

ISSN 0240-8759

Vie et Milieu

Vol. 30 n°1 - Mars 1980



MASSON

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. BOUDOUËSQUE (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, France), M. PAVANS DE CECCATY (Lyon, France), J.M. PÉRÈS (Marseille, France), J. POCHON (Paris, France), P. REY (Toulouse, France), H. SAINT GIRONS (Paris, France), C. SAUVAGE (Montpellier, France), M. VACHON (Paris, France), E. VIVIER (Lille, France).

Abonnements/Subscriptions 1980

	FRANCE	AUTRES PAYS, sauf (1)
Un an (Annual Subscription)	265 FF	290 FF

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

SPPIF, B.P. 22, 41350 Vineuil (France).

(1) Pour les pays suivants, s'adresser à / For the following countries, please contact :

BELGIQUE	L.C.L.S. , rue Otlet 44, B-1070 Bruxelles
CANADA	Somabec , 2475 Sylva Caplin, B.P. 295, St-Hyacinthe, Québec
ESPAGNE	D.I.P.S.A. , Francisco Aranda 43, Barcelona 5
ITALIE	Etni S.p.a. , Via San Simpliciano 2, 20121 Milano
RÉP. FÉD. D'ALLEMAGNE	Kunst und Wissen , Wilhelmstrasse 4, Postfach 46, D - 7000 Stuttgart 1
SUISSE, AUTRICHE, GRÈCE, TURQUIE, YOUGOSLAVIE, MOYEN-ORIENT	Crispa s.a. , 16, avenue de Beaumont, CH 1700 Fribourg
USA	Masson Publishing USA, Inc. , 14 East 60th Street, New York, NY 10022
BRÉSIL	Editores Masson do Brasil, Ltda , Rua da Quitanda, 20, Sala 301, 20000 Rio de Janeiro, R.J.
MEXIQUE, BOLIVIE, CHILI, COLOMBIE, COSTA-RICA, CUBA, ÉQUATEUR, GUATEMALA, HAÏTI, HONDURAS, NICARAGUA, PANAMA, PARAGUAY, PÉROU, SALVADOR, URUGUAY, VENEZUELA	Masson Editores, S. de R.L. de C.V. , Dakota 383, Colonia Napoles, Mexico 18, D.F.

* Les abonnements sont mis en service dans un délai de quatre semaines après réception du paiement / Subscriptions begin 4 weeks following receipt of payment.

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

* Les réclamations pour les numéros non reçus doivent parvenir dans un délai maximum de six mois après la parution / Claims may be submitted to the publisher for missing issues for a period of 6 months after publication of each individual issue.

Numéros séparés de l'année et volumes antérieurs (jusqu'à épuisement du stock) / Back issues and Volumes :
Masson Services, 64, boulevard Saint-Germain, 75005 Paris (Tél. : 325-74-73 et 326-68-45)

Masson Éditeur
 Paris, New York, Barcelone, Milan

à Paris, 120 bd St-Germain, 75280 Paris Cedex 06
 Téléphone : 329-21-60.

NATURE INERTIELLE DES EXSURGENCES ET DES MOUVEMENTS DE CONVECTION DANS LA MER

B. SAINT-GUILY

Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris,
Laboratoire Arago, Banyuls-sur-Mer

EXSURGENCE
CONVECTION
COURANTS NON
LINÉAIRES

RÉSUMÉ. – En Méditerranée, les courants qui apparaissent dans les exsurgences, et dans les mouvements convectifs intenses qui ont été observés au cours de l'hiver dans certaines régions, semblent être non linéaires. Deux modèles inertiels et permanents donnent d'une manière simple les principales caractéristiques des mouvements qui sont produits dans ces situations particulières. Les termes de friction et de diffusion qui sont généralement ambigus, sont ignorés. Dans le premier modèle, la vitesse parallèle à la côte est grande, et un sous-courant le long du rivage est présent. Dans le second modèle, la cellule convective en rouleau est zonale et les gradients de densité sont proches de la valeur critique.

UPWELLING
CONVECTION
NON LINEAR
CURRENTS

ABSTRACT. – In the Mediterranean Sea, the currents occurring in the upwellings, and in the intense convective motions which have been observed during winter in certain regions, seem to be non-linear. Two inertial and permanent models give in a simple way the main characteristics of the motions which are produced in these special situations. The terms of friction and diffusion, which are generally ambiguous, are ignored. In the first model the velocity parallel to the coast is large and a long-shore undercurrent is present. In the second model the convective roll-cell is zonal and the density gradients close to the critical value.

Les exsurgences des eaux subsuperficielles (upwellings) qui se produisent l'été dans le nord-ouest de la Méditerranée occidentale présentent des caractères spécifiques. D'une part les coups de vent de nord-ouest qui les produisent sont violents et de durée relativement courte, d'autre part le dessin de la côte est irrégulier, et loin d'être rectiligne. Les photographies prises dans l'infrarouge depuis les satellites révèlent que ces exsurgences forment des taches d'eau froide dont l'étendue peut être grande (Gonella, Lamy et Millot, 1976; Millot, 1976; Millot, 1977). Avant d'étudier ces aspects complexes, il est utile de chercher à préciser de manière aussi simple que possible la dynamique essentielle de ces exsurgences. Pour le faire il est préférable de tenir compte dans les équations du mouvement des termes non linéaires, et d'ignorer les termes et les coefficients de viscosité et de diffusion turbulentes qui sont mal définis et peu précis. En procédant de cette manière, nous obtenons des résultats peut-être limités, mais incroyables-

ment plus sûrs. Le rôle des termes non linéaires dans la dynamique des exsurgences a été jusqu'ici peu étudié (O'Brien, 1975, 1976). Cependant Pedlosky (1978) a présenté récemment un modèle non linéaire dans lequel la région de la couche superficielle, où l'exsurgence apparaît, est considérée comme une source ponctuelle, c'est-à-dire de dimension petite devant le rayon interne de déformation. Dans l'analyse qui suit nous supposons, conformément aux observations, que cette région a une dimension finie.

Nous savons par ailleurs que des courants de convection rapides et intermittents jouent un rôle important dans la formation des eaux profondes. Les mesures faites durant l'hiver en Méditerranée occidentale montrent l'existence de courants verticaux intenses aux endroits et aux époques où la stratification est la plus faible (Gascard, 1977). La dimension et la vitesse de ces courants de convection intenses sont mieux déterminées par leur nature inertielle, indépendamment des coeffi-

cients de viscosité ou de diffusion turbulente dont la définition est douteuse. En supposant que les mouvements d'inertie sont permanents et zonaux nous obtenons une solution explicite simple qui représente une cellule de convection associée à une masse d'eau légèrement plus dense.

MOUVEMENTS ASCENDANTS DANS LA COUCHE SUBSUPERFICIELLE

Nous admettons que dans la couche subsuperficielle, située au-dessous de la thermocline, le mouvement est inertiel c'est-à-dire essentiellement non linéaire. Le fluide est considéré comme parfait, sans viscosité ni diffusion, et la densité est conservée. Les différences de densité sont relativement petites et nous pouvons utiliser l'approximation de Boussinesq. Nous supposons de plus que le mouvement est permanent, que la vitesse parallèle à la côte rectiligne oy est relativement grande (hypothèse d'une circulation transversale associée à un jet avec un nombre de Rossby correspondant voisin de l'unité), et que le mouvement est indépendant de cette variable y . Les équations du mouvement ont alors la forme suivante :

$$\begin{aligned} (1) \quad & \rho_0 f v - \frac{\partial p}{\partial x} = 0, \quad f = 2 \omega \sin \varphi, \\ & u \frac{\partial v}{\partial x} + w \frac{\partial v}{\partial z} + f u = 0, \\ & \frac{\partial p}{\partial z} + \rho_0 \delta g = 0, \quad \rho = \rho_0 (1 + \delta), \\ & \frac{\partial u}{\partial x} + \frac{\partial w}{\partial z} = 0, \\ & u \frac{\partial \delta}{\partial x} + w \frac{\partial \delta}{\partial z} = 0 \end{aligned}$$

u, v, w désignent les composantes de la vitesse, p, δ , les perturbations de pression et de densité, ω la vitesse angulaire de rotation de la terre et φ la latitude.

