

ISSN 0240-8759

Vie et Milieu

Vol. 32 n°3 - Sept. 1982

Périodique d'écologie - Publication trimestrielle

VIE ET MILIEU
PÉRIODIQUE D'ÉCOLOGIE GÉNÉRALE
LABORATOIRE ARAGO - UNIVERSITÉ P. et M. CURIE

Vie et Milieu publie des contributions dans les domaines de l'Ecologie, de la Biologie et de la Systématique dans les milieux marins, lagunaires et terrestres. Toutes les disciplines de l'Océanographie y sont représentées, y compris les aspects géologiques et physiques.

La revue est une publication trimestrielle; chaque volume annuel comprend 4 fascicules groupant 400 pages et présente des articles originaux, des communications de synthèse et des notes brèves, en Français ou en Anglais.

Les manuscrits sont reçus par le Professeur J. SOYER, Directeur de la Publication, ou par Mme N. COINEAU, Secrétaire de Rédaction (Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer, France). Ils ne seront acceptés qu'après avoir été soumis à l'approbation scientifique de deux lecteurs dont les commentaires restent anonymes.

Membres du Comité scientifique international :

A. ANGELIER (Toulouse, France), M. BACESCO (Bucarest, R.P. Roumanie), M. BATTAGLIA (Padoue, Italie), M. BLANC (Paris, France), C.F. BOUDOURESQUE (Marseille, France), P. BOUGIS (Paris, France), C. COMBES (Perpignan, France), C. DELAMARE DEBOUTTEVILLE (Paris, France), P. DRACH (Paris, France), C. DUBOUL-RAZAVET (Perpignan, France), J. FOREST (Paris, France), R. HESSLER (La Jolla, U.S.A.), A. IVANOFF (Paris, France), W. KÜHNELT (Vienne, Autriche), M. KUNST (Prague, Tchécoslovaquie), M. LAMOTTE (Paris, France), L. LAUBIER (Paris, France), P. LUBET (Caen, France), R. MARGALEF (Barcelone, Espagne), M. PAVANS DE CECCATY (Lyon, France), J.M. PÉRÈS (Marseille, France), J. POCHON (Paris, France), P. REY (Toulouse, France), H. SAINT GIRONS (Paris, France), M. VACHON (Paris, France), E. VIVIER (Lille, France).

Publié avec le concours financier du Conseil Général des Pyrénées-Orientales

Abonnements/Subscriptions 1982

	FRANCE	AUTRES PAYS
Un an (4 numéros) / <i>Annual subscription (4 issues)</i>	380 F	430 F

Adresser le paiement à l'ordre de / *Address payment to the order of :*

Vie et Milieu, Laboratoire Arago, 66650 BANYULS-SUR-MER, FRANCE

Les abonnements partent du premier numéro de l'année / *Subscriptions begin with the first calendar year*

Le fascicule 1982 :	FRANCE	ÉTRANGER
	104 F	134 F

Numéros séparés de l'année, volumes antérieurs, suppléments et faunes des Pyrénées-Orientales, collections complètes, disponibles / *Back issues and volumes, supplements and Faunas of Pyrénées-Orientales, complete collections, available :*
VIE ET MILIEU - Laboratoire Arago - F. 66650 BANYULS-SUR-MER

Adolf PORTMANN

(1897-1982)

Le 9 juillet 1982, le jour où dans une des plus anciennes églises de la ville, l'Université de Bâle rendit un dernier hommage au Professeur Portmann décédé le 28 juin, fut une journée d'été d'une rare beauté. Lorsqu'à la fin de l'émouvante cérémonie un violoncelle chanta le « cant de's ucells » de Pablo Casals, la vie dans la cité sembla devenir plus silencieuse en témoignage de fidélité à son grand citoyen. Dans son hommage au scientifique et à l'homme, le Recteur de l'Université parla de « l'imposante fidélité sans défaillance » d'Adolf Portmann « envers le lieu de son origine ».

Avec la mort d'Adolf Portmann, la communauté scientifique a perdu l'un des derniers savants dont les connaissances dépassaient largement le domaine de la zoologie et de la biologie. Portmann était aussi un humaniste pour qui l'universalité de l'Université a toujours été un noble devoir. Moi-même, j'ai perdu mon Maître et un ami paternel.

La ville natale de Portmann avec son Université du XV^e siècle est située au bord du Rhin. Enfant, il passa sa jeunesse tout près de ce fleuve qui fut pour lui, pendant toute sa vie, le symbole même du mouvement et du renouvellement. Elève, il était fasciné par la vie dans ce fleuve et tout autour; ses collections et surtout ses dessins en témoignent; le don de l'artiste se manifestait déjà chez l'adolescent. Le directeur de l'Institut de Zoologie confia au lycéen qui s'était fait remarquer par sa passion pour les Sciences de la vie, le rangement de nombreuses collections. Tout naturellement, le lycéen Portmann suivait déjà les cours et travaux pratiques à l'Institut de Zoologie. Cinq ans après le baccalauréat, dont deux passés au service militaire dans le massif du Saint Gotthard pendant la première guerre mondiale, il acquit son Doctorat d'Etat avec la plus haute distinction. Le directeur de l'Institut Zoologique de Genève, le français Emile Guyénot, le nomma assistant dans son institut. Portmann admirait profondément ce grand Maître qui lui fit découvrir de nouveaux aspects de la Science, mais il resta à peine une année auprès de lui. L'artiste en lui prit le dessus et il partit pour l'Académie des Beaux Arts de Munich pour apprendre à fond son second métier et le mettre avant tout au service d'une meilleure compréhension des formes animales. De Munich, le voyage le conduisit à pied, à travers l'Allemagne jusqu'à Hambourg et la Station Biologique de Helgoland: là, ce fut sa première rencontre avec la mer et la faune marine.

Entre temps, Portmann fut nommé assistant à l'Institut Zoologique de Bâle où il enseignait, tout en exploitant les résultats de deux années d'observations. Cependant, ne tenant pas en place, il se rendit à Berlin où il rencontra le grand biologiste Oskar Hertwig; le crayon et le pinceau à la main, il épuisa alors toutes les ressources des Musées d'Histoire Naturelle et des Beaux Arts.

Mais la mer l'appela de nouveau. Après une halte à Paris où il travailla chez le Professeur Prenant, il arriva en plein hiver à la Station Lacaze-Duthiers de Roscoff, seul scientifique alors, en ce climat inhospitalier. L'assistant fut encore une fois rappelé à Bâle où il donna des conférences à l'Université, mais aussi à un public plus vaste et enthousiaste, fasciné par ce jeune et brillant chercheur. Un de ses auditeurs, un industriel qui voulait garder l'anonymat, remit à Portmann un carnet de chèques en blanc, ce qui lui permit enfin de voir la Méditerranée. C'est ainsi que son chemin le mena en décembre 1924 à Banyuls-sur-Mer où il travailla pendant trois ans et où il rencontra sa future femme, Geneviève Devillers. Ces trois années, vécues en étroit contact avec le directeur du Laboratoire Arago, Octave Dubosq, lui ont ouvert de nouveaux horizons. C'est à Banyuls qu'il tomba définitivement amoureux des Opisthobranches et surtout des Céphalopodes. Banyuls était devenu pour Portmann, sa seconde patrie. Il a laissé dans cette région des « souvenirs visibles », marquant avec un ami les sentiers qui menaient à la Madeloc, la Massane et au Sail Fort. Pour lui, il a fixé la beauté sauvage de ces paysages dans de nombreux tableaux et esquisses. C'est à Banyuls qu'il reçut un télégramme du Gouvernement de Bâle, le nommant Professeur de Zoologie et Directeur de l'Institut Zoologique, à l'âge de 34 ans.

Lorsqu'il accepta cette lourde tâche, il avait derrière lui 8 années de recherches dans les stations marines et il s'était lié d'amitié avec des scientifiques européens comme DeBeer et Julian Huxley, qui avaient initié le jeune chercheur dans les domaines de la physiologie du développement et de la génétique.

Les cours du Professeur Portmann sont inoubliables pour des générations d'étudiants, car il n'était pas seulement un chercheur brillant, mais aussi un enseignant hors pair. Avoir écouté et vécu ses cours minutieusement préparés est un rare privilège; il parlait en oubliant ses notes, jetant les mots clés au tableau noir de sa main

droite, alors que de sa main gauche, il accompagnait son cours de figures magistrales. Nous en sortions épuisés et hors d'haleine, mais oh combien heureux. La rencontre avec cet homme fut décisive pour ma vie, car j'abandonnais mes études de médecine déjà avancées pour me consacrer à la biologie.

Bâle était loin de la mer et de sa faune, et Portmann ne pouvait plus quitter l'Institut à sa guise. Il se tourna alors vers la morphologie comparée et fonctionnelle des Vertébrés et leur évolution. Son livre, « Morphologie comparée des Vertébrés » fut une bible pour des générations de jeunes biologistes. L'intérêt de Portmann se porta sur deux problèmes complémentaires, les modalités de l'ontogenèse, nidifuge ou nidicole, et la cérébralisation (c'est-à-dire le degré du développement du cerveau) chez les Oiseaux et les Mammifères. Il s'occupa plus particulièrement du premier groupe et me confia le second. Des vertébrés, le pas vers l'Homme, vers l'Anthropologie fut vite franchi et Portmann devint un Anthropologue de haute renommée dont les découvertes ont eu des retombées décisives dans plusieurs domaines : sociologie, philosophie, éducation. L'avance dans les sphères de la philosophie a conduit Portmann à des échanges étroits et durables avec le paléontologue Teilhard de Chardin, le philosophe Karl Jaspers et le théologien Karl Barth.

Mais Portmann restait fidèle à la mer et en particulier au Laboratoire Arago. C'est là qu'il a initié des générations de biologistes et de médecins à la biologie marine. Lorsque plus tard sa maladie l'empêcha de venir à

Banyuls, il me disait chaque fois que je lui rendais visite : « Salue Banyuls et les aragoyens pour moi ».

Depuis sa première rencontre avec les Céphalopodes à Banyuls en 1925, ces animaux ont occupé pour lui une place spéciale. Plusieurs thèses ont vu le jour au Laboratoire Arago et notamment celles de Sigurd von Boletzky et Hans-Jürg Marthy. Lorsque le Professeur P.P. Grassé pria Adolf Portmann de bien vouloir se charger du fascicule sur les Céphalopodes pour le « Traité de Zoologie », Portmann fut fasciné par une telle œuvre qui devait embrasser tous les aspects du groupe et il accepta sachant qu'il pourrait compter sur l'aide de ses élèves, comme il l'a dit et écrit lui-même.

J'ai été sa collaboratrice pendant de longues années. La tâche de terminer le fascicule (800 pages) m'a pesé de plus en plus lourd dans la mesure où Portmann m'en a confié peu à peu toute la responsabilité. Mais de ce Traité sur les Céphalopodes est née une profonde et affectueuse amitié qui ne s'est jamais démentie. Il me tient à cœur de dire que l'aide précieuse d'Anna Bidder et de Sigurd von Boletzky a largement contribué à mener cette œuvre à bien.

Portmann n'est plus parmi nous, mais il nous laisse une œuvre d'une valeur exceptionnelle et le souvenir d'un Grand Homme. Au nom de ses élèves et amis, je voudrais exprimer au Maître notre profonde gratitude.

Katharina MANGOLD
Laboratoire Arago
Banyuls-sur-Mer

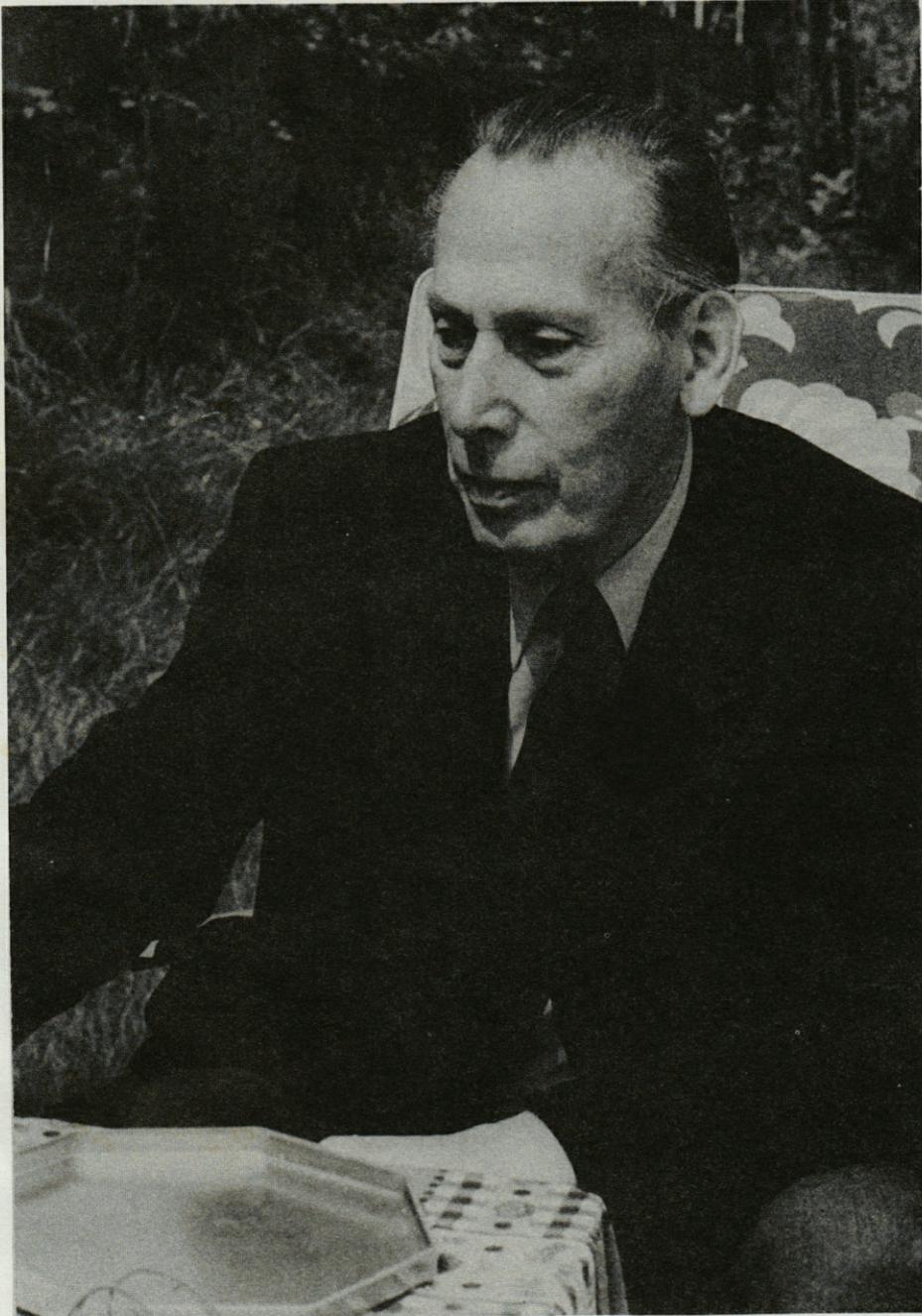


Photo M. Kottmann

Adolf PORTMANN

POPULATION ANALYSIS OF THE IBERIAN NOSE (*CHONDROSTOMA POLYLEPIS* STEIN, 1865) IN THE JARAMA RIVER

Javier LOBÓN-CERVIÁ

Museo Nacional de Ciencias Naturales
Castellana 80, Madrid 6 - España

CH. POLYLEPIS
CROISSANCE
REPRODUCTION
FLEUVE JARAMA

RÉSUMÉ. - Les écailles de 405 spécimens ont été utilisées pour l'âge et le rétro-calcul. Les anneaux annuels se forment dès les derniers jours d'avril jusqu'aux derniers jours de mai. Les femelles croissent plus rapidement que les mâles à partir de leur cinquième année et vivent trois ans de plus. Les paramètres de la courbe de croissance de von Bertalanffy sont : femelles. - $L_{00} = 272.7$, $K = 0.146$, $T_0 = -0.144$ et mâle. - $L_{00} = 222.1$, $K = 0.198$ et $T_0 = 0.066$. Le coefficient de condition augmente lorsque la longueur augmente et semble subir l'influence du développement printanier des gonades. La proportion des sexes pour toute la population est en équilibre : femelle (1) : mâle (0.91). La ponte se produit en mai (début ou mi-mai). Le poids des gonades et le diamètre ovocytaire augmentent progressivement entre septembre et mai. L'âge, la longueur et le poids des Poissons sont corrélés à la fécondité, le poids des gonades, le diamètre des œufs et le nombre des œufs par gramme de gonade. La mortalité a été estimée à $Z_1 = 1.005$, $Z_2 = 1.708$ et $Z_3 = 1.609$ pour trois localités semblables.

CH. POLYLEPIS
GROWTH
REPRODUCTION
JARAMA RIVER

ABSTRACT. - Scales of 405 specimens were used for age and back-calculations. Annual rings (annuli) are formed from last days of April until last days of May. Females grow faster than males from their fifth birthday and they live three years more. Parameters of the von Bertalanffy growth curve are : female. - $L_{00} = 272.7$, $K = 0.146$, $T_0 = -0.144$ and male. - $L_{00} = 222.1$, $K = 0.198$ and $T_0 = 0.066$. Condition coefficient increase when the length increases and it looks to be influenced by the spring gonad development. Sex ratio for all the population is balanced (female/male 1 : 0.91). Spawning occurs in May (early or mid-May). Gonad weight and egg diameter increase from September to May. Age, length and weight of fish are correlated with fecundity, gonad weight, diameter of eggs and number of eggs per gram of gonad. Mortality was estimated in three similar localities as $Z_1 = 1.005$, $Z_2 = 1.708$ and $Z_3 = 1.609$.

1. INTRODUCTION

Basic information on the ecological parameters of the populations of the Iberian Nose (*Ch. polylepis* Stein.) is really low specially when we compare them with the populations of the European Nose (*Ch. nasus* L.) (i.e. Hensel, 1960; Prawochenski, 1963; Lusk, 1967; Klimczyk-Janikowska, 1973; Philippart, 1975 and others) or with other European cyprinid populations.

The only available information dealing with the biology and ecology of our species may be seen in Lobón-Cerviá & Elvira (1981), Granado & García-Novo (1981) and Lobón-Cerviá & Penczak (1983).

The goal of this paper is to present the results on the growth, reproduction and vital statistics of *Ch. polylepis* obtained during a general study on the fishes from Jarama River. Some of these results are the basis of computing of production values previously presented by Lobón-Cerviá & Penczak (1983).

2. STUDY AREA, MATERIAL AND METHODS

Data presented in this paper were obtained during a general study of the fishes from Jarama River. Characteristics of the studied area, sampling locations, sampling

methods and species composition may be seen in Lobón-Cervia & Penczak (1983) and Lobón-Cervia & Torres (1983).

Monthly samples of *Ch. polylepis* were taken with an electro-shocker (250 V and 1-1.5 Amp) from March 1980 to March 1982.

After captures, fishes were fixed in formaldehyde (7 %) and days later gonads were transferred to Gilson fluid (according to the formula given by Bagenal (1977)). Gonads were extracted and sex determined. The sex in specimens smaller than 8-9 cm was determined by means of gonad tissue preparations studied with microscope. At least four females per month were used for egg-size distribution analysis.

3. RESULTS AND DISCUSSION

3.1. Age and growth

3.1.1. Seasonal Growth

Monthly length frequency distributions of the 0+ age-class were recorded from samples taken during a two years period (Fig. 1). The growth in weight was studied according to the length - weight relationships calculated for every month or groups on months for this age-class (Table IIIb).

Mean lengths and 95 % confidence limits of these distributions were calculated and plotted in Fig. 2. According to this plot the annual cycle may be divided into three periods. The first one from June to October - is characterized by a fast growth in length and weight. In the second period (October-March) there is no growth and in the third one - from March to May - there is a clear evidence of growth, faster in weight than in length (Fig. 2).

Observation on the annulus formation in the studied period shows that in this age-class there is a unique formation of an annulus in spring (last days of April and during May) and therefore demonstrates its validation as an annual estimator.

When analyzing the seasonal growth of the scale margin in the 2+ and 3+ age-classes, studied with the index of marginal scale growth (G_i):

$$G_i = \frac{R - r_n}{r_n - r_{n-1}}$$

where R represents the total scale radius, r_n the radius to the n annulus and r_{n-1} the radius to the n-1 annulus, only two periods of growth are recognized in both year classes. These periods are: the first - from June to September - with a fast growth of the margin of the scale and the second, - from September to April - in which there is no evidence of growth (Fig. 3).

3.1.2. Age and back-calculations

Age of specimens was determined from scale (Lobón-Cervia & Elvira, 1981). Six to ten scales were taken from the first row of scales above the lateral line in the second half of the body. They were cleaned in NaOH (7 %) and washed in distilled water.

Annual rings (annuli) may be verified by a "crossing - over" (Cragg-Hine & Jones, 1969) between the rings of a winter with those of the next summer, by a thin separation between the rings of one winter (generally very close) and those of the next fast growth summer period and/or by a thin area between two consecutive years. This last feature is more characteristic of the fishes older than IV years. One, two or three features may appear in the same scale.

In the general morphology, the scales of *Ch. polylepis* look similar to those of the Polish populations of *Ch. nasus* (L.) studied by Prawochenski (1963, p. 169-170).

The first annulus has to be carefully studied to avoid overlooking since it uses to be formed very close to the focus of the scale. False annuli are scarce (2,5 % of the specimens older than 3+) and they may be readily distinguished by their incomplete appearance. They appear only on one side of the scale or on its anterior part.

When there were difficulty to age some specimens (specially fishes older than six years), opercular bones were used for comparison. These opercular bones confirmed the previous age estimated with scales in 100 % of the cases. Besides, a second reader (Dr. Z. Marciak, Inland Fisheries Institute, Olsztyn, Poland), re-determined the scale reading of 50 specimens with a 100 % of agreement (no previous contact between readers was done to avoid "a priori" suggestions).

In fishes older than 0+ age-class, annulus is also formed in the last days of April and during May.

May 15th was taken as the population birthday. One of those six to ten scales taken from 405 specimens was used for back-calculations. The only criteria to choose the scale was to be the easiest readable.

A plot of standar length (L_s): scale radius (L_{es}) gave the line of best fit as a potential curve (Fig. 4) with the equation:

$$\log L_s = 0,8366 + 0,7968 \cdot \log L_{es} \quad (r = 0,97)$$

therefore back-calculations was performed according to:

$$L_r = L_R (r/R)^{0,7968}$$

where L_r represents the length of the fish in the r annulus and L_R the length of the captured fish which has a scale radius equal R.

The back calculated lengths were adjusted according to the above relationships and results are summarized in Table I.

Mean length for age of female and male were used to calculate the theoretical von Bertalanffy's growth curve (von Bertalanffy, 1957). This model for length (L_T) at age T as a function of T is written:

$$L_T = L_{00} (1 - e^{-k(T+T_0)})$$

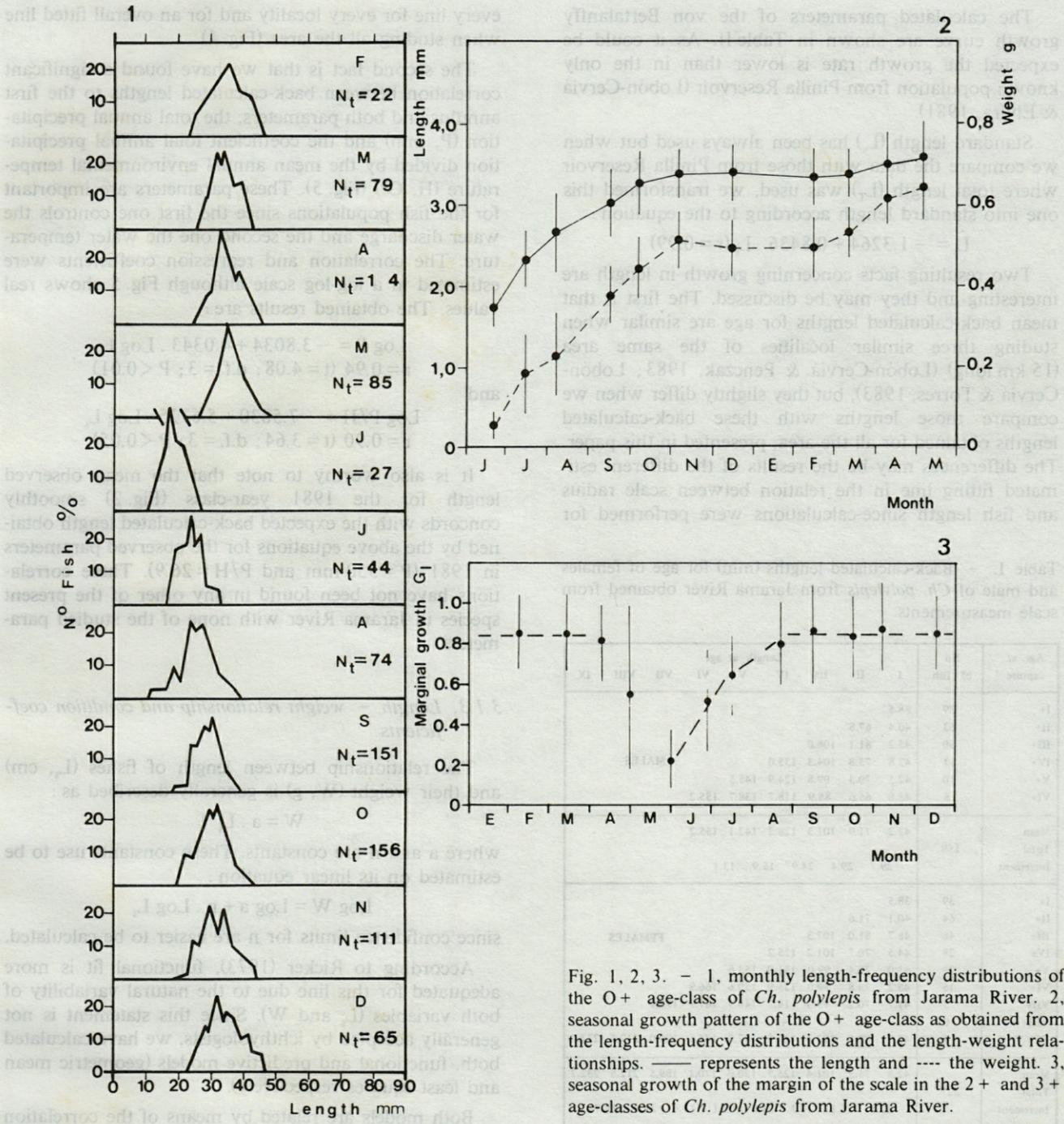


Fig. 1, 2, 3. - 1, monthly length-frequency distributions of the O+ age-class of *Ch. polylepis* from Jarama River. 2, seasonal growth pattern of the O+ age-class as obtained from the length-frequency distributions and the length-weight relationships. — represents the length and ---- the weight. 3, seasonal growth of the margin of the scale in the 2+ and 3+ age-classes of *Ch. polylepis* from Jarama River.

where L_{00} represents the mathematical asymptote of the curve, K (cf. anabolism) a measure of the rate at which the growth curve approaches the asymptote, T_0 a time scaler equivalent to the hypothetical starting time at which the fish would have been zero-sized and E (cf. catabolism) is equal to $K \times L_{00}$.

To fit the curve and to estimate its parameters, the Ford - Walford plot (Ford 1933; Walford 1947) was used. L_{00} was calculated from the intercept with the 45° slope line ($Y = X$), K was obtained as $-\ln b$, where b

is the slope of the lines obtained in the Ford-Walford plot :

$$\text{Females : } L_{t+1} = 37.767 + 0.864 \cdot L_t$$

and

$$\text{Males } L_{t+1} = 39.971 + 0.820 \cdot L_t$$

and to was estimated according to the Gulland's equation (Gulland, 1964).

$$T_0 = T + 1/K \cdot \ln(L_{00} - L_T/L_{00})$$

where L_T was taken for $T=1$. The solitary IX+ years old female was not used for these calculations.

The calculated parameters of the von Bertalanffy growth curve are shown in Table II. As it could be expected the growth rate is lower than in the only known population from Pinilla Reservoir (Lobón-Cervía & Elvira, 1981).

Standard length (L_s) has been always used but when we compare the data with those from Pinilla Reservoir where total length (L_T) was used, we transformed this one into standard length according to the equation :

$$L_s = - 1.3264 + 0.8436 \cdot L_T \quad (r = 0.99)$$

Two resulting facts concerning growth in length are interesting and they may be discussed. The first is that mean back-calculated lengths for age are similar when studying three similar localities of the same area (15 km long) (Lobón-Cervía & Penczak, 1983; Lobón-Cervía & Torres, 1983), but they slightly differ when we compare those lengths with these back-calculated lengths obtained for all the area, presented in this paper. The differences may be the results of the different estimated fitting line in the relation between scale radius and fish length since calculations were performed for

Table I. - Back-calculated lengths (mm) for age of females and male of *Ch. polylepis* from Jarama River obtained from scale measurements.

Age at capture	No of fish	Length at age								
		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX
I+	39	38.5								
II+	63	40.4	67.8							
III+	30	45.2	81.1	108.0						
IV+	11	42.8	73.8	104.3	135.0					
V+	10	42.5	70.3	99.8	124.9	145.5				
VI+	5	43.8	66.6	88.9	118.7	138.7	155.2			
Mean Total	158	42.2	71.9	101.3	126.2	142.1	155.2			
Increment		29.7	29.4	24.9	15.9	13.1				
I+	39	38.5								
II+	64	40.1	71.6							
III+	46	46.7	81.0	107.3						
IV+	28	44.5	70.7	101.2	125.2					
V+	29	43.0	70.4	99.0	131.0	153.6				
VI+	15	45.2	73.8	99.0	125.9	150.6	166.9			
VII+	5	41.7	70.2	99.3	118.7	148.9	167.9	179.9		
VIII+	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-
IX+	1	42.7	89.6	102.4	127.6	147.0	175.6	199.0	212.5	232.2
Mean Total	227	42.8	75.3	101.4	125.7	150.0	170.1	189.5	212.5	232.2
Increment		32.5	26.1	24.3	24.3	20.1	19.4	23.0	19.7	

Table II. - Estimates of ultimate length (L_{00}) and the von Bertalanffy coefficients E and K of *Ch. polylepis* in the Jarama River compared with those from Pinilla Reservoir.

		T_0	K	L_{00}	E
Jarama River	Females	-0.144	0.146	272.7	40.54
	Males	-0.066	0.198	222.1	43.98
Pinilla+ Reservoir	Females	0.161	0.218	291.6	63.56
	Males	0.171	0.240	266.7	64.00

+ . - Data from Lobón-Cervía & Elvira (1981)

every line for every locality and for an overall fitted line when studying all the area (Fig. 4).

The second fact is that we have found a significant correlation between back-calculated lengths to the first annulus and both parameters, the total annual precipitation (P, mm) and the coefficient total annual precipitation divided by the mean annual environmental temperature (H, C°) (Fig. 5). These parameters are important for the fish populations since the first one controls the water discharge and the second one the water temperature. The correlation and regression coefficients were estimated in a log-log scale although Fig. 5 shows real values. The obtained results are :

$$\text{Log } P = - 3.8034 + 4.0343 \cdot \text{Log } L_s$$

$$r = 0.94 \quad (t = 4.08; \text{d.f.} = 3; P < 0.01)$$

and

$$\text{Log } P/H = - 7.5830 + 5.6725 \cdot \text{Log } L_s$$

$$r = 0.90 \quad (t = 3.64; \text{d.f.} = 3; P < 0.05)$$

It is also worthy to note that the mean observed length for the 1981 year-class (Fig. 2) smoothly concurs with the expected back-calculated length obtained by the above equations for the observed parameters in 1981 (P = 350 mm and P/H = 26.9). These correlations have not been found in any other of the present species in Jarama River with none of the studied parameters.

3.1.3. Length - weight relationship and condition coefficients

The relationship between length of fishes (L_s , cm) and their weight (W, g) is generally described as :

$$W = a \cdot L_s^n$$

where a and n are constants. These constants use to be estimated on its linear equation :

$$\text{Log } W = \text{Log } a + n \cdot \text{Log } L_s$$

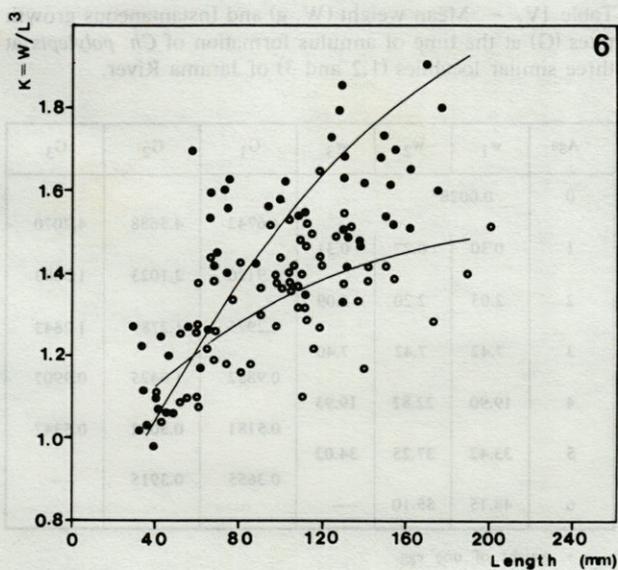
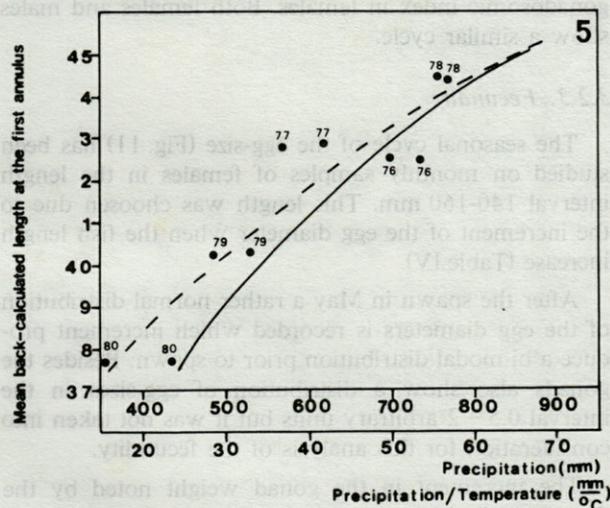
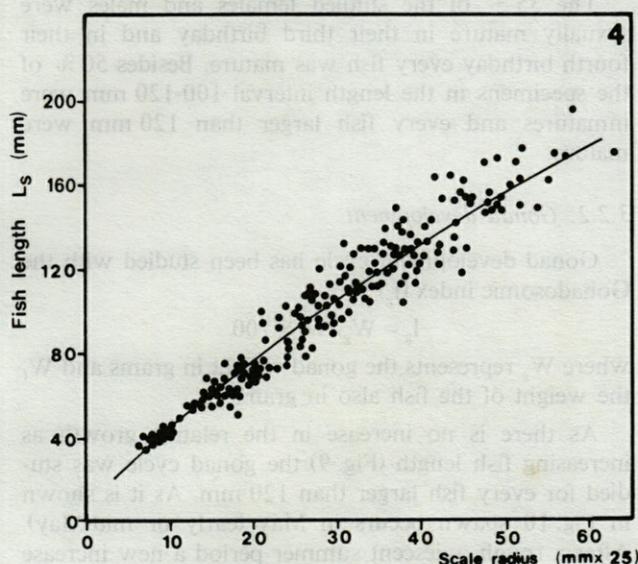
since confidence limits for n are easier to be calculated.

According to Ricker (1973), functional fit is more adequate for this line due to the natural variability of both variables (L_s and W). Since this statement is not generally accepted by ichthyologists, we have calculated both, functional and predictive models (geometric mean and least squares respectively).

Both models are related by means of the correlation coefficient (r) : $r = b/v$ where b is the slope in the line fitted by least squares and v the slope obtained by geometric mean. The standard error of v is equal to the standard error of b (Ricker, 1973) :

$$S_v = S_b = \sqrt{\frac{v^2(1-r^2)}{N-2}} = \sqrt{\frac{S^2 yx}{x^2}}$$

Length-weight regression coefficient have been calculated for the 0+ age-class, for adult males, adult females and for the group adult females + adults males + inmaturs older than 0+ in different months of the year or groups of months.



