér., **5** : 22-66.
- PANELATTI, J., 1959. Contribution à l'étude anatomique du genre *Bupleurum* L. au Maroc. *Trav. Inst. Sci. Chérifien*, sér. Bot., **15** : 103 p.
- PANELATTI, J., et J. VINDT, 1958. Un nouvel endémique marocain du Haut Atlas. *Bull. Soc. Sci. nat. phys. Maroc*, **8** : 192-193.
- RODRIGUEZ, 1957 a. Anotaciones a la anatomia comparada de las Umbelíferas. *Rev. Biol. Trop.*, **5** (2) : 157-171.
- RODRIGUEZ, 1957 b. Systematic anatomical studies on myrrhidendron and other woody umbellales. *Univ. Calif. Publ. Bot.*, **29** (2) : 145-318.
- RODRIGUEZ, 1971. The relationships of the Umbellales. Biology and Chemistry of *Umbelliferae*. Supl. 1, *Bot. J. Linn. Soc.*, **64** : 63-91, in Heywood Acad. Press ed. Londres.
- ROUX, M., J. CARBONNIER et A.M. CAUWET-MARC, 1977. Un exemple d'analyse cladistique : le genre *Bupleurum* L. (Umbelliferae). *Actes du 2^e Symposium International sur les Ombellifères* (Perpignan, 1977), *Contributions pluridisciplinaires à la Systématique*, paru 1978 : 575-592, A.M. CAUWET-MARC et J. CARBONNIER éd.
- TRECU, L., 1866. Des vaisseaux propres dans les Ombellifères. *C.r. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris* : **63**.

- VAN TIEGHEM, 1871. Mémoire sur la racine. *Ann. Sci. nat.*, 5^e sér., 13.
- VAN TIEGHEM, 1872. Mémoire sur les canaux sécréteurs de plantes. *Ann. Sci. nat.*, 5^e sér., 16.
- VAN TIEGHEM, 1885. Second mémoire sur les canaux sécréteurs des plantes. *Ann. Sci. nat.*, 7^e sér., 1 : 15-25.
- VEUILLET, J.M., 1959. Contribution à l'étude morphologique et anatomique du genre *Elaeoselinum* au Maroc. *Trav. Inst. Sci. Chérifien*, Sér. Bot., 18 : 1-63.
- WOLFF, H., 1910. *Umbelliferae in ENGLER* : Pflanzenreich Regni Vegetabilis Conspectus, 4 (228) : 1-214.

Reçu le 5 juillet 1978.

TABLEAU II

Liste de toutes les populations étudiées (récoltes personnelles et herbiers);
l'origine est le libellé exact de l'étiquette d'herbier.

TAXON	ORIGINE (libellé exact de l'étiquette d'herbier)	COLLECTEUR	HERBIER	STADE
<u>Bupleurum acutifolium</u> Boiss.				
	- In dumetis partis inferioris Sierra d'Estepona, mai 1837. Espagne <u>Specimen type</u>	E. BOISSIER	G 83	fleurs
	- Sierra San Dominguin à San Luis, 7 septembre 1974. Portugal	A. C.	C.74-14	fruits
<u>Bupleurum album</u> Maire				
	- Steppe à Artemisia Herba-Alba, à proximité de Telouet, 12 juin 1969. Maroc	A. C.	C.69-71	fleurs
	- Pâturages rocaillieux entre Telouet et Aït Tatlane, 7 juillet 1972. Maroc	A. C.	C.72-26	-
	- Plaine subdésertique à proximité de Rich, 15 juillet 1972. Maroc	A. C.	C.72-47	fruits
<u>Bupleurum antonii</u> Maire				
	- In Atlantis Majoris ditione Mesfioua : in rupibus graniticis mont Aouljdid (2700 m), 12 juillet 1926. Maroc <u>Specimen type</u>	R. MAIRE	M.P.U. 2	fleurs
	- In Atlantis Majoris ditione Glaoua : in rupibus porphyricis montis Aouljdid (2600-2800 m), 23 juillet 1926. Maroc	R. MAIRE	M.P.U. 1	-
	- Moyen Atlas central : région d'Assoul. Djebel Tjarout versant exposé à l'ouest 2000 m, 11 octobre 1963. Maroc	A. PUJOS	I.S.C. 24301	en fruits
<u>Bupleurum atlanticum</u> Murb. subsp. <u>atlanticum</u>				
	- Djebel Sidi-Fars au sud du Maroc, 2 juillet 1867. Maroc <u>Specimen type</u>	BALANSA	P	fleurs
	- Haut Atlas occidental : tizi-n'Ghourane, 10 juin 1969. Maroc	A.C.	C.69-67	-
	- In rupestribus calcareis Anti atlantis supra Tafraout (1500 m), 16 juin 1939. Maroc	R. MAIRE	M.P.U.	-
	- Tafraout to Ighrem 5 km post the fat to Aït Baha, 15 juin 1974. Maroc	B.M. exped. Reading 424	C.74-184	-
	- Haut Atlas occidental entre Asni et Tinitine (1800 m), 11 juin 1969. Maroc	A. C.	C.69-66	-
	- Haut Atlas occidental : Amizmiz (1700 m), 10 juin 1969. Maroc	-	C.69-65	-
	- Haut Atlas central entre le tizi n'Tichka et Telouet (1600 m), 12 juin 1969. Maroc	-	C.69-68	-
	- Haut Atlas central : bordure inférieure de l'étage des chaméphytes épineux au tizi n'Tichka, 6 juillet 1972. Maroc	-	C.72-14	-
	- Haut Atlas central : limite inférieure de la forêt de thurifères sur la piste de Telouet (1600 m), 7 juillet 1972. Maroc	-	C.72-28	-
subsp. <u>mairei</u> (Panel. et Vindt) Cauwet et Carbonnier <u>comb. nova</u>				
	- In atlantis Majoris montibus supra urbem Demnat, in rupestris schistaceis faucium amnis Fedghat (2000-2100 m) (sub. <u>B. oligactis</u> Boiss. = <u>B. choulettei</u> Pomel), 28 juillet 1926. Maroc <u>Specimen type</u>	R. MAIRE	M.P.U.	fruits
	- In atlantis majoris montibus supra urbem Demnat : in rupibus schistaceis faucium amnis Fedghat (2000-2100 m) (sub. <u>atlanticum</u> Murb.), 28 juillet 1926. Maroc	R. MAIRE	M.P.U.	-
	- Haut Atlas : gorges de l'Acif Fedghat (1600 m), 10 juillet 1972. Maroc	A.C.	C.72-29	-