Les deux dernières équations (1) montrent qu'il existe une fonction de courant ψ , et que la densité dépend uniquement de celle-ci.

$$(2) \quad u = \frac{\partial \psi}{\partial z}, \quad w = - \frac{\partial \psi}{\partial x},$$

$$(3) \quad \frac{\partial (\delta, \psi)}{\partial (x, z)} = 0, \quad \delta = F(\psi).$$

La première et la troisième équations (1) impliquent un courant parallèle à la côte en équilibre géostrophique :

$$(4) \quad \frac{\partial v}{\partial z} = - \frac{g}{f} \frac{\partial \delta}{\partial x}.$$

En combinant la deuxième équation (1) et sa dérivée par rapport à z , nous obtenons

$$(5) \quad \left(u^2 \frac{\partial}{\partial x} + u w \frac{\partial}{\partial z} + u \frac{\partial w}{\partial z} - w \frac{\partial u}{\partial z} \right) \frac{\partial v}{\partial z} = 0,$$

puis à l'aide de (2), (3), (4),

$$(6) \quad \left(\frac{\partial \psi}{\partial z} \right)^2 \frac{\partial^2 \psi}{\partial x^2} + \left(\frac{\partial \psi}{\partial x} \right)^2 \frac{\partial^2 \psi}{\partial z^2} - 2 \frac{\partial \psi}{\partial x} \frac{\partial \psi}{\partial z} \frac{\partial^2 \psi}{\partial x \partial z} = 0$$

Cette équation pour la fonction de courant ψ conserve la même forme avec des variables sans dimension. Celles-ci sont définies de la manière suivante : l'unité de profondeur h est égale à l'épaisseur de la couche d'eau superficielle. L'unité de longueur a est égale au rayon interne de déformation :

$$(7) \quad a = \frac{(\delta_0 g h)^{1/2}}{f}$$

où δ_0 désigne l'unité de différence de densité. Il est facile de voir que les unités de vitesse u_0, v_0, w_0 sont données par

$$(8) \quad u_0 = \frac{\tau}{\rho_0 f h}, \quad v_0 = (\delta_0 g h)^{1/2}, \quad w_0 = \frac{\tau}{\rho_0 (\delta_0 g h)^{1/2}}$$

Les expressions de u_0 et w_0 résultent de l'égalité du débit vers le large dans la couche superficielle (dérive d'Ekman) et du flux vers la côte dans la couche subsuperficielle.

L'équation (6) possède la propriété suivante : si ψ est une solution, une fonction quelconque de ψ , $G(\psi)$ est également une solution. Ainsi à partir de la solution élémentaire sous forme adimensionnelle

$$(9) \quad \psi = \frac{x}{z}$$

nous considérons la solution

$$(10) \quad \psi = -\operatorname{erf}(-x/z)$$

où erf désigne la fonction erreur (Angot, 1972)

$$(11) \quad \operatorname{erf}(S) = \frac{2}{\sqrt{\pi}} \int_0^S e^{-s^2} ds, \quad \operatorname{erf}(\infty) = 1.$$

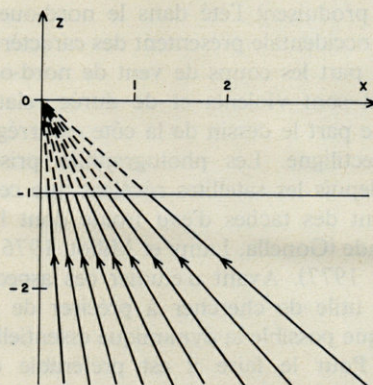


Fig. 1. — Lignes de courant ψ dans un plan normal à la côte (intervalles 0.1).

Stream lines in a normal plane to the coast (lines in 0.1 increments).

La fonction de courant ψ (10) représente un puits à l'origine (point singulier). Il nous semble plus naturel de placer ce puits, non pas à la base de la couche superficielle, mais à la surface de celle-ci. Dans ces conditions, la solution (10) représente un mouvement ascendant dans la couche subsuperficielle ($Z < -1$ de profondeur infinie); et la zone d'exsurgence à la surface de cette couche subsuperficielle a une dimension finie, de l'ordre du rayon interne de déformation. Les composantes de la vitesse sont données par (sous forme adimensionnelle)

$$(12) \quad \begin{aligned} u &= -\frac{2x}{\sqrt{\pi} z^2} e^{-x^2/z^2}, \\ w &= -\frac{2}{\sqrt{\pi}} e^{-x^2/z^2}, \\ v &= \frac{1}{\sqrt{\pi}} \left\{ E_1\left(\frac{x^2}{\alpha^2}\right) - E_1\left(\frac{x^2}{z^2}\right) \right\}, \end{aligned}$$

où E_1 désigne la fonction exponentiel-intégrale (Abramowitz, Stegun, 1970)

$$(13) \quad E_1(S) = \int_S^\infty \frac{e^{-s}}{s} ds,$$

et où la constante d'intégration est choisie de manière à ce que v s'annule à la profondeur $z = -\alpha$ ($\alpha > 1$). La vitesse parallèle à la côte est donc positive au-dessus de la profondeur $z = -\alpha$ et négative au-dessous. Les lignes de courant sont représentées sur la figure 1, et les variations des composantes de la vitesse avec x , à la surface de la couche subsuperficielle ($z = -1$), sont tracées sur la figure 2. Les relations (7) et (8) déterminent sans ambiguïté les caractères essentiels des exsurgences. Prenons en effet des données numériques typiques :

différence de densité	$\delta_0 = 1.10^{-3}$
épaisseur de la couche de mélange	$h = 30 \text{ m}$
paramètre de Coriolis à la latitude de 43°	$f = 1.10^{-4} \text{ s}^{-1}$
tension exercée par un vent de 13 m/s	$\tau = 3. \text{ c g s}$

Les relations (7) et (8) donnent :

rayon interne de déformation ..	$a = 5 \text{ km}$
vitesse parallèle à la côte	$v_0 = 55 \text{ cm/s}$
vitesse normale	$u_0 = 10 \text{ cm/s}$
vitesse ascendante	$w_0 = 5.10^{-2} \text{ cm/s}$

Ce modèle ne convient évidemment pas dans la couche superficielle où existe un flux d'eau froide mélangée vers le large. En outre, comme le mouvement est en réalité transitoire, ce schéma ne donne probablement pas une vue asymptotique mais plutôt une vue instantanée du mouvement à une certaine époque T après le début du coup de vent. Les observations montrent que les exsurgences s'établissent très rapidement. Nous pouvons donc admettre que cette époque T est donnée par la période d'inertie $2\pi/f$, à un facteur près proche de l'unité. Par ailleurs, l'extension L de la tache d'eau froide superficielle vers le large doit être proportionnelle à la durée du coup de vent,

$$(14) \quad L = u_0 t,$$

du moins si cette durée reste inférieure à celle corres-

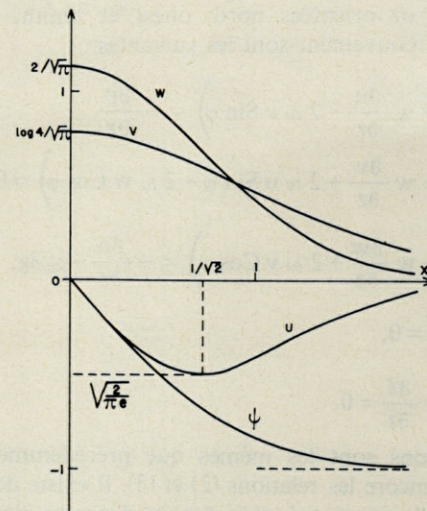


Fig. 2. — Composantes de la vitesse u , v , w , et fonction de courant avec la distance x à la côte, à la surface $z = -1$ de la couche subsuperficielle (grandeurs sans dimension).

Velocity components u , v , w and stream function with the distance x to the coast, at the surface $z = -1$ of the subsuperficial layer (nondimensional units).

pondant au régime asymptotique. Au bout d'une durée égale à la période d'inertie l'extension de la tache d'eau froide est donnée par $L = 2\pi a u_0/v_0$; elle est égale au rayon interne de déformation, à un facteur près. Nous avons donc la règle approchée suivante : pour un coup de vent d'une durée mesurée par un multiple de la période d'inertie, l'extension de la tache d'eau froide est donnée par le même multiple du rayon interne de déformation. Ainsi ce schéma inertiel très simple conduit à des résultats qui sont en accord avec les observations, au moins en première approximation. Il montre que les termes d'inertie engendrent un gradient vertical notable du jet parallèle à la côte qui tend à produire un sous-courant parallèle à la côte et de direction opposée à celle du courant de surface.