Correlation coefficients in every studied case were close to one and were always significant in $P < 0,05$.

Obtained regression coefficients are shown in Table III a and Table III b. The first for adult males, females and immatures older than 0+ and the second for the 0+ age-class.

The condition coefficient (K) was calculated for individual fish according to the equation :

$$K = W/L^3 \times 100$$

where symbols are the same as in the length - weight relationships.

As this coefficient increases when the length increases, seasonal variation were studied for adult males in the length interval 130-150 mm, for adult females in the length interval 140-170 mm and for the 0+ age-class. Results are plotted in Fig. 7. The youngest group (0+ age-class) shows a maximum in July and a minimum in September; a low winter increase is noted. Obtained values for adult females are always higher than for adult males. Both have a similar cycle with a maximum in April prior to spawn. The condition coefficient in male and female increases during the spring period when the gonad weight increases.

3.1.4. Instantaneous Growth Rate

Instantaneous growth rate (G) was calculated according to :

$$G = \ln (W_{t+1}/W_t)$$

and it was estimated for the time of annulus formation to male and female captured in three similar localities which characteristic features are given in Lobón-Cerviá & Penczak (1983). As very low differences were found between male and female, results for the three localities together with the mean weight at the time of annulus formation are given in Table IV. The mean weight for every age were established from the length-weight relationships (Tables IIIa and IIIb) and the initial weight at the time equal zero was taken as the weight of one egg. The instantaneous growth rate is rather similar in the three studied localities.

3.1.5. Sex-Ratio

Sex-ratio of the studied population was analyzed in 814 specimens larger than 8 cm captured in monthly samples. A chi-squared (χ^2) test showed that in length interval 10-15 cm the ratio female-male (1 : 1.13) is not statistically significant, while in the interval 15-20 cm

Fig. 4, 5, 6. - 4, relationship between fish length (L_s , mm) and scale radius (mm \times 25) of *Ch. polylepis* from Jarama River. 5, relationship between precipitation and precipitation/mean annual temperature and mean back-calculated length for the first annulus in the 1976-80 year-classes. 6, relationship between gonadosomic index (I_g) and fish length of female Jarama *Ch. polylepis*. ● spring samples (prior to spawn) and ○ winter samples (November and December).

the females are significantly dominant (1 : 0.33). When analyzing all the population the expected sex-ratio (1 : 1) showed no statistical differences with the observed sex-ratio 1 : 0.91 (427 female and 387 male) (Fig. 8).

3.2. Reproduction

3.2.1. Age and length at first spawn

Assessment of age and length at first spawn were established in spring samples of 1980 and 1981 just prior to spawn.

Table IIIa. - Length-weight regression coefficients of *Ch. polylepis* from Jarama River calculated from $\log W = \log a + n \cdot \log L_s$ where W = weight (g), L_s = standard length (cm), a and n = constants, S_b = standard error of n , N_t = number of specimens and R = fitting method (F = functional and P = predictive).

Period	N_t	Log a	b	S_b	R	
March	36	-2.2089	3.3148	0.1002	F	Females
		-2.1465	3.2629		P	
	16	-2.1172	3.2232	0.1340	F	Males
		-2.0731	3.1839		P	
	72	-1.5994	2.8015	0.0574	F	Inmatures + Males + Females
		-1.5681	2.7718		P	
April	17	-1.7090	2.9320	0.1296	F	Females
		-1.8590	2.8886		P	
	11	-1.9599	3.1327	0.1333	F	Males
		-1.9314	3.1070		P	
	41	-2.1382	3.3570	0.1044	F	Inmatures + Males + Females
		-2.1143	3.3291		P	
June-September	24	-2.0838	3.1749	0.1180	F	Females
		-2.0644	3.1574		P	
	38	-2.1061	3.2078	0.0603	F	Males
		-2.0927	3.1959		P	
	76	-2.0741	3.1752	0.0248	F	Inmatures + Males + Females
		-2.0692	3.1704		P	
October-February	42	-1.8822	3.0323	0.0618	F	Females
		-1.8557	3.0083		P	
	23	-2.1792	3.2944	0.1209	F	Males
		-2.0867	3.2107		P	
	75	-2.0217	3.1533	0.0386	F	Inmatures + Males + Females
		-2.0063	3.1384		P	

Table IIIb. - Length-weight regression coefficients for the 0+ age-class of *Ch. polylepis* from Jarama River. Symbols as in Table IIIa.

Period	N_t	Log a	b	S_b	R
March	79	-1.9354	3.1070	0.0907	F
		-1.8394	2.9277		P
April	104	-1.9395	3.1489	0.0734	F
		-1.8902	3.0592		P
May	85	-1.9712	3.1880	0.1411	F
		-1.8207	2.9167		P
June	27	-2.0831	3.7313	0.1823	F
		-2.0533	3.6182		P
July	44	-1.9283	3.2575	0.1390	F
		-1.8822	3.1308		P
Aug.-October	381	-2.1968	3.7043	0.0906	F
		-2.1641	3.6258		P
Nov.-February	197	-2.0838	3.3006	0.0719	F
		-2.0357	3.2570		P

The 35 % of the studied females and males were sexually mature in their third birthday and in their fourth birthday every fish was mature. Besides 50 % of the specimens in the length interval 100-120 mm were inmaures and every fish larger than 120 mm were mature.

3.2.2. Gonad development

Gonad development cycle has been studied with the Gonadosomic index (I_g):

$$I_g = W_g / W_f \times 100$$

where W_g represents the gonad weight in grams and W_f the weight of the fish also in grams.

As there is no increase in the relative growth as increasing fish length (Fig. 9) the gonad cycle was studied for every fish larger than 120 mm. As it is shown in Fig. 10 spawn occurs in May (early or mid-May). After a rough quiescent summer period a new increase in gonad weight occurs during the winter months followed by a rapid growth in spring up to the 19 % of gonadosomic index in females. Both females and males show a similar cycle.

3.2.3. Fecundity

The seasonal cycle of the egg-size (Fig. 11) has been studied on monthly samples of females in the length interval 140-160 mm. This length was chosen due to the increment of the egg diameter when the fish length increase (Table IV).

After the spawn in May a rather normal distribution of the egg diameters is recorded which increment produce a bi-modal distribution prior to spawn. Besides the gonads also show a distribution of egg-sizes in the interval 0.5 - 2 arbitrary units but it was not taken into consideration for this analysis of the fecundity.

The increment in the gonad weight noted by the gonadosomic index during the winter period is also

Table IV. - Mean weight (W , g) and Instantaneous growth rates (G) at the time of annulus formation of *Ch. polylepis* at three similar localities (1,2 and 3) of Jarama River.

Age	w_1	w_2	w_3	G_1	G_2	G_3
0	0.0028*					
1	0.30	0.27	0.31	4.6742	4.5688	4.7070
				1.9120	2.1023	1.9083
2	2.03	2.20	2.09	1.2975	1.2789	1.2643
				0.9852	1.0425	0.9907
3	7.42	7.42	7.40	0.5181	0.5032	0.5347
				0.3655	0.3915	---
4	19.90	22.82	19.93			
5	33.42	37.25	34.02			
6	48.15	55.10	---			

* weight of one egg.

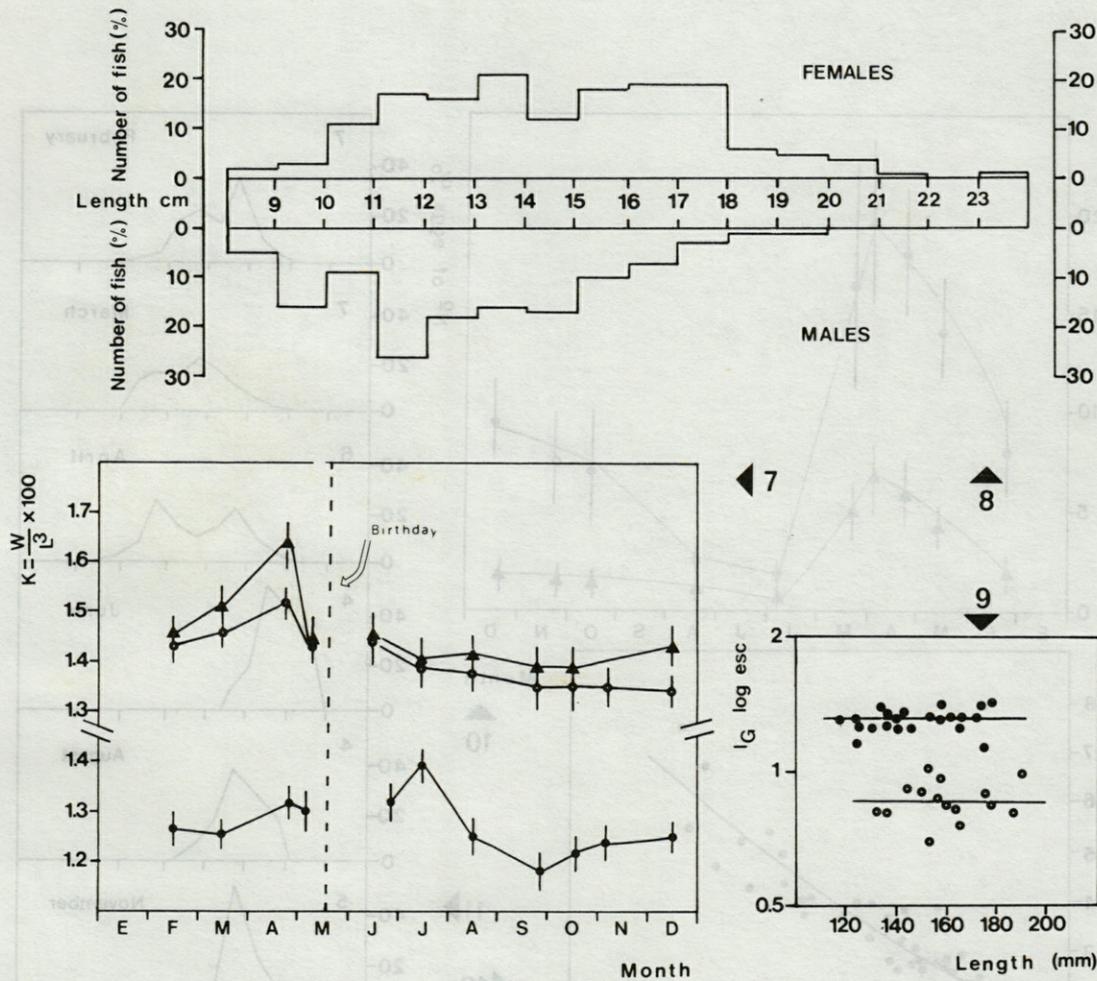


Fig. 7, 8, 9. - 7, monthly mean and 95 % confidence limits of condition coefficients (K), for females (▲), male (○) and O+ age-class. 8, sex-ratio of *Ch. polylepis* from Jarama River with relation to fish length. 9, Relationship between gonadosomatic index (I_G) and fish length of female Jarama *Ch. polylepis*. ● spring samples (prior to spawn) and ○ winter samples (Nov-Dec).

present in the distributions of the egg-sizes as well as the rapid growth recorded in spring.

Fecundity (Bagenal, 1978) was estimated according to the gravimetric method counting all the eggs larger than 7 arbitrary units corresponding to the "high mean" in the bimodal distribution plus some white-opaque eggs smaller than 7 units included in the "low mean" distribution. A clear demonstration of that these eggs are also shed is that, in the distribution of egg-sizes in June and August (Fig. 11) there is a gap up to the higher values of the mean (right side of the distribution).

Fecundity was estimated in 42 females. Length, age, weight, gonad weight, egg diameter and fecundity were estimated in every specimen. A multivariate correlation analysis was performed with the logarithms of the obtained values (with the exception of the age). Results (Table V) show that every correlation are significant in $P < 0.01$ and $P < 0.05$. Thus when the fish length, age

and weight increase, the gonad weight, the fecundity and the number of eggs increase significantly and the number of eggs per gram of gonad decreases significantly.

The relation between length and age and the fecundity, the number of eggs per gram of gonad and the diameter of the eggs are presented in Fig. 12 and 13.

3.3. Mortality and population structure

Density and biomass were estimated at three sites of Jarama River (Lobón-Cervía & Penczak, 1983) according to the removal method. At these three sites *Chondrostoma* and *Barbus* were the dominant species. As calculated density and standing crop in individuals and kg/ha, *Chondrostoma* contributes with 5,542; 40,530 and

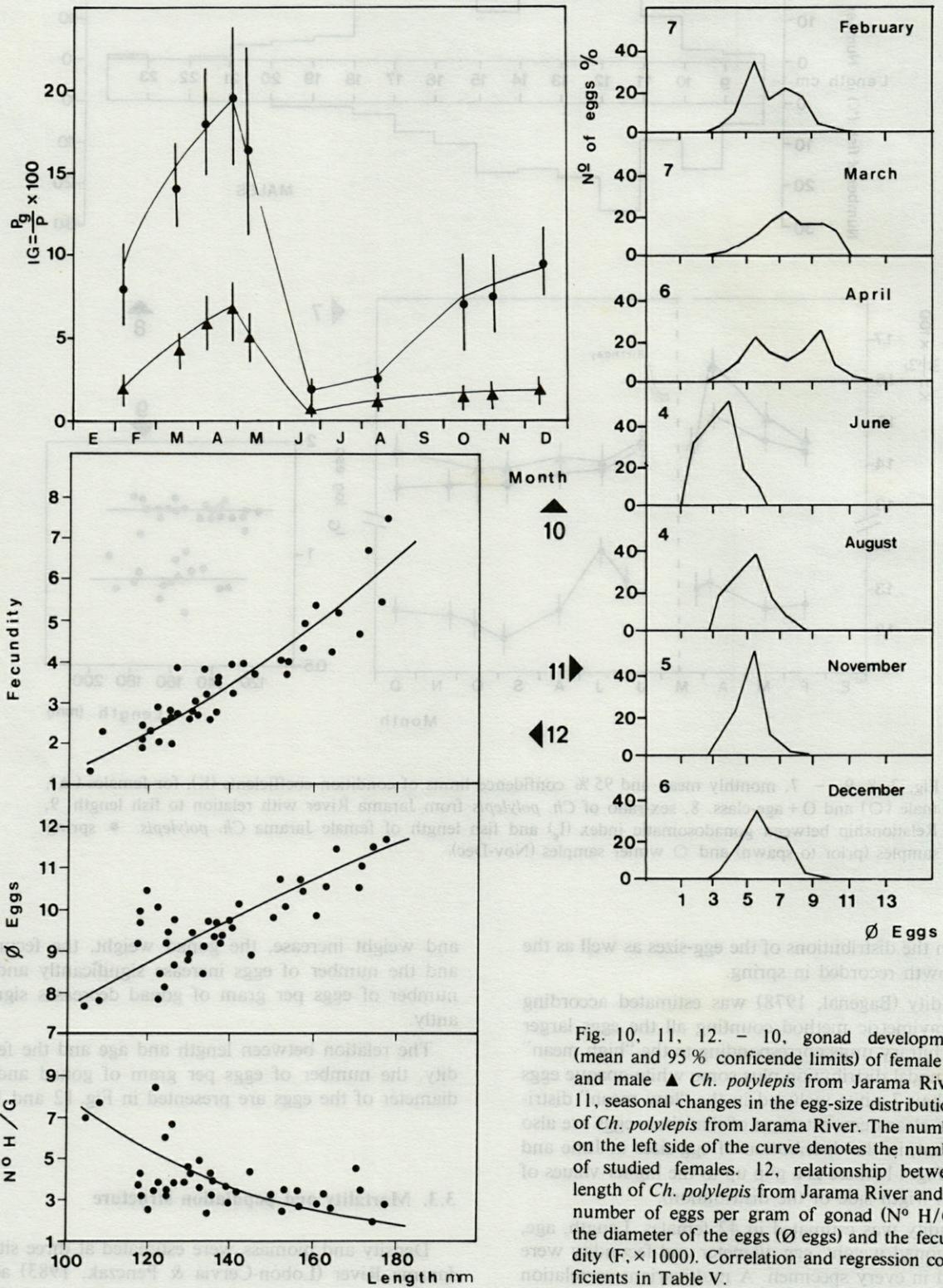


Fig. 10, 11, 12. - 10, gonad development (mean and 95 % confidence limits) of female ● and male ▲ *Ch. polylepis* from Jarama River. 11, seasonal changes in the egg-size distributions of *Ch. polylepis* from Jarama River. The number on the left side of the curve denotes the number of studied females. 12, relationship between length of *Ch. polylepis* from Jarama River and its number of eggs per gram of gonad (N° H/G), the diameter of the eggs (Ø eggs) and the fecundity (F, × 1000). Correlation and regression coefficients in Table V.

Table V. - Regression coefficients of $\text{Log } Y = \text{Log } a + b \cdot \text{Log } X$ and $Z = a + b \cdot X$ where $Y = L_s$ (standard length), $Y = W$ (weight), $Z = E$ (eggs), $X = P_g$ (gonad weight), $X = F$ (fecundity), $X = H/G$ (number of eggs per gram of gonad) and $X = D/H$ (diameter of eggs). R represents the fitting method (F = functional and P = predictive).

	R	P _g		F		H/G		D/H	
		Log a	b	Log a	b	Log a	b	Log a	b
H/G	F	—	—	—	—	—	—	1.8367	-0.3340 ⁺
	P	—	—	—	—	—	—	1.6501	-0.2613
L _s	F	-4.7423	2.9433 [†]	-2.3131	2.7262 [†]	7.7085	-2.2993 [†]	-0.5758	0.7290 [†]
	P	-4.6410	2.8959	-1.8002	2.4866	5.3542	-1.2968	0.0457	0.4376
W	F	-1.2305	1.3105 [†]	2.8785	0.6815 [†]	3.8787	-0.7937 ^{**}	-0.1831	0.1736 [†]
	P	-1.0932	1.2303	2.9862	0.5660	3.4012	-0.5041	-0.1396	0.1273
		a	b	a	b	a	b	a	b
E	F	-0.6555	2.3955 [†]	-2046.9 ⁺	1250.4 [†]	1114.1	-150.6 ^{**}	5.2810	0.9110 [†]
	P	-0.1485	1.6866	-1443.8	1050.2	757.3	-74.7	6.9240	0.5680

+ Significant slope in $P < 0.01$
 * Significant correlation in $P < 0.01$ and ** in $P < 0.05$

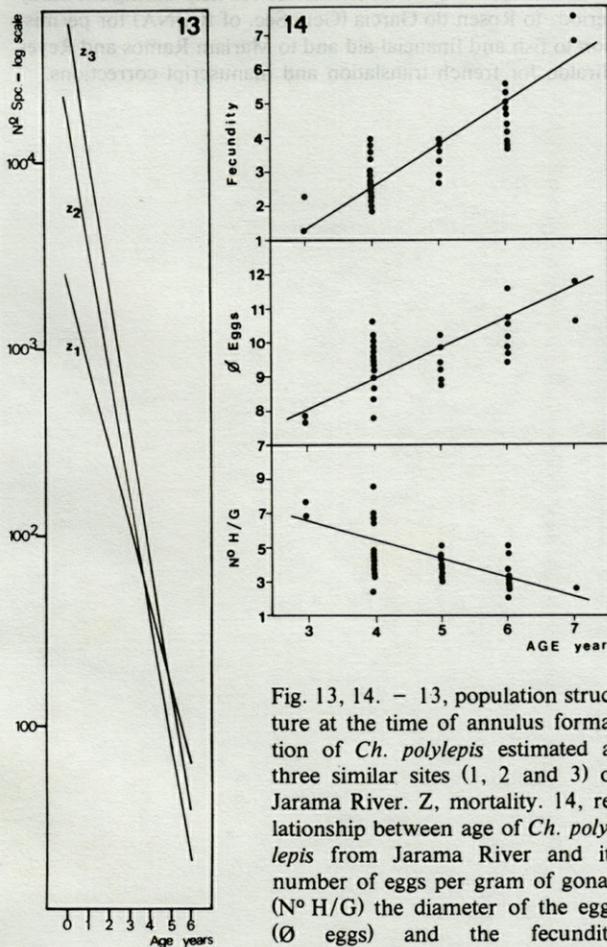


Fig. 13, 14. - 13, population structure at the time of annulus formation of *Ch. polylepis* estimated at three similar sites (1, 2 and 3) of Jarama River. Z, mortality. 14, relationship between age of *Ch. polylepis* from Jarama River and its number of eggs per gram of gonad (N° H/G) the diameter of the eggs (Ø eggs) and the fecundity (F, × 1000). Correlation and regression coefficients in Table V).

20,302 ind/ha which represents the 41.0; 25.9 and 54.7 % of the total estimated number of fish and 43.4; 81.44 and 176.4 kg/ha which represents the 36.2; 47.2 and 53.8 % of the total estimated standing crop at the three studied sites respectively.

On these three sites the frequency distribution of lengths were established and sub-samples including every length were used for age re-determinations. After extrapolating the age to all the lengths in the sample, the overlapping between age-length distributions was divided into two halves and the number of specimens per age-class counted, after to share the non captured fish in the sample. The mortality was then calculated according to :

$$N_T = N_0 e^{-Z \cdot T}$$

or in its logarithmic form :

$$\text{Ln } N_T = \text{Ln } N_0 - Z \cdot T$$

line which slope is equal mortality (Z).

The mortality for the three sites was estimated as $Z_1 = 1.005$, $Z_2 = 1.708$ and $Z_3 = 1.609$ respectively.

The population structure at the time of annulus formation was calculated dividing the mortality by the number of weeks in a year (52) and multiplying the obtained values by the number of weeks between the time of annulus formation and the time of fish capture. Then the number of fish in every age multiply by the obtained values of mortality result the number of fish at the time of annulus formation. Population structure estimated on this basis is presented Fig. 14.

REFERENCES

BAGENAL, T., 1977. *Methods for assessment of fish production in freshwater*. I.B.P. handbook n. 3. Black. Scient. Pub., 3^e ed., Oxford, 365 p.

BAGENAL, T., 1978. Aspects of fish fecundity. In: *Ecology of fish production*: 75-101 (ed. Sh.D. Gerking), Black. Scient. Pub., 519 p., Oxford.

BERTALANFFY, L. von., 1957. Quantitative laws in metabolism and growth. *Q. Rev. Biol.*, **32**: 217-231.

CRAGG-HINE, D. & J.W. JONES, 1969. The growth of Dace *Leuciscus leuciscus* (L.), Roach *Rutilus rutilus* (L.) and Chub *Leuciscus cephalus* (L.) in willow Brook, Northamptonshire. *J. Fish Biol.*, **1**: 59-82.

FORD, E., 1933. An account of the Herring investigations conducted at Plymouth during the years 1924-1933. *J. mar. Biol. Ass. U.K.*, **19**: 305-384.

GRANADO, C. & F. GARCÍA-NOVO, 1981. Cambios ictiológicos durante las primeras etapas de la sucesión en el embalse de Arrocampo (Cuenca del Tajo, Cáceres). *Bol. Inst. Esp. Ocean.*, **319**, **6** (3): 224-243.

GULLAND, J.A., 1964. Manual of methods for fish population analysis. *FAO Fish Tech. pap.*, **40**: 1-60.

HENSEL, K., 1960. Vek a rast podustvy *Chondrostoma nasus* (L.) niektorych riek systému dunaja a odry. *Biologia, Bratislava.*, **15** (7): 508-515.

KLIMCZYK-JANIKOWSKA, M., 1973. Swinka (*Chondrostoma nasus* L.) z rzeki Raby. *Acta hidrobiol.*, **15** (2): 197-213.

LOBÓN-CERVIA, J. & B. ELVIRA. 1981. Edad, Crecimiento y Reproducción de la Boga de Río (*Chondrostoma polylepis polylepis* Stein, 1985) en el embalse de Pinilla (río Lozoya). *Bol. Inst. Esp. ocean.*, **317**, **6** (3): 200-213.

LOBÓN-CERVIA, J. & T. PENCZAK, 1983. Fish production in Jarama River, Central Spain. *Hol. Ecol.* (in press)

LOBÓN-CERVIA, J. & S. TORRES, 1983. On the growth and reproduction of two populations of Gudgeon (*Gobio gobio* L.) in Central Spain. *Acta Hidrobiol.* (in press)

LUSK, S., 1967. Population dynamics of *Chondrostoma nasus* (L.) in the Rokytna River. *Acta Sc. Nat. Brno.*, **1**: 473-522.

PHILIPPART, J.C., 1975. Dynamique des populations de poissons d'eau douce non exploitées. In: *Problèmes d'écologie: La démographie des populations de Vertébrés* (ed. Lamotte & Bourlière). Prog. Biol. Int., Masson, 443 p., Paris.

PRAWOCHENSKI, R., 1963. Wiek i tempo wzrostu Swinke *Chondrostoma nasus* (L.) z poudniowo-wschodniej części polski. *Rocz. nauk Rol.*, **83** (B-1): 161-182.

RICKER, W.E., 1973. Linear regressions in fisheries research. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **30**: 409-434.

WALFORD, L.A. 1947. A new graphic method of describing the growth of animals. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole.*, **90**: 141-147.

ACKNOWLEDGEMENTS. - I am indebted to Paloma Rovira, Susana Torres and Carlos Fernandez for help during the study period; to Rosen do Garcia (Gen. Sec. of ICONA) for permission to fish and financial aid and to Mariam Ramos and Reyes Hiraldo for french translation and manuscript corrections.

On these three sites the frequency distribution of lengths were established and sub-samples including every length were used for age re-determinations. After extrapolating the age to all the lengths in the sample, the overlapping between age-length distributions was divided into two halves and the number of specimens per age-class counted, after to spare the non captured fish in the sample. The mortality was then calculated according to:

$$N_t = N_{t-1} e^{-M}$$

or in its logarithmic form:

$$\ln N_t = \ln N_{t-1} - M \Delta T$$

line which slope is equal mortality (M).

The mortality for the three sites was estimated as $M_1 = 1.002$, $M_2 = 1.708$ and $M_3 = 1.609$ respectively.

The population structure at the time of annulus formation was calculated dividing the mortality by the number of weeks in a year (52) and multiplying the obtained values by the number of weeks between the time of annulus formation and the time of fish capture. Then the number of fish in every age multiply by the obtained values of mortality result the number of fish at the time of annulus formation. Population structure estimated on this basis is presented Fig. 14.

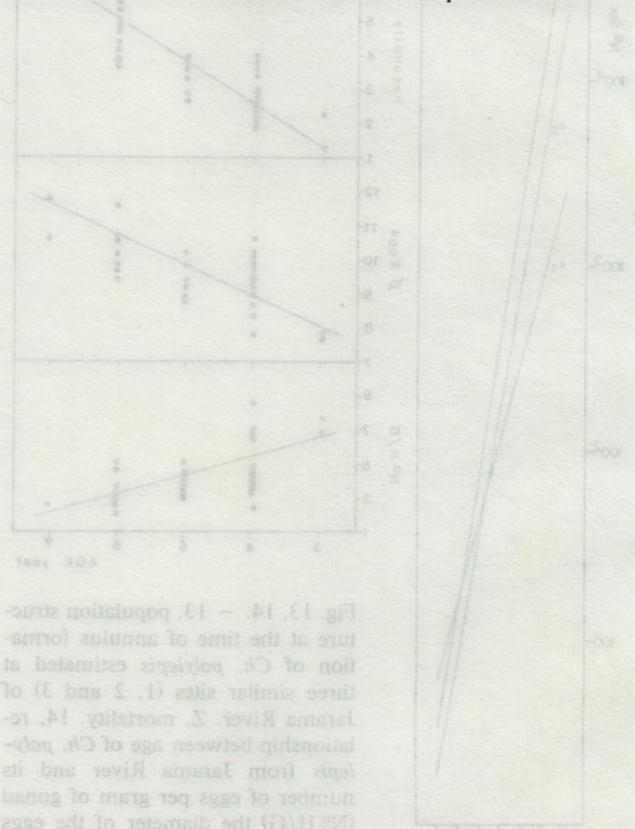


Fig. 14. - 13 population structure at the time of annulus formation of *Ch polylepis* estimated at three similar sites (1, 2 and 3) of Jarama River. M, mortality. 14, relationship between age of *Ch polylepis* from Jarama River and its number of eggs per gram of gonads (M/G) the diameter of the eggs (D) and the fecundity (F x 1000). Correlation and regression coefficients in Table V)

DÉFINITION DES LIMITES DES DIFFÉRENTS STADES PIGMENTAIRES DURANT LA PHASE CIVELLE D'ANGUILLA ANGUILLA L. (Poisson téléostéen anguilliforme)

P. ELIE ⁽¹⁾, R. LECOMTE-FINIGER ⁽²⁾, I. CANTRELLE ⁽³⁾ et N. CHARLON ⁽⁴⁾

(1) Laboratoire de Zoologie et d'Ecophysiologie,
av. du Général Leclerc, 35042 Rennes Cedex
et C.E.M.A.G.R.E.F. Division A.L.A. (Groupement de Bordeaux),
Gazinet, 33160 Cestas Principal.

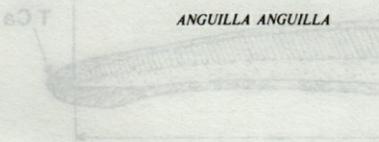
(2) Laboratoire de Biologie Marine,
Université de Perpignan,

av. de Villeneuve, 66025 Perpignan Cedex

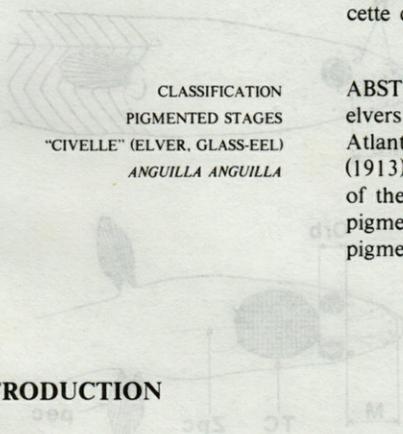
(3) C.E.M.A.G.R.E.F. Division A.L.A. (Groupement de Bordeaux),
Gazinet, 33160 Cestas Principal

(4) I.N.R.A., Laboratoire de nutrition des Poissons,
B.P. 3, Saint-Pée-sur-Nivelle, 63310 Ascain

CLASSIFICATION
STADES-PIGMENTAIRES
CIVELLE
ANGUILLA ANGUILLA



CLASSIFICATION
PIGMENTED STAGES
"CIVELLE" (ELVER, GLASS-EEL)
ANGUILLA ANGUILLA



RÉSUMÉ. — Ce travail porte sur l'examen des différents stades pigmentaires chez la Civelle d'*Anguilla anguilla*. Les auteurs proposent un remaniement des différents stades pigmentaires proposés par Grassi, (1913) et par Strubberg, (1913). L'étude a été réalisée à partir de 8 000 individus prélevés lors de leur migration anadrome dans les principaux estuaires de la côte Atlantique française. Les résultats obtenus aboutissent d'une part, à la définition des limites des différents stades pigmentaires et à la création d'un nouveau stade VI_{A0} et d'autre part, à une description des principales anomalies pigmentaires et une classification des individus qui les présentent. Ces travaux permettent également de montrer que la mise en place du pigment superficiel ne s'effectue pas simplement à partir d'une plage caudale, mais aussi d'une plage rostrale. Le niveau d'extension du pigment à partir de cette dernière zone s'avère très utile dans la classification.

ABSTRACT. — This work presents the analysis of the different pigmented stages in 8 000 elvers (*Anguilla anguilla*) at the time of their recruitment into the stock of the french Atlantic estuaries. The authors review the classification of Grassi (1913) and Strubberg (1913). The limits of the pigmented stages, and a new stage VI_{A0} are defined; a description of the irregular pigmented elvers is presented. These studies show that the extension of pigmentation starts simultaneously from a caudal and a rostral spot. The extension of pigmentation from the rostral source is most important for the classification.

INTRODUCTION

La transformation de la larve leptocéphale en anguille a été étudiée par Schmidt (1906). Se basant surtout sur des critères biologiques et morphologiques, il décompose cet ensemble d'écophase en 6 stades. Les 2 derniers, stades V et VI, correspondent à la phase Ci-

velle durant laquelle se met en place la pigmentation de la future anguille.

Depuis, différents auteurs ont étudié et décrit la mise en place du pigment chez la civelle (Gilson, 1908; Grassi, 1913; Strubberg, 1913; Panu, 1929), et tous les chercheurs, s'intéressant à cette phase du cycle biologique de l'anguille européenne, utilisent maintenant la classification de Strubberg (1913), pour déterminer les stades pigmentaires.

Cette dernière qui, à notre sens, devrait être appelée « classification de Grassi et Strubberg », présente cependant un certain nombre de lacunes :

- l'évolution de la mise en place du pigment est souvent incomplètement et mal décrite;
- certaines plages pigmentaires (plus particulièrement dans la région crânienne de l'animal) en dépit de l'intérêt qu'elles peuvent présenter sont passées sous silence;
- les limites inférieure et supérieure des différents stades sont mal définies;
- un certain nombre d'individus ne peuvent être classifiés car ils présentent soit des intensités de pigmentation particulières, soit des aberrations pigmentaires ne correspondant pas au schéma classique.

Boetius (1976) propose une simplification de la nomenclature et regroupe certains sous-stades proposés par Strubberg (1913) sans résoudre les cas particuliers qui viennent d'être énumérés.

I. TERMINOLOGIE UTILISÉE

Les différentes zones de l'animal, observées pour la description des stades pigmentaires sont mentionnées sur la figure 1. La terminologie utilisée est celle adoptée par Elie (1979). Certains sous-stades décrits par Grassi (1913) et Strubberg (1913) et états pigmentaires décrits

par Elie (1979 et 1983) ont été supprimés. En effet, ils ne présentent d'intérêt que pour la compréhension et la description du phénomène.

II. REMARQUES SUR LA TERMINOLOGIE GÉNÉRALE

Pour les auteurs anglo-saxons, le terme de « Glass eel » ou « anguille de verre » recouvre les stades IV, V_A, V_B (Tesch, 1977). Nous pensons que celui-ci recouvre plutôt les stades IV, V_A, V_B, VI_{A0} et VI_{A1}. Quoi qu'il en soit, le terme de « Glass eel » ne peut être employé pour définir un stade précis, ni une écophase particulière.

Pour ces mêmes auteurs, les stades VI_A et VI_B et parfois les anguillettes sont dénommés « Elvers » ou alevins. Nous pensons que ce terme doit être appliqué à partir du stade VI_{A2}, moment où dans les conditions naturelles, la civelle commence à s'alimenter (Elie, 1979 et Cantrelle, 1982). A ce sujet, il faut remarquer qu'en laboratoire, l'alimentation peut être obtenue plus précocement (stade V_B : Elie et Daguzan, 1976).

A notre sens, seul le terme de Civelle recouvre correctement la phase de vie de cet animal allant du stade IV au stade anguille.