TAXON	ORIGINE (libellé exact de l'étiquette d'herbier)	COLLECTEUR	HERBIER	STADE
<u>Bupleurum atlanticum</u> Murb. (suite)				
subsp. <u>aiouense</u> Cauwet et Carbonnier				
-	Moyen Atlas : piste à proximité d'Itzer (1600 m), 19 juin 1969. Maroc	A. C.	C.69-70	fleurs
-	Haut Atlas oriental : tizi n'Tahrem (Midelt) rocailles (1900 m), 14 juillet 1972. Maroc	A. C.	C.72-48	-
-	Moyen Atlas : éboulis clacaires sous l'ancien fort de Sniguer (1750 m) 19 juillet 1929. Maroc	L. EMBERGER	ISC 38010	-
-	In Atlante medio : tizi n'Taghreft in rupestribus calcareis (2150 m), 10 août 1924. Maroc	R. MAIRE	M.P.U.	-
-	G.A. Vallée de Toutline S.E. de Demnat (2000 m), 1er août 1935. Maroc	GATEFOSSE	M.P.U.	-
-	Haut Atlas central : refuge de Tamdla près d'Azilal (Azourki), 11 juillet 1972. Maroc	A. C.	C.72-34	fleurs
-	Haut Atlas oriental : chénaie près de Zaouia-Ahensal (Aïoui), 12 juillet 1972. Maroc	-	C.72-43	-
-	Mgoun : montée vers le tizi n'Illisi, 20 juillet 1952. Maroc	Mission ISC	ISC 3964	fruits
-	Moyen Atlas : chénaie entre Ifrane et Boulemane (1400 m), 16 juillet 1972. Maroc	A. C.	C.72-54	fleurs
-	Moyen Atlas : chénaie à proximité de Boulemane (1400 m), 16 juillet 1972. Maroc	-	C.72-57	-
-	Moyen Atlas : chénaie à proximité de Skoura (1700 m), 16 juillet 1972. Maroc	A. C.	C.72-59	-
-	Haut Atlas oriental : cirque de Jaffar (Ayachi) (1950 m), 18 juin 1969. Maroc	A. C.	C.69-69	-
-	Moyen Atlas : Midelt : 16 km up. track to djebel Ayachi from Midelt (1830m) 21 juin 1974. Maroc	Reading 902 BM exped.	C.75-91	-
-	Hauts Plateaux : nappes d'halfa sur la piste de Tounfite : Adaou-Atlarh 18 juin 1853. Maroc	SAUVAGE	ISC 29677	-
-	Tendri (Rif oriental), 9 juillet 1957 (sub. <u>B. balansae</u> Boiss. et Reut.). Maroc.	RUIZ de la TORRE	M.167-416	-
subsp. <u>algeriense</u>				
-	Djebel Ksel près de Géryville (Prov. d'Oran) (sub. <u>B. exaltatum</u> M. Bieb. var. <u>linearifolium</u> Boiss.), 31 mai 1856. Algérie	COSSON	P	fleurs
-	Djebel Senalba, environs de Djelfa (Prov. d'Alger) (sub. <u>B. exaltatum</u> M. Rieb. var. <u>linearifolium</u> Boiss.) (1857). Algérie	REBOUD	P	fleurs
-	Province d'Alger : versant nord ouest du Djebel Senalba aux environs de Djelfa (1300 m), 12 juin 1975. Algérie	A. C.	C.75-180	-
-	Près de l'Oued Rhabat environs d'Aumale (Prov. d'Alger), 22 juin 1856, Algérie	CHAROY	P	-
-	Djebel Tagga sur le chemin de Boghar à Teniet el Haad (sub. <u>B. montanum</u> Coss.), 25 juin 1857. Algérie	DEBEAUX	P	-
-	Province d'Alger : massif de l'Ouarsenis : piste de Boghar à Teniet el Haad, à proximité de Boghar (1250 m), 19 juin 1975. Algérie	A. C.	C.75-198	-
-	<u>ibid.</u> : versant ouest du col de Birin (1300 m), 19 juin 1975. Algérie	-	C.75-202	-
-	<u>ibid.</u> : versant est du col de Birin (1300 m), 19 juin 1975. Algérie	-	C.75-203	-
-	Province d'Oran : versant est du Djebel Ksel près de El Bayadh (1600 m) 12 juin 1975. Algérie	-	C.75-182	-
-	Aïn Sefra in dumetis Djebel Mekter (Province d'Oran) (sub. <u>B. oligactis</u> Boiss.), 26 mai 1899. Algérie	CHEVALLIER	P	-
-	Djebel Grouz, région de Figuig, 26 mai 1918. Algérie	MAIRE	M.P.U.	fleurs
<u>Bupleurum balansae</u> Boiss. et Reut.				
var. <u>balansae</u> (Boiss. et Reut.) J. Panelatti, <u>comb. nova</u>				
. forme <u>sessile</u> (Clary, <u>prov. var.</u>) Wolff				
-	Djebel Murdjardjo (province d'Oran), 17 juin 1975. Algérie	A. C.	C.75-194	fleurs
. forme <u>mauritanicum</u> (Batt. pro. sp.) Wolff				
-	Steppe d'Alfa entre Ras el Mâ et El Hamman (province d'Oran), 15 juin 1975. Algérie	A. C.	C.75-184	fleurs

.TAXON (libellé exact de l'étiquette d'herbier)	ORIGINE	COLLECTEUR	HERBIER	STADE
<u>Bupleurum balansae</u> Boiss. et Reut. (suite) var. <u>longiradiatum</u> Faure et Maire - Environs d'Atn - Toumatiouna en bordure de la forêt de Slissen (Tlemcen) 16 juin 1975. Algérie		A. C.	C.75-191	fleurs
<u>Bupleurum barceloi</u> Cosson - Fissures de rochers au-dessus de Soller en direction du Puig Mayor exposition ouest, 1000 m, 24 juin 1972. Iles Baléares		A. C.	C.72-77	en fleurs
<u>Bupleurum benoistii</u> Lit. et Maire - M. Grand Atlas, Ourika : Tizi n'Tachdirt, 3100-3200 m, 25 juillet 1922. Maroc. <u>Specimen type</u> - Haut Atlas central : Bou Ouriouf, vers 3000 m, 29 juillet 1952. Maroc - Mgoun. Versant nord de l'Azourki, pozzines, 2500 m, 17 juillet 1952. Maroc - In atlantis majoris ditone Glaoua : tizi n'Telouet, in pascuis, solo arenaceo, 2450 m, 7 juillet 1924. Maroc - In Atlante medio prope oppidum Bekrit : in pascuis subalpinis montis Hayan, 2350 m, 7 août 1924. Maroc - Moyen Atlas. Ifrane, 1750 m, septembre 1929. Maroc - Grand Atlas : Ari Ayachi, 3000 m, juillet 1923. Maroc - Mgoun : J. Aïoui, au tizi n'Tmirile, 2700 m, 19 juillet 1952. Maroc		R. MAIRE Mission ISC n° 1725 Mission ISC n° 1016 R. MAIRE R. MAIRE L. EMBERGER H. HUMBERT Mission ISC n° 1169	M.P.U. ISC 02154 ISC 02155 LD 13 M.P.U. M.P.U. M.P.U. MA 167421	fleurs - - en fleurs - fruits fleurs -
<u>Bupleurum canescens</u> Schousb. - Cap Rhir, 2 juillet 1972. Maroc		A. C.	C.72-05	fleurs
<u>Bupleurum dianthifolium</u> Guss. - In rupibus calcareis. Marettimi, juillet 1898. Sicile		M. ROSS	WAG 13	fleurs
<u>Bupleurum dumosum</u> Coss. et Bal. - Jebel Amsittène. 5 juillet 1972. Maroc		A. C.	C.72-04	fruits
<u>Bupleurum faurelii</u> Maire - In cedretus faucium Akka n'Ouyad Atlantis Majoris 2000 m solo calcareo rupestri, 28 juin 1939. Maroc <u>Specimen type</u> - Pentes schisteuses près du pont Saint-Honoré vers 2000 m, Grand Atlas oriental : région d'Agadim, 23 juillet 1938. Maroc - Akka n'Tazzert, juillet 1952 (sub. <u>B. faurelii</u> Maire var. <u>tazzertense</u> Quezel). Maroc <u>Specimen type de la variété tazzertense</u> - Tizi n'Ouirrah (Moyen Atlas), 27 juin 1939 (sub. <u>B. faurelii</u> Maire var. <u>tazzertense</u> Quezel). Maroc - Moyen Atlas : N.E. : descente de Taganeit sur la plaine de Tazoute (en- vironns de Skoura), 15 octobre 1957 (sub. <u>B. faurelii</u> Maire var. <u>tazzertense</u> Quezel). Maroc - Bord de piste 2 km au sud de Boulemane dans une buxaie (Moyen Atlas), 17 juin 1972. Maroc		R. MAIRE L. FAUREL P. QUEZEL J. GATTEFOSSE A. PUJOS A. C.	M.P.U.28 M.P.U.25 M.P.U.27 M.P.U.26 ISC 03950 C.72-56	pas de fleurs fleurs - - fruits fleurs
<u>Bupleurum foliosum</u> Salzm. - Belvédère Sidi Amar, 150 m, à proximité de Tanger, 21 juillet 1972. Maroc		A. C.	C.72-76	fleurs