MOUVEMENTS DE CONVECTION INTENSES

Lors de la formation hivernale des eaux profondes la stratification est très faible, et proche de la stratification critique (période de Vaisälä voisine de la période d'inertie), et les observations montrent qu'il se produit de manière intermittente des courants verticaux intenses. Nous supposons que les mouvements de convection rapides sont essentiellement inertiels et nous admettons pour simplifier qu'ils sont permanents et zonaux, c'est-à-dire indépendants de la variable est-ouest. Nous tenons compte de la composante horizontale de la rotation de la terre, et nous négligeons les variations de densité dans les termes de l'accélération (approximation de Boussinesq). Dans ces conditions, et avec des coordon-

nées ox , oy , oz orientées nord, ouest et zénith, les équations du mouvement sont les suivantes :

$$\begin{aligned} \rho_0 \left(u \frac{\partial u}{\partial x} + w \frac{\partial u}{\partial z} - 2 \omega v \sin \varphi \right) &= - \frac{\partial p}{\partial x}, \\ \rho_0 \left(u \frac{\partial v}{\partial x} + w \frac{\partial v}{\partial z} + 2 \omega u \sin \varphi - 2 \omega w \cos \varphi \right) &= 0, \\ (15) \quad \rho_0 \left(u \frac{\partial w}{\partial x} + w \frac{\partial w}{\partial z} + 2 \omega v \cos \varphi \right) &= - \frac{\partial p}{\partial z} - \rho_0 \delta g, \\ \frac{\partial u}{\partial x} + \frac{\partial w}{\partial z} &= 0, \\ u \frac{\partial \delta}{\partial x} + w \frac{\partial \delta}{\partial z} &= 0. \end{aligned}$$

où les notations sont les mêmes que précédemment. Nous avons encore les relations (2) et (3). Il existe donc une fonction de courant ψ , et la densité dépend uniquement de celle-ci. En posant

$$(16) \quad H = v + 2 \omega x \sin \varphi - 2 \omega z \cos \varphi,$$

nous pouvons écrire la seconde équation (15) sous la forme d'un Jacobien :

$$(17) \quad \frac{\partial (H, \psi)}{\partial (x, z)} = 0.$$

H est donc une fonction de ψ seulement. La première et la troisième équations (15) donnent alors, en éliminant la pression,

$$(18) \quad \frac{\partial}{\partial (x, z)} \{ \Delta \psi + 2 \omega \dot{H} (z \cos \varphi - x \sin \varphi) + g z \delta, \psi \} = 0.$$

Il en résulte, si K désigne une fonction de ψ ,

$$(19) \quad \Delta \psi + 2 \omega \dot{H} (z \cos \varphi - x \sin \varphi) + g z \delta = K(\psi).$$

En choisissant les fonctions δ , H et K suivantes

$$(20) \quad \delta = \frac{\lambda \psi^2}{2}, \quad H = - \frac{\mu \psi^2}{2}, \quad K = 0,$$

l'équation (19) s'écrit

$$\Delta \psi + \{ 2 \omega \mu (x \sin \varphi - z \cos \varphi) + \lambda g z \} \psi = 0.$$

Prenons maintenant des variables sans dimension. Puisque le nombre de Rossby est par hypothèse égal à un, les unités de longueur et de profondeur sont égales. Nous avons ainsi

$$(22) \quad a = h = \delta_0 g / 4 \omega^2,$$

$$(23) \quad u_0 = v_0 = w_0 = \delta_0 g / 2 \omega,$$

puis

$$(24) \quad \lambda = (2 \omega)^6 / g (\delta_0 g)^3, \quad \mu = (2 \omega)^5 / (\delta_0 g)^3.$$

L'équation (21) prend la forme adimensionnelle suivante

$$(25) \quad \Delta \psi + \{ x \sin \varphi + z (1 - \cos \varphi) \} \psi = 0,$$

et nous obtenons la solution à variables séparées

$$\begin{aligned} \psi &= X \cdot Z, \\ X &= \xi^{1/2} J_{1/3}(\xi^{3/2}), \\ (26) \quad Z &= \zeta^{1/2} J_{1/3}(\zeta^{3/2}), \\ \xi &= (4/9 \sin \varphi)^{1/3} x, \\ \zeta &= (4/9 (1 - \cos \varphi))^{1/3} z. \end{aligned}$$

La courbe qui est tracée sur la figure 3 montre que la longueur et la profondeur des cellules de convection sont déterminées par les zéros de $J_{1/3}$ (Abramovitz et Stegun, 1970).

La première racine est approximativement $C = 2,91$; et la longueur et la profondeur adimensionnelles de la cellule de convection sont données par

$$(27) \quad x_0 = 2.67 (\sin \varphi)^{-1/3}, \quad z_0 = 2.67 (1 - \cos \varphi)^{-1/3}.$$

Dans les conditions de formation hivernale d'eau profonde en Méditerranée occidentale, la latitude est approximativement égale à 43° et la densité critique $\delta_0 = 1.10^{-6}$. Nous avons donc à l'aide de (22), (23) et (27), $a = h = 5.10^4 \text{ cm}$, $u_0 = v_0 = w_0 = 10 \text{ cm/s}$, $a x_0 = 1,5 \text{ km}$, $h z_0 = 2,1 \text{ km}$. $a x_0$ et $h z_0$ représentent la largeur et la profondeur des cellules de convection.

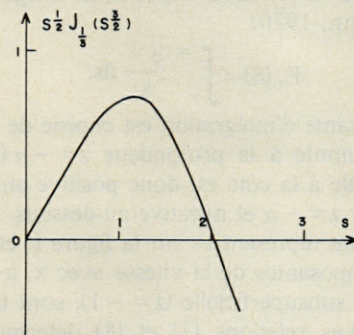


Fig. 3. — Variation de la fonction de courant ψ avec x ou z (grandeurs sans dimension).

Dependence of the stream function ψ with x or z (nondimensional units).

Dans le mouvement zonal la vitesse porte vers l'est en surface et vers l'ouest en profondeur, quel que soit le sens des mouvements de convection. Ainsi, cette solution particulière montre que la présence d'une masse d'eau légèrement plus dense, au voisinage de la stratification critique, et en régime inertiel et permanent, implique l'existence d'une cellule zonale de convection dont les dimensions sont de l'ordre du kilomètre et les vitesses de l'ordre de 10 cm/s. Ces valeurs s'accordent avec les observations et ont une signification dynamique précise et sans doute générale. En effet, il y a tout lieu de penser, qu'une circulation convective complètement tridimensionnelle présente des caractéristiques très peu différentes, et qu'en régime transitoire les dimensions et les vitesses de ces mouvements convectifs ne sont pas modifiées de manière notable. Naturellement ce modèle ne prétend pas décrire de manière complète le mécanisme de formation des eaux profondes, lequel fait intervenir en particulier des processus turbulents de mélange et de diffusion. Cependant nous pensons que le caractère inertiel des mouvements de convection rapides est dominant, c'est-à-dire que les termes d'inertie y jouent un rôle essentiel.

CONCLUSION

L'étude des observations et la réflexion théorique tendent à confirmer la nature à la fois transitoire et non linéaire des courants marins. Si l'on excepte les oscillations de courtes périodes (période d'inertie) qui sont spécifiques des régimes transitoires, l'analyse des mouvements inertiels permanents permet déjà de déterminer leurs dimensions et leurs vitesses caractéristiques. Ces analyses élémentaires montrent que les termes inertiels non linéaires ont, au moins, dans certaines régions et dans certaines conditions, une importance comparable à celle des termes de l'accélération dépendant du temps. Cette situation se trouve certainement réalisée dans les upwellings méditerranéens où les coups de vent sont à la fois violents et de courte durée. Quelle est alors l'action relative des termes transitoires et non linéaires de l'accélération ? Il est possible de retenir maintenant ces termes dans la modélisation numérique. Néanmoins il serait du plus grand intérêt, pour l'intelligence de la dynamique des courants marins, de trouver des solutions analytiques incluant à la fois les effets transitoires et non linéaires des termes de l'accélération.