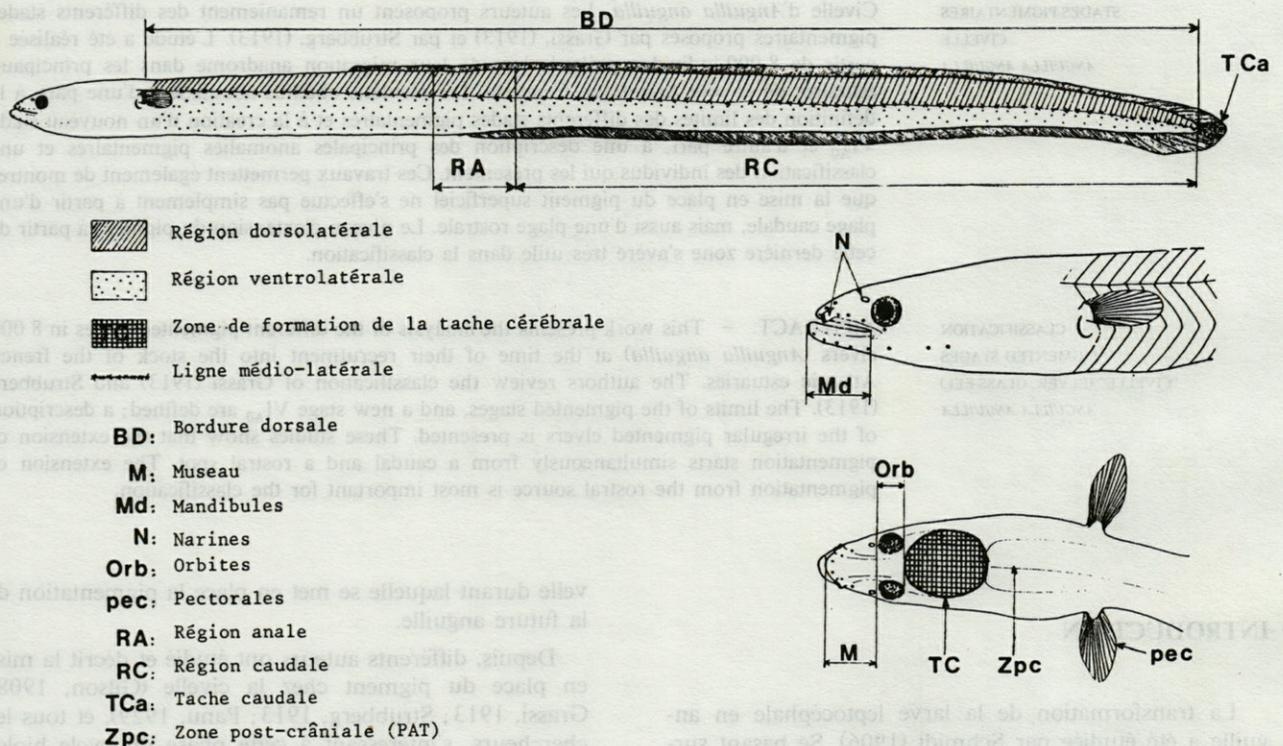


Fig. 1. — Principaux sites d'observation de l'état pigmentaire chez la civelle (d'après Elie, 1979).
 Different surface areas for observation of pigment development in the « Civelle ».

III. DESCRIPTION ET DÉFINITION DES LIMITES PIGMENTAIRES DES DIFFÉRENTS STADES

Les travaux récents de Elie (1979), qui a suivi l'évolution de la pigmentation pendant plusieurs saisons de « migration » des civelles permettent :

- de préciser la mise en place des pigments, profond et superficiel ;
- d'apporter des compléments d'informations sur les limites des stades définis précédemment ;
- de montrer que la pigmentation superficielle de l'animal ne s'effectue pas simplement à partir d'une plage caudale, mais également d'une plage rostrale, cette dernière étant très utile dans la classification ;
- de classer certains individus présentant des aberrations de pigmentation.

Limitée aux stades IV à VI la classification proposée se veut à la fois précise et rigoureuse sur les périodes et les zones d'apparition du pigment, mais également suffisamment simple pour permettre, sur le terrain, avec un minimum d'habitude, une interprétation rapide des stades rencontrés. Elle est basée sur l'observation de près de 8 000 individus prélevés dans différents estuaires (Loire, Vilaine, Gironde, Sèvre Niortaise, Rance, Scorff, Blavet, Brivet et Grande Brière), à différents moments de la saison de migration et de colonisation.

Sur la côte atlantique française, la grande majorité des Civelles arrive dans les estuaires aux stades de pigmentation V_A et V_B . Mais Elie (1979) a également rencontré pour la première fois en estuaire des formes larvaires correspondant au stade IV de la métamorphose. Nous en tiendrons compte ici en décrivant les individus allant du stade IV de la métamorphose au stade anguille inclus.

A. Stade IV

Ces individus se signalent par un renflement prononcé de la partie abdominale (des nageoires pectorales à l'anus). La hauteur du corps au niveau de l'anus dépasse toujours 3 mm.

La pigmentation caudale (tache caudale) est déjà représentée à ce stade par quelques points de dépôt mélanique.

B. Stade V

Il se décompose en deux stades :

1. Stade V_A

La tache caudale reste localisée à l'extrémité de la nageoire caudale sans jamais déborder sur le corps proprement dit, que ce soit dorsalement, latéralement ou

ventralement (Fig. 2). Aucune autre pigmentation superficielle n'existe tant au début qu'en fin de stade.

2. Stade V_B

- *Pigmentation en début de stade* (Fig. 3)

Tête : présence d'un point de pigmentation cérébrale, qu'il soit profond ou superficiel

Corps : extension légère du pigment sur la bordure dorsale de l'animal, à l'extrémité de la région caudale

- *Pigmentation en fin de stade* (Fig. 4)

Tête : la tache cérébrale s'est développée et a pris son aspect cordiforme, le pigment superficiel rostral ne dépasse pas la partie postérieure de la tache cordiforme.

Corps : à l'extrémité de la région caudale, la pigmentation s'accroît dans deux zones : la bordure dorsale et la région dorso-latérale.

On notera toutefois que la partie distale de la région caudale peut présenter à ce stade de grands mélanophores superficiels médio-latéraux, phénomène déjà relevé par Panu (1929) et à un stade plus précoce que celui décrit par Strubberg (1913).

C. Stade VI

1. Stade VI_{A0}

Ce stade a été créé par Elie (1979) car le passage entre le stade V_B et le stade VI_{A1} décrit par les auteurs précédents s'avère trop brutal et ne correspond pas à la dynamique du phénomène pigmentaire. En effet, la mélanisation superficielle se développe non seulement à partir d'une zone caudale, mais également de la région rostrale (museau).

- *Pigmentation en début de stade* (Fig. 5)

Tête : le pigment superficiel rostral dépasse la tache cordiforme et se caractérise par un dépôt mélanique plus ou moins intense (de 1 à 3 mélanophores derrière la tache cordiforme).

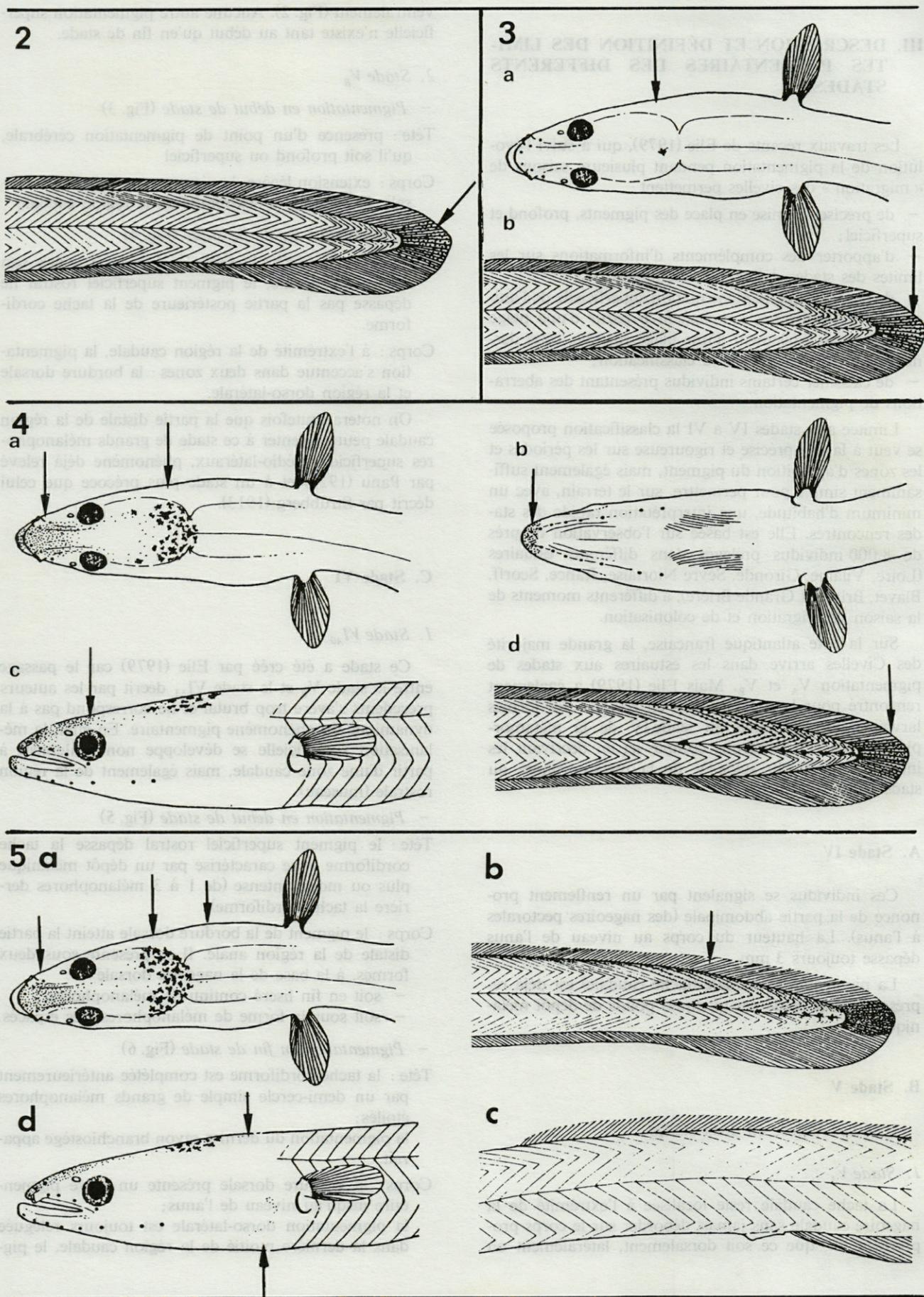
Corps : le pigment de la bordure dorsale atteint la partie distale de la région anale. Il se présente sous deux formes, à la base de la nageoire dorsale :

- soit en fin liseré continu de mélanophores,
- soit sous la forme de mélanophores très espacés.

- *Pigmentation en fin de stade* (Fig. 6)

Tête : la tache cordiforme est complétée antérieurement par un demi-cercle simple de grands mélanophores étoilés ;
la pigmentation du dernier rayon branchiostège apparaît.

Corps : la bordure dorsale présente un liseré pigmentaire jusqu'au niveau de l'anus ;
la pigmentation dorso-latérale est toujours reléguée dans la dernière moitié de la région caudale, le pig-



ment est déposé très nettement le long des myoseptes;

la pigmentation médio-latérale est développée chez presque tous les individus dans la région caudale.

Nous noterons qu'à ce stade, la jonction entre le pigment superficiel rostral et caudal n'est pas encore établie.

2. Stade VI_{A1}

– Pigmentation en début de stade (Fig. 7A)

Tête : la pigmentation superficielle rostrale dépasse la tache cérébrale pour se joindre au pigment de la bordure dorsale postérieure. Cette jonction dorsale se présente sous la forme d'un liseré lâche de mélanophores; la tache cérébrale est complète dans son aspect cordiforme, mais il manque le demi-cercle antérieur de grands mélanophores étoilés.

Corps : la pigmentation dorso-latérale est développée jusqu'à la région post-anale.

– Pigmentation en fin de stade (Fig. 7B)

Tête : la pigmentation superficielle sur la bordure dorsale de l'animal se présente sous la forme d'un liseré continu de mélanophores;

la tache cérébrale est complète, elle est composée de la tache cordiforme complétée antérieurement par un demi-cercle de grands mélanophores étoilés, disposés sur deux rangs;

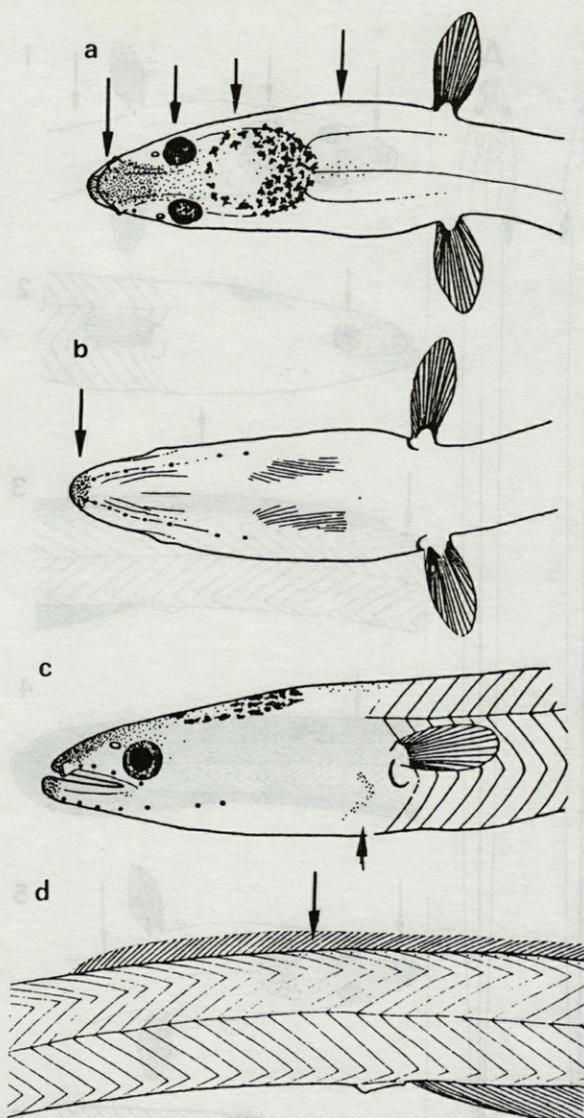


Fig. 6. – Etat de la pigmentation chez une civelle en fin de stade VI_{A0} . a : vue dorsale de la tête; b : vue ventrale de la tête; c : vue latérale de la tête; d : vue latérale de la région anale (d'après Elie, 1979).

Development of pigmentation in a "Civelle" at late stage VI_{A0} . a : caudal aspect of the head; b : ventral aspect of the head; c : lateral aspect of the head; d : lateral aspect of the anal region.

Fig. 2. – Tache caudale au stade V_A (d'après Elie, 1979).

Caudal spot at stage V_A

Fig. 3. – Etat pigmentaire chez la civelle au début du stade V_B . a : vue dorsale de la tête; b : vue latérale de la région caudale (d'après Elie, 1979).

Pigmentation in a "Civelle" at early stage V_B ; a : dorsal view of the head; b : lateral aspect of the caudal region.

Fig. 4. – Etat de la pigmentation chez la civelle en fin de stade V_B . a : vue dorsale de la tête; b : vue ventrale de la tête; c : vue latérale de la tête; d : vue latérale de la région caudale (d'après Elie, 1979).

Development of pigmentation in the "Civelle" at late stage V_B . a : dorsal aspect of the head; b : ventral aspect of the head; c : lateral aspect of the head; d : lateral aspect of the caudal region.

Fig. 5. – Etat de la pigmentation chez une civelle en début de stade VI_{A0} . a : vue dorsale de la tête; b : vue latérale de la région caudale; c : vue latérale de la région anale; d : vue latérale de la tête (d'après Elie, 1979).

Development of pigmentation in the "Civelle" at early stage VI_{A0} . a : dorsal aspect of the head; b : lateral aspect of the caudal region; c : lateral aspect of the anal region; d : lateral aspect of the head.

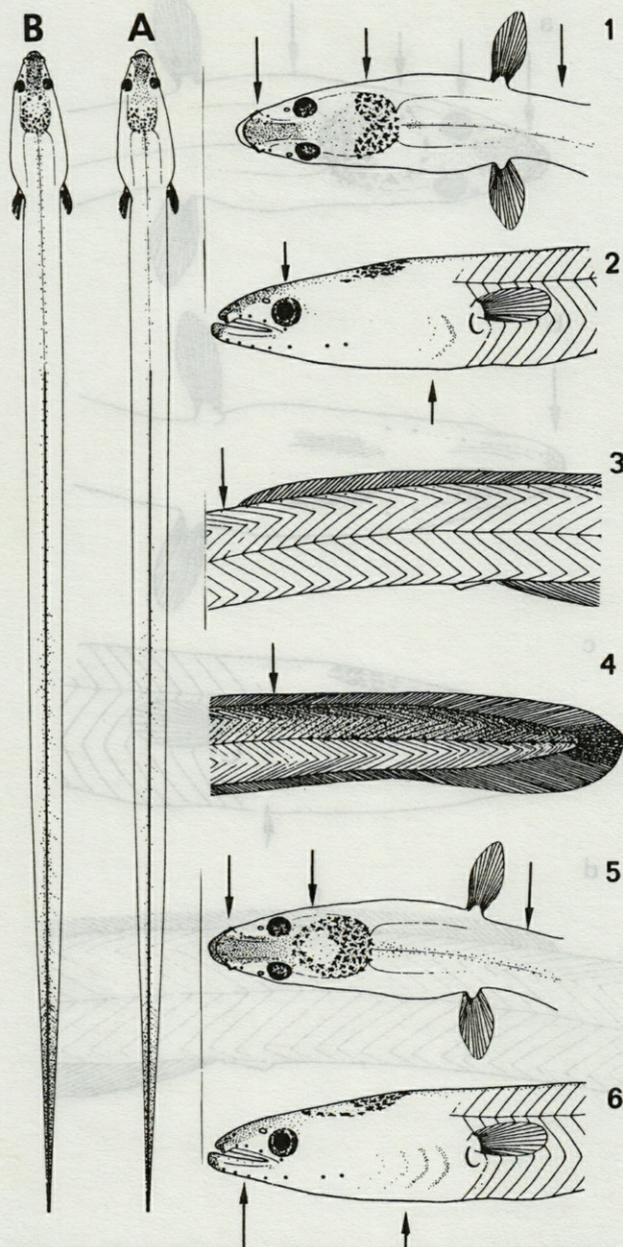


Fig. 7. - A) Etat pigmentaire chez une civelle en début de stade VI_{A1} : vue générale de l'animal. 1 : vue dorsale de la tête; 2 : vue latérale de la tête; 3 : vue latérale de la région anale; 4 : vue latérale de la région caudale. B) Etat de la mélanisation chez une civelle à la fin du stade VI_{A1} : vue générale de l'animal; 5 : vue dorsale de la tête; 6 : vue latérale de la tête (d'après Elie, 1979).

A) Development of pigmentation in a "Civelle" at early stage VI_{A1} : general aspect of the animal. 1 : dorsal aspect of the head; 2 : lateral aspect of the head; 3 : lateral aspect of the anal region; 4 : lateral aspect of the caudal region. B) Development of the pigmentation in a "Civelle" at late stage VI_{A1} : general aspect of the animal. 5 : dorsal aspect of the head; 6 : lateral aspect of the head.

les deux rayons branchiostèges postérieurs sont très bien mélanisés, les autres le sont moins.

Corps : la pigmentation dorso-latérale est développée jusqu'à l'anus et le dépasse faiblement dans de rares cas;

il existe quelques points de mélanisation ventro-latérale à l'extrémité de la région caudale;

la pigmentation médio-latérale est bien développée et atteint parfois la moitié de la région caudale.

On notera que ce stade est caractérisé par la continuité du pigment superficiel sur toute la bordure dorsale de l'animal. La jonction entre le pigment rostral et caudal vient de s'établir.

3. Stade VI_{A2}

A partir de ce moment, toutes les zones en voie de pigmentation accentuent leur mélanisation. La détermination des états pigmentaires en début et en fin de stade est beaucoup plus subtile. Ces derniers sont surtout marqués par des différences dans les intensités pigmentaires de chaque région.

- Pigmentation en début de stade

Tête : la tache cérébrale est complète, et présente dans tous les cas;

tous les rayons branchiostèges sont mélanisés;

le liseré pigmentaire dorsal s'épaissit latéralement.

Corps : la pigmentation dorso-latérale est développée dans la zone comprise entre le début de la nageoire dorsale et l'anus;

à ce moment, il existe une pigmentation profonde très nette, disposée en liserés multiples le long du cœur, du foie, de l'estomac et de l'intestin, jusqu'à l'anus;

la pigmentation ventro-latérale est développée dans le dernier tiers de la région caudale;

la mélanisation de la ligne médio-latérale atteint l'anus.

- Pigmentation en fin de stade (Fig. 8)

Tête : la mélanisation s'intensifie dans les zones céphaliques mentionnées en début de stade.

Corps : la mélanisation de la région dorso-latérale atteint le début de la nageoire dorsale;

la pigmentation de la région ventro-latérale atteint la moitié de la région caudale;

la pigmentation de la ligne médio-latérale dépasse l'anus dans la plupart des cas;

la mélanisation profonde existant le long des viscères est très nette.

Le stade VI_{A2} devrait être considéré comme la limite de la métamorphose puisque l'animal recommence à s'alimenter durant celui-ci.

4. Stade VI_{A3} (Fig. 9)

La mélanisation des zones dorso-latérales, médio-latérales et ventro-latérales s'accroît et se développe vers

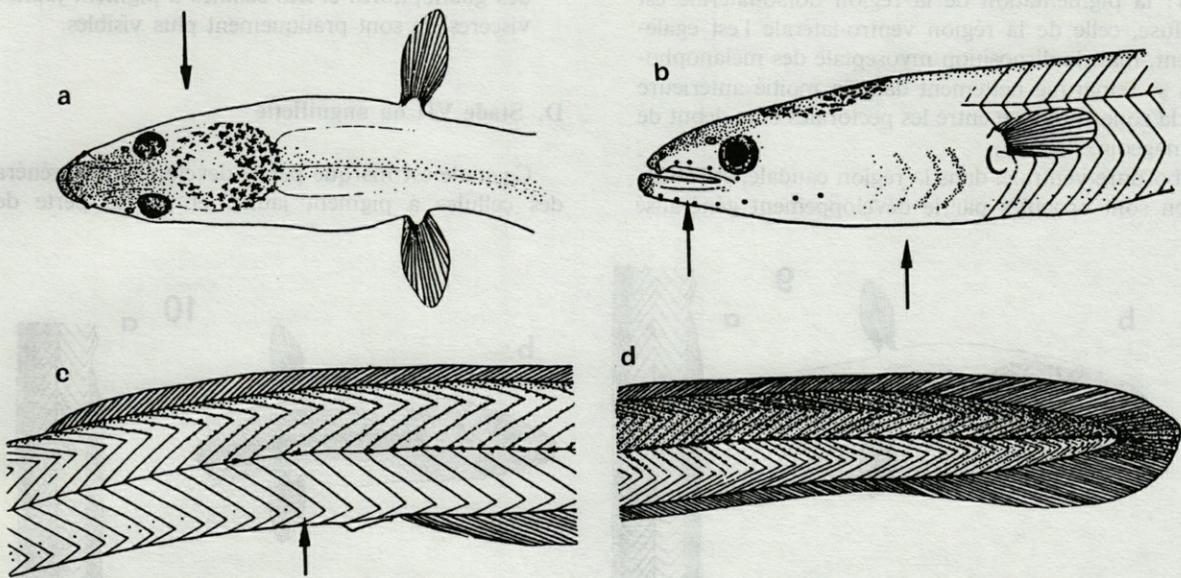


Fig. 8. — Etat de la pigmentation chez une civelle à la fin du stade VI_{A2} . a : vue dorsale de la tête; b : vue latérale de la tête; c : vue latérale de la région anale; d : vue latérale de la région caudale (d'après Elie, 1979).

Development of the pigmentation in a "Civelle" at late stage VI_{A2} . a : dorsal aspect of the head; b : lateral aspect of the head; c : lateral aspect of the anal region; d : lateral aspect of the caudal region.

l'avant de l'animal. Les états pigmentaires marquant le début et la fin de ce stade ne sont pas facilement décelables.

Tête : la tache cérébrale devient moins visible qu'au stade précédent du fait de l'intensité importante du pigment superficiel rostral.

Corps : la pigmentation dorso-latérale est développée dans la zone comprise entre les pectorales et le début de la nageoire dorsale;
la mélanisation ventro-latérale atteint l'anus ou la zone immédiatement postérieure à celui-ci;
la pigmentation médio-latérale est présente dans la zone comprise entre le début de la nageoire dorsale et les nageoires pectorales;
les liserés de mélanophores longeant les viscères sont très visibles.

5. Stade VI_{A4} (Fig. 10)

Malgré la densité du pigment superficiel, la mélanisation en disposition myoseptale est encore très visible sur tout le corps. Là encore, les états de pigmentation en début et en fin de stade sont difficiles à définir de façon simple. Cependant, il existe des différences dans l'intensité et l'extension du pigment superficiel dans la zone ventro-latérale comprise entre les nageoires pectorales et l'anus.

Tête : la tache cérébrale est encore visible, mais masquée en grande partie par le pigment superficiel rostral. Ce dernier obstrue de façon presque totale le cercle pigmenté au sein de la tache cérébrale;

des points de mélanisation sont présents à la base des tubes nasaux;

le bord supérieur des mandibules est pigmenté jusqu'à la commissure buccale;

le côté interne des pédoncules pectoraux est mélanisé dans presque tous les cas.

Corps : le pigment dorso-latéral souligne tous les myoseptes, il est également intermyoseptal dans la zone comprise entre les nageoires pectorales et le début de la nageoire dorsale;

la pigmentation ventro-latérale dépasse l'anus. Elle peut en outre marquer sa présence par quelques mélanophores au niveau du début de la nageoire dorsale. Cette pigmentation ventro-latérale dans la partie antérieure à l'anus, se présente sous la forme d'un dépôt incomplet de mélanine le long des myoseptes. Il n'existe ni dédoublement des séries myoseptales, ni dépôt intermyoseptal dans cette zone.

6. Stade VI_B

A ce stade, l'animal ressemble nettement à l'adulte, certaines zones du corps sont toutefois encore transparentes, mais les organes internes (cœur, foie, estomac, intestin) deviennent peu discernables.

Tête : la tache cérébrale est peu visible, masquée par la pigmentation superficielle;

la pigmentation de la bordure supérieure des maxilles et des mandibules est en place;

la base interne des nageoires pectorales présente une pigmentation nette mais lâche.

Corps : la pigmentation de la région dorso-latérale est diffuse, celle de la région ventro-latérale l'est également, mais la disposition myoseptale des mélanophores se remarque nettement dans la moitié antérieure de la zone comprise entre les pectorales et le début de la nageoire dorsale;

la bordure ventrale, dans la région caudale, et l'abdomen sont opacifiés par le développement généralisé

des guanophores et des cellules à pigment jaune; les viscères ne sont pratiquement plus visibles.

D. Stade VII ou anguilette

Ce stade est marqué par le développement généralisé des cellules à pigment jaune, et par la perte de la

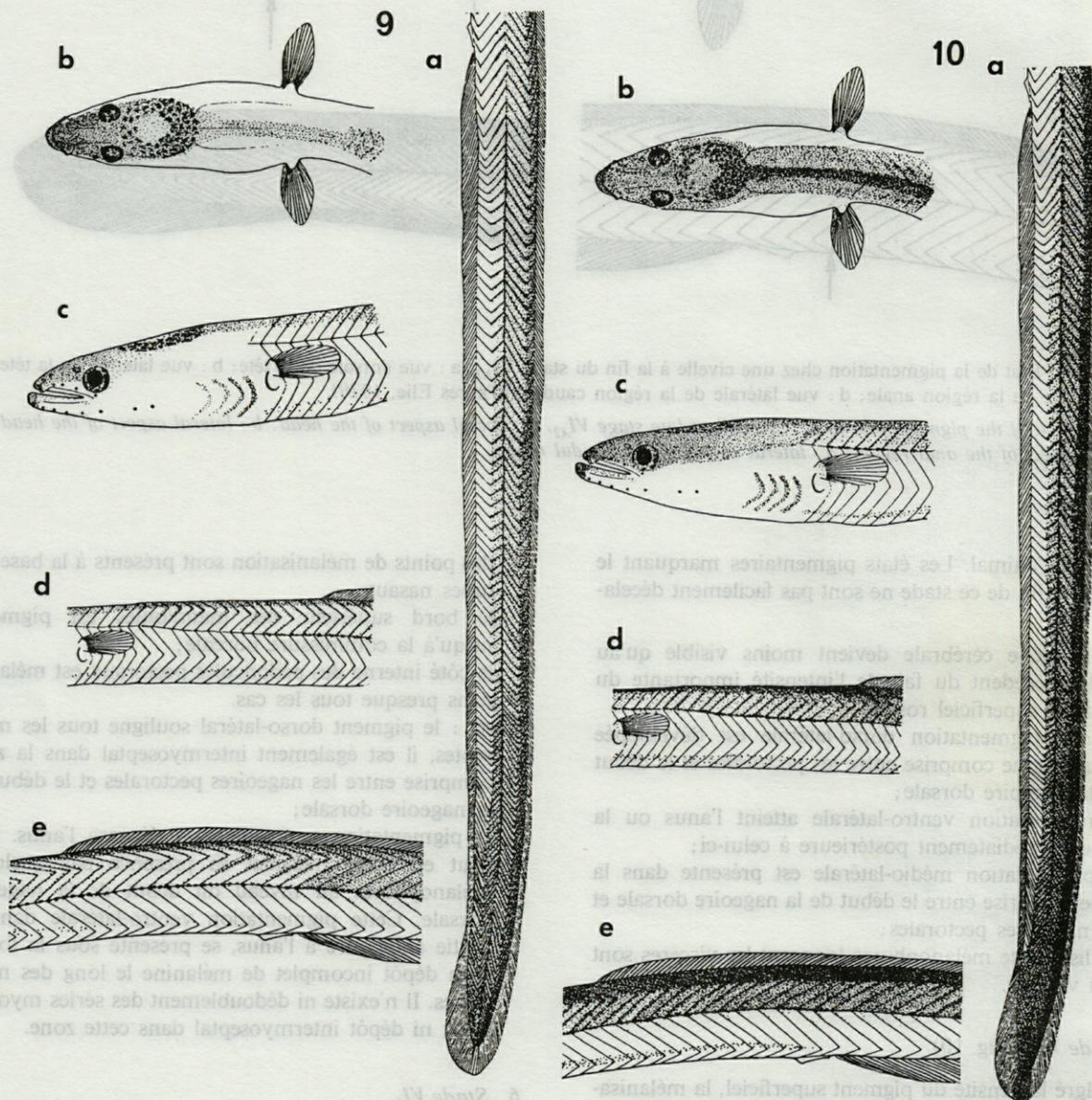


Fig. 9. — Développement de la mélanisation chez une civelle au stade VI_{A3} . a : vue générale de la région caudale en position latérale; b : vue dorsale de la tête; c : vue latérale de la tête; d : vue latérale de la zone post-pectorale; e : vue latérale de la région anale (d'après Elie, 1979).

Development of pigmentation in a "Civelle" at stage VI_{A3} . a : lateral aspect of the caudal region; b : dorsal aspect of the head; c : lateral aspect of the head; d : lateral aspect of the post-pectoral region; e : aspect of the anal region.

Fig. 10. — Développement de la mélanisation chez une civelle au stade VI_{A4} . a : vue générale de la région caudale en position latérale; b : vue dorsale de la tête; c : vue latérale de la tête; d : vue latérale de la zone post-pectorale; e : vue latérale de la région anale (d'après Elie, 1979).

Development of pigmentation in a "Civelle" at stage VI_{A4} . a : lateral aspect of the caudal region; b : dorsal aspect of the head; c : lateral aspect of the head; d : lateral aspect of the post-pectoral region; e : lateral aspect of the anal region.

transparence qui ne subsiste dans quelques cas que dans la région caudale.

La cavité abdominale est argentée, le tractus digestif n'est plus visible.

La fin de ce stade est marquée par le début du développement des gonades ce qui offre une possibilité de détermination du sexe par examen histologique à une taille qui varie sur la côte atlantique française entre 20 et 30 cm.

IV. DESCRIPTION DE QUELQUES ANOMALIES PIGMENTAIRES

Certaines altérations ou aberrations peuvent être notées dans l'évolution de la pigmentation chez la civelle, en particulier lors du stade V_B et avec une moindre importance, au cours du stade VI_{A0} .

Cependant, avant d'exposer les anomalies pigmentaires pouvant exister aux deux stades précédemment cités, une remarque d'ordre plus général doit être faite. En effet, nous avons pu noter chez certains individus appartenant à divers stades, des asymétries dans le développement du pigment sur les flancs droit et gauche. Dans ce cas, le flanc présentant le développement pigmentaire le plus important sert à la détermination du stade.

A. Individus assimilés au stade V_B

On note chez certaines civelles à ce stade, l'absence de pigmentation ou bien la présence de quelques mélanophores à l'extrémité de la nageoire caudale, mais n'atteignant pas cependant les proportions de la tache caudale. Ces individus possèdent malgré tout soit l'un soit l'ensemble des 3 types de pigmentation qui suivent :

- une pigmentation profonde dans la zone de formation de la tache cérébrale (quelques chromatophores, moins de 5 dans tous les cas);
- une pigmentation visible de l'extrémité du museau;
- une pigmentation peu marquée de l'extrémité antérieure des mandibules.

Ces individus sont classés dans ce stade car, dans la grande majorité des cas, les pigmentations cérébrale (superficielle ou profonde) et rostrale superficielle sont de formation postérieure à celle de la tache caudale (Elie, 1979).

B. Individus assimilés au stade VI_{A0}

Dans ce stade, nous avons classé les individus ne montrant pas la pigmentation cérébrale dans son aspect cordiforme, mais présentant par contre un dépôt mélanique superficiel (1 à 6 mélanophores) derrière la tache cérébrale.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BOETIUS, J., 1976. Elvers (*A. anguilla* and *A. rostrata*) from two Danish localities. Size, body weight, developmental stage and number of vertebrae related to time of ascent. *Meddr Danmark Fisk. - og Havunders.*, NS, 7 : 199-220.
- CANTRELLE, I., 1982. Etude de la migration et de la pêche des civelles (*Anguilla anguilla* L., 1758) dans l'estuaire de la Gironde. Thèse Doct. 3^e cycle, Univ. Paris VI, 238 p.
- ELIE, P., 1975. Elevages expérimentaux de la civelle d'*Anguilla anguilla* L., 1758 en eau saumâtre; résultats préliminaires. Dipl. Et. approf., Univ. Rennes, Fac. sci. biol., 80 p.
- ELIE, P., 1979. Contribution à l'étude des montées de civelles d'*Anguilla anguilla* Linné (poisson, téléostéen, anguilliforme) dans l'estuaire de la Loire : Pêche, Ecologie, Eco-physiologie et Elevage. Thèse Doct. 3^e cycle, Univ. Rennes, 381 p.
- ELIE, P., 1983. Evolution de la tache cérébrale chez la civelle d'*Anguilla anguilla* L. (poisson, téléostéen, anguilliforme) lors de sa montée en estuaire. (sous presse).
- ELIE, P. et J. DAGUZAN, 1976. Alimentation et croissance des civelles d'*Anguilla anguilla* L. (poisson, téléostéen, anguilliforme) élevées expérimentalement à diverses températures au laboratoire. *Ann. Nut. Alim.*, 30 : 95-114.
- GILSON, G., 1908. L'anguille, sa reproduction, ses migrations et son intérêt économique en Belgique. *Annls soc. r. zool. malacol. Belgique*, 43 : 7-58.
- GRASSI, B., 1913. Quel che si sa e quel che non si sa intorno alla storia naturale dell' *Anguilla*. *Memorie R. Com. talasogr. ital.*, 37 : 1-55.
- PANU, 1929. Les pigments du tégument de l'anguille. Etude morphologique et biologique. Thèse Doct. sci. nat., Univ. Paris, Fac. Sci., 146 p.
- SCHMIDT, J. 1906. Contributions to the life-history of the eel (*Anguilla vulgaris* Flem.). *Rapp. P.-V. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer*, 5 (4) : 137-274.
- STRUBBERG, A. 1913. The metamorphosis of elvers as influenced by outward conditions. Some experiments. *Meddr Komn. Havunders., Ser. Fisk.*, 4 (3) : 1-11.
- TESCH F.W., 1977. The eel. Biology and management of *Anguilla* eels. 1 vol., Chapman and Hall, London, 434 p.

ÉCOLOGIE DES UROPODIDES ÉDAPHIQUES (ARACHNIDES : PARASITIFORMES) DE TROIS ÉCOSYSTÈMES FORESTIERS

4. Abondance, biomasse, distribution verticale, sténo- et eurytopie

Françoise ATHIAS-BINCHE

Laboratoire Arago, F-66650 Banyuls-sur-Mer

UROPODIDES ÉDAPHIQUES
ABONDANCE, BIOMASSE
FACTEURS BIOTIQUES
COMPÉTITION
VALENCE ÉCOLOGIQUE

RÉSUMÉ. — L'abondance et la biomasse des peuplements d'Uropodides édaphiques sont strictement inféodées à l'activité biologique des sols. En outre, la distribution verticale est d'autant plus superficielle que le sol est riche et surtout, la litière abondante et pourvue d'une couche de fermentation.