TAXON	ORIGINE (libellé exact de l'étiquette d'herbier)	COLLECTEUR	HERBIER	STADE
<u>Bupleurum frutescens</u> L.				
var. <u>frutescens</u>				
	- Matorrale entre Valence et Chiva (Valence), 13 juillet 1967. Espagne	A. C.	C.67-03	Végét.
	- Fissures de rochers calcaires, 11 km au nord de Huesca (Huesca), 19 juillet 1967. Espagne	A. C.	C.67-07	-
	- Colline à proximité de Riopar : marnes calcaires, 300 m (Levante), juillet 1967. Espagne	A. C.	C.67-05	-
	- Matorrale très appauvri 10 km au sud d'Alcarraz (Valence), 14 juillet 1967. Espagne	A. C.	C.67-06	-
	- Collines près du nouveau cimetière de Badalona (Catalogne), 1er juillet 1971. Espagne	A. C.	C.71-07	-
	- Collines marneuses au nord ouest de Noguera (Teruel), 3 juillet 1971, Espagne	A. C.	C.71-17	-
	- Penascos, junto el rio "Venta Antigua" à Mularroya (Zaragoza). Espagne	P.MONTSERRAT 6380	C.76-15	fleurs
var. <u>elatius</u> Lange				
	- Labraga, solana Santa Cartarina (Logroño), 5 novembre 1965. Espagne	P.MONTSERRAT 1579	C.65-06	fruits
	- Garganta de Organa (Catalogne), 11 juillet 1966. Espagne	A. C.	C.66-04	fleurs
	- Castillo de Loarre, 1100-1200 m (Huesca), 26 septembre 1971. Espagne	P.MONTSERRAT	C.71-18	Végét.
<u>Bupleurum fruticosum</u> L.				
	- Cap Carbon près de Bougie (Kabylie), 150 m, 6 juin 1975. Algérie	A. C.	C.75-163	fleurs
	- Cases de Pène (Pyrénées Orientales), 200 m, 15 juin 1973. France	A. C.	C.73-07	-
	- Suberiaie près de Malaga, 21 juillet 1972. Espagne	A. C.	C.72-83	-
<u>Bupleurum gibraltarium</u> Lam.				
	- Chênaïna entre Ojen et Coin (prov. Malaga), 7 juillet 1971. Espagne	A. C.	C.71-11	fleurs
	- Djebel Zagouan, 1200 m, 23 juin 1975. Tunisie	A. C.	C.75-220	Végét.
	- Habite Feriana, au sommet du Djebel Goboia ben Fatima, 1003 m, 10 juillet 1884. Tunisie	Dr ROBERT	P.	fruits
	- Balcon de los Cornales (Sierra Nevada), juillet 1967. Espagne	A. C.	C.67-14	fleurs
	- Forêt de la Tenira près de Sidi Bel Abbès (Oran, juin 1975). Algérie	A. C.	C.75-192	Végét.
	- Dhaya (Oran), juin 1975. Algérie	A. C.	C.75-186	-
<u>Bupleurum handiense</u> Bolle				
	- Pico de la Zarga 720 m (Fuerteventura) (en culture à l'Institut de Botanique de Neuchâtel - Suisse). Iles Canaries	P. KUPFER	C.76-01	fruit
	- Pico de la Zarga 720 m (Fuerteventura) (en culture à Perpignan). Iles Canaries	P. SUNDING	C.76-22	fleurs
<u>Bupleurum lateriflorum</u> Cosson				
	- Rochers sur grès rouges près de Setti Fatma (Haut Atlas occidental), 5 juillet 1972. Maroc	A. C.	C.72-20	fleurs
	- Rochers sur grès rouges dans la vallée de l'Ourika (Haut Atlas occidental) 6 juillet 1972. Maroc	A. C.	C.72-25	-
	- Broussailles à proximité d'Arbhalou (Haut Atlas occidental) 6 juillet 1972. Maroc	A. C.	C.72-25	-
<u>Bupleurum mesatlanticum</u> Lit. et Maire				
	- In Atlante Medio : ad fontes amnis Guigou in rupibus basaltias, 1900 m 2 août 1924. Maroc (sub. <u>B. mesatlanticum</u> Lit. et Maire, var. <u>plurivittatum</u> Maire) Specimen type	R. MAIRE	M.P.U.41	fruits