BIBLIOGRAPHIE

- ABRAMOWITZ M. & I.A. STEGUN, 1970. — Handbook of mathematical functions. Washington, Natn. Bur. Stand. Monogr., 1046 p.
- ANGOT A., 1972. — Compléments de mathématiques. Paris, Masson, 869 p.
- GASCARD J.C., 1977. — Mouvements verticaux profonds en Méditerranée Nord-occidentale en hiver. *Ann. hydrogr.*, **5** (1) : 177-181.
- GONELLA J., A. LAMY & C. MILLOT, 1976. — Upwellings d'été sur la côte méditerranéenne française. *Rapp. P.-v. Réun. Comm. int. Explor. Scient. Mer Méditerr.*, **23** (5) : 87-94.
- MILLOT C., 1976. — Specific features of the sea-shore circulation near Cap Leucate. *Mém. Soc. r. Sci. Liège*, **6** (10) : 227-245.
- MILLOT C., 1977. — Etude de la dynamique du plateau continental du Golfe du Lion. *Rapp. P.-v. Réun. Comm. int. Expl. Scient. Mer Méditerr.*, **24** (2) : 43-44.
- O'BRIEN J.J., 1975. — Models of coastal upwelling. In : Numerical models of ocean circulation. Washington D.C., Academy of Sciences, pp. 204-215.
- O'BRIEN J.J. & al., 1977. — Upwelling in the ocean. In : KRAUS (E.B.) ed., Modelling and prediction of the upper layers of the ocean. Oxford, Pergamon Press, pp. 178-228.
- PEDLOSKY J., 1978. — An inertial model of steady coastal upwelling. *J. Phys. Oceanogr.*, **8** : 171-177.
- Weather in the Mediterranean. London, Her Majesty's Stationary Office. Vol. 1, 1962, 362 p.

Accepté le 14 décembre 1978.

IDENTIFICATION OF TIEMANNITE AS A PROBABLE PRODUCT OF DEMETHYLATION OF MERCURY BY SELENIUM IN CETACEANS. A COMPLEMENT TO THE SCHEME OF THE BIOLOGICAL CYCLE OF MERCURY

Roger MARTOJA and Jean-Pierre BERRY *

Laboratoire d'Histophysiologie fondamentale et appliquée,
E.R.A. 570 du C.N.R.S., Groupe d'Etudes pluridisciplinaires sur la pollution des Eaux,
Université Pierre et Marie Curie, 12, rue Cuvier, 75005 Paris

* Laboratoire de Biophysique, Faculté de Médecine,
6, rue du Général Sarrail, 94010 Créteil, France

MERCURE
SELENIUM
TIEMANNITE
DETOXICATION
CÉTACÉS

RÉSUMÉ. — Dans le foie des Cétacés, les concentrations élevées en mercure minéral et en sélénium, ainsi que la corrélation entre les teneurs en ces deux éléments, s'expliquent par la présence d'inclusions de tiemannite (sélénure mercurique cristallisé). La cristallisation de tiemannite pourrait représenter la phase terminale d'un processus de déméthylation du mercure par le sélénium. L'apparition, dans une chaîne trophique, d'un composé non biodégradable du mercure, nous conduit à proposer un complément au schéma du cycle de ce métal dans la biosphère.

MERCURY
SELENIUM
TIEMANNITE
DETOXIFICATION
CETACEANS

ABSTRACT. — In Mediterranean cetaceans, particles of pure tiemannite are stored in the connective tissue of the liver. The biosynthesis of tiemannite could be the last stage of detoxification process leading to the fossilization of mercury and selenium under the form of a non biodegradable component. A complement to the scheme of the biological cycle of mercury is suggested.

A high proportion of the total concentration of mercury in marine contaminated animals occurs as methylmercury, which is the more toxic form of the metal. Methylmercury is concentrated in the brain, flesh and viscera of fishes and mammals (Koeman *et al.*, 1973; Westöo, 1973), while some organs are characterized by a high proportion of inorganic mercury (Rivers *et al.*, 1972; Freeman and Horne, 1973; Koeman *et al.*, 1973); therefore, a demethylation leading to inorganic mercury is considered (Bryan, 1976). In the liver of seals, porpoises and dolphins, the concentration of mercury is clearly correlated with the concentration of selenium (Koeman *et al.*, 1973); it has been suggested that selenium could have, in marine animals as well as in rats, quails or tissue cultures studied in laboratories, a protective effect against the toxic action of mercuric compounds (Parizek

and Ostadalva, 1967; Ganther *et al.*, 1972; Iwata *et al.*, 1973; Moffitt and Clary, 1974; Stoewsand *et al.*, 1974; Ohi *et al.*, 1975; Potter and Matrone, 1977); selenium and mercury could be associated together with proteins by means of sulphur (Parizek *et al.*, 1969; Ganther *et al.*, 1972; Koeman *et al.*, 1973).

We have studied cetaceans captured in a very polluted area, the Mediterranean sea. In these animals, analyses of numerous organs reported by Viale (1976, 1977) show that most of the mercury is stored in the flesh and the liver; the fraction of methylated mercury is important in all organs (25 to 70 %) except in the liver (3 to 7 %). Histological survey of organs of *Ziphius* and *Tursiops* shows in the liver alone black particles (1 to 5 μ m), irregular in shape, located in the connective tissue of the portal vessels (Martoja and Viale, 1977). In ultrathin

sections, each particle appears to be composed of numerous electron-dense granules measuring about 15 nm (Plate I, A, C). They are not digested by proteolytic enzymes (pronase, pepsine, trypsin). Only two elements, Se and Hg, are detected in them with the electron microprobe (Fig. 1). Quantitative X-ray microanalysis of the particles was made with crystal spectrometers and by comparing the ratio $(P-b)_{\text{Hg}}/(P-b)_{\text{Se}}$ obtained for particles with those given by a commercial standard of pure mercuric selenide HgSe (P = peak, b = back-ground). The ratios $(2,66 \pm 0,44$ for particles and $2,57 \pm 0,34$ for standard) do not differ significantly and hence, the ratio Hg/Se is identical in particles and mercuric selenide. Dried samples of liver of *Ziphius* were analysed for total mercury by flameless atomic absorption spectrophotometry, for methylmercury by gas chromatography and

for selenium by colorimetry of the selenium - 3,3 diamminobenzidine hydrochloride complex. The concentration of total mercury was 1 343 mg/kg, while the concentration of selenium was 477 mg/kg. The weight ratio "total Hg/Se " is 2,8, the weight ratio "inorganic Hg/Se " is 2,7, this last value corresponding to a 1/1 molar ratio.

Thus data obtained by histological survey, quantitative X-ray spectrography and chemical analysis are in agreement : selenium and mercury are stored together in characteristic granules, as a product whose molar ratio Hg/Se is 1/1.

Diffraction patterns of particles were obtained by using ultrathin sections of *Ziphius* liver (Plate I, B). Parameters of these patterns are similar to those of a standard crystal of mercuric selenide HgSe (tiemannite). Therefore, particles stored in the liver of Cetaceans are constituted of pure tiemannite.

The storage of mercury and selenium as mercuric selenide explains the correlation, discovered in several marine animals (Koeman *et al.*, 1973), between these two elements. We think that cristallization of tiemannite could be the final stage of a detoxification process which consists in a methyl-transfer from mercury to selenium. Indeed, the food of Cetaceans (fish, sleevefish) is very rich in methylmercury (Viale, 1977), and so inorganic mercury stored in the liver must originate from the organic form of the metal. According to the opinion of

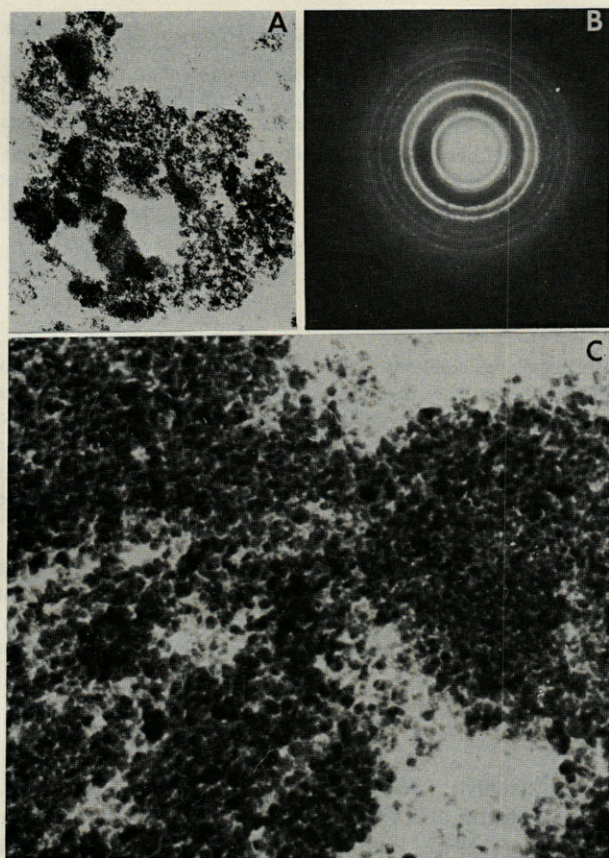


PLANCHE I. — *Ziphius cavirostris* femelle, âgée de plus de 12 ans, capturée en 1974. A : section ultrafine d'un amas granulaire (fixation : formol, sans coloration). Notez les nombreux granules denses aux électrons; B : image de diffraction d'une de ces particules; C : détail au niveau d'une particule montrant la juxtaposition des granules de tiemannite ($\times 180\,000$).