La distribution et la répartition verticale sont influencées par les qualités du substrat et le comportement spécifique peut se modifier en fonction des caractères du milieu. Une méthode simple de quantification de la sténo- et de l'eurytopie permet d'évaluer la plasticité écologique des populations.

SOIL UROPODID
MITES
ABUNDANCE, BIOMASS
BIOTIC FACTORS
COMPETITION
ECOLOGICAL HABILITY

ABSTRACT. — Abundances and biomasses of soil uropodid mite communities are strongly correlated with soil biological activity. In addition, vertical distribution is as much upper as soil is richer, and mainly litter abundant with a fermentation layer.

Distribution function and vertical distribution depend mainly on substrate qualities, and species behaviour may vary in function of soil ecological factors. A simple method quantifying steno- and euryecy allows assessments of ecological plasticity of the species.

1. INTRODUCTION

Les caractères mésologiques de la hêtraie relicte de la Massane (Pyrénées-Orientales) ont été présentés dans la seconde partie de ce travail (Athias-Binche, 1981 (83)) consacré à l'écologie des Acariens Uropodides. La troisième partie de ces recherches traite de l'ensemble des Microarthropodes du sol et analyse l'influence de l'activité biologique du substrat sur l'abondance et la structure fonctionnelle du peuplement (Athias-Binche, sous presse a). On montre également que les Uropodides constituent le groupe le plus sensible aux facteurs biotiques et se révèlent donc comme un indicateur écologique fidèle de l'activité biologique des sols.

Le présent travail analyse la composition quantitative et faunistique des peuplements de la Massane, de la hêtraie de la Tillaie en forêt de Fontainebleau (Athias-Binche, 1977, 1978) et de la chênaie à charmes de Meerdael en Moyenne-Belgique (Athias et Mignolet, 1979; Athias-Binche, 1981b).

Rappelons que les parcelles de la Massane suivent les versants d'une vallée. La catena (ou chaîne de sols) RG comporte 22 niveaux de prélèvements sur sols bruns acides, qui sont plus ou moins évolués selon le degré de la pente. La parcelle RD s'étage sur 6 niveaux; c'est un ranker de pente caractérisé par une très faible activité biologique.

2. COMPOSITION SPÉCIFIQUE DES PEUPELEMENTS ET ABONDANCES

Dans la catena RG de la Massane, le peuplement compte 10 espèces (Tabl. I). La faune est typique de la station étudiée (Athias-Binche, 1981 (82)) et l'échantillonnage largement suffisant (Athias-Binche, 1981 (83)). Trois espèces accidentelles (au sens où elles sont caractéristiques d'autres biocénoses) ont été récoltées, mais éliminées des calculs : une femelle de *Discourella modesta*, forme plutôt caractéristique de terreaux, une deutonymphe d'*Allodinychus flagelliger* en phase de migration (Athias-Binche, 1978 (79)) et une femelle du genre *Urojanetia*, groupe myrmécophile.

Le peuplement de la station RD de la Massane ne comporte que 7 espèces (Tabl. I et II). *T. aegrota* et *O. alveolus* disparaissent; *P. quadrangularis* n'a été récolté que dans les prélèvements qualitatifs uniquement.

Sur les 10 espèces de la Massane, 6 sont nouvelles (Athias-Binche, 1981 (82)). Les faunes de la Tillaie et de Meerdael sont moins originales et typiquement paléarctiques; elles ne comportent que sept espèces dont trois sont communes (tabl. I). Deux espèces, *O. minimus* et *T. aegrota*, largement distribuées en Europe Moyenne, sont communes aux 3 écosystèmes étudiés. Bien que la Massane présente la plus grande richesse spécifique, la diversité spécifique y est la moins élevée du fait de la relative pauvreté de ses sols (Athias-Binche, 1981b).

Tabl. I. - Poids corporel des adultes (P, μg , poids frais), abondance (N/m^2), abondance relative (N %), biomasse (mg/m^2 , poids frais) et biomasse relative (B %) de chaque espèce dans les trois écosystèmes étudiés.

Adult individual fresh weight (P, μg), number (N/m^2), relative abundance (N %), Biomass (mg/m^2), fresh weight), relative biomass (B %) of uropodid specis in the three studied ecosystems.

	P	Meerdael				La Tillaie				La Massane							
		N/m^2	N %	B/m^2	B %	N/m^2	N %	B/m^2	B %	RG				RD			
		N/m^2	N %	B/m^2	B %	N/m^2	N %	B/m^2	B %	N/m^2	N %	B/m^2	B %	N/m^2	N %	B/m^2	B %
* <i>Polyaspinus cf cylindricus</i>	24	1460	15,7	17,3	11,8												
* <i>Polyaspinus cylindricus</i>	24					302	9,4	7,1	8,5								
* <i>Polyaspinus quadrangularis</i>	20									33	5,5	0,6	4,6				
* <i>Trachytes aegrota</i>	24	1051	11,3	15,3	10,4	1186	36,2	18,7	22,3	3	0,5	0,04	0,5				
* <i>Trachytes cf baloghi</i>	19									1	0,1	0,01	0,1	1,4	2,7	+	1,3
* <i>Trachytes lamda</i>	19									25	4,2	0,4	4,6	0,3	0,6	+	1,4
* <i>Trachytes pauperior</i>	18	56	0,6	0,6	0,4												
* <i>Trachytes pi</i>	18					230	7,0	3,7	4,4								
** <i>Dinychus sp.</i>	85					207	0,9	3,9	1,2								
** <i>Dinychus cf perforatus</i>	85	37	0,4	1,0	0,6												
** <i>Cilliba cassidea</i>	102	874	9,4	44,1	30,1	375	11,4	21,3	25,4								
** <i>Cilliba massanae</i>	29									20	3,3	0,4	4,7	1,3	2,5	0,02	3,0
** <i>Olodiscus minimus</i>	12	4045	43,6	29,5	20,1	48	1,4	0,4	0,5	227	38,1	1,9	21,3	46	89,1	0,4	85,1
** <i>Neodiscopoma cordieri</i>	38					930	28,4	31,0	37,2								
** <i>Neodiscopoma catalonina</i>	24									190	31,9	3,4	36,7	1	1,9	+	3,5
** <i>Urodiaspis tecta</i>	38	1739	18,7	38,4	26,2												
** <i>Oodinychus alveolus</i>	112									0,6	0,1	0,03	0,3				
** <i>Armaturpoda coriacea</i>	13									67	11,2	0,7	7,9	1,3	2,5	0,02	3,9
** <i>Urodinychus carinatus</i>	77									28	4,7	1,5	16,7	0,3	0,6	+	1,5
Total		9262		146,2		3278		86,1		595		8,3		52		0,4	

* Polyaspidioidea

** Uropodoidea

Les abondances et les biomasses sont les plus importantes à Meerdael où la litière se décompose facilement; la litière de hêtre, dite « acidifiante », de la Tillaie est moins favorable et les abondances sont moindres. Les valeurs sont encore plus faibles dans la catena RG, et la faune est extrêmement pauvre dans le ranker dégradé de la parcelle RD. La structure de ces peuplements et sa signification écologique ont été analysées en détail dans un article précédent (Athias-Binche, 1981b).

3. DISTRIBUTION DES ABONDANCES À LA MASSANE

Dans la parcelle RG, *O. minimus* est l'espèce la plus abondante, elle est suivie par *N. catalonica*, puis les effectifs décroissent brutalement (Tabl. I). *O. minimus* se distribue assez régulièrement le long du transect, comme l'indique son coefficient de variation relativement faible (Tabl. II). *N. catalonica* a une répartition plus hétérogène le long des 22 niveaux de prélèvements, son coefficient de variation est légèrement plus élevé que celui d'*A. coriacea*, dont l'abondance est pourtant bien plus faible (le coefficient de variation est une mesure relative des écarts à la moyenne : plus il est faible, plus la répartition des animaux est régulière, et, au contraire, plus il augmente et plus la distribution est hétérogène. Une espèce tolérante aura une distribution plus régulière qu'une espèce plus spécialisée qui tend à se concentrer dans les microbiotopes qui lui sont plus favorables).

La répartition des deux espèces dominantes le long du transect est complémentaire : *O. minimus* est surtout abondant aux niveaux 1 à 5, 7 à 10 et 22, alors que *N. catalonica* est surtout représentée aux niveaux 6 et 11 à 16 (Fig. 1). C'est-à-dire que, selon les endroits, l'une ou l'autre espèce domine, mais elles n'ont jamais ensemble un effectif voisin. Ces distributions alternées traduisent une compétition dont les modalités sont analysées plus en détail dans la suite de ce travail (Athias-Binche, sous presse b). Cette alternance est très nette entre les niveaux 10 et 14, qui sont les plus riches en litière (Athias-Binche, 1981 (83)). *A. coriacea* est bien représenté dans presque toute la catena (Fig. 2) alors que *U. carinatus* est surtout récolté dans la partie la moins déclive du transect. *P. quadrangularis* se rencontre entre les niveaux 12 et 14, et c'est la seule espèce accompagnant *O. minimus* au niveau 22, l'un des plus pauvres en litière de la parcelle. *T. lambda*, qui s'observe entre les niveaux 3 à 19, est surtout abondante au niveau 14, le plus riche en litière; *C. massanae* a une répartition comparable. Les autres espèces sont très dispersées (Fig. 1 et 2, Tabl. II).

Dans le ranker de la parcelle RD, *O. minimus* est hyperdominant, les autres espèces étant sporadiques

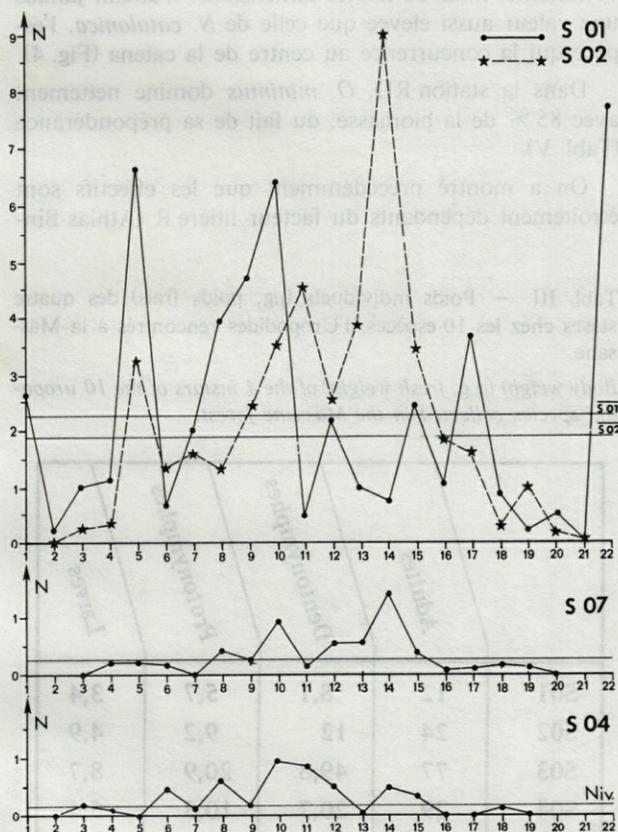


Fig. 1. — Station RG. Abondance moyenne ($N \cdot 10^{-2}/m^2$, moyenne de 2 ans de relevés) à chaque niveau de prélèvements d'*O. minimus* (S01) de *N. catalonica* (S02), de *T. lambda* (S07) et de *C. massanae* (S04).

RG plot. Average number ($N \cdot 10^{-2}/m^2$, mean of 2 years of sampling) along the slope of *O. minimus* (S01), *N. catalonica* (S02), *T. lambda* (S07) and *S. massanae* (S04).

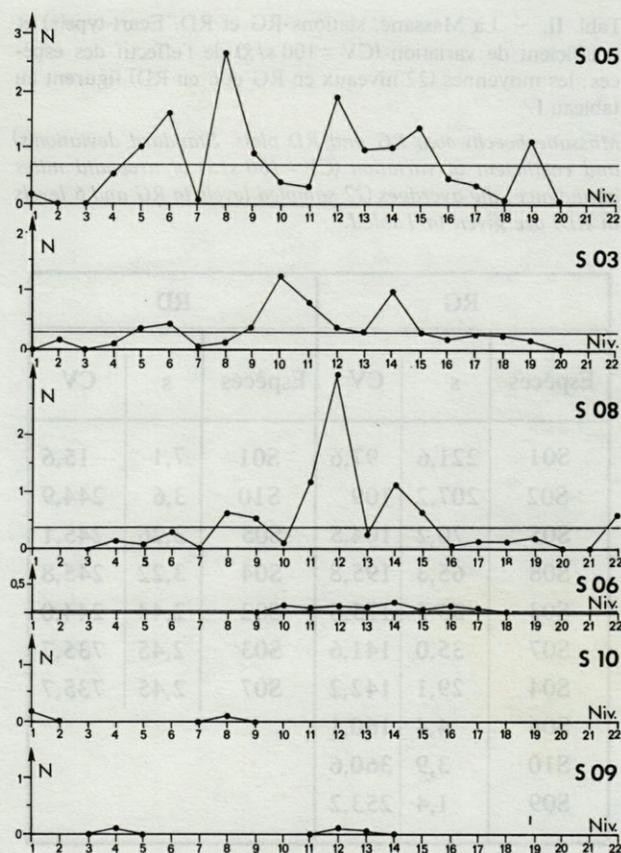


Fig. 2. — Station RG. Abondance moyenne de *A. coriacea* (S05), *U. carinatus* (S03), *P. quadrangularis*, *T. aegrota* (S06), *T. cf baloghi* (S10) et *O. alveolus* (S09).

RG plot. Average number of *A. coriacea* (S05), *U. carinatus* (S03), *P. quadrangularis* (S08), *T. aegrota* (S06), *T. cf baloghi* (S10), and *O. alveolus* (S09).

(Tabl. I et II). Les coefficients de variation sont supérieurs à 200, comme dans les niveaux les plus dégradés de la catena RG. En effet, les conditions étant très drastiques dans cette parcelle, les animaux ne se récoltent qu'aux rares endroits les moins défavorables et de ce fait, leur distribution est très hétérogène. *O. minimus*, dont l'abondance est bien plus faible que dans l'autre parcelle, se distribue plus régulièrement.

4. BIOMASSES

4.1. Techniques

Les animaux sont extraits vivants et recueillis dans des piluliers à fond de plâtre humidifié, puis ils sont anesthésiés aux vapeurs d'acétate d'éthyle et enfin triés dans une boîte de Pétri à fond de plâtre. Ils sont ensuite pesés sur une électrobalance sensible au $1/10 \mu g$. La précision est correcte pour 5 individus pesés ensemble chez les adultes et les deutonymphes. Il faut disposer de

Tabl. II. - La Massane, stations RG et RD. Ecart-type(s) et coefficient de variation ($CV = 100 s/\bar{x}$) de l'effectif des espèces; les moyennes (22 niveaux en RG et 6 en RD) figurent au tableau I.

Massane beechwood, RG and RD plots. Standard deviation(s) and coefficient of variation ($CV = 100 s/\bar{x}$) of uropodid mites abundance; the averages (22 sampled levels in RG and 6 levels in RD) are given in Table I.

RG			RD		
Espèces	s	CV	Espèces	s	CV
S01	221,6	97,6	S01	7,1	15,6
S02	207,2	109	S10	3,6	244,9
S05	70,2	104,5	S05	3,26	245,1
S08	65,3	195,8	S04	3,22	245,8
S03	35,5	125,6	S02	2,44	244,0
S07	35,0	141,6	S03	2,45	735,7
S04	29,1	142,2	S07	2,45	735,7
S06	4,4	160,1			
S10	3,9	360,6			
S09	1,4	253,2			

S01 : *Olodiscus minimus*

S02 : *Neodiscopoma catalonica*

S03 : *Urodinychus carinatus*

S04 : *Cilliba massanae*

S05 : *Armaturopoda coriacea*

S06 : *Trachytes aegrota*

S07 : *Trachytes lamda*

S08 : *Polyaspinus quadrangularis*

S09 : *Oodinychus alveolus*

S10 : *Trachytes cf baloghi*

10 individus pour les larves et les protonymphes. Lorsque le nombre des juvéniles est insuffisant, les poids individuels sont estimés par la méthode de Berthet (1971) qui a été déjà utilisée dans le cas de la Tillaie (Athias-Binche, 1978). Le poids individuel de chacune des 4 stases a été mesuré; les sexes ne sont par contre pas distingués chez les adultes.

4.2. Résultats

La biomasse totale des Uropodides est en moyenne de 9,15 mg/m² dans la station RG (Tabl. I); les valeurs sont les plus élevées aux niveaux 5 (18,9 mg) 10 (24,1 mg) et 14 (24,7 mg). Les biomasses sont en revanche pratiquement négligables dans le ranker de la parcelle RD (Tabl. I, Fig. 3).

A la Tillaie, la biomasse atteint 80 mg/m², une valeur 3 fois plus importante qu'au niveau 14 du transect RG (Tabl. I). A Meerdael, où le peuplement est bien plus abondant et où les espèces les plus fréquentes - *U. tecta* et *C. cassidea* - sont de grandes dimensions, la biomasse est bien plus élevée que dans les stations précédentes, traduisant ainsi la meilleure qualité du sol et de la litière de la station belge (Athias-Binche, 1981b).

4.3. Distribution des biomasses à la Massane, rôle de la litière

Dans la parcelle RG, la biomasse augmente plus rapidement que les effectifs (Fig. 3) aux endroits où la litière est stable et abondante. La faune litiérique (S 02, S 03, S 06 et S 07, cf. § 5) est en effet mieux représentée dans ces zones et ces espèces ont généralement une biomasse supérieure à celle des formes humicoles de plus faibles dimensions. La biomasse moyenne est de 5,3 mg/m², soit 58 % de la biomasse (Tabl. V) pour un effectif de 245 ind./m², soit seulement 41 % de l'abondance totale. Ainsi, la biomasse d'*O. minimus*, espèce dominante, mais de faibles dimensions, n'atteint jamais une valeur aussi élevée que celle de *N. catalonica*, l'espèce qui la concurrence au centre de la catena (Fig. 4).

Dans la station RD, *O. minimus* domine nettement avec 85 % de la biomasse, du fait de sa prépondérance (Tabl. V).

On a montré précédemment que les effectifs sont étroitement dépendants du facteur litière R (Athias-Bin-

Tabl. III. - Poids individuels (μ g, poids frais) des quatre stases chez les 10 espèces d'Uropodides rencontrés à la Massane.

Body weight (μ g, fresh weight) of the 4 instars of the 10 uropodid species collected in the Massane forest.

	Adultes	Dentonymphes	Protonymphes	Larves
S01	12	8,1	5,7	3,4
S02	24	12	9,2	4,9
S03	77	49,8	20,9	8,7
S04	29	20,7	10,5	5,4
S05	13,5	10,4	6,1	3,6
S06	24,2	19,7	10	5
S07	19	14,1	7,8	4,3
S08	20	14,8	8,1	4,4
S09	112	69,8	27,1	11,5
S10	19	14,1	7,8	4,3

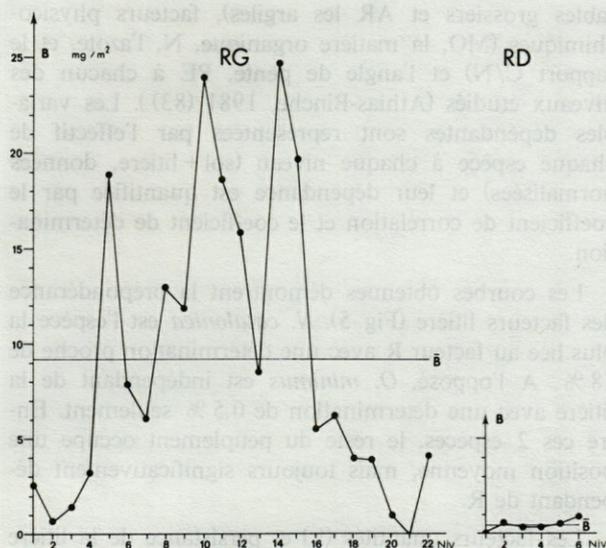


Fig. 3. — Biomasse de l'ensemble des Uropodides (mg/m^2 , poids frais) dans les parcelles RG et RD.

Biomass of total uropodid community (mg/m^2 , fresh weight) in the RG and RD plots.

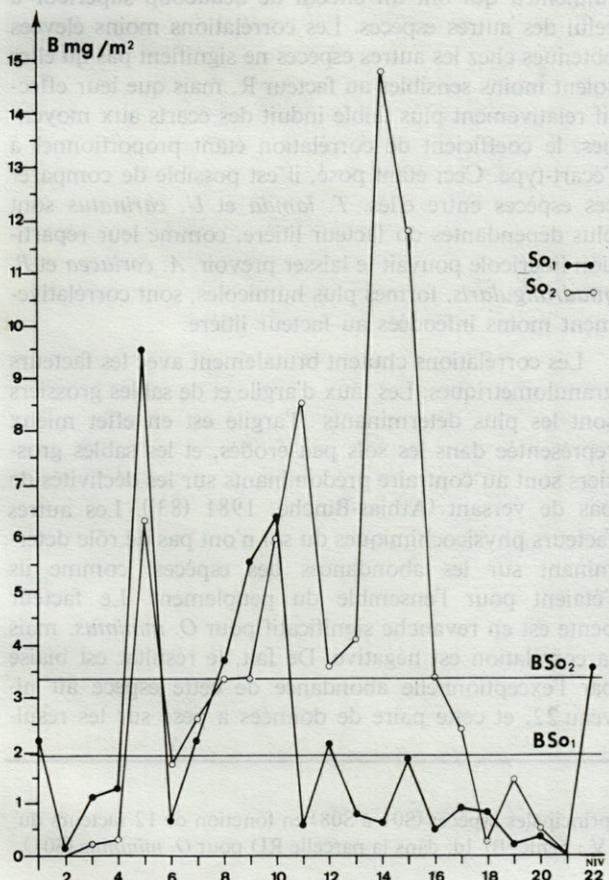


Fig. 4. — Station RG. Biomasses comparées d'*O. minimus* (S01) et *N. catalonica* (S02).

RG plot. Compared biomasses of *O. minimus* (S01) and *N. catalonica* (S02).

che, sous presse a). Rappelons que le facteur R est le produit des quantités de litière par sa fréquence dans les relevés ($R = L(\text{g}/\text{m}^2) \cdot q\% / 100$). On compare l'influence du facteur R sur les effectifs (N, individus/ m^2) et sur les biomasses (B, mg/m^2) de chacun des 22 niveaux étudiés en utilisant le coefficient de corrélation (données normalisées par la transformation logarithmique, $Y + \log(y + 1)$).

La corrélation R/effectifs est de 0,644 (significativement différent de 0 à 99 % pour $N = 22$), soit un coefficient de détermination $100 r^2$ de 41,5 % ; cette valeur est plus élevée pour les biomasses avec $r = 0,752$, soit une détermination de 56,5 %. Les deux droites de régression sont pratiquement parallèles, mais la dispersion est plus marquée pour les effectifs ($N = 0,049 R + 1,986$ et $B = 0,042 R + 1,245$). Les écarts à la linéarité dus aux effectifs sont essentiellement redevables à *O. minimus*, espèce indépendante du facteur litière (cf. § 6), et comme son poids individuel est faible, cette forme a une moindre influence sur l'indétermination dans le cas de la corrélation B/R.

5. DISTRIBUTION VERTICALE, ESPÈCES LITIÉRIQUES ET HUMICOLES

La préférence de chaque espèce pour la litière ou le sol est évaluée par le pourcentage moyen des effectifs dans chacune de ces strates sur l'ensemble du transect (Tabl. IV).

Dans la catena RG, *O. alveolus* et *T. aegrota* sont strictement inféodés à la litière. *U. carinatus magnus* et *T. lambda* ont des tendances litiériques. *N. catalonica* et *O. minimus* sont indifférents, alors que *P. cylindricus* et *A. coriacea* sont plus nettement humicoles.

Dans le ranker RD, très pauvre en litière de feuilles, les litiériques sténotopes, *O. alveolus* et *T. aegrota* sont éliminés. *T. lambda* subsiste, mais se cantonne dans les rares plages de litière. *T. cf. baloghi* devient litiérique alors que c'est une espèce plutôt humicole dans l'autre parcelle. *O. minimus*, *N. catalonica* et *U. carinatus*, ont un comportement plus plastique et sont indifférents. Les autres espèces ne se rencontrent que dans le sol.

A la Tillaie, les espèces sont plus nettement litiériques qu'à la Massane (Tabl. IV). Comme on a pu le noter précédemment (Athias-Binche, sous-presses a), le peuplement est d'autant plus superficiel que le substrat est riche et comporte une litière stable et pourvue d'une couche de fermentation. On peut remarquer, en outre, que le comportement des espèces se modifie sélectivement en fonction du milieu : *O. minimus*, qui est plutôt indifférent à la Tillaie, devient franchement humicole en RG et surtout en RD, ce qui souligne la tolérance de cette espèce, l'humus étant biologiquement moins actif que la litière. *T. aegrota* est au contraire plus exigeante : cette espèce, qui est très abondante à la Tillaie, devient strictement litiérique dans la catena RG et disparaît totalement des sols dégradés du ranker RD.

Tabl. IV. — Pourcentage des effectifs dans la litière des Uropodides de la Tillaie et des deux stations de la Massane. — χ^2 non significativement différent de la valeur théorique 50 % à 1 degré de liberté; °, °° : χ^2 significativement différent de 50 % aux seuils de 95 % et de 99 %.

Percentage of uropodid number in litter layer at la Tillaie and in the 2 plots of the Massane forest. — : chi-square not significantly different from theoretical value 50 % for 1 degree of freedom; °, °° : χ^2 significant resp. for probability levels 95 % and 99 %.

	La Tillaie	La Massane	
		RG	RD
<i>P. cylindricus</i>	89.6**		
<i>P. quadrangularis</i>		36.6	0
<i>T. aegrota</i>	93.8**	99.8**	
<i>T. cf baloghi</i>		23.8**	79.7**
<i>T. lamda</i>		75.7**	100**
<i>T. pi</i>	79.5**		
<i>Dinychus</i> sp.	72**		
<i>C. cassidea</i>	97**		
<i>C. massanae</i>		28.6**	0
<i>O. minimus</i>	66.6*	38.5	37.1
<i>N. cordieri</i>	71**		
<i>N. (P.) catalonica</i>		48.3	12.5**
<i>Oo. alveolus</i>		95**	
<i>A. coriacea</i>		32.6*	0
<i>U. carinatus magnus</i>		72**	59.1

6. INFLUENCE DES FACTEURS MÉSOLOGIQUES SUR LES EFFECTIFS

Le facteur litière R explique à plus de 75 % la distribution de l'effectif de l'ensemble du peuplement dans la parcelle RG (Athias-Binche, sous presse a), mais on peut montrer que cette relation n'est pas valable pour toutes les espèces.

Les facteurs mésologiques envisagés sont les 12 variables indépendantes suivantes : facteurs litières (L : quantités de litière (g/m²), q % : pourcentage de présence de la litière, R = L.q % / 100 et CF, le pourcentage de présence d'une couche de fermentation), facteurs granulométriques (LI, les limons; SF les sables fins; SG, les

sables grossiers et AR les argiles), facteurs physico-chimiques (MO, la matière organique, N, l'azote, et le rapport C/N) et l'angle de pente, PE à chacun des niveaux étudiés (Athias-Binche, 1981 (83)). Les variables dépendantes sont représentées par l'effectif de chaque espèce à chaque niveau (sol + litière, données normalisées) et leur dépendance est quantifiée par le coefficient de corrélation et le coefficient de détermination.

Les courbes obtenues démontrent la prépondérance des facteurs litière (Fig. 5). *N. catalonica* est l'espèce la plus liée au facteur R avec une détermination proche de 78 %. A l'opposé, *O. minimus* est indépendant de la litière avec une détermination de 0,5 % seulement. Entre ces 2 espèces, le reste du peuplement occupe une position moyenne, mais toujours significativement dépendant de R.

Les facteurs quantités (L) et persistance de la litière (q %) ont un coefficient de corrélation inférieur à celui du facteur R qui dérive de ces 2 paramètres (R = L.q % / 100). La présence d'une couche de fermentation (CF) a une très nette influence sur l'abondance de toutes les espèces, *O. minimus* excepté.

Les résultats sont très tranchés chez *O. minimus* et *N. catalonica* qui ont un effectif de beaucoup supérieur à celui des autres espèces. Les corrélations moins élevées obtenues chez les autres espèces ne signifient pas qu'elles soient moins sensibles au facteur R, mais que leur effectif relativement plus faible induit des écarts aux moyennes, le coefficient de corrélation étant proportionnel à l'écart-type. Ceci étant posé, il est possible de comparer ces espèces entre elles. *T. lamda* et *U. carinatus* sont plus dépendantes du facteur litière, comme leur répartition litiérique pouvait le laisser prévoir. *A. coriacea* et *P. quadrangularis*, formes plus humicoles, sont corrélativement moins inféodées au facteur litière.

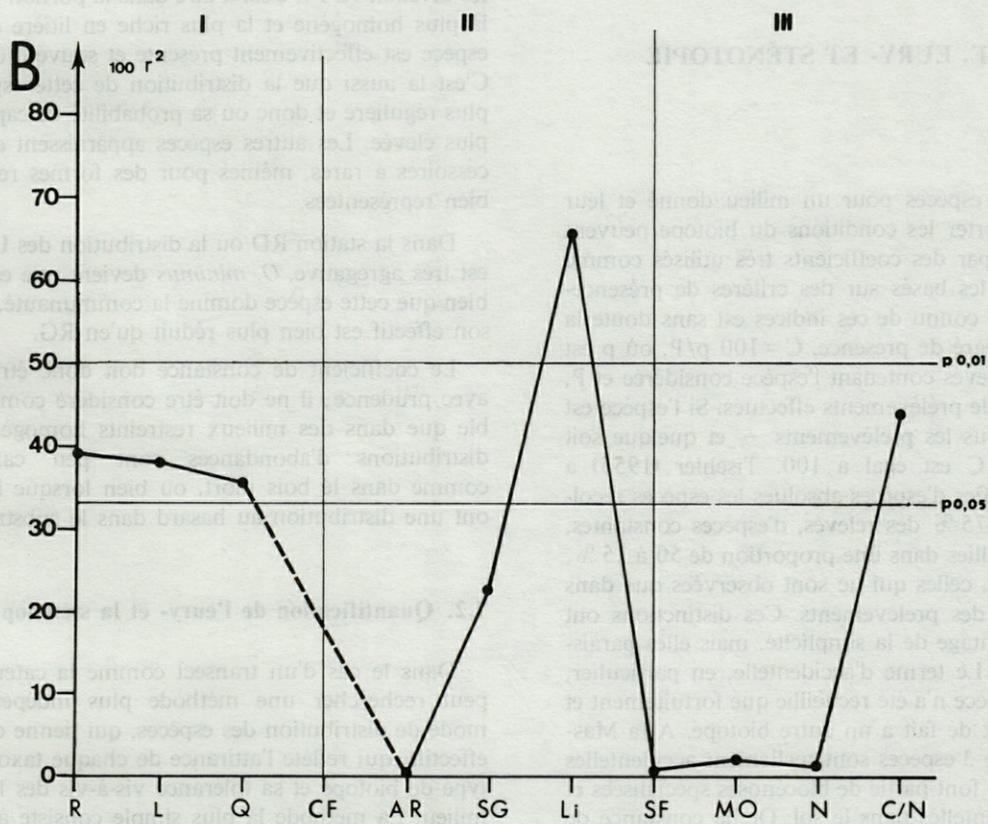
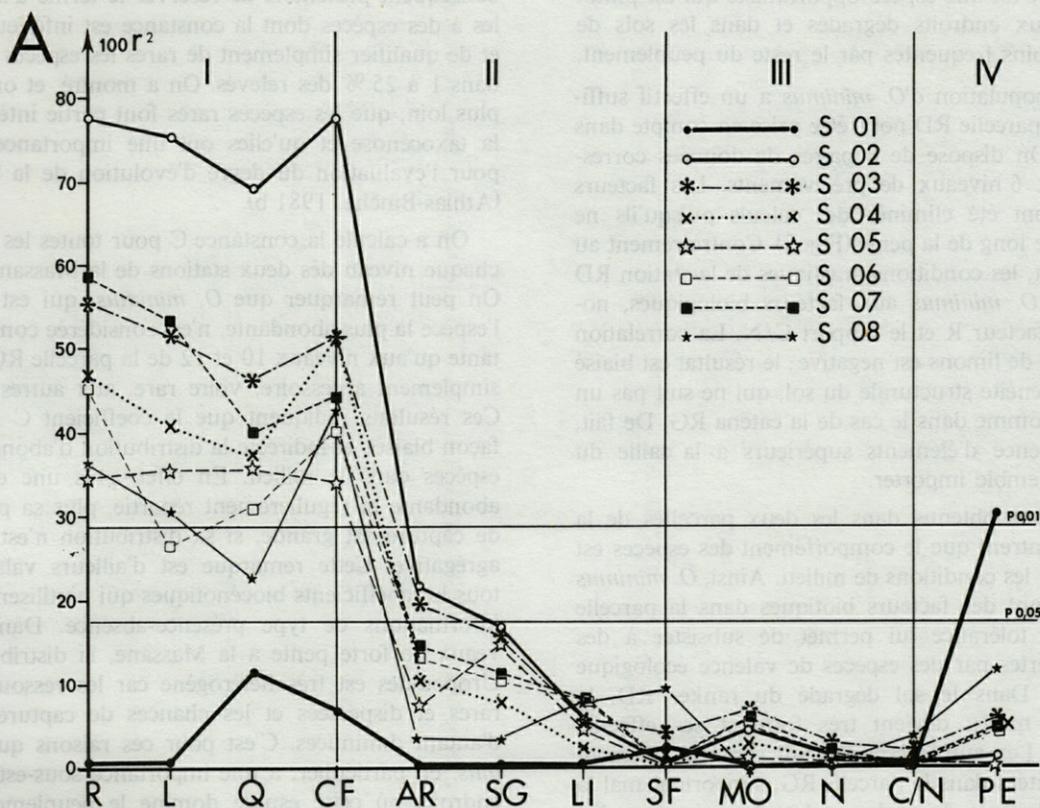
Les corrélations chutent brutalement avec les facteurs granulométriques. Les taux d'argile et de sables grossiers sont les plus déterminants : l'argile est en effet mieux représentée dans les sols peu érodés, et les sables grossiers sont au contraire prédominants sur les déclivités de bas de versant (Athias-Binche, 1981 (83)). Les autres facteurs physicochimiques du sol n'ont pas de rôle déterminant sur les abondances des espèces, comme ils l'étaient pour l'ensemble du peuplement. Le facteur pente est en revanche significatif pour *O. minimus*, mais la corrélation est négative. De fait, le résultat est biaisé par l'exceptionnelle abondance de cette espèce au niveau 22, et cette paire de données a pesé sur les résul-

Fig. 5. — A) Coefficient de détermination (100 r²) de l'effectif des 8 principales espèces (S01 à S08) en fonction de 12 facteurs du milieu; I : facteurs litière, II : granulométrie; III : facteurs chimiques, IV : pente. B) Id. dans la parcelle RD pour *O. minimus* (S01), les facteurs CF = 0 et PE = 20° sont éliminés.

P = 0,055, 0,01 : seuil de signification de r² pour N = 22.

A) RG plot. Determination coefficient (100 r²) of the 8 main species numbers correlated with 12 mesological factors; I : litter factors, II : soil granulometry, III : soil chemical factors, IV : slope degree. B) Id. in RD plot for *O. Minimus* (S01); factors CF = 0 and PE = 20° for all the plot being excluded.

P0.05, 0.01 : significant level of r² for 22 paired values.



tats. De fait, c'est une espèce opportuniste qui est plutôt abondante aux endroits dégradés et dans les sols de transition moins fréquentés par le reste du peuplement.