TAXON	ORIGINE (libellé exact de l'étiquette d'herbier)	COLLECTEUR	HERBIER	STADE
<u>Bupleurum mesatlanticum</u> Lit. et Maire (suite)				
- In pratis humidiusculis Atlantii Medii : prope Ifrane secus amnem copiose solo calcareo, 1550 m. 31 juillet 1936. Maroc (sub. <u>B. mesatlanticum</u> Lit. et Maire, var. <u>univittatum</u> Maire). <u>Specimen type</u>		R. MAIRE	M.P.U.42	fruits
- Prairies à Ifrane, 20 juillet 1932. Maroc		L. EMBERGER	ISC 29673	fleurs & fruits
- Sources du Guigou, 2 août 1924. Maroc		-	ISC 29671	fruits
- Haut Atlas central : tizi n'Irrhist, 12 juillet 1972. Maroc		A. C.	C.72-40	fleurs
- Lande rocailleuse au contact de la cédraie près de Mischliffène (Moyen Atlas) 16 juillet 1972. Maroc		A. C.	C.72-50	-
- Chênaie près de la maison forestière de Tageneit (Moyen Atlas), 17 juillet 1972. Maroc		A. C.	C.72-60	-
- Clairière sur sol arénique près du Dayet Ifrah (Moyen Atlas), 17 juillet 1972. Maroc		A. C.	C.72-62	-
<u>Bupleurum montanum</u> Cosson				
- Chênaie à proximité de Bine el Ouidane (Haut Atlas Central), juin 1969. Maroc		A. C.	C.69-73	non fleuri
- Côteaux rocaillieux calcaires entre Asni et Tinitine (Haut Atlas occidental), juin 1969. Maroc		A. C.	C.69-75	-
- Basse vallée de l'Ourika (Ht Atlas occidental), 9 juin 1972. Maroc		A. C.	C.72-17	fleurs
- Forêt de Jaba près d'Ifrane (Moyen Atlas), 15 juillet 1972. Maroc		A. C.	C.72-66	-
- Maison forestière de Tafachna (Moyen Atlas), 16 juillet 1972. Maroc		A. C.	C.72-74	-
- Chênaie dans la montée du col de Tirourda, 1500 m (Kabylie), 7 juin 1975. Algérie		A. C.	C.75-154	Végét.
- Col de Terny, au-dessus de Tlemcen (Dpt d'Oran), 16 juin 1975. Algérie		A. C.	C.75-187	-
- Col de Birin, entre Boghar et Teniet el Haad, 1300 m (Dpt d'Alger), 19 juin 1975. Algérie		A. C.	C.75-199	-
- Col de Birin entre Boghar et Teniet el Haad, 1300 m (Dpt d'Alger), 19 juin 1975. Algérie		A. C.	C.75-200	-
- Chênaie au col Ferhat près d'Aumale (Dpt d'Alger), 20 juin 1975. Algérie		A. C.	C.75-206	-
- Versant sud du col de Telmet, à l'entrée de la cédraie, 1400 m (Batna - Dpt de Constantine), 21 juin 1972. Algérie		A. C.	C.75-215	-
<u>Bupleurum oligactis</u> Boiss.				
var. <u>oligactis</u>				
- Djebel AtN Drine aux environs de Batna, 20 juin 1975. Algérie		A. C.	C.75-208	fleurs
- Djebel Touggourt près de Batna (Dpt de Constantine), 20 juin 1975, Algérie		A. C.	C.75-209	-
- Chênaie à quelques mètres du carrefour menant de la route de Batna vers Timgad, 22 juin 1975. Algérie		A. C.	C.75-217	-
- Chênaie à l'ouest de Kenchela (Dpt de Constantine), 22 juin 1975. Algérie		A. C.	C.75-218	-
- Djebel Zaghouan, 24 juin 1975. Tunisie		A. C.	C.75-221	-
- Mont de Teboursook, 24 juin 1975. Tunisie		A. C.	C.75-222	-
- Monts de Teboursook, 24 juin 1975. Tunisie		A. C.	C.75-223	-
- Chênaie près de la M.F. de La Kesra à Maktar, 25 juin 1975. Tunisie		A. C.	C.75-225	-
var. <u>choulette</u> PomeI				
- Chênaie claire au sud de Souk Arhas (Dpt de Constantine), 23 juin 1975. Algérie		A. C.	C.75-226	fleurs
<u>Bupleurum plantagineum</u> Desf.				
- Cap Carbon près de Bougie (Kabylie), 7 juin 1975. Algérie		A. C.	C.75-170	fleurs
- Cap Carbon près de Bougie (Kabylie), 7 juin 1975. Algérie		A. C.	C.75-171	-
- Cap Carbon près de Bougie (Kabylie), 7 juin 1975. Algérie		A. C.	C.75-172	-

TAXON	ORIGINE (libellé exact de l'étiquette d'herbier)	COLLECTEUR	HERBIER	STADE
<u>Bupleurum salicifolium</u> Soland				
var. <u>salicifolium</u>				
- Barranco de Maxca, El Chierje. Shoub on basalt chifres 1200 m 1er décembre 1968 (Teneriffe). Iles Canaries		D. BRAMWELL	RNG 420	fruits
- Barranco del Fraile, Guia de Isora Schrub on cliffes, 500 m, 26 juin 1969 (Teneriffe). Iles Canaries		D. BRAMWELL	RNG 1680	fleurs
var. <u>aciphyllum</u> (Bark.-Webb et Berth.) Cauwet				
- Barranco de l'Agua ad Los Tilos. Schrub on forest cliffes, 500 m juillet 1969 (Teneriffe). Iles Canaries		D. BRAMWELL	RNG	Végét.
- Plante cultivée dans les serres de Brunoy (Museum Histoire Naturelle Paris)		M.T. CERCEAU	C.74-07	jeunes fruits
<u>Bupleurum spinosum</u> Gouan				
var. <u>spinosum</u>				
- Rocailles calcaires, km 21, route Grenade. Sierra Nevada, 1800 m (Grenade), juillet 1967. Espagne		A. C.	C.67-24	fleurs
- Rocailles calcaires près du couvent de San Geronimo (Sierra Nevada) 1850 m, 11 juillet 1967. Espagne		A. C.	C.67-23	-
- Rocailles calcaires du Dornajo, 1900 m (Grenade), juillet 1967. Espagne		A. C.	C.67-25	-
- Versant sud de la Sierra Nevada (Massif du Mulhacen), 2320 m (Grenade) juillet 1969. Espagne		J. CONTANDRIO- POULOS 69-70	C.69-05	-
- Massif du Mulhacen : versant sud de la Sierra Nevada (Grenade), juillet 1969. Espagne		-	C.69-06	-
var. <u>mauritanicum</u> Cauwet				
- Rocailles au-dessus de l'Aguelmane Sidi Ali, 1900 m (Moyen Atlas), juin 1969. Maroc		A. C.	C.69-80	Végét.
- Pentes de l'Erdouz, 2200 m (Haut Atlas occidental), juin 1969. Maroc		A. C.	C.69-82	-
- Piste d'AgaTouar, 1600 m (Haut Atlas occidental), juin 1972. Maroc		A. C.	C.72-23	fleurs
- Rocailles calcaires à proximité du refuge de Tamdla (Aioui ; Haut Atlas central), juillet 1972. Maroc		A. C.	C.72-32	fleurs
- Pentes du Djebel Hayan, 2200 m (Moyen Atlas), juillet 1972. Maroc		A. C.	C.72-52	-
- Col de Tirourda (Kabylie), 6 juin 1975. Algérie		A. C.	C.75-151	Végét.
- Col de Teniat Bou Irhyal, 1700 m (Aurès), 22 juin 1975. Algérie		A. C.	C.75-216	-
- Tunetia centr. in cacumine montis Dj. Bargou et Dj. Serdj. 23 et 31 mai 1903. Tunisie		SV. MURBECK	LD 75	-
<u>Bupleurum subspinosum</u> Maire et Weiller				
- Massif du Sargho : versant nord du Tizi n'Tazazert, 6 juin 1972 (Anti Atlas). Maroc		A. C.	C.72-09	fleurs

Les indications portées dans la colonne "Herbiers" se rapportent, soit à des récoltes personnelles (C suivi d'un numéro d'ordre), soit à des prélèvements faits sur des planches prêtées par les grands herbiers internationaux (G : Genève - I.S.C. : Institut Scientifique Chérifien à Rabat - LD : Lund - MA : Madrid - M.P.U. : Montpellier - P : Paris - RNG : Reading - WAG : Wageningen).

ANALYSES D'OUVRAGES

RIEDL, R. (1975) « Die Ordnung des Lebendigen, Systembedingungen der Evolution » (L'ordre du vivant, conditions d'un système de l'évolution). Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin, 372 pp. avec 317 fig. et 7 tableaux.

Prix : 98,— DM.