Ziphius cavirostris female, over 12 years old, captured in 1974. A : ultrathin section of a particle (fixation : formaldehyde, no staining). Note the numerous electron-dense granules ($\times 40,000$); B : diffraction pattern of such a particle; C : enlarged view of a portion of a particle showing the juxtaposition of the tiemannite granules ($\times 180,000$).

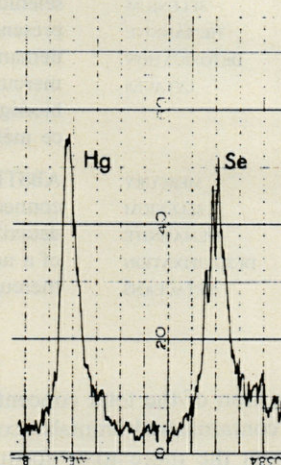


Fig. 1. — *Ziphius cavirostris* âgée de plus de 12 ans. Mise en évidence de Mercure et de Sélénium au sein d'une particule, dans une coupe à la paraffine ($7\,\mu\text{m}$) collée sur une lame de « mylar » carbonée, éclaircie au toluène. Microsonde Cameca MS 46, avec un faisceau ($15\,\text{kV}$ à $40\,\text{nA}$) dirigée sur 1 point d'environ $1\,\mu\text{m}$; spectromètre à cristal K.A.P.

Ziphius cavirostris female, more than 12 years old. Demonstration of mercury and selenium on a particle in a paraffin section ($7\,\mu\text{m}$) glued on a mylar carbon-coated slide and cleared with toluene. Microprobe Cameca MS 46, with a beam ($15\,\text{kV}$ at $40\,\text{nA}$) focussed into a spot of about $1\,\mu\text{m}$; spectrometer crystal K.A.P.

Wood *et al.* (1975), the detoxification of methylmercury poisoned animals by selenium can be explained by a methyl group transfer out of the mercury cycle into the selenium cycle; this transfer requires vitamin B12, and produces dimethylselenide which is ventilated from the lungs, but the fate of demethylated mercury is not considered. Our observations show that cristallization of tiemannite occurs in the liver, in which the level of vitamin B12 is high enough to allow the methyltransfer; dimethylselenide can be carried to the lungs by the vessels, while demethylated mercury reacts with part of the selenium which has been reduced to the lower oxidation stage (2^-).

The detoxification pathway evidently involves several reactions which are still unknown. Our results do not disagree with experimental data that show a liberation of methylmercury from sulfhydryl bonds, produced by selenium salts (Sumino *et al.*, 1977): the release of organic mercury from protein linkages could be the first effect of the metalloid. Under natural conditions, the protective effect of selenium could be due to selenious acid present in sea water (Riley, 1975) or to an organic compound supplied by the food (Lunde, 1970). The last stage of the detoxification pathway is not a linkage of mercury and selenium to proteins by means of sulphur; it is also well known that selenium does not complex SH groups but oxidizes them (Jernelov and Martin, 1975). Likewise, the occurrence of selenoproteins, which have a high affinity for mercury (Fang, 1977) is not evident in the liver of Cetaceans.

An important fact is the impossibility for cetaceans to excrete the tiemannite particles; because these animals live a long time (more than 25 years), the liver of old individuals shows a great number of particles; in a *Ziphius* twelve years old the liver contained about 13 g of inorganic mercury and 5 g of selenium. The biosynthesis of tiemannite is a process leading to the fossilization of mercury and partially of selenium under the form of a non biodegradable component; neither the cetaceans nor any organism of a food chain are able to metabolize again the mercury bound to selenium. It will be necessary to determine whether this peculiar mechanism of detoxification does exist in other zoological groups; it is probably the case at least for species where a 1/1 molar ratio of Hg and Se suggests a direct Hg-Se linkage (marine mammals, Koeman *et al.*, 1973; cat, Uzioka, 1960; man, Kosta *et al.*, 1975, Kennedy *et al.*, 1977), and for the rat whose phagocytic cells concentrate Se and Hg in aggregates (Groth *et al.*, 1973).

Without claiming the occurrence of such a detoxification process in a wide range of animals, these results indicate that some elements are to be added to the scheme of the mercury cycle in the biosphere, as proposed previously by Wood *et al.*, 1975 (Fig. 2).

Acknowledgements. — The authors are grateful to Dr D. Viale for allowing them to use samples of liver she collected.

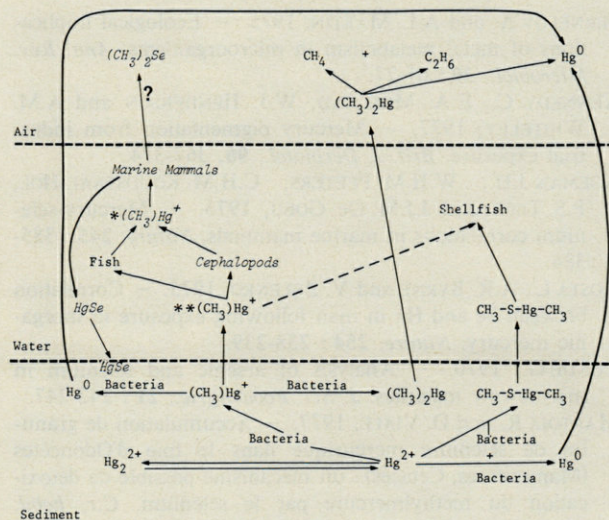


Fig. 2. — Cycle biologique du Mercure, modifié d'après Wood *et al.* (1975). Les lettres en italique sont employées pour de nouvelles données concernant les Céphalopodes et les Mammifères marins (Viale, 1977; Martoja and Berry, cet article), la flèche en pointillés pour les données de Huckabee *et al.* (1975), concernant les Crustacés. ** $(CH_3)_2Hg^+$: méthylmercure de l'eau et de la nourriture (plancton); * $(CH_3)_2Hg^+$: méthylmercure de la nourriture.

The biological cycle for mercury, modified from Wood *et al.* (1975). *Italic letters are used for new data concerning Cephalopods and marine Mammals (Viale, 1977; Martoja and Berry, present paper), dotted arrow for data by Huckabee *et al.* (1975) concerning shellfish. ** $(CH_3)_2Hg^+$: methylmercury in water and food (plankton); * $(CH_3)_2Hg^+$: methylmercury in food.*

REFERENCES

- BRYAN G.W., 1976. — Some aspects of heavy metal tolerance in aquatic organisms, in A.P.M. LOCKWOOD, Effects of pollutants on aquatic organisms. London, Cambridge Univ. Press, 7-34.
- FANG S.C., 1977. — Interaction of selenium and mercury in the rat. *Chem., Biol. Interact.*, **17** : 25-40.
- FREEMAN H.C. and D.A. HORNE., 1973. — Mercury in Canadian seals. *Bull. Environ. Contam. Toxicol.*, **10** : 172-180.
- GANTHER H.E., C. GOUDIE, M.L. SUNDE, M.J. KOPECKY, P. WAGNER, SANG-HWAN Ho and W.G. HOEKSTRA, 1972. — Selenium relation to decreased toxicity of methylmercury added to diets containing tuna. *Science*, **175** : 1122-1124.
- GROTH D.H., L. VIGNATI, L. LOWRY, G. MACKAY and H.E. STOCKINGER, 1973. — Mutual antagonistic and synergistic effects of inorganic selenium and mercury salts in chronic experiments, in D.D. HEMPHILL, Trace substances in Environmental Health, VI, Columbia, Univ. of Missouri, 187-189.
- HUCKABEE J.W., R.A. GOLDSTEIN, S.A. JANZEN and S.E. WOOCK, 1975. — Methylmercury in a freshwater foodchain, Toronto, Proc. int. Conf. on heavy metals in Environ., **1** : 199-216.
- IWATA H., H. OKAMOTO and Y. OHSAWA, 1973. — The protective effect of small amounts of selenite in sublimate intoxication. *Res. Commun. Chem. Pathol. Pharmacol.*, **5** : 673-680.