Seule la population d'*O. minimus* a un effectif suffisant dans la parcelle RD pour être prise en compte dans les calculs. On dispose de 6 paires de données correspondant aux 6 niveaux de prélèvements. Les facteurs CF et PE ont été éliminés des calculs puisqu'ils ne varient pas le long de la pente (Fig. 5). Contrairement au cas précédent, les conditions drastiques de la station RD sensibilisent *O. minimus* aux facteurs biologiques, notamment le facteur R et le rapport C/N. La corrélation avec les taux de limons est négative; le résultat est biaisé par l'hétérogénéité structurale du sol, qui ne suit pas un continuum comme dans le cas de la catena RG. De fait, c'est la présence d'éléments supérieurs à la taille du gravier qui semble importer.

Les résultats obtenus dans les deux parcelles de la Massane montrent que le comportement des espèces est influencé par les conditions de milieu. Ainsi, *O. minimus* est indépendant des facteurs biotiques dans la parcelle RG et cette tolérance lui permet de subsister à des endroits désertés par des espèces de valence écologique plus étroite. Dans le sol dégradé du ranker RD, la pression du milieu devient très forte et ses effectifs s'effondrent. Les autres espèces, qui sont relativement bien représentées dans la parcelle RG, supportent mal la pauvreté biologique du ranker et les plus sténocéces disparaissent complètement.

7. CONSTANCE, EURY- ET STÉNOTOPIE

7.1. Constance

L'affinité des espèces pour un milieu donné et leur capacité à supporter les conditions du biotope peuvent être quantifiées par des coefficients très utilisés comme des calculs simples basés sur des critères de présence-absence. Le plus connu de ces indices est sans doute la constance, ou degré de présence, $C = 100 p/P$, où p est le nombre de relevés contenant l'espèce considérée et P , le nombre total de prélèvements effectués. Si l'espèce est présente dans tous les prélèvements – et quelque soit son effectif – C est égal à 100. Tischler (1955) a proposé de qualifier d'espèces absolues les espèces récoltées dans 100 à 75 % des relevés, d'espèces constantes, les formes recueillies dans une proportion de 50 à 25 %, et d'accidentelles, celles qui ne sont observées que dans moins de 25 % des prélèvements. Ces distinctions ont sans doute l'avantage de la simplicité, mais elles paraissent artificielles. Le terme d'accidentelle, en particulier, suggère que l'espèce n'a été recueillie que fortuitement et qu'elle appartient de fait à un autre biotope. A la Massane, on sait que 3 espèces sont réellement accidentelles (cf. § 2), car elles font partie de biocénoses spécialisées et sont donc accidentelles dans le sol. Or, la constance de ces espèces est bien inférieure à 1 %. Il serait par

conséquent préférable de réserver le terme d'accidentelles à des espèces dont la constance est inférieure à 1 % et de qualifier simplement de rares les espèces présentes dans 1 à 25 % des relevés. On a montré, et on le verra plus loin, que les espèces rares font partie intégrante de la taxocénose et qu'elles ont une importance certaine pour l'évaluation du degré d'évolution de la biocénose (Athias-Binche, 1981 b).

On a calculé la constance C pour toutes les espèces à chaque niveau des deux stations de la Massane (Fig. 6). On peut remarquer que *O. minimus*, qui est pourtant l'espèce la plus abondante, n'est considérée comme constante qu'aux niveaux 10 et 12 de la parcelle RG; elle est simplement accessoire, voire rare, aux autres niveaux. Ces résultats indiquent que le coefficient C reflète de façon biaisée et indirecte la distribution d'abondance des espèces dans le milieu. En effet, plus une espèce est abondante et régulièrement répartie, plus sa probabilité de capture est grande, si sa distribution n'est pas trop agrégative. Cette remarque est d'ailleurs valable pour tous les coefficients biocénologiques qui n'utilisent que des informations de type présence-absence. Dans les niveaux de forte pente à la Massane, la distribution des Uropodides est très hétérogène car les ressources sont rares et dispersées et les chances de capture en sont d'autant diminuées. C'est pour ces raisons qu'*O. minimus*, en particulier, a une importance sous-estimée aux endroits où cette espèce domine le peuplement, c'est-à-dire précisément dans les zones de déclivité accentuée. *N. catalonica*, par contre, est absolue à constante entre les niveaux 7 à 14, c'est-à-dire dans la portion de transect la plus homogène et la plus riche en litière et où cette espèce est effectivement présente et souvent dominante. C'est là aussi que la distribution de cette espèce est la plus régulière et donc où sa probabilité de capture est la plus élevée. Les autres espèces apparaissent comme accessoires à rares, mêmes pour des formes relativement bien représentées.

Dans la station RD où la distribution des Uropodides est très agrégative, *O. minimus* devient une espèce rare, bien que cette espèce domine la communauté, parce que son effectif est bien plus réduit qu'en RG.

Le coefficient de constance doit donc être employé avec prudence; il ne doit être considéré comme utilisable que dans des milieux restreints homogènes où les distributions d'abondances sont peu caractérisées, comme dans le bois mort, ou bien lorsque les espèces ont une distribution au hasard dans le substrat.

7.2. Quantification de l'eury- et la sténopathie

Dans le cas d'un transect comme la catena RG, on peut rechercher une méthode plus indépendante du mode de distribution des espèces, qui tienne compte des effectifs, qui reflète l'attraction de chaque taxon pour un type de biotope et sa tolérance vis-à-vis des facteurs du milieu. La méthode la plus simple consiste à utiliser la fréquence relative à chaque niveau – ou à chaque

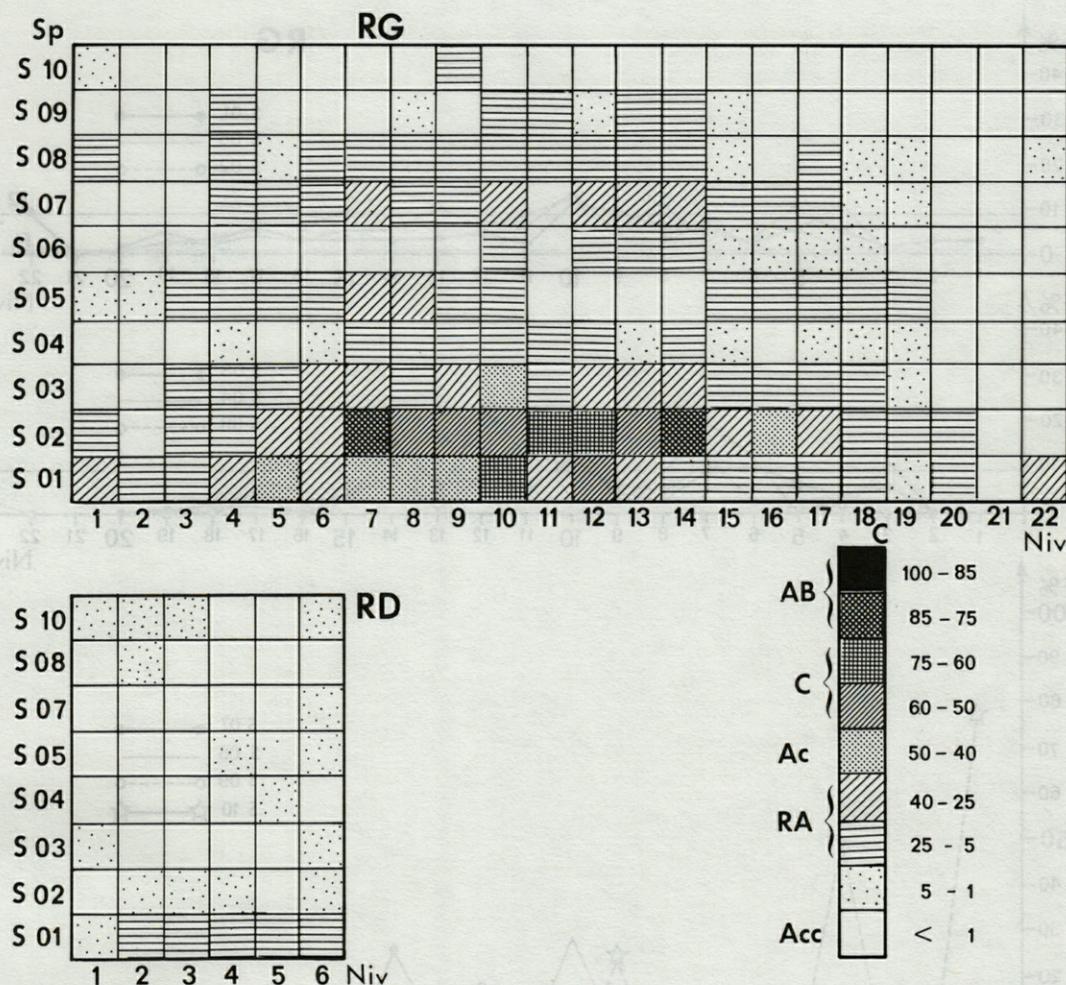


Fig. 6. — Station RG et RD. Coefficient de constance C des Uropodides (S01 à S10) à chaque niveau (Niv.), total des prélèvements quantitatifs et qualitatifs. 100-75 % : espèces absolues, 75-50 % : espèces constantes, 50-25 % : espèces dites accidentelles, 25-1 % : espèces rares, 1 % : espèces accidentelles vraies.

RG and RD plots. Constancy coefficient C of uropodid species (S01 to S10) at each sampled level (Niv.), total of quantitative and qualitative samples. 100-75 % : absolute species, 75-50 % : constant species, 50-25 % : so called fortuitous species, 25-1 % : rare species, 1 % true fortuitous species.

biotope — en fonction de l'effectif total dans l'ensemble du transect prospecté. Soit $F\% = 100n_i/N$, avec n_i , l'effectif à l'endroit ou au niveau i et N , l'effectif total pour tout le transect. Les proportions $F\%$ peuvent éventuellement se traiter statistiquement en tant que pourcentages. Cette méthode permet d'obtenir 2 types d'information : elle indique les endroits où l'espèce est la plus fréquente, donc les niveaux avec lesquels elle est le plus liée, et elle renseigne sur le type de distribution : une espèce tolérante se répartira de façon aléatoire au long des 22 niveaux de prélèvement alors qu'une espèce plus sténocécile sera plus inféodée à certains types de sols. L'utilisation des fréquences relatives, au lieu des effectifs absolus, permet en outre de comparer le comportement d'espèces différentes, quelle que soit leur abondance respective et d'étudier des milieux divers, même si l'on ne dispose que de données qualitatives.

Si l'on suppose qu'une espèce est totalement indifférente aux conditions de milieu, sa fréquence n'a pas de raison de varier d'un biotope à l'autre autrement que par le fait du hasard. Par exemple, dans le cas de la parcelle RG et ses 22 niveaux de prélèvements, une espèce aura théoriquement la même fréquence à chaque niveau, soit $F_{th} = 100/22 = 4,54$. L'hypothèse H_0 pour laquelle la distribution observée n'est pas différente de la distribution théorique, peut se vérifier par un test de χ^2 de la forme $(F_o - F_{th})^2/F_{th}$; F_{th} est identique pour toutes les espèces et ne dépend que du nombre de biotopes envisagés. Pour chaque niveau, le nombre de degré de liberté est de 1, soit un χ^2 de 3, 84 au seuil de probabilité de 0,05. Il suffit de résoudre une équation du second degré pour obtenir les 2 valeurs-limites à l'intérieur desquelles les pourcentages observés ont 95 % de chance de ne pas être différents de la valeur théorique.

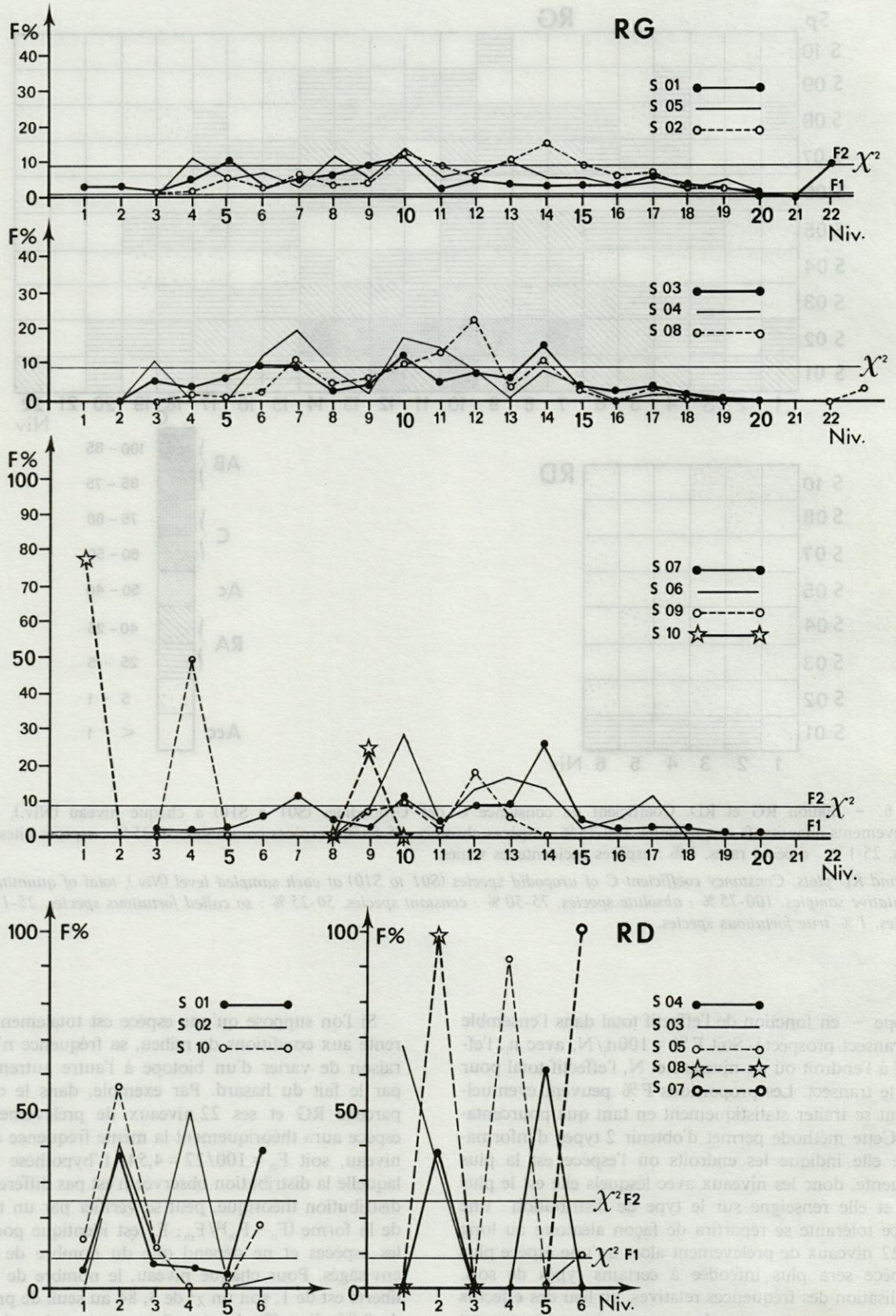


Fig. 7. - Station RG et RD. Fréquence relative (F%) des Uropodides le long des versants, avec F% = 100 l'effectif total sur le transect, total des relevés quantitatifs et qualitatifs. F1, F2 : seuils d'eurytopie déterminé par le χ^2 (voir texte).

RG and RD plots. Percentages (F%) of uropodid numbers along the slopes, with F% = 100, the total mite abundance in the whole plot, total of quantitative and qualitative samples. F1, F2 : chi-square selected limits of eurytopy (see text).

Pour la station RG, cette équation a la forme $(X - 4,54)^2/4,54 = 3,84$, ce qui donne les limites $F_1 = 0,3$ et $F_2 = 8,7$. Pour la station RD, la fréquence théorique est égale à $100/6 = 16,6$, soit les limites $F_1 = 8,6$ et $F_2 = 24,6$. Il suffit de porter ces valeurs sur les graphiques des fréquences observées $F\%$ pour visualiser les zones où les espèces peuvent être considérées comme indifférentes ou, au contraire, comme sténotopes (Fig. 7).

O. minimus se maintient à l'intérieur des limites F_1 et F_2 tout au long du transect RG sauf aux niveaux 5, 9, 10 et 22, où cette espèce dépasse légèrement le seuil supérieur. *N. catalonica* est légèrement plus exigeante et dépasse les limites supérieures aux niveaux 10-11 et 13 à 15; sa fréquence est inférieure aux valeurs théoriques dans les zones extrêmes (niveaux 1-2 et 20-22). *A. coriacea* est encore relativement eurytope avec 4 valeurs supérieures aux limites et 3 valeurs inférieures. Pour les autres espèces, les écarts aux valeurs théoriques augmentent en même temps que leurs exigences se font plus étroites: les niveaux les plus pauvres sont progressivement désertés au profit du centre de la catena.

La différence de la fréquence observée la plus élevée à la fréquence la plus faible, $ST = F_{\max} - F_{\min}$, permet de quantifier l'étendue de la sténopathie d'une espèce; ST étant d'autant plus élevé que l'espèce est plus exigeante. *O. minimus* apparaît comme l'espèce la plus eurytope (on a vu plus haut que cette espèce est indifférente au facteur litière), et à l'opposé *O. alveolus* et *T. cf. baloghi* sont les plus sténotopes (Tabl. V). On peut remarquer que les espèces parmi les plus sténoèces ne sont pas toutes les plus rares et que la méthode proposée discrimine de façon satisfaisante le comportement de chaque espèce.

Dans la parcelle RD, les pourcentages $F\%$ sont très fluctuants (Fig. 7) et ST est largement supérieur aux valeurs obtenues dans l'autre station. Pour *O. minimus*, ST atteint 33,4 %, soit le triple du chiffre obtenu dans la station RG. Ceci démontre que, les conditions étant défavorables dans la station RD, cette espèce tend à se confiner dans les microbiotopes les moins pauvres, bien que cette espèce reste la plus tolérante du ranker, les autres populations étant extrêmement dispersées.

L'eurytopie peut se traduire par une distribution plus ou moins agrégée et se quantifier par diverses méthodes de statistiques paramétriques (Cancela da Fonseca, 1965). On peut par exemple utiliser le coefficient de variation sur la moyenne des effectifs; il est d'autant plus élevé que la distribution est hétérogène et donc que l'espèce est sténotope. En classant les espèces par ordre de coefficient de variation croissant (Tabl. II), elles s'ordonnent suivant les mêmes rangs que pour l'expression ST . Toutefois cette méthode ne permet pas de préciser à quels endroits les populations se concentrent de préférence.

Divers coefficients d'agrégation ont été proposés mais ils sont souvent interprétés comme une caractéristique inhérente à chaque espèce. De fait, la part éthologique de l'agrégation n'est pas à négliger, mais la distribution

est aussi d'autant plus agrégée que le milieu est défavorable (Athias-Binche, sous-presse a). D'autre part, les indices d'agrégation sont fortement liés à l'effectif, et de façon non linéaire, ce qui limite la portée des conclusions. Ainsi, *T. aegrota* se distribue au hasard à la Tillaie (Athias-Binche, 1977): la variance relative moyenne pour l'année, λ^2 , est voisine de 2,3. Cette valeur augmente en été, lors de la principale période de reproduction, c'est-à-dire lorsque les effectifs augmentent. Cette même espèce, dans les conditions plus difficiles de la Massane, présente une distribution plus agrégative et λ^2 atteint 7,1, soit une valeur triple de la précédente. Le fait que *T. aegrota* présente une distribution au hasard à la Tillaie ne signifie nullement que cette espèce soit eurytope, on a montré au contraire qu'elle est bien plus exigeante qu'*O. minimus*. La valence écologique de *T. aegrota* (Sacchi et Testard, 1971) reste étroite, mais cette espèce est particulièrement bien représentée à la Tillaie et à Meerdael parce que les conditions écologiques, le climat et la qualité de la litière en particulier, lui sont particulièrement favorables. *O. minimus* est par contre une espèce opportuniste à forte capacité d'expansion (Athias-Binche, 1981) qui remplace des espèces plus exigeantes dès que les conditions de milieu leur deviennent défavorables.

Tabl. V. — Sténopathie ($ST\% = F_{\max} - F_{\min}$) des Uropodides dans les parcelles RG et RD.

Stenopathy ($ST\% = F_{\max} - F_{\min}$) of the uropodid species in the RG and RD plots.

RG		RD	
	ST%		ST%
<i>O. minimus</i>	11.3	<i>O. minimus</i>	33.4
<i>A. coriacea</i>	12.8	<i>N. catalonica</i>	49.3
<i>N. catalonica</i>	14.2	<i>T. cf. baloghi</i>	56.3
<i>U. carinatus magnus</i>	15	<i>C. massanae</i>	61.2
<i>C. massanae</i>	19.7	<i>U. carinatus magnus</i>	67.9
<i>P. quadrangularis</i>	23.3	<i>A. coriacea</i>	89.7
<i>T. lamda</i>	25.5	<i>P. quadrangularis</i>	100
<i>T. aegrota</i>	27.3	<i>T. lamda</i>	100
<i>Oo. alveolus</i>	48.9		
<i>T. cf. baloghi</i>	77.1		

BIBLIOGRAPHIE

- ATHIAS-BINCHE, F., 1977. Données sur la niche écologique des Uropodides édaphiques (Acarina: Anactinotrichida). Exemple de la hêtraie de la Tillaie en forêt de Fontainebleau. In Soil organisms as components of ecosystems. Proc. VI Int. Congr. Soil Zool. Coll. U. Lohm & T. Persson (eds), *Ecol. Bull. Stockholm*, 25: 36-44.

ATHIAS-BINCHE, F., 1978. Etude quantitative des Uropodides édaphiques de la hêtraie de la Tillaie en forêt de Fontainebleau (Acariens : Anactinotriches). *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **15** (1) : 67-88.

ATHIAS-BINCHE, F., 1977 (79). Etude quantitative des Uropodides (Acariens : Anactinotriches) d'un arbre mort de la hêtraie de la Massane. 1. Traits généraux du peuplement. *Vie Milieu*, **27** (2) : 157-175.

ATHIAS-BINCHE, F., 1978 (79). Etude quantitative des Uropodides (Acariens : Anactinotriches) d'un arbre mort de la hêtraie de la Massane. 2. Eléments démographiques d'une population d'*Allodinychus flagelliger* (Berlese, 1910). *Vie Milieu*, **28/29** (1) : 35-60.

ATHIAS-BINCHE, F., 1979. Observations morphologiques sur *Allodinychus flagelliger* (Berlese, 1910) au cours du développement postembryonnaire (Acariens : Uropodides). *Acarologia*, **20** (1) : 44-57.

ATHIAS-BINCHE, F., 1981a. Contribution à la connaissance des Uropodides libres (Arachnides : Anactinotriches) de quelques écosystèmes forestiers européens. Thèse d'Etat, Paris VI, 308 pp.

ATHIAS-BINCHE, F., 1981b. Différents types de structures des peuplements d'Uropodides édaphiques de trois écosystèmes forestiers (Arachnides : Anactinotriches). *Acta Oecologica, Oecol. Gene.*, **2** (2) : 153-169.

ATHIAS-BINCHE, F., 1981 (82). Ecologie des Uropodides édaphiques (Arachnides : Parasitifformes) de trois écosystèmes forestiers. 1. Introduction, matériel, biologie. *Vie Milieu*, **31** (2) : 137-147.

ATHIAS-BINCHE, F., 1981 (83). Ecologie des Uropodides édaphiques (Arachnides : Parasitifformes) de trois écosystèmes forestiers. 2. Stations d'étude, méthodes et techniques, facteurs du milieu. *Vie Milieu*, **31** (3/4) : 221-241.

ATHIAS-BINCHE F., 1982a (83). Ecologie des uropodides édaphiques (Arachnides : Parasitifformes) de trois écosystèmes forestiers. 3. Abondance et biomasse des microarthropodes du sol, facteurs du milieu, abondance et distribution spatiale des Uropodides. *Vie Milieu*, **32** (1) : 47-60.

ATHIAS-BINCHE, F. (sous-pressé b). Ecologie des Uropodides édaphiques (Arachnides : parasitifformes) de trois écosystèmes forestiers. 5. Affinités interspécifiques, diversité, structure écologique et quantitative des peuplements. *Vie Milieu*.

ATHIAS, F. et R. MIGNOLET, 1979. Colonisation de litières mono-spécifiques en décomposition par les Uropodides (Acariens : Anactinotriches) d'une forêt belge. *In Proc. 4th Int. Congr. Acarology, 1974. E. Piffil (ed.)*, Akademiai Kiadó, Budapest : 101-110.

BERTHET, P. 1971. Une nouvelle méthode pour l'estimation du bilan annuel de consommation d'oxygène des communautés édaphiques. *In Productivité des écosystèmes forestiers*. UNESCO, Paris : 479-482.

CANCELA DA FONSECA, J.P., 1965. L'outil statistique en biologie du sol. I. Distribution de fréquences et tests de signification. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **2** (3) : 299-332.

SACCHI, C.F. et P. TESTARD, 1971. Ecologie animale. Organisme et milieu. Doin, Paris, 480 p.

TISCHLER, W. 1955. *Synökologie der Landtiere*. G. Fischer, Stuttgart, 414 p.

Tableau V. - Répartition des Uropodides (Acariens : Anactinotriches) dans les parcelles RD et RC.

RD		RC	
ST	ST	ST	ST
33.4	11.3	0. miteux	0. miteux
49.3	12.8	A. corvici	A. corvici
50.3	14.7	N. cetrinifera	N. cetrinifera
51.3	15	E. coronatus	E. coronatus
57.9	19.7	C. miteux	C. miteux
59.7	23.3	P. quadrangulatus	P. quadrangulatus
100	25.2	T. lundae	T. lundae
100	27.3	T. asotus	T. asotus
	48.9	Oe. apicatus	Oe. apicatus
	77.1	T. cf. belogii	T. cf. belogii

BIBLIOGRAPHIE

ATHIAS-BINCHE, F. 1977. Données sur la niche écologique des Uropodides édaphiques (Acariens : Anactinotriches). Exemple de la hêtraie de la Tillaie en forêt de Fontainebleau. In *Sol et organismes : composants et écosystèmes forestiers*. VI Int. Congr. Sol. Coll. U. Louvain & T. Persson (eds). Acta Biol. Stockholm, 25 : 36-44.

Dans la parcelle RD, les pourcentages F₂ sont très faibles (fig. 7) et ST est largement supérieur aux valeurs obtenues dans l'autre station. Pour O. miteux, ST atteint 33,4 %, soit le triple du chiffre obtenu dans la station RC. Ceci démontre que les conditions étant défavorables dans la station RD, cette espèce tend à se concentrer dans les microsites les moins pauvres, bien que cette espèce reste la plus tolérante du milieu. Les autres populations étant extrêmement dispersées.

L'outillage peut se traduire par une distribution plus ou moins agrégée et se quantifier par diverses méthodes de statistiques paramétriques (Canceła da Fonseca, 1965). On peut par exemple utiliser le coefficient de variation sur la moyenne des effectifs : il est d'autant plus élevé que la distribution est hétérogène et donc que l'espèce est sténotope. En classant les espèces par ordre de coefficient de variation croissant (Table II), elles s'ordonnent suivant les mêmes rangs que pour l'expression ST. Toutefois cette méthode ne permet pas de préciser à quels endroits les populations se concentrent de préférence.

Divers coefficients d'agrégation ont été proposés mais ils sont souvent interprétés comme une caractéristique inhérente à chaque espèce. De fait, la part sténologique de l'agrégation n'est pas à négliger, mais la distribution

WATER LOSS FROM *PERIPATUS ACACIOI* MARCUS & MARCUS (ONYCHOPHORA) UNDER CONDITIONS OF EXPERIMENTAL IMMOBILISATION

Sylvia S. CAMPIGLIA and Roger LAVALLARD

Departamento de Fisiologia Geral,
Instituto de Biociencias, Universidade de Sao Paulo,
CP 11 461, CEP 05421, Sao Paulo - Brasil

PERIPATUS ACACIOI
ONYCHOPHORE
TECHNIQUES D'ANESTHÉSIE
PERTES D'EAU

RÉSUMÉ. - Pour anesthésier l'onychophore *Peripatus acacioi* à des fins expérimentales diverses, nous avons utilisé le gaz carbonique, l'éther éthylique ou une basse température, au moyen de dispositifs prévus pour diminuer la perte d'eau par évaporation. Dans des conditions ambiantes standard de 19 °C et de 48 % HR, l'immobilisation par le froid a fourni les meilleurs résultats, la perte d'eau par minute correspondant à 0,40 % du poids initial des animaux, soit 30 % moindre que celle relevée avec les deux autres techniques. Les prélèvements d'hémolymphe sont facilités par une anesthésie légère à l'éther éthylique tandis qu'une narcose profonde par ce même produit, en diminuant le tonus musculaire, réduit les risques d'hémorragie. L'anesthésie par le gaz carbonique, qui provoque l'émission spontanée d'urine par les pores néphridiens, en favorise le prélèvement.

PERIPATUS ACACIOI
ONYCHOPHORA
METHODS OF ANAESTHESIA
WATER LOSS

ABSTRACT. - Carbon dioxide, ethyl ether and low temperature, used in conjunction with devices designed to reduce evaporative water loss, were employed to anaesthetise the onychophoran *Peripatus acacioi*, for various experimental purposes. Under standard environmental conditions of 19 °C and 48 % RH, cold-induced anaesthesia gave best results as water loss is reduced to 0.40 % of initial weight/minute, i.e. 30 % less than that recorded with the other techniques. Collection of haemolymph samples is facilitated by light, ethyl ether-induced narcosis while deep narcosis, by reducing muscle tone, reduces risk of haemorrhage. Carbon dioxide-induced anaesthesia provokes spontaneous leakage of urine through the nephridiopores, facilitating sampling.

INTRODUCTION

Onychophorans are unable to control water loss by evaporation when maintained under ordinary laboratory conditions (Manton and Heatley 1937) or in experimentally induced, low relative humidity (Manton and Ramsay, 1937). Water evaporates from the animal at a constant rate and for a given temperature, the lower the relative humidity, the higher the rate of water loss (Dodds and Ewer, 1952). Water loss is therefore proportional to the saturation deficit of the air. Control of evaporation is thus an important factor to be considered during experiments examining water balance in onychophorans.

Preliminary data obtained on water loss under anaesthesia and during experimental handling of the onychophoran *Peripatus acacioi* led to the present investigation. Three techniques for immobilisation and their effects on *P. acacioi* are described.

Three methods for immobilisation and their effects on *P. acacioi* are described.

MATERIALS AND METHODS

Peripatus (Macroperipatus) acacioi Marcus and Marcus, 1955, originating from stock collected in the Tripuí Valley (Lavallard *et al.*, 1975) near Ouro Preto, State of Minas Gerais, Brazil, were raised in our laboratory according to techniques proposed by Lavallard and Campiglia (1975).

Three methods of anaesthesia were used depending on the duration of immobilisation required. Individual reactions to anaesthesia are also considered.

1. Carbon dioxide-induced anaesthesia

A small apparatus constructed from the lower half of a 500 ml Mariotte flask was used to deliver CO₂. The lateral flask aperture was sealed with a rubber stopper. An air stone, connected by a polyethylene tube running through the rubber stopper to a CO₂ reservoir, was placed on the flask bottom and covered with water. The flask mouth was covered with a regularly perforated stainless steel plate. CO₂ gas, flowing at 40-45 ml/min, was controlled by means of a manometer coupled to the reservoir. For delivery of the anaesthetic, a single animal was placed on the external surface of the plate and constrained with thin rubber bands. A Petri dish lined with wet cotton wool was then placed over the animal thus forming a humid chamber in which the onychophoran could be subjected to a variable mixture of CO₂, air and water vapour.

2. Ethyl ether-induced anaesthesia

The above system was also employed for ethyl ether anaesthesia, the polyethylene tubing being connected however, to a further, intact Mariotte flask containing cotton wool soaked in the ether. An air pump, coupled to this flask by a polyethylene tube attached to the lateral aperture provided a regulated air flow driving the ether, air and water vapour mixture to the chamber. By carefully controlling the flow and length of exposure to the gaseous mixture, gradual and lasting anaesthesia could be achieved.

3. Cold-induced anaesthesia

Lowering the body temperature of an onychophoran to 1-3 °C induces complete behavioural arrest. Cooling was provided by a Peltier principle, thermoelectric module (32 × 45 mm) coupled to a stereoscopic microscope stage and driven by an 8 A current from a 3 V generator. The animal, covered with wet cotton wool, was placed over the thermoelectric module regulated at 10 °C. The temperature was then slowly reduced to 2 or 1 °C.

Regardless of technique, from 1 to 3 minutes after complete arrest was attained, the wet cotton wool covering the animal was removed and the onychophoran then maintained for 5 minutes under standard environmental conditions (19 °C, 48 % relative humidity, i.e. under a saturation deficit 8.6 mm Hg). Water loss was determined by weight loss. Since onychophorans expel slime and saliva during the immobilisation process, they were placed on pre-weighed Parafilm sheets to determine weight loss due to the elimination of either secretion.

Initial weight W_1 , weight after anaesthesia W_2 , total weight loss $\Delta W = W_1 - W_2$ and loss due to slime and saliva S , were determined. Total water loss due to

evaporation E was calculated from the equation $E = \Delta W - S$. All values are expressed in milligrammes. Values for E (mean \pm SD) are given as milligrammes/minute and as a percentage of W_1 /minute. Significant differences ($P < 0.05$) between means were calculated according to Student's t-test.

RESULTS

1. Carbon dioxide-induced anaesthesia

Table I summarises weight loss data for 10 animals of differing size after anaesthesia with CO₂. The mean weight loss due to evaporation was 1.37 ± 0.24 mg/min, equivalent to 0.60 ± 0.13 % of W_1 /min. No correlation exists between initial weight (W_1) and the relative amount (%) of water lost by evaporation over the weight range used. Weight loss due to elimination of slime and/or saliva was detected in three animals but S was greater than E in only two, corresponding to 5.71 % of W_1 for the greater value.

Table I. - Weight loss (in mg) in *Peripatus acacioi* after anaesthesia by CO₂ and exposure to 19 °C and 48 % RH for 5 minutes. Definitions for Tables 1-3: W_1 , initial weight; W_2 , final weight; $\Delta W = W_1 - W_2$; S , weight of slime and saliva; E , total water loss by evaporation; E /min, water loss by evaporation expressed in mg/min; E %/min, water loss by evaporation per minute, expressed as a percentage of W_1 . Numbers below the last columns at right indicate means \pm standard deviation.

W_1	W_2	ΔW	S	E	E /min	E %/min
134.6	122.1	12.5	6.6	5.9	1.18	0.88
182.1	176.4	5.7	-	5.7	1.14	0.63
212.1	207.0	5.1	-	5.1	1.02	0.48
237.6	228.2	9.4	0.9	8.5	1.70	0.71
244.2	237.0	7.2	-	7.2	1.44	0.59
246.5	240.1	6.4	-	6.4	1.28	0.52
257.0	250.5	6.5	-	6.5	1.30	0.51
266.1	242.1	24.0	15.2	8.8	1.76	0.66
280.3	272.9	7.4	-	7.4	1.48	0.53
295.1	288.2	6.9	-	6.9	1.38	0.47
					1.37	0.60
					± 0.24	± 0.13

2. Ethyl ether-induced anaesthesia

Weight loss in 10 animals subjected to ether vapour is displayed in Table II. The mean decrease in weight due to water loss by evaporation was 1.42 ± 0.21 mg/min or 0.62 ± 0.08 % of W_1 /min. This value is not significantly different from that obtained when CO₂ was

used. In 50 % of the animals, S was a variable attaining high values in some cases; the highest S value was 9.03 % of W_1 . As also noted in the CO_2 -anaesthetised group, there was no correlation between initial weight and relative weight loss due to evaporation.

Table II. - Weight loss (in mg) in *Peripatus acacioi* after anaesthesia by ethyl ether and exposure to 19 °C and 48 % RH for 5 minutes.

W_1	W_2	ΔW	S	E	E/min	E%/min
186.6	180.5	6.1	-	6.1	1.22	0.65
191.8	182.0	9.8	4.2	5.6	1.12	0.58
210.0	202.4	7.6	-	7.6	1.52	0.72
221.2	201.8	19.4	11.6	7.8	1.56	0.71
228.8	212.8	16.0	8.5	7.5	1.50	0.66
231.0	219.8	11.2	3.7	7.5	1.50	0.65
235.1	229.4	5.7	-	5.7	1.14	0.48
255.8	249.2	6.5	-	6.5	1.30	0.51
264.0	256.0	8.0	-	8.0	1.60	0.61
274.4	246.5	27.9	19.3	8.6	1.72	0.63
					1.42	0.62
					± 0.21	± 0.08

3. Cold-induced anaesthesia

The value of S could not be determined for this group owing to water condensation on the Parafilm sheet introducing an uncontrollable weighing error. However, this error was reduced and may be negligible as the progressive decrease in temperature of the ventral surface of onychophoran caused tight apposition of the lips, sealing the mouth and impeding the elimination of saliva. Similarly, the animals do not eject slime under such conditions.