Le mécanisme de l'évolution constitue jusqu'à ce jour un problème primordial de la biologie. Depuis DARWIN persiste la grande controverse de savoir si les interactions des mutations, de la sélection opérée par le milieu et de la dynamique des populations, observées dans le domaine des espèces, peuvent également expliquer les grands courants du développement phylogénétique et de son ordre. Ce mécanisme d'une évolution transspécifique est le thème préféré de l'auteur et le présent ouvrage constitue un essai de son explication. L'auteur apporte la preuve qu'un mécanisme de feedback (rétroaction), établit une interdépendance entre les décisions génétiques et les événements phénotypiques agissant sur les chances de réussite de leurs modifications respectives. Ceci nous amène à des modèles de commutation dans lesquels les interactions génétiques (Chap. III) ainsi que les quatre modèles de base correspondants rendent possible et canalisent la construction de l'ordre du vivant [les quatre modèles = norme (Chap. 4), hiérarchie (Chap. V), interdépendance (Chap. VI) et tradition (Chap. VII)]. Une telle construction devrait apporter la solution à des questions particulières concernant l'évolution transspécifique, l'orthogenèse et la typostasie, la biogenèse et l'homéostasie, l'homologie, le type ainsi que la réalité des différents groupes systématiques. L'auteur croit reconnaître des structures, surtout au niveau moléculaire, en particulier dans le système génétique comme dans la morphologie, qui peuvent correspondre aux différents modèles de base cités ci-dessus. [De nombreux arguments de l'auteur sont contradictoires et rendent la critique facile. Voici un exemple flagrant : il explique au sujet des caractères fixes et invariables que les cornes et les bois sont toujours par deux et, dans le même chapitre, il apporte une figure explicative montrant la tête du tricorne *Cranioceras* !]. Par ailleurs, le texte, déjà écrit dans un allemand hautement compliqué, est enrichi de nombreux « austriacismes ». Pour le lecteur non allemand et ne manipulant pas à merveille cette langue, ce livre constitue une difficulté particulière et une barrière culturelle presque infranchissable.

En tant que contribution actuelle aux problèmes de l'évolution, ce livre est à la fois stimulant et excitant et la maison d'édition le vante comme une étape pour les sciences biologiques. L'auteur a fait mieux dans le passé, en particulier avec deux excellents ouvrages : 1963 — « Fauna und Flora der Adria », 640 pp., et 1966 — « Biologie der Meereshöhlen », 636 pp.

Armin HEYMER.

HARRER, H. (1977) « Die letzten Fünfhundert — Expedition zu den Zwergvölkern auf den Andamanen » (Les derniers cinq cents, une expédition chez les Pygmées des îles Andaman). Verlag Ullstein Berlin, 132 pp avec 24 fig.
ISBN 3-550-06574-4

Prix : 34,— DM.

Les Îles Andaman, au nombre de 250, sont situées dans le Golfe du Bengale dans l'Océan Indien. Sur ces îles vivent des hommes de petite taille, à la peau brun foncé, presque noire, qu'on appelle parfois des « negritos ». Ils font incontestablement partie des Négrides, mais ils possèdent, à part leur petite taille, quelques caractères significatifs qui les rapprochent des Pygmées et des Koishanides, notamment une lordose lombaire et une stéatopygie prononcée ainsi que des cheveux « en grain de poivre » qui sont particulièrement frappants chez les peuples Andaman et rappellent ceux des Boshimans. Il ne fait pas de doute qu'il s'agit là d'un groupe d'hommes très primitifs. Ces vestiges de populations Négrides que l'on trouve aussi dans d'autres parties de l'Asie (Philippines, Nouvelle-Guinée, Indochine) présentent un intérêt particulier. Si personne ne doute plus du fait que le berceau de l'humanité se situe en Afrique, on pense cependant aujourd'hui que les Négrides se sont développés en Asie et qu'ils ont envahi l'Afrique ultérieurement. Les groupes de Négrides dispersés et isolés dans la zone tropicale de l'Asie semblent étayer cette hypothèse (cf. SERTZ, E. 1974. Die Evolution des Menschen, Verlag Chemie Weinheim, 221 pp., 104 fig.).

Les peuples Andaman se divisent en 4 tribus séparées qui se distinguent aussi par leur langue et qui n'ont pas de contact entre elles. De la population qui habitait Grand Andaman, il ne reste que 23 personnes que les Indiens ont exilées sur la petite île de Strait sous prétexte de vouloir les protéger. La tribu des Onge compte encore 112 personnes qui vivent sur l'île la plus méridionale, Petit Andaman, et qui, à en juger par les descriptions de l'auteur, n'ont guère de chance de survie. Les effectifs des Jarawa sur l'Andaman du Sud et l'Andaman Central sont tout à fait inconnus; ils mènent une vie sauvage et guerrière dans les forêts vierges humides et denses et se hasardent quelquefois à attaquer les colons indiens de plus en plus nombreux qui n'hésitent pas à riposter avec violence. Des Sentinellais qui vivent sur l'île de Sentinel du Nord, nous ne connaissons que quelques photos prises à distance qui montrent des guerriers armés de très grands arcs et de flèches de plus de 2 m de long. Aucun Européen ni aucun Indien n'a mis le pied sur cette île et toutes les tentatives d'approche ont

échoué devant la détermination de ces curieux insulaires de ne laisser débarquer aucun étranger. HARRER, lui aussi, n'a pu les observer qu'à travers des jumelles et un téléobjectif. Sans exagérer, on peut dire qu'il s'agit là probablement du seul groupe d'hommes sur la terre qui n'ait jamais fait connaissance avec les réalisations douteuses de notre civilisation — qu'on le laisse tranquille !

Armin HEYMER.

HARRER, H. (1976) « Unter Papuas — Mensch und Kultur in ihrer Steinzeit ». (Chez les Papous — L'homme et la culture à l'âge de pierre). Umschau Verlag, Frankfurt, 300 pp., avec 44 photographies en couleurs et 55 en noir et blanc.

Prix : 39,80 MD.

La Nouvelle-Guinée est la deuxième île de notre globe où vivent plusieurs centaines de tribus. Parmi cette population de 3,5 millions d'habitants, on parle plus de 700 langues différentes. Aujourd'hui encore, on y trouve des régions et des peuplades inconnues. On observe, à l'heure actuelle, une concentration particulièrement intense des recherches en biologie humaine sur les Papous, et le présent livre est un premier rapport de vulgarisation des activités anthropologiques et ethnologiques d'un groupe de chercheurs germano-suisse. L'auteur Heinrich HARRER, est journaliste. Cependant, les différents chapitres, ont été traités par des spécialistes et il faut souligner que ce livre présente un compte rendu interdisciplinaire et un travail en commun de 8 auteurs différents.

La Nouvelle-Guinée est aujourd'hui divisée en deux parties; l'Ouest-Irian (Irian-Jaya) se trouve sous administration indonésienne et la partie orientale, anciennement allemande et longtemps administrée par l'Australie, est aujourd'hui indépendante sous le nom de Papua-Niugini. Le cannibalisme, la chasse aux têtes ainsi que la vie néolithique y subsistent. Ce livre montre comment on essaie de guider les habitants de la Nouvelle-Guinée à réussir le passage vers notre société contemporaine. Il se pose évidemment la question de savoir s'il est souhaitable et opportun de le faire de cette manière.

Il y a 25 000 ans — et nous en sommes certains aujourd'hui — l'île était déjà habitée par des chasseurs et cueilleurs paléolithiques dont il ne reste aucune trace vivante. Toutes les tribus actuelles se consacrent à l'agriculture en plantant de la canne à sucre, du taro et de la patate douce et gardent des cochons comme animaux domestiques. Tous les habitants de l'île sont sédentaires et le mode d'agriculture existant dans l'île procède d'une structure archaïque et néolithique au sens strict du terme.