- JERNELOV A. and A.L. MARTIN, 1975. - Ecological implications of metal metabolism in microorganisms. *Ann. Rev. Microbiol.*, **29** : 61-77.
- KENNEDY C., E.A. MOLLAND, W.J. HENDERSON and A.M. WHITELEY, 1977. - Mercury pigmentation from industrial exposure. *Brit. J. Dermatol.*, **96**, 367-374.
- KOEMAN J.H., W.H.M. PEETERS, C.H.M. KOUDSTAAL-HOL, P.S. TJIOE and J.J.M. De GOEIJ, 1973. - Mercury-selenium correlations in marine mammals. *Nature*, **245** : 385-386.
- KOSTA L., A.R. BYRNE and V. ZELENKO, 1975. - Correlation between Se and Hg in man following exposure to inorganic mercury. *Nature*, **254** : 238-239.
- LUNDE G., 1970. - Analysis of arsenic and selenium in marine raw materials. *J. Sci. Food Agric.*, **21** : 242-247.
- MARTOJA R. and D. VIALE, 1977. - Accumulation de granules de sélénium mercurique dans le foie d'Odoncètes (Mammifères, Cétacés) : un mécanisme possible de détoxification du méthylmercure par le sélénium. *C.r. hebdomadaire Acad. Sci., Paris, D*, **285** : 109-112.
- MOFFITT A.E. and J.J. CLARY, 1974. - Selenite induced binding of inorganic mercury in blood and other tissues in the rat. *Res. Commun. Chem. Pathol. Pharmacol.*, **7** : 593-603.
- OHI G., S. NISHIGAKI, H. SEKI, Y. TAMURA, T. MAKI, H. MAEDA, S. OCHIAI, H. YAMADA, Y. SHIMAMURA and H. YAGYU, 1975. - Interaction of dietary methylmercury and selenium on accumulation and retention of these substances in rat organs. *Toxicol. appl. Pharmacol.*, **32** : 527-533.
- PARIZEK J. and I. OSTADALOVA, 1967. - The protective effect of small amounts of selenite in sublimate intoxication. *Experientia*, **23** : 142-143.
- PARIZEK J., I. BENES, I. OSTADALOVA, A. BABICKY, A. BENES and J. LENER, 1969. - Metabolic interaction of trace elements. The effects of some inorganic and organic compounds of selenium on the metabolism of cadmium and mercury in the rat. *Physiol. bohemoslov*, **18** : 95-103.
- POTTER S.D. and G. MATRONE, 1977. - A tissue culture model for mercury-selenium interactions. *Toxicol. appl. Pharmacol.*, **40** : 201-215.
- RILEY J.P., D.E. ROBERTSON, J.W.R. DUTTON, N.T. MITCHELL and P.J.B. WILLIAMS, 1975. - Analytical chemistry of sea water, in J.P. RILEY and G. SKIRRON, Chemical Oceanography, London, Acad. Press., **3** : 193-514.
- RIVERS J.B., J.E. PEARSON and C.D. SCHULTZ, 1972. - Total and organic mercury in marine fish. *Bull. Environ. Contam. Toxicol.*, **8** : 257-266.
- STOEWSAND G.S., C.A. BACHE and D.J. LISK, 1974. - Dietary selenium protection of methylmercury intoxication in Japanese quail. *Bull. Environ. Contam. Toxicol.*, **11** : 152-156.
- SUMINO K., R. YAMAMOTO and S. KITAMURA, 1977. - A role of selenium against methylmercury toxicity. *Nature*, **268** : 73-74.
- UZIOKA T., 1960. - Analytical studies on methylmercury in the animal organs and foodstuff. *J. Kumamoto Med. Soc.*, **34** (suppl. 2) : 383-399.
- VIALE D., 1976. - Divers aspects de la pollution par les métaux chez quelques Cétacés de Méditerranée occidentale. Monaco, 11^e J. Etud. Pollutions, C.I.E.S.M., 183-191.
- VIALE D., 1977. - Ecologie des Cétacés en Méditerranée nord-occidentale : leur place dans l'écosystème, leur réaction à la pollution marine par les métaux. *Thèse Univ. Paris VI*, 257 p.
- WESTOO G., 1973. - Methylmercury as percentage of total mercury in flesh and viscera of Salmon and sea Trout of various ages. *Science*, **181** : 567-568.
- WOOD J.M., H.J. SEGALL, W.P. RIDLEY, A. CHEH, W. CHUDYK and J.S. THAYER, 1975. - Metabolic cycles for toxic elements in the environment. Proc. int. Conf. on heavy metals in Environ., Toronto, **1** : 49-68.

Accepté le 6 novembre 1978.

L'ÉVENTAIL SOUS-MARIN PROFOND DU RHÔNE : CARTE BATHYMÉTRIQUE AU 1/250 000

* G. BELLAICHE (1), L. DROZ (1), J.C. ALOISI (2),
H. GOT (2) et A. MONACO (2)

(1) Laboratoire de Géodynamique sous-marine de Villefranche-sur-Mer
Université Pierre et Marie Curie

(2) Centre de Recherches de Sédimentologie Marine
Université de Perpignan

CARTE
BATHYMÉTRIE
ÉVENTAIL SÉDIMENTAIRE
CANYON
RHÔNE

MAP
BATHYMETRY
DEEP SEA FAN
CANYON
RHÔNE

RÉSUMÉ. – Les grands traits morphologiques et physiographiques de l'éventail sous-marin profond du Rhône sont décrits et analysés grâce à une série de profils qui ont permis d'établir une carte bathymétrique avec isobathes espacés tous les 10 mètres.

ABSTRACT. – A series of bathymetric profiles has permitted to define and analyse the main morphologic and physiographic outlines of the Rhône deep sea fan. A bathymetric chart of this fan is presented.

Les informations bathymétriques disponibles jusqu'ici sur l'éventail profond du Rhône provenaient de profils en général mal positionnés, effectués le plus souvent au hasard de routes éparses suivies par différents navires océanographiques. La compilation de ces données a abouti à l'établissement de documents bathymétriques incluant tout ou partie de l'éventail, à des échelles très variables (Menard et coll., 1965, Monti et coll., 1979, Genesseeux et Vanney, 1979, carte Defense Mapping Agency Hydrographic Center, Alla et coll., 1969).

Notre étude repose sur le lever de 1 200 kilomètres de profils sériés, orientés pour la plupart perpendiculairement à l'axe de l'éventail et enregistrés à bord du N/O Catherine-Laurence, sur un appareil de type GDR-T Ocean Sonics. L'émission et la réception se faisaient par l'intermédiaire d'une dalle de 12 kHz fixée sous le navire. L'échelle de l'enregistrement était de 45 cm pour une seconde temps-double. La navigation était assurée avec un excellent degré de précision, simultanément par

les chaînes Loran C et Toran mode V. Nous avons ainsi abouti à l'établissement d'une carte bathymétrique au 1/100 000, avec isobathes tous les 10 m, reproduite au 1/250 000 en annexe. Les profondeurs y sont exprimées en mètres non corrigés sur la base d'une vitesse du son dans l'eau de 1 500 m/sec.

MORPHOLOGIE ET PRINCIPALES PROVINCES PHYSIOGRAPHIQUES

Rappelons, à la suite notamment des travaux de Normark (1970-1978) que les systèmes canyons-éventails sous-marins profonds peuvent schématiquement être divisés en différentes provinces physiographiques différenciées principalement par leur morphologie et, pour l'essentiel, par leur pente. On distingue ainsi, de l'amont vers l'aval, les domaines des canyons sous-

* Groupe PROFANS.

marins, de l'éventail supérieur (upper-fan), l'éventail moyen (mid-fan – supra-fan) et l'éventail inférieur (lower fan).