Table III displays evaporative weight loss under anaesthesia by cold. As also noted for CO_2 - and ethyl

Table III. - Weight loss (in mg) in *Peripatus acacioi* after cold immobilisation and exposure to 19 °C and 48 % RH for 5 minutes.

W_1	W_2	$\Delta W = E$	E/min	E%/min.
117.9	115.4	2.5	0.50	0.42
154.6	150.5	4.1	0.82	0.53
157.8	156.2	1.6	0.32	0.20
158.1	155.6	2.5	0.64	0.40
166.1	162.9	3.2	0.64	0.40
176.2	171.5	4.7	0.94	0.53
179.5	175.4	4.1	0.82	0.46
185.9	183.4	2.2	0.44	0.24
196.3	192.1	4.2	0.84	0.43
201.9	198.2	3.7	0.74	0.37
			0.67	0.40
			± 0.20	± 0.11

ether-induced anaesthesia, there is no correlation between W_1 and the relative weight loss due to evaporation under cold-induced anaesthesia. The mean evaporative weight loss in the present group was 0.67 ± 0.20 mg/min, equivalent to 0.40 ± 0.11 % of W_1 /min. This value is significantly different from the results for the two preceding groups ($P < 0.001$). The lower evaporation noted in this group was probably due to a localised drop in the air saturation deficit induced by the low temperature.

DISCUSSION

Obtaining haemolymph and urine samples for analysis of ionic composition and determination of the inulin space in onychophorans necessitate immobilisation and anaesthesia (Campiglia, 1976, 1981). Owing to the absence of regulatory mechanisms preventing water loss in these animals, experimental procedures minimising evaporation during immobilisation are necessary. Of course a certain amount of water is always dissipated under such conditions. Anaesthesia by cold interferes least with water balance although total water loss is dependent on the duration of anaesthesia. Although only 5 minutes exposure to CO_2 or ether is necessary to reduce onychophoran body weight by 3 %, recovery, in a water saturated environment requires some 7 hours (Campiglia, 1981). Water loss of about 2 %, such as occurs during anaesthesia by cold is compensated for in about 5 hours under conditions of water saturation. These values define the minimal acceptable interval between the collection of successive haemolymph and urine samples.

Elimination of slime and saliva may contribute significantly to weight loss. This inconvenience is particularly relevant when ethyl ether-induced anaesthesia is used. Hence, the animals should be placed on removable, pre-weighed surfaces, e.g. Parafilm sheets or aluminium foil, allowing accurate weighing of eliminated material. With cold-induced immobilisation, slime ejection is avoided.

In the present study, the onychophorans weighed between 135 and 295 mg. No correlation was found between rate of water loss and weight within these limits. This result possibly indicates that water loss occurs across a surface which increases proportionally to volume, probably the tracheae as suggested by Manton and Ramsay (1937). Alternatively, the extent of such loss might depend on other parameters as yet unknown.

These above experiments were also repeated under common laboratory conditions, i.e. a saturation deficit of 7.9 mm Hg (20 °C and 55 % RH). The mean rates of water loss were: CO_2 -induced anaesthesia, 0.38 ± 0.15 % W_1 /min; ethyl ether, 0.35 ± 0.06 % W_1 /min; cold, 0.27 ± 0.07 % W_1 /min. These values are respectively 1.59, 1.77 and 1.48 times lower than those

for the previously described experiments. Water loss is therefore proportional to the saturation deficit of the air.

In experiments requiring manipulation of onychophorans, both the dehydrating effect of anaesthesia and also the intrinsic effects of the anaesthetic itself should be considered. The advantage of ethyl ether-induced anaesthesia is that its depth can be easily regulated by simply controlling the duration of application. One or two minutes exposure produces a brief, light narcosis from which the animals recover in a few minutes. Body wall tonus remains unaltered and haemolymph pressure therefore stays within normal limits. A mechanical stimulus provokes a peristaltic wave that favours haemolymph removal, i.e. a small incision in the dorsal vessel produces an intermittent haemolymph flow dependent on cardiac contractions and/or the peristaltic wave. When ethyl ether anaesthesia is prolonged to 3 or 4 minutes, deep narcosis is induced from which the onychophorans only very slowly recover, usually in not less than two hours. The body wall becomes flaccid due to a decrease in muscle tonus and haemolymph pressure consequently decreases (Campiglia and Lavallard, 1978) thus reducing the risk of haemorrhage.

Anaesthesia by CO₂ has been shown to provoke urine outflow through the excretory pores in onychophorans (Manton and Heatley, 1937; Lavallard and Campiglia, 1974). The animals appear stiff, the result of an increase in body wall muscle tonus. As a consequence, haemolymph pressure increases and its sampling is favoured.

CO₂-induced anaesthesia is usually less detrimental than that produced by ethyl ether. When properly dosed and considering the problem of excessive water loss, it may be employed successively at short intervals as the animals recover very quickly when the gas flow is interrupted. Rapid recovery is particularly well suited for experiments of short duration.

The factors underlying rate of water loss are complex; however, the saturation deficit of the air and the humidity gradient between the evaporating surface and the air play an important rôle. The experimental conditions necessary to induce anaesthesia by cold produced a decreased saturation deficit of the air near the animal, resulting in a weaker humidity gradient which would reduce water loss. Another factor possibly reducing evaporation rate could be reduced water loss from the respiratory pathways due to a decrease in metabolism as a result of the lower body temperature.

Anaesthesia by cold is additionally convenient because complete immobilisation occurs within a few seconds and provokes neither increase nor decrease in muscle tonus. Thus, neither external form nor haemolymph pressure change. The absence of peristaltic body waves is favourable for the injection of solutions as the risk of back-flow and subsequent fluid loss is decreased. After cooling is discontinued, anaesthesia rapidly disap-

pears, without side effects, permitting successive periods of anaesthesia at short intervals. Although this is also possible with CO₂-induced anaesthesia, cold anaesthesia is more recommendable in view of the resultant lower water loss. The disadvantage of cold anaesthesia is that the animal's ventral surface must be cooled directly below the nerve chord thus limiting manipulation to dorsal surface.

To maintain water balance during anaesthesia, an onychophoran should be kept in conditions presenting a slight water vapour saturation deficit and the body should, whenever possible, be partially surrounded by moist cotton wool.

ACKNOWLEDGEMENTS. — This study was partially supported by FINEP (Financiadora de Estudos e Projetos). Appreciation is extended to Dr. John C. McNamara for helpful suggestions and revising the English text.

REFERENCES

- CAMPIGLIA, S., 1976. The blood of *Peripatus acacioi* Marcus and Marcus (Onychophora). III. The ionic composition of the haemolymph. *Comp. Biochem. Physiol.*, **54A**: 129-133.
- CAMPIGLIA, S., 1981. Aspectos do equilíbrio hidromineral em *Peripatus acacioi* Marcus e Marcus (Onychophora) com enfoque sobre as funções dos nefridios. Tese de Livre-Docência, Universidade de São Paulo, Brasil, 154 p.
- CAMPIGLIA, S., and R. LAVALLARD, 1978. Pression hydrostatique de l'hémolymph chez *Peripatus acacioi* Marcus et Marcus (Onychophore). *Bol. Fisiol. Animal, Univ. S. Paulo*, **2**: 9-22.
- DODDS, S.E., and D.W. EWER, 1952. On the rate of water loss of *Peripatopsis moseleyi* Wood-Mason. *Ann. Natal Mus.*, **12** (2): 275-278.
- LAVALLARD, R. and S. CAMPIGLIA, 1974. *Peripatus acacioi* Marcus et Marcus, Onychophore du Brésil. A. R. Devez réalis. Films sci. méd. fr., Dir. gén. Rel. cult. sci. tech., Paris, 1974-1975: p. 131.
- LAVALLARD, R. and S. CAMPIGLIA, 1975. Contribution à la biologie de *Peripatus acacioi* Marcus et Marcus (Onychophore). IV. Elevage au laboratoire. *Ci. e Cult. São Paulo*, **27**: 549-556.
- LAVALLARD, R., S. CAMPIGLIA, E.A. ALVARES, and C.M.C. VALLE, 1975. Contribution à la biologie de *Peripatus acacioi* Marcus et Marcus (Onychophore). III. Etude descriptive de l'habitat. *Vie Milieu*, **25**(C): 87-118.
- MANTON, S.M., and N.G. HEATLEY, 1937. Studies on the Onychophora. II. The feeding, digestion, excretion, and food storage of *Peripatopsis*. *Phil. Trans., Ser. B*, **227**: 411-464.
- MANTON, S.M., and J.A. RAMSAY, 1937. Studies on the Onychophora. III. The control of water loss in *Peripatopsis*. *J. exp. Biol.*, **14**: 470-472.
- MARCUS, E. and E. MARCUS, 1955. A new *Peripatus* from Minas Gerais, Brazil, *An. Acad. Bras. Ci.*, **27**: 189-193.

A SYMBIOSIS BETWEEN *PARACALLIACTIS MEDITERRANEA* N.SP. (ANTHOZOA-ACTINIARIA) and *PAGURUS VARIABILIS* A. MILNE-EDWARDS AND BOUVIER

Donald M. ROSS and Mauricio O. ZAMPONI *

Department of Zoology, University of Alberta,
Edmonton T6G 2E9, Canada

* Depto. Biología, Universidad Nacional
de Mar del Plata, Funes 3252.7600 Mar del Plata, Argentina

SYMBIOSE
COMPORTEMENT
ACTINIES
PAGURES

RÉSUMÉ. - Une Actinie symbiotique recueillie pour la première fois en Méditerranée a été identifiée comme une espèce nouvelle, *Paracalliactis mediterranea*. Elle a été trouvée sur des coquilles occupées par *Pagurus variabilis* A. Milne-Edwards et Bouvier. Aucun comportement orienté vers *Paracalliactis* n'a été observé chez des Pagures hôtes, mais des Actinies détachées de leur hôte se montraient actives, grimpant et se fixant à des coquilles. Au cours d'expériences dans lesquelles on a présenté des coquilles à des Actinies fixées à des roches, environ deux tiers de celles-ci se sont attachées ou ont essayé de se fixer aux coquilles. Il est donc permis de conclure que le comportement de l'Actinie constitue la base de cette symbiose, et que cette dernière est comparable à celle existant entre *Calliactis parasitica* et *Pagurus bernhardus*.

SYMBIOSIS
BEHAVIOUR
ACTINIANS
PAGURIDS

ABSTRACT. - A symbiotic actinian not previously recorded in the Mediterranean has been identified as a new species, *Paracalliactis mediterranea*. It was found on shells occupied by *Pagurus variabilis* A. Milne-Edwards and Bouvier. No activity of the pagurid host towards *P. mediterranea* was observed but the detached actinian showed an active behaviour pattern, clinging to shells and settling thereon. In tests in which shells were presented to actinians on stones, about two-thirds of the actinians transferred or attempted to transfer to the shells. It is concluded that this symbiosis is based on the response of the actinians to shells and is comparable with the symbiosis between *Calliactis parasitica* and *Pagurus bernhardus*.

INTRODUCTION

In studying symbioses between actinians and pagurids at the Laboratoire Arago, Banyuls-sur-Mer, in 1977-78, one of us (D.M.R.) found an association not previously described. A small actinian, whose color ranged from dead white to speckled grey, was collected in

water of several hundred metres depth on shells occupied by specimens of *Pagurus variabilis* A. Milne-Edwards and Bouvier (Plate I, A, B, C). At first, when examined alive, the pagurids were thought to be juveniles of the more common species, *Pagurus alatus* Fabricius, frequently collected at Banyuls with the actinian *Calliactis parasitica* living on their shells (Plate I, D). The two species have often been confused in the past.

With the descriptions of Milne-Edwards and Bouvier (1892), Selbie (1921) and Zariquiey Alvarez (1946; 1968) preserved specimens were positively identified as *P. variabilis*.

There was no record of this symbiosis or of the occurrence of this actinian at Banyuls or elsewhere in the Mediterranean. The examination of living specimens suggested that the anemone might be a species of *Paracalliactis*. The study of preserved specimens confirmed this and it was identified as a new species, *Paracalliactis mediterranea*. It was fortunate that in this case, both of the living symbionts were available for study. This paper reports the results of our observations on both living and preserved material.

MATERIAL AND METHODS

Twenty-three of the symbiotic actinians were collected between November 1977 and March 1978 by the laboratory vessel "Lacaze-Duthiers". These were maintained without loss in aquaria together with their pagurid hosts until the research was completed in May 1978. Pagurids and actinians were both fed small pieces of mussel twice weekly. Most of the actinians were removed at various times from the shells of their hosts and settled on stones or glass. In this state their behavioral interactions with the pagurids and their responses to shells could be studied. Twelve surviving specimens were prepared in 10% formalin in sea water for morphological examination and identification.

19 of the 23 actinians collected were found on 17 shells from various gastropods (e.g. *Nassa mutabilis*) inhabited by *P. variabilis*; 2 more came up on empty shells, which had probably been vacated by their occupants during the trawling. The length of these shells ranged from 18 to 60 mm (measured from the apex to the outside rim of the aperture). 18 of these specimens were taken in two trawls at two locations: 8 anemones on 6 shells (the first specimens obtained) came from one trawl sorted by students from the University of Zurich and said to have been taken about 15 km SE of Banyuls at 200 m depth; the other trawl containing 10 anemones on 9 shells was taken by D.M.R. 25 km ESE of Banyuls at a depth of 400 m. Trawls in other locations over a wide area brought up only 3 more specimens, all on *P. variabilis*. No *P. variabilis* were collected which did not have the actinian on their shells. These data suggest that the symbiosis is a normal feature of *P. variabilis* in this area. The two single trawls that brought up 6 and 9 *P. variabilis* suggested that there are local aggregations of this pagurid at certain places.

The two remaining specimens that bring the total to 23 were found on the shell of a single *Dardanus arrosor* which also carried 4 *C. parasitica*. Since hundreds of *D. arrosor* were collected in the course of the research and only one carried this small actinian, we regard this as a chance occurrence.

RESULTS

Identification of *Paracalliactis mediterranea* n.sp.

When disturbed, our specimens discharged acontia so, in establishing their identity, the Hormathiidae were considered first. This Family includes most of the acontiate actinians that live with pagurids. Not having deformed pedal disks ruled out the genus *Adamsia*, leaving the two genera *Calliactis* and *Paracalliactis* as prime candidates. Carlgren (1949) described the genera *Calliactis* and *Paracalliactis*; Hand (1975) summarized and extended Carlgren's descriptions in his study of two species of these genera in New Zealand; Doumenc (1975) worked on collections of actinians from the North Atlantic including 3 species of *Paracalliactis* which were described in detail.

Absence of cinclides is a fairly reliable means of distinguishing a species of *Paracalliactis* from *Calliactis* (Hand, 1975). In our specimens all the acontia emerged from the mouth when the animal closed tightly under pressure; they never made their exits from the column as in species with cinclides. It is true, as Hand (1975) pointed out, that the presence of cinclides in some of the less well known species of *Calliactis* has not been confirmed but they are very conspicuous in the common *C. parasitica*, *C. tricolor* and *C. polypus*. They are present though much less conspicuous in *C. conchicola* (Hand, 1975). Therefore the absence of cinclides points to *Paracalliactis* as the more likely genus to which these specimens may be assigned.

We thought it possible that our specimens might belong to one of the North Atlantic species of *Paracalliactis* reviewed by Doumenc (1975), *P. stephensoni* Carlgren, *P. michaelsarsi* Carlgren and *P. azorica* Doumenc. Indeed, they shared so many features with *P. stephensoni* that at first we were inclined to assign them to that species. But Doumenc (1975) described *P. stephensoni* as an abyssal species and it seemed from his description that the tubercles were more conspicuous in *P. stephensoni* than in our specimens. Finally data on the cnidom in the anemones in our collection ruled out their identity with any of the North Atlantic species. We therefore assigned our specimens to a new species, *Paracalliactis mediterranea*. The type specimen is deposited in the collection at the Laboratoire Arago, Banyuls-sur-Mer.

Paracalliactis mediterranea sp. nov.

(Fig. 1 and 2. Plate I.)

Nine preserved specimens were used for morphological examination. Their column heights were 1.0-2.5 cm, the diameters of the oral disks, 0.7-2.2 cm and the diameters of the pedal disks, 0.9-2.5 cm.

Column. Divisible into *scapus* and *scapulus*; scapulus translucent and mesenteries visible within; scapus with non-adherent-verrucae irregularly distributed; single co-

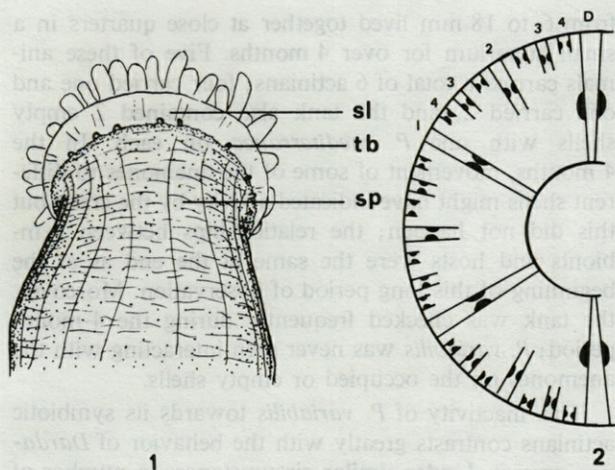


Fig. 1. — 1, *Paracalliactis mediterranea*. Preserved specimen from Banyuls drawn to show rough texture of scapus (sp), smooth, thin translucent scapulus (sl) and small irregularly placed tubercles (tb) at junction of scapus and scapulus. 2, *P. mediterranea*. Diagrammatic half section at level of pharynx to show two pairs of directive mesenteries (D) and examples of the four cycles (1, 2, 3, 4) and their retractor muscles.

rona of tubercles sometimes visible at scapus-scapulus boundary. According to Doumenc (1975) tubercles are a variable feature of *P. stephensoni* which he collected between latitudes 38° and 55° N and longitudes 08° and 13° W in the Atlantic. In our specimens, the tubercles on the corona when present were smaller than those described by Doumenc (Fig. 1). Also in most specimens they did not form a complete corona; in some cases it was difficult to decide whether these structures were tubercles as described by Carlgren (1928) and Doumenc (1975) or outliers of the uppermost series of verrucae found on the scapus. Hand (1975) described "weakly to well-developed" tubercles on *Paracalliactis rosea* which formed a complete corona only in larger animals.

Tentacles. Arranged in 3 cycles and all of same length; numbers approximately 60.

Oral Disk. Virtually colorless; tentacles not invading the central area.

Base. Circular in outline in regions of limbus; tightly adhering mucus often causing base and lower column to assume dark grey color and to feel rough to the touch because of adhering debris.

Pedal Disk. Transparent and revealing arrangement of mesenteries within.

Mesenteries. Arranged in 4 cycles with a total of 48 pairs following the formula 6-6-12-24; Cycle 1 perfect and sterile with 2 pairs of directives; Cycles 2 and 3 imperfect and fertile; Cycle 4 small and sterile (Fig. 2).

Muscles. Retractors diffuse and circumspect; parietobasilar developed and symmetrical; sphincter mesogloal, diffuse and divided into 2 zones, one with large alveoli and spaces for mesogloal tracts and the other with small round alveoli.

Acontia. White, long and coiling on their axes; located on mesenteric Cycles 2 and 3.

Cnidom :

Tentacles :

- 12.4-14.5 μ \times 3.2-9 μ spirocysts
- 21.3-22.5 μ \times 1.8-2.5 μ basitrichs
- 7.4- 8.2 μ \times 2.7-3.2 μ atrichs
- 20.5-22.7 μ \times 3.2-4.2 μ microbasic b-mastigophores

Actinopharynx :

- 10.3-12.5 μ \times 1.9-2.5 μ spirocysts
- 6.3- 7.5 μ \times 2.9-3.5 μ atrichs
- 14.3-16.2 μ \times 2.1-3.0 μ microbasic b-mastigophores
- 24.0-32.0 μ \times 3.4-4.5 μ microbasic p-mastigophores

Column (scapus) :

- 10.0-14.0 μ \times 3.5-4.0 μ spirocysts
- 23.0-25.0 μ \times 2.7-3.2 μ basitrichs
- 8.3- 9.2 μ \times 1.5-3.2 μ atrichs
- 24.0-24.5 μ \times 5.4-6.1 μ microbasic b-mastigophores

Mesenteric filaments :

- 9.4-10.1 μ \times 3.2-3.9 μ spirocysts
- 8.2- 9.1 μ \times 2.2-2.9 μ basitrichs
- 6.1- 6.9 μ \times 5.4-6.1 μ atrichs
- 13.2-14.5 μ \times 5.3-6.1 μ microbasic b-mastigophores
- 23.2-24.5 μ \times 7.6-8.1 μ microbasic p-mastigophores

Acontia :

- 5.4- 5.9 μ \times 3.6-4.2 μ basitrichs

Spirocysts, atrichs and mastigophores were discharged when measured, basitrichs were intact.

In contrast with these data, *P. stephensoni* lacks atrichs and microbasic b-mastigophores, it has basitrichs of two kinds in the actinopharynx, it has no basitrichs in the filaments and few of the capsular dimensions correspond (cf. Doumenc, 1975).

Dechancé and Dufaure (1959) described a small white actinian symbiont of *Anapagurus laevis* in the Western Mediterranean which they named *Paracalliactis lacazei*. But this animal possessed cinclides and also a fosse, features lacking in *Paracalliactis* as defined by Carlgren (1928). For these reasons Hand (1975) doubted that this animal is a *Paracalliactis*.

Behavior of Pagurus variabilis towards Paracalliactis mediterranea

From our collections of *P. mediterranea* in the vicinity of Banyuls we conclude that this actinian is normally a symbiont only on *P. variabilis*. It has not been found on *Pagurus alatus* or on *Paguristes oculatus*, both of which carry *Calliactis parasitica* at Banyuls and only two found on *Dardanus arrosor*. Therefore, if behavioral interactions are to be demonstrated between this pair of species, they should be sought in *P. variabilis*.

We have not been able to demonstrate an active behavior pattern by *P. variabilis* toward *Paracalliactis*. Thus 6 *P. variabilis* whose carapace lengths ranged

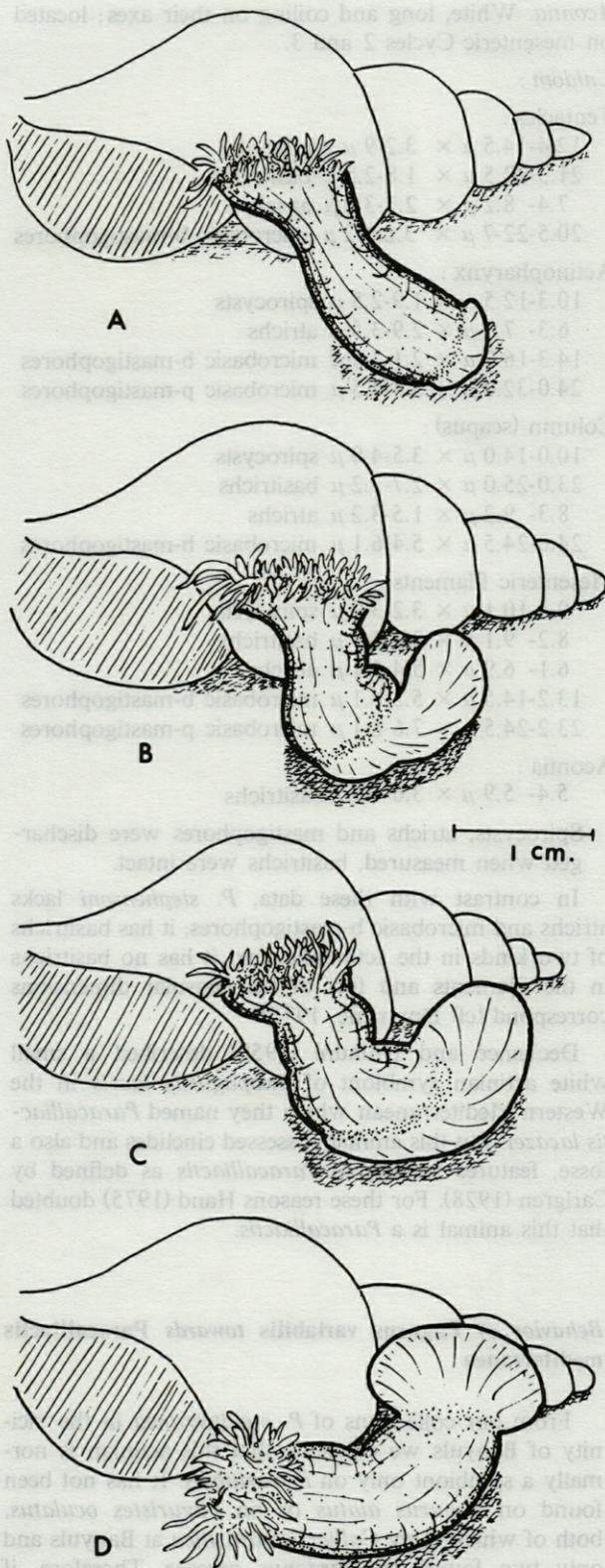


Fig. 2. — Detached *P. mediterranea* climbing on a shell. A, tentacles clinging and pedal disk becoming mobile (4 min). B, pedal disk expanded unilaterally with "tongue" directed towards shell (6 min). C, expanded pedal disk close to shell after two approaches and retreats (15 min). D, pedal disk settling on shell after two more approaches and one retreat; tentacles free of shell and column assuming erect position (32 min).

from 6 to 18 mm lived together at close quarters in a small aquarium for over 4 months. Five of these animals carried a total of 6 actinians; four carried one and one carried 2, and the tank also contained 2 empty shells with one *P. mediterranea* on each. In the 4 months, movement of some of the anemones to different shells might have indicated activity by the crabs but this did not happen; the relationships between symbionts and hosts were the same at the end as at the beginning of this long period of observation. Moreover, the tank was checked frequently during the 4-month period; *P. variabilis* was never seen interacting with the anemones on the occupied or empty shells.

This inactivity of *P. variabilis* towards its symbiotic actinians contrasts greatly with the behavior of *Dardanus arrosor*. Under similar circumstances, a number of *D. arrosor* in a confined space frequently display activity towards their actinian symbionts (*Calliactis parasitica*). They interact with one another to bring about transfers of anemones, especially from empty shells (Ross, 1979).

Ten trials were carried out in which single *P. mediterranea*, living on stones and other non-shell surfaces, were placed in small vessels with single *P. variabilis*. The pagurids encountered the actinians either in moving about or when the actinians were moved into contact with their antennae, chelipeds or pereopods. In these situations, *P. variabilis* either remained in contact and inactive or moved away without reacting in any way. By contrast, when *D. arrosor* encounters *Calliactis* on a stone, it usually begins at once to transfer the anemone to its shell. Other species occurring at Banyuls that carry *Calliactis* on their shells, *P. alatus* and *Paguristes oculatus*, also transfer *Calliactis* to their shells but by special behavior patterns which are less active and less consistent than *D. arrosor* (Ross, unpublished observation).

Behavior of Paracalliactis mediterranea in response to shells

Trials were also carried out in which detached *P. mediterranea* were brought into contact with *Nassa* shells on which our specimens were found. In 8 cases in 10 trials, the detached anemone behaved like most other symbiotic anemones, clinging to the shell and climbing upon it (Fig. 2). In some respects this response of *P. mediterranea* to shells differed from that of *Calliactis* spp. as described by Ross (1974) and from that of *Paracalliactis japonica* Carlgren as described by Ross and Wada (1975). The column of *P. mediterranea* appeared less flexible than in other species and kinks were seen during its flexions. Its distinctive feature was an asymmetrical inflation of the pedal disk producing a tongue-like extension as a means of searching for and adhering to the shell (Fig. 2B). *P. mediterranea*, like *P. japonica*, underwent a series of flexions and inflations, pausing and retreating between each until the extended tongue of the pedal disk contacted and stuck to the shell (Fig. 2 C, D).

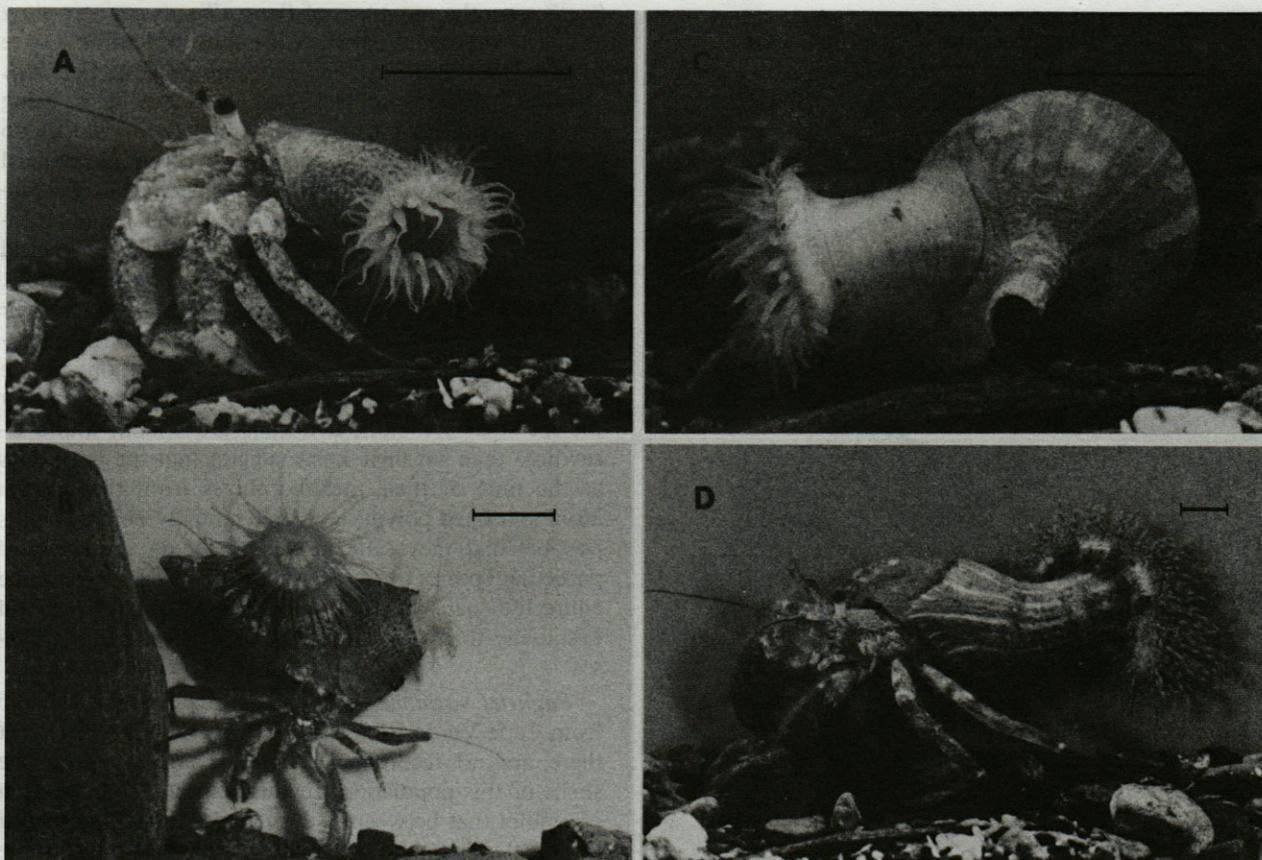


PLATE 1. — A and B, *P. mediterranea* on shells occupied by *Pagurus variabilis*, and C, on unoccupied shell. D, *Calliactis parasitica* on shell occupied by *P. alatus*. Scales: 1 cm.

P. mediterranea on occasion also transferred from other surfaces to shells; in 12 presentations, 5 successful and 3 partial or abortive transfers occurred. In 4 cases, the typical clinging and detachment movements were absent. Fig. 3 shows several stages in one of the transfers. Repeated searching movements by the inflated pedal disk, with changes in direction and in the anchorage on the shell, occurred over a long period (not less than 60 min and in one case 160 min). These observations show that *P. mediterranea*, like most other symbiotic actinians, possesses a behavior pattern by which it responds to shells and settles on them preferentially. The response is more capricious and slower than in the more active *C. parasitica*. Like most of these symbiotic actinians examined so far, *P. mediterranea* shows some features in its shell climbing that are peculiar to this species.

DISCUSSION

This paper reports the occurrence of another actinian-pagurid symbiosis and presents data on the behavioral interactions of the two partners. These data

should be examined against the background of other data which exist already on some 20 symbioses of this type. A number of inferences can be drawn from the information presented above.

Like other symbiotic actinians, *Paracalliactis mediterranea* is not exclusively species-specific in its choice of hosts since it was found also on *D. arrosor*. *P. stephensoni* also has been found on 2 different hosts in the North Atlantic. Even though only a small number of *P. mediterranea* has been collected in the area sampled, it seems from these and other examples that a symbiotic actinian can associate with any pagurid that is suitable in size, habits and location. A pagurid that actively picks up actinians (like *Dardanus arrosor*) can facilitate the establishment of a symbiosis; symbioses of this type are the most widespread and conspicuous. But the symbiosis of *P. mediterranea* with *P. variabilis* presents another case (like *C. parasitica* and the adult *Pagurus bernhardus*) in which the pagurid host is indifferent to the actinian. One must conclude that the actinian establishes the association by settling preferentially on the pagurid's shell. Probably this is a case of phoresy in which the actinian has the advantage of transport and of a firm elevated perch. The pagurid possibly gains some protection from predators but apparently this is

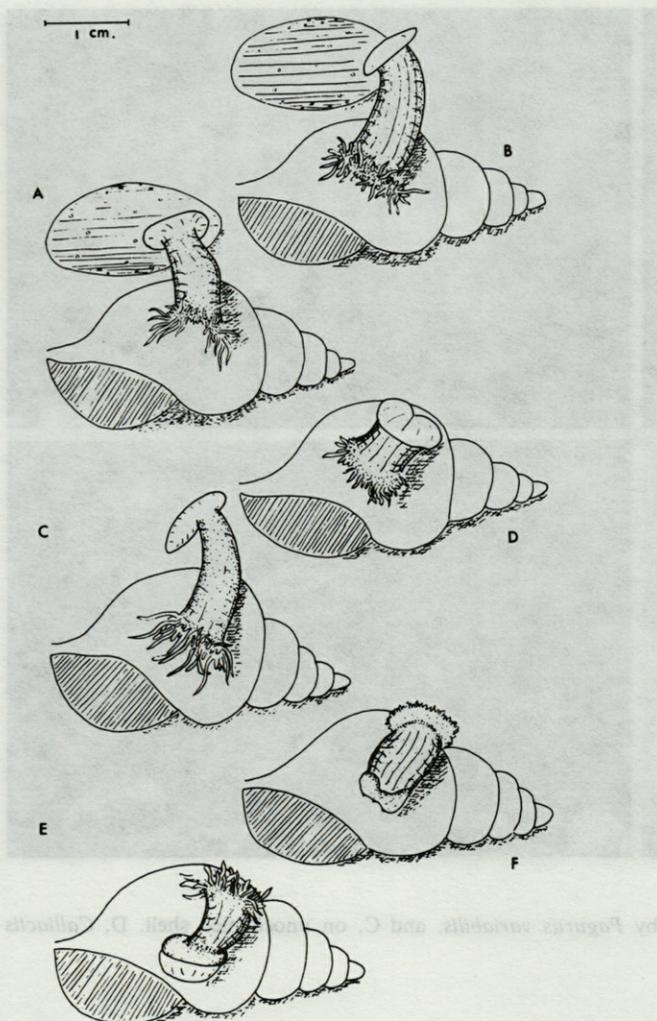


Fig. 3. — *P. mediterranea*. Transfer from stone to shell. A, initial response of tentacles to shell while still firmly settled on stone (3 min). B, pedal disk detached from stone (8 min). C, excentric tongue-like swelling of pedal disk in direction of shell (11 min). D, pedal disk in retreat phase after two approaches to shell failed to make contact; note groove between two swellings on pedal disk (18.5 min). (Two changes of direction and re-siting of tentacles between D and E). E, margin of pedal disk in contact with shell and beginning to adhere (43 min). F, later stage in settlement on shell. One pedal edge adhering while opposite edge curls over after tentacles have released hold and animal begins to assume upright position (63 min).

fortuitous in this case and not due to any action of its own to acquire actinian partners.