La population est mélanoderme avec des cheveux crépus. Bien que généralement désignée sous le terme de « papous », elle est en réalité extrêmement hétérogène et n'est certainement pas d'une descendance uniforme. Certains auteurs voudraient rattacher cette population au grand « Rassenkreis » mélanoderme des Négroïdes, d'autres plaident en faveur d'un développement convergent à l'intérieur de l'évolution

humaine. Mais est-ce possible en si peu de temps ? En vérité, nous en savons trop peu sur ce problème. Il est certain pourtant que la population actuelle appartient à des groupes d'hommes différents ayant envahi la Nouvelle-Guinée par vagues successives à des intervalles de plusieurs centaines d'années ou plus.

D'autres aspects difficilement compréhensibles pour nous sont la chasse aux têtes et le cannibalisme qui ne se pratiquent pas forcément vis-à-vis d'un ennemi ou d'une tribu éloignée et étrangère, mais au contraire, à l'intérieur de la même tribu, voire tout simplement vis-à-vis du village voisin.

N'oublions cependant pas que nous, Européens, ne faisons pas exception ; bien au contraire, nous avons su développer des moyens de combat et avons mené des guerres d'une dimension bien plus cruelle et nos armées nous permettent de tuer un nombre bien plus élevé d'hommes, et d'une manière absolument anonyme. En comparaison, la chasse aux têtes et le cannibalisme apparaissent comme une pratique presque anodine et folklorique.

Ce livre nous apporte des renseignements sur 24 tribus différentes réparties sur l'ensemble du territoire et offre, de ce fait, une vue d'ensemble représentative. Nous citerons plus particulièrement les Dani, Asmat, Bime, Jatmul, Fore et Kukukuku sur lesquels nous trouvons des renseignements très précieux. Les étuis péniers, courants chez de nombreux peuples de cette île, ne servent pas, comme d'aucuns le pensent, à protéger les organes génitaux (voir à ce titre les références anthropologiques et ethnologiques), mais sont incontestablement des instruments d'intimidation et de parade, ce qui est particulièrement apparent chez les Dani et également chez les Bime (Eipo) qui, lors d'une excitation particulièrement forte, tapent d'une façon audible avec l'ongle de leur pouce contre ces étuis péniers.

Ce livre possède également un intérêt particulier dans le cadre de l'éthologie humaine, science de plus en plus actuelle et ayant trouvé son chemin, bien que trop tard par rapport aux autres sciences humaines. Quelques tribus seulement de la Nouvelle-Guinée ont été étudiées sous un aspect éthologique, comme par exemple les Woitapmin ou Kukukuku. Des documents particulièrement importants ont été rapportés très récemment, surtout sur les Bime (Eipo), peuple nain des hauts plateaux d'Ouest-Irian (EIBL-EIBESFELDT, I., *Menschenforschung auf neuen Wegen* (p. 147-210), Piper Verlag München, 288 pp.; FALK-RØNNE, *Meine Freunde die Kannibalen, Steinzeit im 20. Jhd.*, Stocker Verlag Graz, 290 pp.).

Nous tenons à remercier le Umschau Verlag Francfort et le Pinguin Verlag Innsbruck qui ont réalisé ce livre en collaboration et l'ont présenté d'une manière généreuse, surtout en ce qui concerne les documents photographiques souvent en couleurs et d'une excellente qualité.

Armin HEYMER.

NANCE, J. (1977) « Tasaday — Steinzeitmenschen im philippinischen Regenwald » (Les Tasaday, Hommes paléolithiques de la forêt vierge de Mindanao). Paul Parey Verlag München, 512 pp. avec 40 fig.
 ISBN-3-471-78209-5 Prix : 32,— DM.
 Anglais : « The Gentle Tasaday », Harcourt Brace Javanovich, N.Y.
 Victor Gollancz, London.

Il y a quelques années, toute la presse mondiale a parlé de la découverte sensationnelle de la petite tribu des Tasaday ne comptant pas plus de 30 personnes et vivant depuis des milliers d'années dans la forêt vierge de Mindanao sans aucun contact avec la civilisation.

John NANCE a participé à plusieurs expéditions chez les Tasaday et a partagé pendant des semaines la vie de ces hommes. 50 000 ans au moins de l'histoire de l'humanité sont passés sans laisser de trace dans cette tribu : elle ne connaît pas le vêtement et ne construit pas d'habitations, mais vit dans des cavernes; les outils sont en pierre. La couleur de la peau est brun clair et la chevelure est longue et noire. Nous ignorons si les Tasaday entretiennent des relations avec d'autres groupes inconnus, car une tribu de 30 personnes ne semble guère avoir de chances de survie à longue échéance. Il paraît qu'il existe deux autres tribus, les Tasafeng et les Sanduka, mais personne ne les a jamais vues et les Tasaday nient tout contact avec elles. Au cours des recherches, on s'est rendu compte qu'ils ne savent pas ce qu'est un ennemi, qu'ils ne tuent pas d'hommes et qu'ils ignorent les guerres. Ces concepts leur manquent du fait qu'ils n'ont jamais eu de contact avec le monde extérieur. Néanmoins, ils montrent, eux aussi, le comportement élémentaire de l'Homme, et il arrive que des disputes surgissent à l'intérieur du groupe. NANCE a fait une expédition chez les Tasaday en compagnie de l'éthologiste EIBL-EIBESFELDT. Pendant que NANCE insistait au cours d'une discussion sur le caractère pacifique de ces hommes, des cris violents éclatèrent. Deux garçons se disputaient un bâton. L'un d'eux le tirait à lui alors que le plus petit refusait de le lâcher en protestant. Dans le feu de la bagarre, son camarade de jeu lui avait donné un coup de pied. Lorsque EIBL-EIBESFELDT attira l'attention de NANCE sur ce fait, celui-ci admit que les Tasaday se disputent, mais sans qu'il y ait de bagarres sérieuses. En comparant de tels événements avec la vie dans une ferme bavaroise par exemple, c'est-à-dire dans un petit groupe d'hommes à caractère familial, on constate des similitudes évidentes; on assiste à des disputes, des taquineries, mais jamais à des bagarres sérieuses. Néanmoins, l'observateur aurait tort d'en conclure que tous les Allemands sont des êtres pacifiques. Il se pose là le problème plus général de la définition de « l'agression » (cf. EIBL-EIBESFELDT « Contre l'agression » — Contribution à l'histoire naturelle des comportements élémentaires », Ed. Stock Paris, 1972).

Armin HEYMER.

KOENIG, O. (1975) « Urmotiv Auge, neuentdeckte Grundzüge menschlichen Verhaltens » (L'œil en tant que motif fondamental — Aspects nouveaux du comportement humain). R. Piper & Co. Verlag, München und Zürich, 556 pp. avec 162 dessins et 766 photos dont 87 en couleur.

Prix : 88,— DM.

Parmi toutes les structures corporelles des Vertébrés, l'œil possède une position particulière. Sa construction est relativement identique et invariable depuis les espèces les plus primitives jusqu'aux espèces les plus évoluées et complexes. Lors du développement embryonnaire, l'œil, en même temps que la *chorda dorsalis*, est l'organe le plus tôt ébauché et à peine soumis aux transformations ontogénétiques. Il est ainsi un des organes les plus conservateurs et d'une très grande autonomie morphologique. Par ailleurs, l'œil est le seul organe sensoriel qui peut, à la fois, fonctionner en tant qu'émetteur et récepteur.