Les profils que nous avons réalisés permettent de caractériser avec assez de netteté ces différentes provinces à l'exception du lower fan.

a) *Domaine des canyons sous-marins*

Ces canyons sous-marins (il s'agit en l'occurrence principalement du canyon du Petit Rhône) sont présents entre 150 m et 1 600 m de profondeur depuis le rebord du plateau continental, situé à environ 45 kilomètres de l'embouchure actuelle du Rhône jusqu'à une distance de 85 kilomètres. Ils sont caractérisés par un cours méandri-forme et des pentes fortes : 3,6 % pour le profil longitudinal, jusqu'à 30 % le long des profils transversaux.

b) *L'éventail supérieur*

Plus au large, l'éventail *sensu-stricto* débute par l'éventail supérieur, caractérisé entre 85 kilomètres et 175 kilomètres de l'embouchure du Rhône, par une vallée de 2 à 5 kilomètres de large, flanquée de levées sédimentaires dissymétriques de l'ordre de 50 à 75 mètres de hauteur. Cette vallée apparaît elle-même très nettement surcreusée par un chenal large de 500 à 800 mètres et profond de 40 à 50 mètres. Les pentes de cette partie supérieure de l'éventail apparaissent, par comparaison avec celles du canyon, très faibles : 0,8 % pour le profil en long (ce qui correspond assez bien avec des valeurs moyennes généralement relevées) et jusqu'à 4 % le long des levées. Une des caractéristiques morphologiques les plus remarquables de cette partie supérieure de l'éventail est son allure nettement méandri-forme en prolongement des méandres très accusés du canyon sous-marin du Petit Rhône.

Le cours sinueux du chenal semble conditionner la morphologie des levées sédimentaires elles-mêmes. Ainsi, à l'instar des vallées terrestres, il semble que l'on puisse mettre en évidence des phénomènes d'érosion de la levée concave accompagnés d'accrétion sédimentaire de la levée convexe. Une analyse beaucoup plus détaillée de ces phénomènes pourrait être fournie par des profils au sondeur multifaisceaux du type rayon de mer (« sea-beam »).

c) *L'éventail moyen*

Au-delà du domaine de l'éventail supérieur, la partie moyenne de cet appareil se caractérise essentiellement par l'atténuation et la disparition progressive des levées sédimentaires et par la ramification du chenal principal en un réseau de chenaux de distribution. Cette ramification commence d'ailleurs déjà à s'amorcer dès la partie inférieure de l'éventail supérieur. La grande variabilité

de la position géographique de ces chenaux d'un profil à l'autre, semble probablement traduire un réseau localement anastomosé, dont la complexité est favorisée par une très nette diminution de la pente, qui n'excède pas 0,6 %. Il n'est cependant pas exclu que certains de ces chenaux puissent représenter en réalité des dépressions isolées qui ne pourraient être identifiées comme telles que par des levés bathymétriques de précision, à maille très serrée. De telles dépressions ont pu être mises en évidence grâce au poisson remorqué (deep-tow) dans les parties moyennes de certains éventails sous-marins (Normark, W.R. 1978). A partir de 205 kilomètres au Sud de l'embouchure du Rhône commencent à apparaître les premiers dômes perçants et les structures anticlinales d'origine salifère pouvant atteindre 150 à 200 m de haut. Les reliefs attribués dans cette région par Menard et ses collaborateurs (1965) à des levées sédimentaires, ne sont donc en fait que des structures diapiriques, le domaine d'existence des levées sédimentaires d'ordre pluridécamétrique proprement dites se situant bien plus au Nord, à des latitudes supérieures à 41°53' N.

L'éventail sous-marin profond du Rhône ne semble pas comporter de « suprafan » bien caractérisé. Rappelons qu'il s'agit là d'une morphologie convexe visible surtout sur les profils en long de certains appareils au niveau de leur partie moyenne et traduisant une très forte accumulation sédimentaire. Notons que dans le cas du Rhône, la présence des dômes évaporitiques introduit des anomalies dans la morphologie primaire de l'éventail pouvant compliquer le schéma classique dans la zone du supra-fan qui de toute façon ne constitue pas une caractéristique générale des éventails profonds.

d) *L'éventail inférieur et la plaine abyssale*

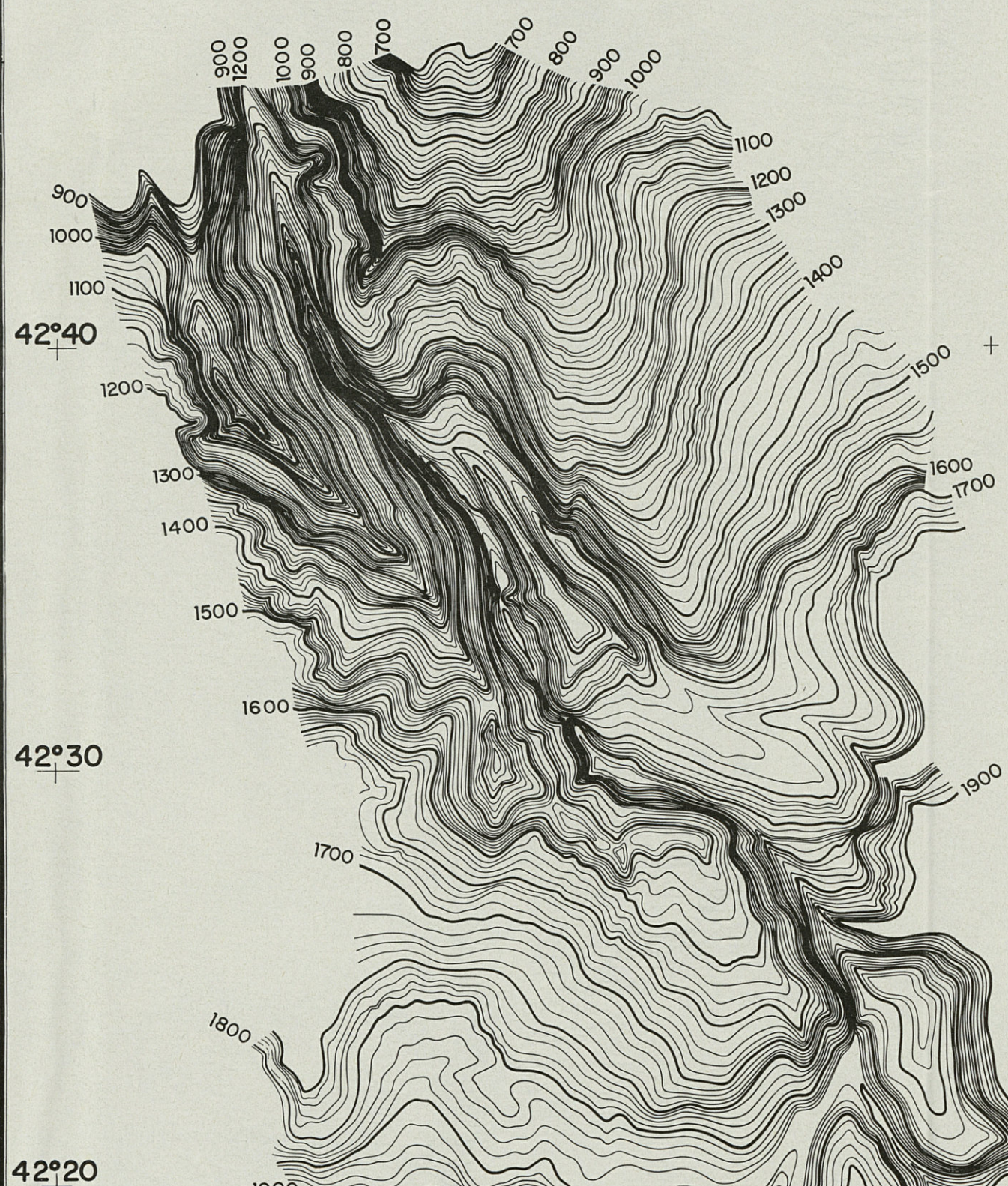
L'éventail inférieur constitue la partie la plus distale de la zone chenalisée, assurant la transition entre l'éventail moyen et la plaine abyssale. Cette partie de l'éventail est moins bien connue. Son existence en tant qu'individualité morphologique est d'ailleurs controversée et nous ne pouvons, concernant l'éventail du Rhône, contribuer utilement à clarifier ce problème par suite d'un manque de données d'une part et de l'existence à ce niveau d'une tectonique salifère d'autre part.