This is the third species of *Paracalliactis* whose behavior has been studied in relation to its association with the hermit crab on which it lives. Compared with *Cal-*

liactis spp., the responses of *Paracalliactis* spp. are slow and less well coordinated. None show the same degree of relaxation and flexibility that one finds in *Calliactis* when it responds to the shell or when it is being manipulated by a pagurid. Individual *Paracalliactis* do not relax and detach in response to gentle mechanical stimulation as *Calliactis* does (Ross, personal observation). However, large detached *P. japonica* remain tightly closed and unresponsive to shells except when held and palpated by one of the pagurids, e.g. *Dardanus* spp., that customarily detach and transfer *Calliactis* to their shells. The gap in all these studies is our lack of knowledge of the earliest stages in the formation of the association. Many features of these symbioses (especially the fact that symbiotic actineans are seldom found elsewhere than on their hosts suggest that the anemones at the time of their metamorphosis from the planula larva to a fixed polyp, settle preferentially on shells of particular species (Ross, 1980). Information covering the entire life spans of pagurid-actinian associations should eventually throw light on these aspects of such symbioses.

Pagurus variabilis is found in the Eastern Atlantic from Cape Verde Islands to Norway (Selbie, 1921). Yet there are no records of symbiotic anemones on the shells of this population. In this respect the association resembles that between *P. bernhardus* and *C. parasitica* in that the anemone lives with the pagurid only in one section of the pagurid's range. This suggests that the symbiosis benefits the pagurid only marginally if at all, a point that is supported by the pagurid's indifference to the anemone in laboratory trials. On the other hand, since *Paracalliactis mediterranea* has not been found living apart from pagurids, it can be argued that the association is beneficial to it and that in this case, as with *C. parasitica*, the anemone's response to shells is the primary factor in establishing the association.

ACKNOWLEDGMENTS. — One of us (D.M.R.) acknowledges with thanks the help received from the following persons and organizations: (1) The Director and staff of the Laboratoire Arago for space, facilities and helpful assistance during a visit to the laboratory from September, 1977 to April, 1978; (2) The administrators of the scheme for scientific exchange between Canada and France for an award from the fund to support Canadian scientists engaged in research in France; (3) Dr. Patsy McLaughlin of Florida International University, Miami, U.S.A.; for assistance in identifying *Pagurus variabilis*. (4) The Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada for operating grant (No. A-1445) which provided general support for this project including a salary to M.O.Z. as a post-doctoral assistant during a visit to Canada from Argentina.

REFERENCES

- CARLGREN, O., 1928. Actiniaria der Deutschen Tiefsee - Expedition, Wiss. Ergebn. D. Deutschen Tiefsee Exped., **22** : 123-266.
- CARLGREN, O., 1949. A survey of the Ptychodactiaria, Corallimorpharia and Actiniaria. *Kgl. Sv. Vetenskapakad., Handl.*, **1** : 1-121.
- DECHANCÉ, M. and J.-P. DUFAURE, 1959. Une nouvelle association entre une Actinie et un Pagure. *C.R. hebdomadaire Acad. Sci., Paris*, (D) **249** : 1566-1568.
- DOUMENC, D., 1975. Actinies bathyales et abyssales de l'océan Atlantique nord. Familles des Hormathiidae (genres *Paracalliactis* et *Phelliactis*) et des Actinostolidae (genres *Actinoscyphia* et *Sicyonis*). *Bull. Mus. natn.Hist. nat., Zool.* (3), n° 287, **197** : 157-206.
- HAND, C., 1975. Descriptions of two New Zealand sea anemones (Actiniaria : Hormathiidae). *N.Z. Jnl. Mar. Freshw. Res.*, **9** : 493-507.
- MILNE-EDWARDS, A. and E.L. BOUVIER, 1892. Observations préliminaires sur les Paguriens recueillis par les expéditions du *Travailleur* et du *Talisman*. *Ann. Sci. nat. zool., Biol. anim.* (7) **13** : 185-226.
- ROSS, D.M., 1974. Behavior patterns in association and interactions with other animals. In : *Coelenterate Biology. Reviews and Perspectives*. L. Muscatine and H. Lenhoff Eds., p. 181-312. Academic Press, New York.
- ROSS, D.M., 1979. 'Stealing' of the symbiotic anemone, *Calliactis parasitica*, in intraspecific and interspecific encounters of three species of Mediterranean pagurids. *Can. J. Zool.*, **57** : 1181-1189.
- ROSS, D.M., 1980. Post-metamorphic life history of the symbiotic anemone *Calliactis parasitica* (Couch). In : *Coelenterate Morphogenesis and Cell Biology*. P. Tardent and W. Schmid Eds., p. 281-312. Elsevier North-Holland Biomedical Press, Amsterdam.
- ROSS, D.M., and T. WADA, 1975. The behavior of actinians in symbiotic association with pagurids in Japan. *Can. J. Zool.*, **53** : 1735-1748.
- SELBIE, C.M. 1921. The Decapoda Reptantia of the Coasts of Ireland. Part. II. Paguridea. Fisheries, Ireland, Sci. Invest., I, p. 1-67;
- ZARIQUIEY ALVAREZ, R., 1946. Crustáceos Decápodos Mediterráneos. Publicaciones sobre Biología Mediterránea II, 181 pp. Instituto Espanol de Estudios Mediterráneos, Barcelona.
- ZARIQUIEY ALVAREZ, R., 1968. Crustáceos Decapodos Ibéricos. Investigación Pesquera, **32**, 510 p., Barcelona.

RELATIONS ENTRE L'ACTIVITÉ LOCOMOTRICE ET LE MÉTABOLISME RESPIRATOIRE DE *NIPHARGUS RHENORHODANENSIS* (AMPHIPODE HYPOGÉ) EN FONCTION DE DIFFÉRENTES CONDITIONS EXPÉRIMENTALES

J. MATHIEU

Hydrobiologie et Ecologie souterraine,
L.A. C.N.R.S. n° 367 « Ecologie des Eaux douces »,
Université Claude Bernard, 43, bd du 11 Novembre 1918
69622 Villeurbanne Cedex - France

MÉTABOLISME
ACTIVITÉ
AJUSTEMENTS

RÉSUMÉ. - Le métabolisme respiratoire en liaison avec l'activité locomotrice est étudié sur deux populations de *Niphargus rhenorhodanensis*. Cette activité est mesurée avec le nombre et avec l'amplitude moyenne des déplacements des individus. Les expériences sont faites pour différentes conditions thermiques. Les relations simples entre la consommation d'oxygène et la masse ou la consommation et l'activité se traduisent par des corrélations positives parfois faibles. La variabilité des résultats reste cependant forte. C'est pourquoi un modèle plus complexe qui prend en compte à la fois la masse et l'activité est proposé. L'ajustement des valeurs individuelles à ce nouveau modèle montre une diminution de la variabilité. Néanmoins, d'autres facteurs d'ordre expérimentaux, écologiques ou physiologiques interviennent aussi dans la respiration et expliquent cette variabilité.

METABOLISM
ACTIVITY
ADJUSTMENTS

ABSTRACT. - Respiratory metabolism and locomotor activity were studied together in two populations of *Niphargus rhenorhodanensis*. This activity was measured either in connection with the number or with the amplitude of individuals movements. Experiments were conducted in different temperature conditions. Relations between consumption and weight on the one hand, between oxygen consumption and activity on the other hand demonstrate positive but sometimes weak correlations. The variability of the results remains high. A more complicated pattern which takes into account both weight and activity is proposed. Adjustments of individual results to this new model show a decrease in the variability. However, experimental, ecological or physiological conditions also influence the respiration and explain this variability.

Le métabolisme respiratoire mesuré par la consommation d'oxygène chez *Niphargus rhenorhodanensis*, dépend de nombreux facteurs, en particulier de la masse de l'individu. Cette dépendance se traduit par une relation simple et classique de la forme $Y = aM^b$. La pente « b » qui caractérise cette relation, peut varier chez les Crustacés : elle a généralement une valeur comprise entre 0,67 et 1 (Wolvekamp et Waterman, 1960). La première valeur implique une proportionnalité de la

consommation avec la surface du corps alors que la seconde l'implique avec la masse. Cette règle, qui permet d'expliquer une partie de la variabilité de la consommation d'oxygène, s'applique, avec certaines réserves, à 2 populations de *Niphargus* originaires de 2 biotopes différents (Mathieu, 1973 ; 1982 ; 1983a). L'une provient du domaine karstique, l'autre du domaine phréatique. Par rapport à la plupart des espèces citées dans la littérature, la pente « b » de ces animaux souterrains est

faible chez les témoins. Comme chez d'autres Amphipodes (Opalinski et Jazdzewski, 1978), elle est inférieure à 0,67. En fait elle dépend beaucoup des conditions expérimentales de température et varie dans de grandes proportions. En dehors de *Niphargus* (Mathieu, 1982; 1983a) de telles observations ont été faites, entre autres, par Vernberg et Vernberg (1966) avec le crabe *Uca*, par Newell et col. (1976) avec l'Isopode *Ligia oceanica*. Ces résultats laissent présager l'existence d'une action antagoniste entre la masse et la température sur le métabolisme respiratoire. Classiquement, la température a aussi une influence directe très forte sur la respiration. C'est ce qui a pu être montré sur les deux mêmes populations de *Niphargus* (Mathieu, 1982; 1983a).

Cependant, même en tenant compte de ces causes, la variabilité de la consommation d'oxygène reste forte. C'est pourquoi il devient important de savoir si un autre facteur n'en serait pas à l'origine. L'activité locomotrice mesurée chez cette espèce est également liée à la consommation d'oxygène, par une relation simple de la forme $Y = cA + d$ (modèle proposé par Mathieu en 1980 pour l'étude d'individus testés à 11 °C dans différentes conditions expérimentales), mais l'ajustement à ce modèle des valeurs observées, montre des coefficients de corrélation assez faibles.

En fait, s'il est possible d'établir une telle relation, il est difficile de connaître la participation de cette activité dans la quantité d'oxygène consommée par les animaux. Elle est en général faible. C'est ce que supposent Foulds et Roff (1975) sur *Mysis relicta*. Opalinski (1974) arrive aux mêmes conclusions pour l'Amphipode *Paramoera walkeri* et pense que les changements de température ont une influence beaucoup plus grande sur le métabolisme.

C'est toutefois en partant de l'hypothèse que le métabolisme est dépendant de la masse et de l'activité, qu'un modèle relativement simple est proposé pour essayer de minimiser la variabilité individuelle et de connaître la part qui revient à chacun de ces facteurs dans la consommation d'oxygène.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Deux populations de *Niphargus rhenorhodanensis* sont comparées. L'une, phréatique, provient des canaux de drainage de la forêt de Chassagne près de Chalamont (Ain), l'autre, karstique, est originaire de la grotte du Cormoran près de Torcieu (Ain) (Ginet et Mathieu, 1968; Mathieu, 1981).

Les animaux karstiques ont été récoltés en automne et au printemps (Mathieu, 1983a), les animaux phréatiques l'ont été en hiver et au printemps, au moment de la mise en eau des canaux (Mathieu, 1982).

La température de l'eau phréatique est variable en fonction des saisons (des relevés ont pu être faits de 4 à 16 °C) avec une amplitude journalière qui peut atteindre

4 °C, alors que celle du domaine karstique est très stable (11 °C).

La mesure simultanée de la consommation d'oxygène et de l'activité locomotrice a été décrite par Mathieu (1980). Cette activité est évaluée par le nombre horaire de déplacements (N), ainsi que par l'amplitude des mouvements (Q) dans les cuves à respiration. Les séries d'expériences sont conduites avec un seul individu mâle, adulte, au stade d'intermue C (exception faite pour une série menée avec 3 animaux par cuve).

Les températures expérimentales ont été choisies en fonction :

- des conditions thermiques moyennes des biotopes (environ 11 °C);
- des températures intermédiaires entre cette dernière (11 °C) et celle proche de la létalité (23 °C) (Ginet et Mathieu, 1968).

Les expériences ont été faites, soit directement à la température (11, 15, 19 et 23 °C), soit après 48 h d'acclimatation à cette même température. Des tests après acclimatation pendant 48 h à une température de 4 °C supérieure à celle de l'expérience ont également été réalisés.

Les calculs concernant les relations entre :

- la consommation d'oxygène (Y) et la masse (M) ($Y = aM^b$), en microlitres par gramme de masse sèche et par heure $\mu\text{l/g}\cdot\text{h}$;
- la consommation d'oxygène (Y) et l'activité locomotrice (A) mesurée par N ou par Q ($Y = cA + d$), sont effectués par la méthode des moindres carrés. L'ajustement des valeurs observées au modèle complexe, tenant compte en même temps des deux modèles précédents ($Y = cA + d + aM^b$), a été réalisé sur l'ordinateur du laboratoire de Biométrie de l'Université Claude Bernard, grâce au programme conçu par A. Pavé.

RÉSULTATS

Participation de l'activité locomotrice dans la consommation d'oxygène de *Niphargus*.

Le modèle proposé, $Y = cA + d$, partant de l'hypothèse logique que plus l'activité est grande, plus la consommation d'oxygène est élevée, semble mal convenir lorsque cette consommation est ramenée à l'unité de masse : dans 28 cas sur 48, la valeur de la pente est négative et les coefficients de corrélation correspondants sont élevés (Tabl. I), parfois significatifs (il s'agit essentiellement d'expériences menées à 19 et 23 °C). De plus, qu'elle soit positive ou négative, cette pente a, la plupart du temps, une forte valeur absolue. Ceci indique que pour des valeurs de consommation variables, l'activité est sensiblement toujours la même.

Ces résultats mettent donc en évidence que la masse a une place prépondérante dans la consommation d'oxygène par rapport à l'activité locomotrice. Il est donc justifié de traiter globalement les résultats, afin de

connaître la part qui revient à chacun de ces deux facteurs.

Un modèle relativement complexe est proposé, qui tient compte des modèles simples précédents et qui fait intervenir en même temps les deux facteurs : masse et activité. Ce modèle est de la forme $Y = cA + d + xM^b$, pour lequel « Y » est la consommation d'oxygène évaluée, « A » la valeur de l'activité, « M » la valeur de la masse; « c », « d », « b » et « x » des constantes. L'ajustement des valeurs individuelles à ce modèle permettra de connaître dans quelle mesure les deux facteurs interviennent, quelles sont les interactions qui peuvent exister entre eux, ainsi que la part qui revient à chacun dans la consommation d'oxygène.

Les tableaux I et II récapitulent pour chaque expérience, les résultats de l'ajustement des différentes valeurs observées au modèle $Y = cA + d + xM^b$. Le calcul permet de connaître l'évaluation de la somme des carrés des écarts (SCE, c'est-à-dire de la dispersion) avant et après l'ajustement à cette fonction. Dans la majorité des expériences, on note une très forte diminution de cette dispersion (Tableau II).

Deux causes peuvent être à l'origine d'une faible diminution de cette dispersion : soit la SCE est très forte au départ et elle le reste après l'ajustement (c'est le cas de CHA 1/4 3i pour le nombre de déplacements N et celui de CHA 15-15 pour l'amplitude Q de ces déplacements), soit elle est déjà très faible au départ et les valeurs calculées restent pratiquement identiques à celles qui sont observées. Dans le premier cas, la formule ne suffit pas à expliquer les valeurs observées et il convient alors d'envisager l'action d'autres facteurs pour comprendre ces résultats.

Dans la mesure où, en traitant globalement les données, la dispersion observée lors des ajustements partiels se trouve réduite, on peut affirmer que, dans la plupart des expériences, le métabolisme respiratoire dépend de la masse (selon une fonction exponentielle) et de l'activité locomotrice (selon une fonction linéaire). Cet ajustement global permet de rendre compte de la participation relative de chacun des facteurs dans la consommation d'oxygène (Tabl. II). Cette formule ne reflète pas la réalité complète du phénomène et il convient de connaître la part qui revient à d'autres facteurs responsables de la dispersion, et non pris en compte dans le modèle proposé.

1. Cas des témoins

a) Dans la population karstique

Les individus sont peu actifs (12 déplacements/h en moyenne) avec toutefois des mouvements amples (Tabl. II). C'est alors la masse qui explique à elle seule la relation étudiée, la part qui revient à l'activité étant très légèrement négative. Cette négativité très faible résulte

du fait que, déjà, les relations partielles présentent des coefficients de corrélation bas et non significatifs (0,07 avec N et 0,31 avec Q ; Tabl. I). Traiter globalement les données n'améliore pas sensiblement la relation. Dans ce cas, l'activité locomotrice ne semble pas avoir grande influence sur la consommation d'oxygène.

b) Dans la population phréatique

— On retrouve une situation identique à celle des individus karstiques pour les expériences faites avec un intervalle de temps de 1/2 ou de 1 heure entre deux mesures. La participation de l'activité dans la consommation d'oxygène est très faible, voire nulle. Une valeur reste cependant inexplicée : celle correspondant à l'activité mesurée par l'amplitude des mouvements pour les témoins testés avec un intervalle de temps de 1 heure (-112,6 %).

— Dans le cas où les individus sont mesurés tous les 1/4 d'heure, la participation de l'activité dans la consommation d'oxygène est forte (40 % avec N et environ 71 % avec Q). Ce résultat corrobore l'hypothèse selon laquelle l'agitation de l'eau consécutive à la rotation de l'aimant de la cuve à respiration, répétée avec une fréquence trop grande, entraîne des mouvements de fuite de l'animal (Mathieu, 1982; 1983b). C'est, en effet, pour cette expérience que l'activité est la plus forte (N = 27, Q = 105) et que la consommation d'oxygène est la plus importante par rapport aux autres témoins testés individuellement (Mathieu, 1982).

— Pour les expériences où 3 individus sont testés en même temps, la participation de l'activité est forte lorsqu'elle est mesurée avec le nombre de déplacements, mais faible avec leur amplitude. Les animaux auraient ainsi des déplacements nombreux mais peu amples. Il faut souligner ici que l'ajustement est faible (la diminution de la SCE dans le cas de N n'est que de 7 % alors que la dispersion est grande), ce qui implique que placer plusieurs individus en expérience modifie leur consommation d'oxygène dans le sens d'une diminution. A une exception près, l'ajustement dans le cas des témoins serait meilleur lorsqu'on mesure l'activité par l'amplitude des mouvements.

2. Cas des autres expérimentations

Les résultats sont plus compliqués; aucune règle générale n'est établie.

La diminution considérable de la somme des carrés des écarts est le seul point commun à toutes les expériences, que l'activité soit mesurée par le nombre ou l'amplitude des déplacements. Le modèle proposé pour comprendre les variations des valeurs de la consommation d'oxygène, correspond donc, au moins pour partie, à une réalité d'ordre physiologique. La part relative qui revient soit à la masse, soit à l'activité, dans la consommation d'oxygène, varie toutefois en fonction des expériences.

Tabl. I. - Consommation d'oxygène (en $\mu\text{l}/\text{gs.h}$) et activité locomotrice de *Niphargus*. CHA : individus de la population phréatique de Chalamont. COR : individus de la population karstique de la grotte du Cormoran. A : activité locomotrice exprimée par le nombre de mouvements (N) ou par l'amplitude des mouvements (Q). \bar{M} : masse moyenne des individus de chaque expérience. n : nombre de mesures individuelles. \bar{Y} obs : valeur moyenne de la consommation d'oxygène observée lors de chaque expérience. \bar{Y} (N) : valeur moyenne de la consommation d'oxygène calculée après l'ajustement des résultats au modèle $Y = cA + d + aM^b$ en utilisant le nombre horaire de déplacements N. \bar{Y} (Q) : idem en utilisant Q. c (N) et r (N) : valeurs des pentes et

	\bar{M} (mg)	n	\bar{Y} obs	\bar{Y} (N)	\bar{Y} A=0 (N)	\bar{Y} (Q)	\bar{Y} A=0 (Q)	c (N)	r (N)	c (Q)	r (Q)
CHA 1/4 li	2.208 ± 0.33	12	1255 ± 158	1481	1444	1187	1090	0.90	0.06	0.72	0.23
CHA 1/4 3i	7.286 ± 1.42	22	974 ± 207	1680	919	933	588	8.35	0.21	1.66	0.08
CHA 1/2	1.509 ± 0.21	16	1542 ± 245	1445	1855	1584	1934	- 13.04	0.42	- 6.88	0.61*
CHA 1h	1.700 ± 0.46	15	654 ± 117	829	581	498	348	- 5.42	0.23	0.48	0.10
CHA 15-11	1.788 ± 0.37	17	702 ± 342	534	755	733	765	- 19.96	0.29	- 8.86	0.28
CHA 15-15	1.873 ± 0.16	15	1680 ± 337	1634	1494	5277	2624	8.07	0.07	3.06	0.17
CHA 15 DI	1.725 ± 0.45	8	985 ± 475	1826	1133	1816	2082	6.24	0.12	- 3.15	0.22
CHA 15 DII	1.292 ± 0.38	12	3311 ± 869	2956	2284	2920	2548	- 0.59	0.48	22.07	0.48
CHA 19-15	1.856 ± 0.34	9	1611 ± 479	1518	1029	1515	1293	- 12.68	0.59	7.63	0.33
CHA 19-19	2.397 ± 0.34	16	1454 ± 187	848	1819	819	966	- 15.03	0.33	- 3.20	0.42
CHA 19 DI	2.223 ± 0.67	13	1305 ± 270	1026	1121	791	1128	- 0.66	0.65*	- 3.10	0.43
CHA 19 DII	2.843 ± 0.49	15	1857 ± 333	1435	1991	1650	2173	- 41.47	0.63*	- 8.21	0.63*
CHA 23-19	2.200 ± 0.27	12	2277 ± 390	3486	3519	3186	3238	- 15.99	0.15	- 6.03	0.43
CHA 23-23	2.797 ± 0.43	16	1209 ± 201	1348	1811	1254	1299	- 16.72	0.42	- 2.58	0.55*
CHA 23 D	3.193 ± 0.57	14	1264 ± 159	1397	1486	1401	1466	- 0.94	0.87*	- 1.75	0.47
COR 1h	6.034 ± 1.71	16	655 ± 102	656	607	647	593	1.95	0.07	0.81	0.31
COR 15-15	4.564 ± 2.42	14	892 ± 187	993	790	994	775	16.25	0.50	1.88	0.42
COR 15 D	5.288 ± 2.08	12	689 ± 149	758	554	738	590	- 7.73	0.40	- 0.59	0.26
COR 19-15	2.946 ± 0.51	9	1223 ± 231	1650	1413	1612	1502	12.80	0.42	0.92	0.22
COR 19-19	5.618 ± 1.69	11	1160 ± 408	1091	848	1013	797	29.51	0.59*	4.77	0.71*
COR 19 D	2.909 ± 0.39	16	1678 ± 272	1327	1630	1323	1679	- 19.62	0.55*	- 4.74	0.66*
COR 23-19	9.814 ± 3.69	7	656 ± 190	731	620	492	449	0.81	0.05	- 0.93	0.75*
COR 23-23	9.228 ± 2.00	9	1067 ± 263	1064	701	1092	701	7.9	0.43	- 0.44	0.11
COR 23 D	11.780 ± 2.94	10	972 ± 305	937	883	968	895	- 8.37	0.40	- 0.19	0.08

des coefficients de corrélation du modèle simple $Y = cA + d$ où Y est la consommation d'oxygène observée et N l'activité mesurée avec le nombre de déplacements. $c(Q)$ et $r(Q)$: idem avec l'amplitude des déplacements Q 1/4 li et 1/4 3i : témoins testés à 11 °C avec un intervalle de temps entre 2 mesures de 1/4 d'heure, soit avec un seul, soit avec 3 individus. 1/2, 1 h : témoins testés à 11 °C avec un intervalle de temps de 1/2 ou 1 heure. 15-11, 19-15, 23-19 : la première température est la température d'acclimatation, la deuxième est celle à laquelle les animaux sont testés. 15-15, 19-19, 23-23 : température d'acclimatation et température expérimentale sont semblables. DI, DII : I indique que les individus ont été testés en période de reproduction I en dehors de cette période; D indique que les animaux ont été testés directement sans acclimatation préalable.

* : coefficients de corrélation $\neq 0$ pour $p = 0,05$.

Oxygen consumption ($\mu\text{l/g.s.h}$) and locomotor activity of Niphargus. CHA : animals from phreatic population. COR : animals from cave population. A : locomotor activity expressed either by the number (N) or by the amplitude (Q) of individual movements. \bar{M} : mean dry weight for each experiment. n : number of individual data. \bar{Y} obs : mean value of oxygen consumption observed for each experiment. $\bar{Y}(N)$: mean value of oxygen consumption estimate with $Y = cA + d + aM^b$ model, with $N =$ number of movements. $\bar{Y}(Q)$: idem estimate with Q. $c(N)$ and $r(N)$: slope and correlation coefficient estimate with $Y = cA + d$, with N. $c(Q)$ and $r(Q)$: idem with Q. 1/4 li and 1/4 3i : experiments at 11 °C with 1/4 h between 2 measurements of oxygen consumption, with 1 or 3 individuals. 1/2, 1 h : idem with 1 individual and 1/2 or 1 hour between 2 measurements. 15-11, 19-15, 23-19 : 1st temperature = acclimatation, 2d = experimental temperature. 15-15, 19-19, 23-23 : acclimatation and experimental temperature are the same. DI, DII : D = experiments without acclimatation; II = individuals experimented during breeding period; I = out of this period.

* values of $r \neq 0$ for $p = 0,05$.

Tabl. II. - Participation relative de la masse et de l'activité dans la consommation d'oxygène chez Niphargus. \bar{M} : masse moyenne pour chaque série d'expérience (mg). n : nombre de mesures individuelles. \bar{N} : nombre horaire moyen de déplacements pour chaque expérience. \bar{Q} : amplitude horaire moyenne des déplacements. Part. de M (%) : participation de la masse dans la consommation d'oxygène (en %) calculée à partir du modèle $Y = cA + d + aM^b$. part. de N (%) ou Q (%) : participation de l'activité dans la consommation d'oxygène exprimée soit par N soit par Q (en %) calculée à partir de la même formule. \searrow SCE (%) : diminution de la somme des carrés des écarts (en %) après ajustement des valeurs individuelles au modèle précédent. Pour les autres légendes, se référer au Tableau I.

Relative participation of weight and activity in oxygen consumption of Niphargus. \bar{M} : mean dry weight for each experiment. n : number of individual data. \bar{N} : mean value of number movements for each experiment. \bar{Q} : mean value of amplitude movements for each experiment. Part. de M (%) : weight participation in oxygen consumption (%) estimate by $Y = cA + d + aM^b$ model. part. de N (%) or Q (%) : activity participation in oxygen consumption (%) estimate with the same model. \searrow SCE : decrease of sum of squares (%) after adjustment of individual data to the model, see also Table I.

	\bar{M} (mg)	n	\bar{N}	Part. de		\searrow SCE (%)	\bar{Q}	Part. de		\searrow SCE (%)
				M (%)	N (%)			M (%)	Q (%)	
CHA 1/4 li	2.208	12	27	59.6	40.4	93.8	105	29.4	70.6	99.7
CHA 1/4 3i	7.286	22	36	48.9	51.1	7.0	56	92.2	7.8	91.4
CHA 1/2	1.509	16	23	100.1	0.1	93.9	54	92.1	7.9	95.4
CHA 1h	1.700	15	17	99.1	0.9	20.6	58	212.6	-112.6	89.5
CHA 15-11	1.788	17	9	35.0	65.0	54.8	14	15.7	84.3	0.1
CHA 15-15	1.873	15	9	1.4	98.7	86.1	46	29.5	70.5	3.4
CHA 15 DI	1.725	8	25	46.3	53.7	0.2	90	46.5	53.5	2.2
CHA 15 DII	1.292	12	7	69.6	30.4	93.0	37	98.2	1.8	92.9
CHA 19-15	1.856	9	9	96.7	3.3	95.0	39	119.2	-19.2	94.8
CHA 19-19	2.397	16	14	153.8	-53.8	70.5	82	162.7	-62.7	71.9
CHA 19 DI	2.223	13	19	125.3	-25.3	88.6	83	131.1	-31.1	87.8
CHA 19 DII	2.843	15	15	120.1	-20.1	89.2	66	104.8	-4.8	92.5
CHA 23-19	2.200	12	8	69.7	30.3	50.7	52	71.7	28.3	67.7
CHA 23-23	2.797	16	14	87.8	12.2	95.8	89	94.4	5.6	97.5
CHA 23 D	3.193	14	10	89.8	10.2	97.0	67	89.6	10.6	96.9
COR 1h	6.034	16	12	101.0	-1.0	97.4	100	102.6	-2.6	97.3
COR 15-15	4.564	14	19	94.5	5.5	97.7	135	94.4	5.6	98.0
COR 15 D	5.288	12	15	92.5	7.5	95.8	118	95.3	4.7	97.2
COR 19-15	2.946	9	22	75.2	24.8	84.6	155	76.7	23.3	86.0
COR 19-19	5.618	11	19	95.2	4.8	95.2	141	106.6	-6.6	95.6
COR 19 D	2.909	16	21	76.2	23.8	92.5	130	124.6	-24.6	92.1
COR 23-19	9.814	7	14	90.2	9.8	98.3	33	42.5	57.5	69.0
COR 23-23	9.228	9	44	100.8	-0.8	98.6	263	98.2	2.8	99.1
23 D	11.780	10	65	104.0	-4.0	96.9	476	100.9	-0.9	97.2

a) Cas des animaux phréatiques

Quelques points de détails semblent intéressants.

La série testée à 15 °C montre que l'activité a une place prépondérante dans la consommation d'oxygène. Cette température possible dans le domaine naturel doit être importante dans la vie des animaux. Les dépenses énergétiques nécessaires aux processus d'ajustement (Mathieu, 1982) seraient encore faibles, et celles nécessaires à la fuite devant des conditions défavorables pourraient donc être importantes.

Les séries testées à 19 et 23 °C (température proche de la létalité) montrent que la participation de l'activité est faible et que c'est celle de la masse qui prédomine. A ces températures expérimentales, jamais rencontrées dans le biotope, les réactions métaboliques doivent être telles que la part qui revient à l'activité dans la consommation d'oxygène est masquée; la relation entre ce métabolisme et l'activité, déjà faible, devient inexistante.

Lorsque les animaux sont testés à 4 °C au-dessous de leur température d'acclimatation, la part qui revient à chacun des facteurs mis en cause correspond aux résultats obtenus avec les séries testées directement à cette même température d'acclimatation : pour 15-11, c'est l'activité qui prédomine, comme pour la série à 15 °C; pour 19-15 et 23-19, c'est la masse qui prédomine, de la même façon que dans les séries à 19 et à 23 °C. Dans le premier cas, l'action de l'acclimatation à cette température de 15 °C entraînerait un métabolisme moins dépendant de la masse que celui des témoins; par conséquent, l'activité (pourtant moindre que celle des témoins) prendrait une plus grande part dans la relation. Les deux autres cas indiquent que les processus métaboliques sont prépondérants et expliquent la valeur de la consommation d'oxygène.

b) Cas des animaux karstiques

Les résultats sont plus homogènes; à l'exception de COR 23-19 pour l'amplitude des mouvements, le métabolisme dépend essentiellement de la masse. La part qui revient à l'activité est faible et parfois négative (mais dans des limites également très faibles). Là aussi, la formule proposée pour expliquer une partie de la variabilité du métabolisme respiratoire semble vraisemblable.

Ainsi, comme l'hypothèse le laissait prévoir, l'activité locomotrice intervient effectivement sur l'intensité respiratoire de *Niphargus*, mais assez discrètement. Dans la relation considérant à la fois l'activité et la masse, c'est cette dernière qui, la plupart du temps, détermine la valeur du métabolisme. Cette relation ne tient compte ni de la température ni des conditions écologiques antérieures à l'expérimentation qui, comme cela a pu être montré, ont également une influence sur la valeur de la consommation, et parfois aussi de l'activité (Mathieu, 1982; 1983a; 1983b). Il était cependant exclu de bâtir un modèle mathématique complexe faisant intervenir en plus des autres pris en compte ces importants facteurs écologiques. En effet, les problèmes d'interprétation déjà

ardus, auraient été encore plus délicats. C'est pourquoi le modèle proposé est resté aussi simple que possible.

c) Consommation d'oxygène estimée après ajustement au modèle $Y = cA + d + xM^b$

1. *Valeurs moyennes de la consommation d'oxygène des individus testés pour la mesure de l'activité. Comparaison avec les valeurs globales* (Mathieu, 1982; 1983a.). Les valeurs de la consommation d'oxygène relatives à la mesure de l'activité locomotrice (Tabl. I) ne montrent aucune différence avec celles obtenues précédemment (Mathieu, 1982 et 1983a.). Les résultats de ces échantillons sont donc une bonne représentation des résultats globaux et les conclusions s'y rapportant ne sont pas modifiées.

2. *Comparaison des valeurs estimées avec N et avec Q.* — Chez les animaux phréatiques, les valeurs obtenues après avoir ramené la consommation à l'unité de masse sont relativement hétérogènes (Tabl. I). On note des différences entre N et Q pour CHA 1/4 3i (expliqué plus haut), CHA 1h, CHA 15-15 et CHA 19 DI. Le fait de ramener la consommation à l'unité de masse retentit donc sur l'évaluation de la mesure. Les valeurs obtenues avec les animaux karstiques sont très semblables entre elles.

3. *Comparaison des valeurs observées et évaluées.* Dans l'ensemble, valeurs observées et valeurs estimées sont assez semblables, ce qui confirme la validité du modèle proposé. Les différences sont difficilement explicables; elles peuvent relever de la méthode employée ou des animaux eux-mêmes. Le maximum de similitude est obtenu avec Q surtout lorsqu'on s'adresse à la population karstique.

4. *Evolution de la consommation pour une activité nulle.* — Ainsi la prise en compte corrélative de la masse et de l'activité doit permettre, pour chaque condition expérimentale, de caractériser une valeur de la consommation d'oxygène lorsque cette activité est nulle; il est cependant difficile de parler ici de métabolisme de repos : en effet, malgré toutes les précautions prises, les animaux expérimentés peuvent rester en état de stress dû par exemple à l'agitation du barreau magnétique, ce qui modifie leur métabolisme.

Lorsque la participation de l'activité est négative (exposant « c » négatif), la consommation moyenne estimée pour une activité nulle est plus importante que celle qui a été observée. Ceci résulte encore du fait que d'autres facteurs physiologiques, qui ont une importance plus grande, masquent celle de l'activité. Dans les autres cas, pour une activité nulle, la consommation d'oxygène est plus faible (Tabl. I), mais les différences avec les valeurs moyennes sont également faibles, ce qui prouve une fois de plus la part relativement réduite de cette activité sur le métabolisme.

D'une façon générale, l'allure des courbes représentatives de la consommation d'oxygène aux différentes

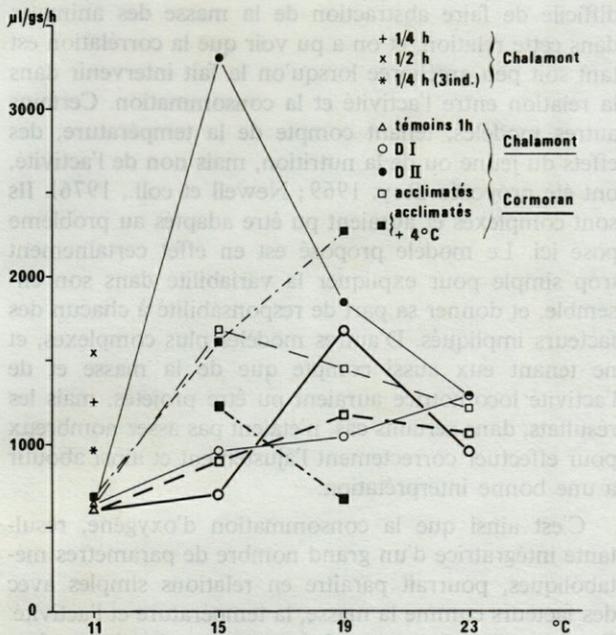


Fig. 1. - Consommation d'oxygène de *Niphargus rhenorhodanensis* en fonction de différentes conditions expérimentales et de la température (µl/g.s.h). Les traits et tirets épais correspondent aux animaux de la grotte, les fins à ceux de Chalamont. 1/4 et 1/2 : intervalle de temps entre deux mesures de consommation de 1/4 ou 1/2 heure. (3 ind.) : 3 individus sont testés en même temps. D I : expériences faites en dehors de la période de reproduction. D II : en période de reproduction.