Son caractère expressif et sa forme ronde sont prédestinés à la formation d'un mécanisme déclencheur inné conduisant à des réponses spécifiques. En effet, la plupart des Vertébrés supérieurs sont sensibles à tout ce qui est rond et ressemble à un œil. Même le nourrisson humain, dans les premiers mois de sa vie, répond par un sourire à la présentation d'un simple leurre (disque rond avec deux points), réaction connue en tant que comportement universel. La signification de l'œil et du contact visuel dans le comportement social de l'Homme a déjà été reconnue par SIMMEL en 1923 et récemment traitée en détail par M. von CRANACH (1971) « Ueber die Signalfunktion des Blickes in der Interaktion » « La fonction signalétique du regard dans l'interaction ».

Dans le monde animal, les leurres représentant des yeux jouent un rôle important. Nous les trouvons comme taches ocellaires sur les ailes d'Insectes, et en particulier chez des Lépidoptères, destinées à repousser des prédateurs potentiels, chez de nombreux Poissons, généralement près de la queue, pour dévier toute attaque sur les yeux véritables qui, pour la plupart, sont camouflés par des bandes noires. Par ailleurs, ces représentations d'yeux sont très répandues dans le monde animal dans le domaine du mimétisme.

La crainte d'être surpris a également poussé l'Homme à se protéger des regards d'un observateur et à les dévier sur des représentations symboliques. Dans le domaine culturel de l'Homme, la forme ritualisée la plus simple de l'œil, le Miribota (Muhr-i-bota) comme système de défense est très largement répandu et existe chez presque toutes les cultures humaines. Toutes les variétés de Miribota montrent la caractéristique propre de l'œil qu'on peut également retrouver dans une forme stylisée de l'aile de l'oiseau auquel on confère également un pouvoir apotropaïque. Des étapes de ritualisation plus poussées dans ce même contexte sont le cœur, le trèfle, le croissant lunaire et le fer à cheval. Le miroir utilisé sous forme d'un œil constitue également un moyen magique de protection et la ritualisation la plus poussée de

l'œil de défense semble être une pierre de couleur bleu clair utilisée dans de nombreuses cultures est-européennes et parmi les peuples turcs et arabes et possédant une grande signification apotropaïque.

L'œil, dans les différents domaines sociaux de l'Homme, a non seulement une signification protectrice, mais aussi une fonction de signal pour l'attraction que nous retrouvons dans le domaine de la publicité d'une manière significative sur des annonces, des posters et des affiches. [Deux exemples de notre vie quotidienne nous sont fournis par la Télévision Française dans les indicatifs de TF 1 et de FR 3.]

Otto KOENIG, dans ce travail, nous présente une orientation éthologique du développement culturel de l'Homme et en particulier de la signification de l'œil, résultat d'un long travail de documentation et de comparaison dans de nombreux pays et cultures de notre planète, un véritable problème de puzzle. Ce livre est écrit d'une manière très fluide et facile à lire et représente un élément important dans le domaine de l'éthologie culturelle, direction de recherches que l'auteur a lui-même fondée (1970 — Kultur und Verhaltensforschung, eine Einführung in die Kulturethologie — Culture et recherches comportementales chez l'Homme, une introduction à l'éthologie culturelle, DTV München, 291 pp.).

Qu'il me soit permis de critiquer l'auteur dans un domaine bien précis, car il fait éclater le cadre de son livre sur la signification de l'œil dans l'éthologie de l'Homme quand il essaie de placer dans le même contexte une sorte de traité du système d'action de l'Homme qui, d'ailleurs, n'est pas particulièrement bien réussi.

Cette étude, basée sur une recherche interdisciplinaire, concerne non seulement l'éthologie, mais touche d'autres sciences telles que la psychologie, l'éthnologie et le domaine de la publicité ainsi que toutes les autres branches scientifiques qui s'intéressent à l'heure actuelle au comportement de l'Homme et à ses performances culturelles.

Armin HEYMER

*Laboratoire d'Ecologie générale
91800 Brunoy*

LE LOUARN, H. et M.C. SAINT GIRONS. « Les Rongeurs de France. Faunistique et Biologie »; 163 p., 56 figures, 12 tableaux. Paris, INRA, 1977.

Cet ouvrage de vulgarisation de bon niveau commence par un exposé concis des problèmes écologiques (biotopes, densité et dynamique de population, chaînes alimentaires) et pratiques (épidémiologie, dégâts matériels) posés par les Rongeurs. A chaque espèce est consacrée une petite monographie (répartition, biotope, comportement, régime alimentaire, prédateurs, reproduction...) qui emprunte assez largement au texte de la faune complète « Les Mammifères de France » (M.C. SAINT GIRONS, 1973). Les dessins de dentition sont loin de valoir ceux de

l'excellent ouvrage « Les proies des Rapaces » (CHALINE *et al.*, 1974, cf. analyse dans *Vie Milieu*, 26 (2C) 1976, p. 287) dont ils ne sont souvent que des copies. Malgré un air de « déjà vu », ce petit livre, par sa concision, sa clarté et sa bonne présentation générale est une bonne introduction à la connaissance des Rongeurs de notre pays. Il pourrait s'adresser aux étudiants, naturalistes, agriculteurs, praticiens de la lutte contre les Rongeurs... Hélas, son prix dissuasif (80 F pour un fascicule broché de 160 pages, sans couleurs ni photographies) risque de décourager une grande partie de son public.

Roger PRODON

Laboratoire Arago
66650 Banuyls-sur-Mer

COINEAU, Y. « Comment réaliser vos dessins scientifiques ». Paris, Gauthier-Villars, 1978, 237 p., 126 figures et photographies.

Dans les disciplines biologiques, le dessin joue trois rôles fondamentaux :

— Traduction directe d'un effort d'observation, décryptage d'une structure morphologique, il est à la fois analyse et synthèse structurale. A ce titre, il constitue l'essence même des disciplines morphologiques et anatomiques « comparées », c'est-à-dire évolutives.

— Comme illustration d'un texte ou d'un concept abstrait, il attire l'intérêt du lecteur, stimule son attention et soutient son imagination. Dans ce domaine où il pourrait être concurrencé par la photographie, la course aux économies à laquelle est contrainte l'édition scientifique risque de lui donner souvent l'avantage.

— Sous forme de graphes, de courbes, il permet d'appréhender d'un seul coup d'œil un problème à plusieurs variables : c'est plus spécialement le domaine de la sémiologie graphique.

Il est pour le moins surprenant qu'une discipline si importante et omniprésente ne fasse pas l'objet dans l'Université d'un enseignement spécialisé. Le présent ouvrage vient atténuer ces regrets. Il s'agit en effet d'un véritable précis de dessin scientifique comme on pourra en juger par cet abrégé de la table des matières :

— tous les types de supports : papiers et cartes à gratter plans ou gaufrés (comment rendre rapidement un modelé sans pointillé ni demi-teintes), films plastiques, calques, calicots;

— tous les types de traceurs : crayons, plumes, plumes tubulaires, stylos, pinceaux, marqueurs, encres et solvants;

— techniques de tracé, de correction, de retouche, de grattage, de rendu du relief, du modelé ou de la matière;

— techniques de lettrage et d'utilisation des trames mécaniques ou à transfert;

— problèmes du dessin anatomique : orientation, plans de référence, succession dans l'espace, continuité et homologie des structures, perspective, reconstitution dans l'espace et blocs diagrammes;

- les auxiliaires optiques, microscopes, loupes, chambres claires, tubes à dessins et leur emploi;
- composition et montage des planches, problèmes et techniques des réductions;
- retouches et détournage des photographies;
- illustration murale, projection et rétroprojection.

Le défaut de ce livre longuement médité et impeccablement présenté pourrait être sa trop grande richesse : mais heureusement le choix très étendu de matériels et techniques proposés est critique : l'auteur a personnellement essayé tous les procédés et choisi les meilleures marques. Même dans les secteurs en pleine évolution (supports plastiques, traceurs, rétroprojection,...), on pourra faire son choix en fonction de ses besoins en parfaite connaissance de cause. Trop de techniques simples de dessin sont encore ignorées par des scientifiques qui sous-estiment leurs possibilités dans ce domaine pour qu'on ne souhaite pas voir ce livre entre toutes les mains !

Roger PRODON
Laboratoire Arago
66650 Banyuls-sur-Mer

© Masson, Paris, 1978.

Le Directeur de la Publication : J. SOYER

Tous droits de traduction, d'adaptation et de reproduction par tous procédés réservés pour tous pays.

La loi du 11 mars 1957, n'autorisant, aux termes des alinéas 2 et 3 de l'article 41, d'une part, que les copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective et, d'autre part, que les analyses et courtes citations dans un but d'exemple et d'illustration, « toute représentation ou reproduction intégrale, ou partielle, faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ou ayants cause, est illicite » (alinéa 1^{er} de l'article 40).

Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc une contrefaçon sanctionnée par les articles 425 et suivants du Code pénal.

Masson, éditeur, Paris — Dépôt légal : 1^{er} trimestre 1979 — N° d'ordre : 5151
Imprimerie LOUIS-JEAN, 05002 GAP — Dépôt légal n° 265 — Mai 1980
Printed in France. Commission paritaire : n° 22217

RECOMMANDATIONS AUX AUTEURS

Les auteurs sont priés de se conformer aux indications suivantes :

1) TEXTE.

Les manuscrits, dactylographiés en double interligne sur le recto seulement des feuilles numérotées ne doivent pas excéder 20 pages, et seront présentés, en double exemplaire, sous leur forme définitive. Les noms propres doivent être en capitales ou soulignés d'un double trait, les noms scientifiques (genres, espèces ou sous-espèces) d'un seul trait.

Le titre du manuscrit doit être suivi du prénom usuel et du nom du ou de chacun des auteurs, ainsi que de l'adresse (ou des adresses) du laboratoire dans lequel a été effectué le travail. Un sommaire en anglais doit figurer au début du texte, et un résumé en français, à la fin. Dans le cas d'un article en langue étrangère, un résumé sera dans la langue de l'article, l'autre en français. Ils seront conformes au Code du bon usage en matière de publications scientifiques (UNESCO/NS/177). Un titre courant (45 signes et espaces), pour haut de page doit être fourni.

Les références bibliographiques seront groupées à la fin du texte dans l'ordre alphabétique des noms d'auteurs; elles doivent être conformes au modèle suivant :

FOREST, J. & L.-B. HOLTHUIS, 1960. The occurrence of *Scyllarus pygmaeus* (Bate) in the mediterranean. *Crustaceana*, 1 (2) : 156-163.

PRUVOT, G., 1895a. Coup d'œil sur la distribution générale des Invertébrés dans la région de Banyuls (golfe du Lion). *Archs Zool. exp. gén.*, 3 (3) : 629-658.

Le titre des périodiques doit être abrégé d'après les règles internationales.

2) ILLUSTRATIONS.

Les dessins devront être exécutés à l'encre de Chine sur papier calque assez fort, bristol, carte à gratter, papier millimétré bleu. Lettres et chiffres seront soigneusement écrits, et suffisamment grands pour qu'ils demeurent lisibles après la réduction. Les clichés photographiques seront en principe reproduits sans réduction, soit au format de 105 x 160 mm environ.

Le nombre des Tableaux et Figures doit être réduit au maximum.

Le numéro d'ordre des figures sera indiqué au crayon bleu sur les originaux ou au dos des clichés photographiques. Le texte des légendes sera placé à la fin du manuscrit sur feuilles séparées, et non sur les figures.

3) EPREUVES ET TIRÉS A PART.

Un jeu d'épreuves accompagné du manuscrit est envoyé aux auteurs qui doivent retourner l'ensemble après correction et indication de la place des illustrations dans le texte, dans un délai maximum de 15 jours.

Cinquante tirés à part sont offerts aux auteurs. Les exemplaires supplémentaires, facturés directement par l'imprimeur, doivent être commandés dès réception de l'imprimé spécial joint aux épreuves.

VIE ET MILIEU

BULLETIN DU LABORATOIRE ARAGO

SÉRIE C : BIOLOGIE TERRESTRE

VOLUME XXVIII-XXIX

YEARS 1978-1979

PART I-C

CONTENTS

Jean-Pierre LUMARET. Biogeography and ecology of dung beetles in the Southern France. Methodology and patterns of distribution	1
Françoise ATHIAS-BINCHE. A quantitative study of Uropodid mites living in a dead tree (Acari : Anactinotrichida) in the Massane beech-wood. 2. — Population dynamics of <i>Allodynichus flagelliger</i> (Berlèse, 1910).	35
Claude COMBES and Alan CHANNING. Polystomatidae (Monogeneae) of Amphibians in South Africa : <i>Polystoma natalensis</i> n.sp., a parasite of <i>Strongylopus grayi</i> (Smith, 1849)	61
Claude COMBES and Klaus RÖHDE. <i>Polystomoides platynotae</i> n.sp. (Monogeneae, Polystomatidae), a parasite of the freshwater tortoise <i>Notochelys platynota</i> (Gray, 1834) in Malaysia	69
Giuseppe L. PESCE. A new Cyclopid from subterranean phreatic waters of Greece : <i>Acanthocyclops (Acanthocyclops) cephalenus</i> n.sp. (Crustacea : Copepoda)	77
Françoise LESCHER-MOUTOUÉ. Cyclopid of subsoil waters of the Isle of Mallorca (Spain)	83
Michel BERTRAND and Yves COINEAU. A new eu-edaphic biological form of mite <i>Akrostomma coralloides</i> n.sp. (blind Labidostommidae)	101
Paolo Marcello BRIGNOLI. On some Dysderidae from France, Spain and Tunisia (Araneae)	111
Louis-Philippe KNOEPFFLER. <i>Triops cancriformis</i> (Bosc) Crustacea Phyllo-poda), a predator of tadpoles and of juveniles of Amphibians	117
Jean-Jacques CORRE. Phytoecological study of the haline littoral environments in the Languedoc and in the Camargue. III. — Vegetation along the languedocian lagoons. Second part : haline meadows, reed-beds	123
A.-M. CAUWET-MARC. The <i>Bupleurum</i> genus L. (Umbelliferae) in the Western Mediterranean. Main anatomic characteristics of the sub-genus <i>Tenoria</i> (Sprengl.) Cauwet	151
<i>Books review</i>	169

MASSON & Cie

120, Bd St-Germain, 75280 PARIS CEDEX 06

Published Bi-monthly