Oxygen consumption of *Niphargus rhenorhodanensis* in relation to different experimental conditions and temperatures (µl/g.s.h). Thick dash : cave animals; thin dash : phreatic animals. 1/4, 1/2 : 1/4 or 1/2 hour between 2 measurements of oxygen consumption. (3 ind.) : experiments with 3 individuals. D I : experiments out of the breeding period. D II : experiments during the breeding period.

conditions expérimentales est la même pour les valeurs calculées et les valeurs estimées avec une activité nulle.

Les figures 1 et 2 A et B comparent ces valeurs ramenées à l'unité de masse. La comparaison deux à deux des différentes courbes montre que les valeurs relatives aux animaux karstiques présentent le moins de variation, et vont dans le sens d'une diminution générale de la consommation lorsque l'activité est nulle. Cette évolution est beaucoup plus complexe lorsqu'il s'agit des animaux phréatiques; aucune règle ne peut être tirée en ce qui concerne leur consommation d'oxygène pour une telle activité.

Une restriction technique concernant l'évaluation de cette activité doit être faite. Les ajustements semblent meilleurs avec les individus karstiques. Or ces animaux sont en général plus volumineux. Ils déplacent plus et homogénéisent ainsi mieux l'eau au niveau de l'électrode; la réponse de l'enregistrement est donc plus nette. En revanche, les animaux phréatiques, pour la plupart moins gros, sont moins efficaces pour cette homogénéi-

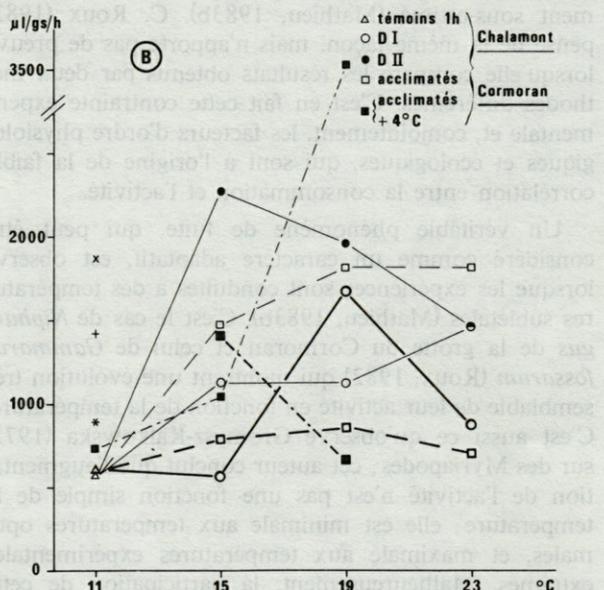
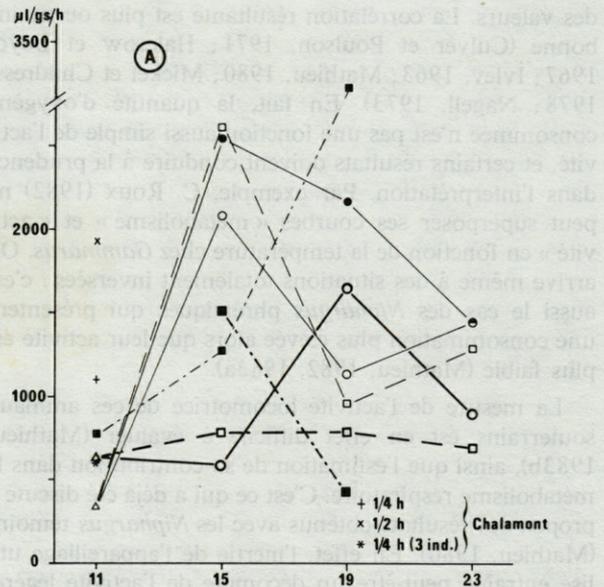


Fig. 2. - Consommation d'oxygène de *Niphargus rhenorhodanensis* calculée après ajustement des valeurs individuelles au modèle $Y = cA + d + aM^b$ pour les différentes conditions expérimentales (µl/g.s.h) A : le calcul est fait avec le nombre de déplacements; B : il est fait avec l'amplitude des déplacements. (cf. Fig. 1).

Oxygen consumption of *Niphargus rhenorhodanensis* estimate with $Y = cA + d + aM^b$ model. A : estimation with number of movements; B : estimation with amplitude of movements. (See also Fig. 1).

sation. Un certain nombre de cas non expliqués pourraient en partie correspondre à ce fait expérimental.

D'une façon générale, les auteurs partent de l'hypothèse qu'à un accroissement de l'activité locomotrice correspond une augmentation de la consommation d'oxygène. L'ajustement des données expérimentales à une fonction peut être opéré après transformation (représentation semi-logarithmique par exemple) ou non

des valeurs. La corrélation résultante est plus ou moins bonne (Culver et Poulson, 1971; Halcrow et Boyd, 1967; Ivlev, 1963; Mathieu, 1980; Mickel et Childress, 1978; Nagell, 1973). En fait, la quantité d'oxygène consommée n'est pas une fonction aussi simple de l'activité, et certains résultats doivent conduire à la prudence dans l'interprétation. Par exemple, C. Roux (1982) ne peut superposer ses courbes « métabolisme » et « activité » en fonction de la température chez *Gammarus*. On arrive même à des situations totalement inversées : c'est aussi le cas des *Niphargus* phréatiques qui présentent une consommation plus élevée alors que leur activité est plus faible (Mathieu, 1982, 1983a).

La mesure de l'activité locomotrice de ces animaux souterrains est en effet difficile à évaluer (Mathieu, 1983b), ainsi que l'estimation de sa contribution dans le métabolisme respiratoire. C'est ce qui a déjà été discuté à propos des résultats obtenus avec les *Niphargus* témoins (Mathieu, 1980). En effet, l'inertie de l'appareillage utilisé entraîne peut-être un décompte de l'activité légèrement sous-estimé (Mathieu, 1983b). C. Roux (1982) pense de la même façon, mais n'apporte pas de preuve lorsqu'elle compare les résultats obtenus par deux méthodes différentes. C'est en fait cette contrainte expérimentale et, conjointement, les facteurs d'ordre physiologiques et écologiques, qui sont à l'origine de la faible corrélation entre la consommation et l'activité.

Un véritable phénomène de fuite, qui peut être considéré comme un caractère adaptatif, est observé lorsque les expériences sont conduites à des températures sublétales (Mathieu, 1983b). C'est le cas de *Niphargus* de la grotte du Cormoran et celui de *Gammarus fossarum* (Roux, 1982) qui montrent une évolution très semblable de leur activité en fonction de la température. C'est aussi ce qu'observe Gromysz-Kalkowska (1973) sur des Myriapodes; cet auteur conclut que l'augmentation de l'activité n'est pas une fonction simple de la température; elle est minimale aux températures optimales, et maximale aux températures expérimentales extrêmes. Malheureusement, la participation de cette activité dans le métabolisme n'est connue que dans le cas de *Niphargus* : ce sont les processus métaboliques qui sont le plus responsables de la consommation d'oxygène, la part qui revient à l'activité étant masquée.

Dolnik, en 1978, à partir de différentes publications, émet l'hypothèse que la pente « b » de la relation entre la masse et la consommation d'oxygène est contrôlée par 2 causes essentielles : la loi des surfaces, lorsque cet exposant est égal à 2/3, et une loi régie par la locomotion lorsqu'il est égal à 5/6; tous les intermédiaires peuvent exister selon que les animaux sont plus ou moins actifs. Ces résultats vont curieusement à l'encontre de ceux généralement admis et proposés par Newell et Northcroft (1967) ou Newell et Pye (1971) : pour les animaux intertidaux, cette relation ne présente pas de variations de pente selon que l'activité est plus ou moins importante. Or, on a pu constater, pour *Niphargus*, que les variations de pente étaient liées à de nombreux facteurs autres que l'activité locomotrice. Il est pourtant

difficile de faire abstraction de la masse des animaux dans cette relation, et on a pu voir que la corrélation est tant soit peu améliorée lorsqu'on la fait intervenir dans la relation entre l'activité et la consommation. Certains autres modèles, tenant compte de la température, des effets du jeûne ou de la nutrition, mais non de l'activité, ont été proposés (Roy, 1969; Newell et coll., 1976). Ils sont complexes et auraient pu être adaptés au problème posé ici. Le modèle proposé est en effet certainement trop simple pour expliquer la variabilité dans son ensemble, et donner sa part de responsabilité à chacun des facteurs impliqués. D'autres modèles plus complexes, et ne tenant eux aussi compte que de la masse et de l'activité locomotrice auraient pu être projetés, mais les résultats, dans certains cas, n'étaient pas assez nombreux pour effectuer correctement l'ajustement et ainsi aboutir à une bonne interprétation.

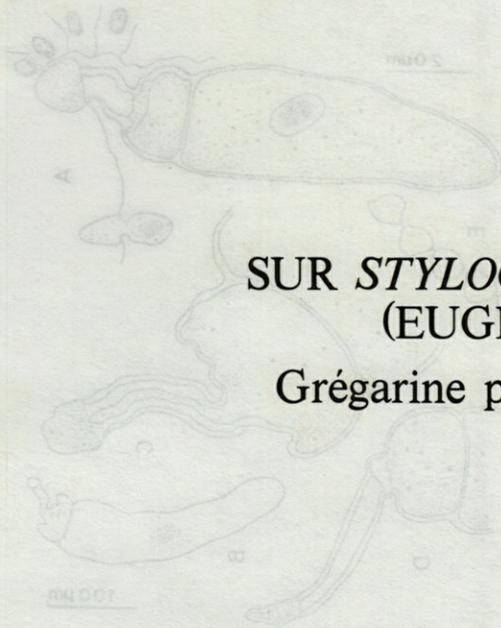
C'est ainsi que la consommation d'oxygène, résultante intégratrice d'un grand nombre de paramètres métaboliques, pourrait paraître en relations simples avec des facteurs comme la masse, la température et l'activité. En fait, les nombreuses interactions qui existent font que ces relations sont compliquées lorsqu'on essaye de comprendre globalement le phénomène.

REMERCIEMENTS. Je tiens à remercier M. A. Pavé et M^{me} Jacobson, laboratoire de Biométrie, Université Claude Bernard, Lyon I, qui, l'un et l'autre, ont permis la réalisation de la partie informatique de ce travail.

RÉFÉRENCES CITÉES

- CULVER, D.C. et T.L. POULSON, 1971. Oxygen consumption and activity in closely related Amphipod populations from cave and surface habitats. *Amer. Mid. Nat.*, **85** (1) : 74-84.
- DOLNIK, V.R., 1978. En russe : Energy metabolism and animal body size : physical basis of their relationship. *Zh. obshch. Biol.*, **39** (6) : 805-816.
- FOULDS, J.B. and J.C. ROFF, 1975. Oxygen consumption during simulated vertical migration in *Mysis relicta* (Crustacea, Mysidacea). *Can. J. Zool.*, **54** : 377-385.
- GINET, R. et J. MATHIEU, 1968. Comparaison des températures létales supérieures de *Niphargus longicaudatus* (Crustacé Amphipode) hypogés et épigés. *Ann. Spéléol.*, **23** (2) : 426-440.
- GROMYSZ-KALKOWSKA, K., 1973. Some exogenous and endogenous effects on rate of respiration in *Strongylosoma pallipes* (Olivier) (Diplopoda) and behaviour in temperature gradient. *Folia biologica*, **21** (3) : 251-269.
- HALCROW, K. and C.M. BOYD, 1967. The Oxygen consumption and swimming activity of the Amphipod *Gammarus oceanicus* at different temperatures. *Comp. Biochem. Physiol.*, **23** (1) : 233-242.
- IVLEV, V.S., 1963. En russe : Consumption of energy during movement of shrimps. *Zool. Zh.*, **42** : 1465-1471.
- MATHIEU, J., 1973. Métabolisme respiratoire de *Niphargus rhenorhodanensis* (Crustacé Gammaridé souterrain). Premiers résultats. *Ann. Spéléol.*, **23** (1) : 81-87.

- MATHIEU, J., 1980. Activité locomotrice et métabolisme respiratoire à 11 °C de l'Amphipode troglobie *Niphargus rhenorhodanensis*. *Crustaceana*, Suppl. 6 : 160-169.
- MATHIEU, J., 1981. Comparaison du métabolisme respiratoire de *Niphargus rhenorhodanensis* (Crustacé Amphipode hypogé) provenant de deux systèmes karstiques différents. *Proc. 8th International Congress of Speleology*, Bowling Green, USA, B.F. Beck ed., 2 : 793-795.
- MATHIEU, J., 1982. Métabolisme respiratoire du Gammaridé interstitiel *Niphargus rhenorhodanensis*. Influence de la température. *Pol. Arch. Hydrobiol.*, 1 (29) : 351-365.
- MATHIEU, J., 1983a. Métabolisme respiratoire d'une population karstique de *Niphargus rhenorhodanensis* (Amphipode Gammaridé). Influence de la température. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 108 (1) : 67-77.
- MATHIEU, J., 1983b. Activité locomotrice de *Niphargus rhenorhodanensis* en fonction de différentes conditions expérimentales. *Mém. Biospéol.*, (sous presse).
- MICKEL, T.J. and J.J. CHILDRESS, 1978. The effect of pH on oxygen consumption and activity in the bathypelagic mysid *Gnathophausia ingens*. *Biol. Bull.*, 154 (1) : 138-147.
- NAGELL, B., 1973. The oxygen consumption of mayfly (Ephemeroptera) and stonefly (Plecoptera) larvae at different oxygen concentration. *Hydrobiologia*, 42 (4) : 461-489.
- NEWELL, R.C. and H.R. NORTHCROFT, 1967. A re-interpretation of the effect of temperature on the metabolism of certain marine invertebrates. *J. Zool.*, 151 : 277-298.
- NEWELL, R.C. and V.I. PYE, 1971. Quantitative aspect of the relationship between metabolism and temperature of the winkle *Littorina* (L.). *Comp. Biochem. Physiol.*, 38 (B) : 635-650.
- NEWELL, R.C., A. ROY and K.B., ARMITAGE, 1976. An analysis of factors affecting the oxygen consumption of the Isopod *Ligia oceanica*. *Zoology*, 49 (1) : 109-137.
- OPALINSKI, K.W., 1974. Standart, routine and active metabolism of the antarctic Amphipod *Paramoera walkeri* Stebbing. *Pol. Arch. Hydrobiol.*, 21 (3/4) : 423-429.
- OPALINSKI, K.W., et K. JAZDEWSKI, 1978. Respiration of some antarctic amphipods. *Pol. Arch. Hydrobiol.*, 25 : 643-655.
- ROUX, C., 1982. Les variations du métabolisme respiratoire et de l'activité de quelques invertébrés dulçaquicoles sous l'influence de divers facteurs écologiques. Thèse Doct., Lyon, 159 p.
- ROY, A., 1969. Analyse des facteurs du taux de métabolisme chez la limace *Arion circumscriptus*. *Rev. Can. Biol.*, 28 (1) : 33-43.
- VERNBERG, F.J. and W.B. VERNBERG, 1966. Studies on the physiological variation between tropical and temperate zone fiddler crabs of the genus *Uca*. VII. Metabolic temperature acclimation responses in southern hemisphere crabs. *Comp. Biochem. Physiol.*, 489-524.
- WOLVEKAMP, H.P. and T.H. WATERMAN, 1960. Respiration. In : T.H. Waterman ed. *Physiology of Crustacea*, metabolism and growth. 35-100, New-York, Academic Press.



QUELQUES PRÉCISIONS SUR *STYLOCEPHALUS PHALLOIDES* THÉOD. (EUGREGARINA STYLOCEPHALIDAE)

Grégarine parasite de Coléoptères Ténébrionides circum-méditerranéens

Jean THÉODORIDÈS

Université Pierre et Marie Curie,
Laboratoire d'évolution
105, bd Raspail, 75006 Paris

GRÉGARINE
COLÉOPTÈRES
TÉNÉBRIONIDES
RÉGION CIRCUM-MÉDITERRANÉENNE

GREGARINE
COLEOPTERA
TENEBRIONIDAE
CIRCUM-MEDITERRANEAN AREA

RÉSUMÉ. — *Stylocephalus phalloides* Théod., Grégarine Stylocephalidae parasite intestinal de divers Coléoptères Ténébrionides circum-méditerranéens (*Blaps*, *Mesomorphus*, *Erodius*), est signalée ici chez un nouvel hôte, *Apentanodes globosus* Reiche, de Grèce. Il se confirme que chez ce Ténébrionide de petite taille les dimensions des divers stades du parasite sont plus réduites que chez les hôtes de grande taille (*Blaps* spp.).

ABSTRACT. — *Stylocephalus phalloides* Théod., a Stylocephalid Gregarine parasitic in various Tenebrionid Coleoptera (*Blaps*, *Mesomorphus*, *Erodius*), is reported here from a new host, *Apentanodes globosus* Reiche from Greece. We have the confirmation that in the latter, which has a small size, the dimensions of the various stages of the parasite are smaller than in hosts of a greater size (*Blaps* spp.).

INTRODUCTION

Stylocephalus phalloides, Grégarine intestinale de Coléoptères Ténébrionides, fut découverte (Théodoridès, 1955a) chez *Blaps requieni* Sol. du Maroc et *Blaps* sp. d'Iran où elle fut revue ultérieurement (Théodoridès, 1961).

Ce parasite fut retrouvé chez d'autres Ténébrionides d'Israël : *Mesomorphus longulus* Reiche et *Erodius puncticollis ecostatus* Crotch (Théodoridès, 1955b) puis par Ormières (1967) chez *Blaps tibialis* Reiche de Grèce.

Ces données sont rappelées par Corbel (1971) qui a cependant omis de mentionner Ormières et écrit à propos de cette espèce : « kyste et spore sont inconnus », alors que ces stades sont explicitement décrits et figurés par Théodoridès (1955b).

La mention de cette espèce chez des Ténébrionides du Zaïre (ex Congo belge) des genres *Quadrideres* et *Gonocnemis* par Théodoridès et Jolivet (1959) reposait sur une détermination inexacte. Il s'agissait en fait d'une autre espèce (*S. filiformis*) décrite la même année par Théodoridès (1959) qui signalait cette erreur.

Il sera fait état ici :

1) de la présence de cette Grégarine chez un nouvel hôte : *Apentanodes globosus* Reiche provenant de Grèce (île de Crète)

2) de la variabilité des individus dont les dimensions varient en fonction de la taille des hôtes.

Observations

Les Ténébrionides examinés provenant de Plakias (Crète, Grèce) récoltés par le Professeur André Hollande

en mai 1982 (une quinzaine) étaient tous abondamment parasités par cette Grégarine, présente en grand nombre et à tous les stades de son développement, dans l'intestin moyen de l'hôte (Fig. 1, A). Les céphalins sont caractérisés par un épimérite globuleux relié au protomérite par un col relativement long (Fig; 1, B-C-D). Les plus grands individus atteignent 350 µm de long. Des spores ont été également observées; elles mesurent 12 x 8 µm (Fig. 1, E).

DISCUSSION

L'intérêt de cette observation réside dans le fait qu'elle fait état d'un nouvel hôte et d'une nouvelle localité pour ce parasite déjà mentionné de Grèce (région de Patras) par Ormières (1967).

En outre, les dimensions des individus sont identiques à celles des *S. phalloides* observés chez les *Mesomorphus* et *Erodius* d'Israël (Théodoridès, 1955b), alors que chez les *Blaps*, cette Grégarine peut atteindre des dimensions de l'ordre du millimètre (céphalins et sporadins). Il en est de même du kyste et des spores dont les dimensions sont également plus grandes chez ces derniers Ténébrionides de grande taille (Théodoridès, 1955a, 1961; Ormières, 1967) (Tableau).

Ceci confirme un fait fréquemment constaté en parasitologie, à savoir que les dimensions d'un même parasite varient suivant celles de leurs hôtes (Salt, 1941; Théodoridès, 1954). On a donc affaire dans de tels cas à des « formes biologiques » d'une même espèce.

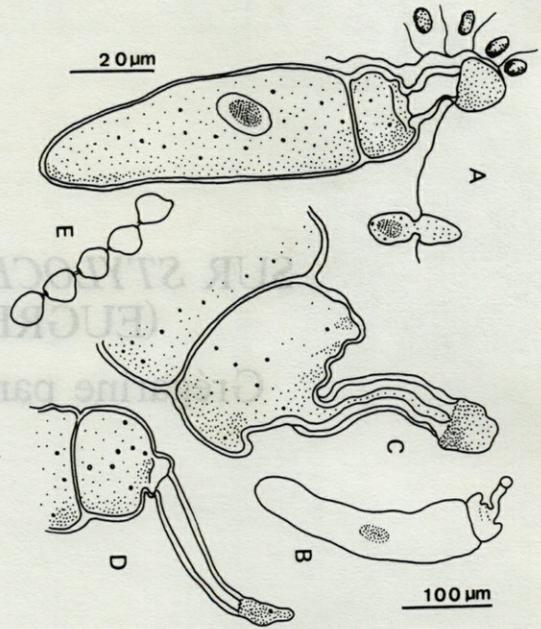


Fig. 1. - *Stylocephalus phalloides* Théod. A : céphalins implantés dans l'épithélium intestinal de l'hôte (*Apentanodes globosus*); B : céphalin âgé; C : détail de la région antérieure du même céphalin; D : détail de la région antérieure d'un autre céphalin; E : spores (trait d'échelle de 20 µm commun à A, C, D, E).

Stylocephalus phalloides Théod. A : cephalonts implanted in the intestinal epithelium of the host (*Apentanodes globosus*); B : aged cephalont; C : detail of the anterior area of the same cephalont; D : of the anterior area of another cephalont; E : spores (the 20 µm scale dash concerns A, C, D, E).

Table I. - Dimensions de divers stades de *Stylocephalus phalloides* suivant les hôtes.
 Sizes of the different stages of *Stylocephalus phalloides* in its various hosts.

Hôtes	Localités	Auteurs	Céphalins	Sporadins	Kystes	Spores
<i>Blaps</i> sp.	Iran	Théodoridès 1955a	680-875 µm (épimérite : 160-200 µm) jeunes stades: 150 µm	400-1450 µm	450-550 µm	13 x 10 µm
<i>Blaps requieni</i>	Maroc	id.				
<i>Blaps tibialis</i>	Grèce	Ormières 1967				
<i>Mesomorphus longulus</i>	Israël	Théodoridès 1955b	40-300 µm	350-600 µm	240-340 µm	12,5 x 7,5 µm
<i>Erodius puncticollis ecostatus</i>	»	»	»	»	»	»
<i>Apentanodes globosus</i>	Grèce	Théodoridès 1982	20-350 µm	+ de 350 µm	-	12 x 8 µm

Il reste à préciser que *Stylocephalus phalloides* peut se rencontrer dans diverses tribus de Ténébrionides : Blaptini (*Blaps*), Pedinini (*Mesomorphus*) et Erodiini (*Erodius*, *Apentanodes*) et que la répartition géographique des hôtes comprend, en allant de l'est vers l'ouest, les pays suivants : Iran, Israël, Grèce, Maroc.

BIBLIOGRAPHIE

- CORBEL J.C., 1971. Les Stylocephalidae (Sporozoa Gregarinida). *Nat. Canadien*, **98**: 1-39.
- ORMIÈRES R., 1967. A propos de quelques Grégarines de *Blaps* de Grèce. *Vie Milieu*, **18** (C): 247-250.
- SALT G., 1941. The effects of hosts upon their parasites. *Biol. Rev.*, **16**: 239-264.
- THÉODORIDÈS J., 1954. Parasitisme et Ecologie. *Biol. Méd.*, **43**: 440-463.
- THÉODORIDÈS J., 1955a. Contribution à l'étude des parasites et phorétiques de Coléoptères terrestres. *Vie Milieu*, Suppl. 2, 310 p. (cf. p. 87-90).
- THÉODORIDÈS J., 1955b. Grégarines parasites de Coléoptères Ténébrionides d'Israël. *Ann. Paras. Hum. Comp.*, **30**: 161-173.
- THÉODORIDÈS J., 1959. Eugrégarines parasites de Coléoptères Ténébrionides de Madagascar. *Mém. Inst. Sci. Madag.*, Sér. A, **13**: 9-31.
- THÉODORIDÈS J., 1961. Sporozoaires (Grégarines et Coccidies) parasites d'Arthropodes d'Iran. *Ann. Paras. Hum. Comp.*, **36**: 17-38.
- THÉODORIDÈS J. et JOLIVET P., 1959. Eugrégarines parasites de Coléoptères. *Explor. Parc. Nat. Albert* (2^e sér.), **8**, 95 p., 5 pls., 1 carte, Bruxelles.

ANALYSE D'OUVRAGE

ROTH, G., Ed. (1974), « **Kritik der Verhaltensforschung – Konrad Lorenz und seine Schule** » (Critique de l'éthologie – Konrad Lorenz et son école). Verlag C.H. Beck München, 246 p.

L'éthologie, en particulier Konrad Lorenz et son école, s'est souvent sentie qualifiée pour émettre une critique de la société et pour proposer des stratégies permettant de résoudre des problèmes sociaux (cf. nombreuses publications de Lorenz et d'Eibl-Eibesfeldt). Dans le présent livre, ce sont pour la première fois des éthologistes qui osent critiquer « la fausse conscience » de l'éthologie et les preuves biologiques douteuses sur lesquelles elle s'appuie. L'éditeur Roth a réuni un certain nombre de travaux critiques de différents auteurs dont Tinbergen, ancien collaborateur de Lorenz :

LEHRMAN, Eine Kritik auf Konrad Lorenz' Theorie des instinktiven Verhaltens (Critique de la théorie de Konrad Lorenz sur le comportement instinctif), p. 17-71.

– Semantische und begriffliche Fragen beim Natur-Dressur-Problem (Questions sémantiques et conceptuelles concernant le problème du dressage naturel), p. 72-117.

TINBERGEN, Ethologie, p. 118-155.

ROTH, Kritik der verhaltenphysiologischen Grundlagen der Lorenz'schen Instinktlehre (Critique des bases psycho-physiologiques de la théorie de l'instinct de Lorenz), p. 156-189.

HORN, Die humanwissenschaftliche Relevanz der Ethologie im Lichte einer sozialwissenschaftlich verstandenen Psychologie (La validité de l'éthologie en science humaine à la lumière d'une psychologie à orientation sociologique), p. 190-222.

Les critiques avancées par ces contributions au sujet des recherches éthologiques comparées de Lorenz et de son école proposent une alternative aux critiques habituelles, souvent tendancieuses et peu documentées.

Que cette autocritique n'ait pas une portée plus importante est probablement dû aux nombreux livres de vulgarisation publiés par Lorenz et quelques-uns de ses collaborateurs qui ont fait croire à un large public que l'éthologie serait en mesure de proposer des solutions miracles pour résoudre les problèmes sociologiques et individuels. Réfuter cette prétention, est un but essentiel de ce livre.

Armin HEYMER

ANALYSE D'OUVRAGE

TINBERGEN, Ethologie, p. 118-122.
ROTH, Kritik der verhaltensphysiologischen Grundlagen der Lorenz'schen Instinkttheorie (Critique des bases psycho-physiologiques de la théorie de l'instinct de Lorenz), p. 122-129.

HORN, Die humanwissenschaftliche Relevanz der Ethologie im Lichte einer sozialwissenschaftlich verstandenen Psychologie (La validité de l'éthologie en science humaine à la lumière d'une psychologie à orientation sociologique), p. 190-222.

Les critiques avancées par ces contributions au sujet des recherches éthologiques comparées de Lorenz et de son école proposent une alternative aux critiques habituelles, souvent tendancieuses et peu documentées.

Que cette autocritique n'ait pas une portée plus importante est probablement dû aux nombreux livres de vulgarisation publiés par Lorenz et quelques-uns de ses collaborateurs qui ont fait croire à un large public que l'éthologie serait en mesure de proposer des solutions miracles pour résoudre les problèmes sociologiques et individuels. Résumer cette prétention, est un but essentiel de ce livre.

Armin HEYMER

ROTH, G., Ed. (1974), « Kritik der Verhaltensphysiologischen - Konrad Lorenz und seine Schule » (Critique de l'éthologie - Konrad Lorenz et son école), Verlag C.H. Beck München, 246 p.

L'éthologie, en particulier Konrad Lorenz et son école, s'est souvent sentie qualifiée pour émettre une critique de la société et pour proposer des stratégies permettant de résoudre des problèmes sociaux (cf. notamment publications de Lorenz et d'Eibl-Eibesfeldt). Dans le présent livre, ce sont pour la première fois des éthologues qui osent critiquer « la fausse conscience » de l'éthologie et les preuves biologiques données sur lesquelles elle s'appuie. L'éditeur ROTH a réuni un certain nombre de travaux critiques de différents auteurs dont Tinbergen, ancien collaborateur de Lorenz :

FERRMAN, Eine Kritik an Konrad Lorenz, Theorie des instinktiven Verhaltens (Critique de la théorie de Konrad Lorenz sur le comportement instinctif), p. 17-21.
Semanische und begriffliche Fragen beim Natur-Dressur-Problem (Questions sémantiques et conceptuelles concernant le problème du dressage naturel), p. 72-117.

Directeur gérant 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 les 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.

Printed in France

Dépôt légal : 2^e trimestre 1982

Commission paritaire n° 22217

Imprimerie LOUIS-JEAN, 05002 GAP - Dépôt légal n° 414 - Juillet 1983

INSTRUCTIONS AUX AUTEURS

Les auteurs sont priés de se conformer aux indications suivantes :

TEXTE

Les manuscrits, dactylographiés en double interligne sur le recto seulement de feuilles numérotées (ne pas excéder 20 pages) sont présentés en trois jeux complets, sous leur forme définitive.

Le titre du manuscrit doit être le plus court possible; il est suivi du prénom et du nom de l'auteur (ou de chacun des auteurs) ainsi que de l'adresse (ou des adresses) du Laboratoire dans lequel a été effectué le travail.

Chaque manuscrit comportera :

- un résumé en français de 15 lignes maximum figurant en début d'article, suivi de sa traduction en anglais,
- des mots clés français et anglais (6 au maximum) permettant un traitement rapide par les revues analytiques,
- un titre abrégé pour haut de page (60 signes et espaces au plus),
- la traduction anglaise du titre de l'article,
- une liste hors texte des légendes des illustrations et leur traduction en anglais,
- une liste hors texte des légendes des tableaux numérotés en chiffres romains et traduites en anglais.

Les noms d'auteurs figurent en capitale ou soulignés d'un double trait, les noms scientifiques (genres, espèces, sous-espèces) en italiques ou soulignés d'un seul trait.

Les références bibliographiques des auteurs cités dans le texte sont regroupées à la fin du manuscrit dans l'ordre alphabétique des noms d'auteur; elles doivent être conformes aux modèles suivants :

GRIFFITHS C.L., and J.A. KING, 1979. Some relationships between size, food availability and energy balance in the Ribbed Mussel *Aulacomya ater*. *Mar. Biol.*, **51** (2) : 141-150.

EAGLE R.A. and P.A. HARDIMAN, 1977. Some observations on the relative Abundance of species in a benthic community. *In* *Biology of Benthic Organisms*. Edited by B.F. Keegan, P.O. Ceidigh and P.J.S. Boaden. Pergamon Press, Oxford-New York, 197-208.

Le titre des périodiques doit être abrégé d'après les règles internationales (World list of Scientific Periodicals).

Les notes infrapaginales et les remerciements seront aussi brefs que possible.

ILLUSTRATIONS

Les figures au trait doivent être soigneusement exécutées à l'encre de chine sur papier calque assez fort, bristol, carte à gratter, papier millimétré bleu. Il est exigé des lettres et chiffres « transfert » par caractères autocollants (de préférence « Futura ») pour le lettrage et la numérotation, dont la taille tient compte de la réduction à supporter. Les figures sont regroupées au maximum en planches dont la justification pleine page est 17 x 24,35 cm une fois réduites (penser à retrancher la légende de ces dimensions); largeur d'une colonne : 8,1 cm. Méthode des « rectangles homologues » pour la réduction : tracer les diagonales d'un rectangle de 17/24,35 cm, les prolonger; tout rectangle admettant ces prolongements comme diagonales correspondra à la justification après réduction. Indiquer le numéro d'ordre des figures en chiffres arabes et le nom de l'auteur au crayon bleu au recto ou au dos. Ne pas inscrire de légende sur les illustrations.

Regrouper les similis (photographies, lavis...) en planches. Employer une échelle graphique qui sera réduite avec la figure, et un lettrage par transfert. Tableaux et planches similis sont numérotés de I à N en chiffres romains. Limiter le nombre des tableaux et ne retenir que ceux qui sont indispensables à la compréhension du travail.

La revue publie gratuitement 2 planches au trait pleine page et 1 seule planche en simili; les illustrations supplémentaires ou en couleurs sont facturées aux auteurs.

ÉPREUVES ET TIRÉS À PART

Un jeu d'épreuves accompagné du manuscrit est envoyé à l'auteur qui doit retourner l'ensemble après correction et indication de la place des illustrations dans le texte, dans un délai maximum de 15 jours.

25 tirés à part par article sont offerts. Les exemplaires supplémentaires, facturés directement par l'imprimeur doivent être commandés dès réception de l'imprimé spécial joint aux épreuves.

VIE ET MILIEU, 1982, 32 (3)

SOMMAIRE - SUMMARY

Adolf Portmann (1897-1982)	Katharina MANGOLD	135
<i>Population analysis of the Iberian Nose (Chondrostoma Polylepis Stein, 1865) in the Jarama River.</i>	J. LOBON-CERVIA	139
Définition des limites des différents stades pigmentaires durant la phase Civelse d' <i>Anguilla anguilla</i> L. (Poisson Téléostéen Anguilliforme).		
<i>Definition of the limits of the pigmented stages of the "Civelse" Anguilla anguilla.</i>	P. ELIE, R. LECOMTE-FINIGER, I. CANTRELLE, et N. CHARLON	149
Écologie des Uropodides édaphiques (Arachnides : Parasitiformes) de trois écosystèmes forestiers. 4. Abondance, biomasse, distribution verticale, Sténo- et eurytopie.		
<i>Ecological studies on soil uropodid mite communities (Arachnida : parasitiformes) from deciduous forest ecosystems. 4. Abundance, biomass, vertical distribution, steno- and euryecy.</i>	F. ATHIAS-BINCHE	159
<i>Water loss from Peripatus acacioi Marcus & Marcus (Onychophora) under conditions of experimental immobilisation.</i>	S. CAMPIGLIA and R. LAVALLARD	171
<i>A symbiosis between Paracallitatis mediterranea n. sp. (Anthozoa-Actiniaria) and Pagurus variabilis A. Milne-Edwards and Bouvier.</i>	D.M. ROSS and M.O. ZAMPONI	175
Relations entre l'activité locomotrice et le métabolisme respiratoire de <i>Niphargus rhenorhodanensis</i> (Amphipode hypogé) en fonction de différentes conditions expérimentales.		
<i>Relations between locomotor activity and respiratory metabolism of Niphargus rhenorhodanensis (hypogean Amphipoda) under different experimental conditions.</i>	J. MATHIEU	183
Quelques précisions sur <i>Stylocephalus phalloides</i> Théod. (Eugregarina Stylocephalidae) Grégarine parasite de Coléoptères Ténébrionides circum-méditerranéens.		
<i>Some precision on Stylocephalus phalloides Théod. a Gregarine parasite of circum mediterranean Tenebrionids beetles.</i>	J. THEODORIDES	193
Analyse d'ouvrage. <i>Book review.</i>		