CONCLUSION

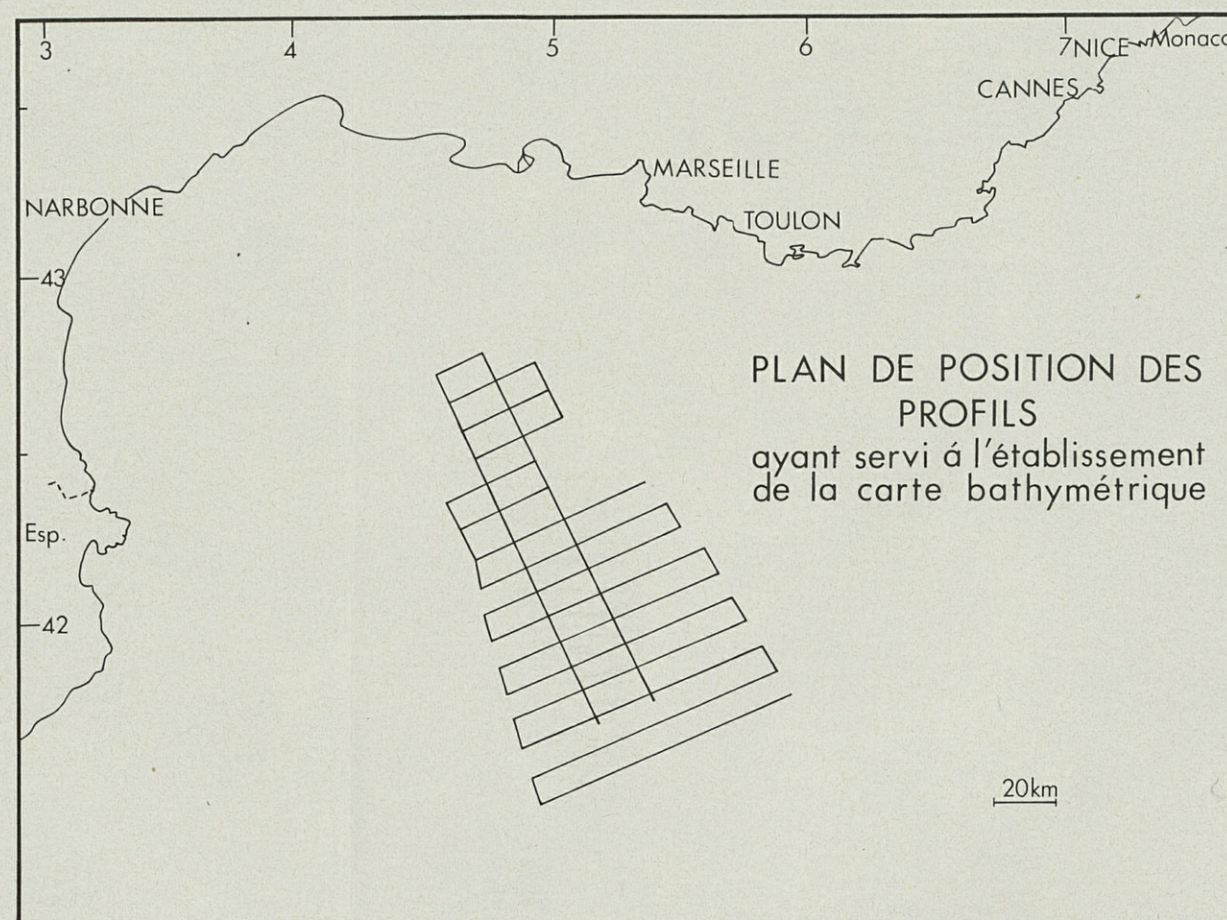
L'éventail sous-marin profond du Rhône, dont les principales unités physiographiques ont pu être reconnues, apparaît comme un éventail très caractéristique des appareils de ce type. Il présente l'intérêt de s'exprimer librement en mer sans être contrarié par la proximité de marges adjacentes. Cependant les mouvements halocinétiques qui sont liés aux évaporites déposées lors de la crise messinienne introduisent quelques anomalies au niveau de l'éventail moyen. Cet éventail pourrait être

4°30 4°40 4°50 5°00

CARTE BATHYMETRIQUE DE L'EVENTAIL SOUS-MARIN PROFOND DU RHONE ET DU CANYON AFFERENT



42°40



42°30

42°20

10 km.

42°10

42°10

42°00

42°00

41°50

41°50

41°40

41°40

41°30

41°30

4°50'

5°00

5°10

5°20

5°30

5°40

classé, selon la terminologie en vigueur, parmi les appareils de type accrétion. Cependant, la présence d'un chenal de surcreusement à l'intérieur de la vallée centrale semble indiquer qu'actuellement et depuis une époque probablement très récente, cet appareil est le siège d'une sédimentation calme, entrecoupée de phases d'érosion et de non dépôt. Ces hypothèses devraient pouvoir être vérifiées par les prochains travaux de prospection sismique haute-résolution associée aux prélèvements de sédiments et aux mesures de courants de fond.

BIBLIOGRAPHIE

ALLA G., H. GOT, O. LEENHARDT, A. REBUFATTI et R. SABATIER, 1969. — Résultats préliminaires de la mission « François-Blanc » en sondage sismique continu. *Vie Milieu*, **20** (2B): 211-220.

Carte Défense Mapping Agency Hydrographic Center (Washington D.C.), Barcelona to Roma, échelle 1/713 000.

GENNESSEAU M. et J.P. VANNEY, 1979. — Cartes bathymétriques du bassin algéro-provençal. *C.R. Somm. Soc. Géol. Fr.*, **4**: 191-194.

MENARD H.W., S.M. SMITH et R.M. PRATT, 1965. — The Rhône deep sea fan, in *Submarine geology and geophysics*, Whittard and Bradshaw Ed., *Colson papers*, **17**: 271-285.

MONTI S., J.M. AUZENDE, J.L. OLIVET, A. MAUFFRET et J.P. REHAULT, 1979. — Carte bathymétrique de la Méditerranée occidentale. Cnexo.

NORMARK W.R., 1970. — Growth patterns of deep sea fans. *A.A.P.G. Bull.*, **54**: 2170-2195.

NORMARK W.R., 1978. — Fan valleys, channels and depositional lobes on modern submarine fans: characters for recognition of sandy turbidites environments. *A.A.P.G. Bull.*, **62** (6): 912-931.

Accepté le 23 octobre 1980

CONTRIBUTION A LA CONNAISSANCE DE LA COMPOSITION CORPORELLE DU MERLAN POUTASSOUS (*Micromesistius poutassou* R., Gadiformes, Gadidae) VARIATIONS MENSUELLES DES PROTÉINES, DES LIPIDES ET DE LA TENEUR EN EAU DES TISSUS

J. LUCENA*, L. GARCIA** et S. ZAMORA***

* Departamento de Ecología, Universidad de Malaga (Spain)

** Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Almería (Spain)

*** Departamento de Fisiología Animal, Facultad de Farmacia, Granada (Spain)

POISSONS
GADIDAE
MICROMESISTIUS
POUTASSOU RISSO
COMPOSITION
CORPORELLE

RÉSUMÉ. — La variation de la composition corporelle de *Micromesistius poutassou* Risso de la baie de Almería (Espagne) sur des animaux éviscérés, mâles et femelles, capturés à une fréquence mensuelle durant la période de temps comprise entre septembre 1977 et août 1978 inclus, a été étudiée. L'indice de nutrition ne varie pas au long de la période d'étude. Le maximum de fécondité relative apparaît, chez les mâles comme chez les femelles, en janvier, la période de frai s'échelonnant de décembre à février. Le contenu en protéines des deux sexes subit de grandes variations; il est minimum pendant le préfrai et le frai, le Poisson devant pourvoir à la demande de protéines des gonades pendant cette période. Après le frai, le contenu en protéines de l'animal éviscéré augmente. Les variations de la teneur en lipides sont les moins marquées et semblables chez les mâles et les femelles. Le maximum est atteint au moment du frai, indiquant là une source d'énergie importante lors de cette activité biologique. Les variations de la teneur en eau sont inverses de celles des lipides.

FISHES
GADIDAE
MICROMESISTIUS
POUTASSOU RISSO
BODY
COMPOSITION

ABSTRACT. — A study of the variation in percentage, body composition of *Micromesistius poutassou* Risso in Almería Bay (Spain), in male and female specimens caught at monthly intervals in 1977-1978 between September and August inclusive. The nutritional index did not vary throughout this period. The relative fecundity for both sexes reached its maximum in January, within the spawning period of December, January and February. The protein content, in both sexes fluctuated widely, the minimum being in the pre-spawning and spawning periods, the fish having to satisfy the protein demand of the gonads at this time. At the end of spawning the proportional protein content of the eviscerated animal increases. The percentage changes in lipid levels are the smallest observed in the study and are similar for both sexes. The maximum coincides with spawning, which may signify its important role as a source of energy for spawning. The water content varies cyclicly in a approximately inverse manner to the lipid content.

INTRODUCTION

Nombreux sont les facteurs qui, soumis aux variations des différentes saisons, influent sur les cycles d'activité biologique des Poissons, et par conséquent sur une vaste gamme de paramètres parmi lesquels se trouve la composition corporelle. La complexité du problème est accrue par l'existence de grandes différences, même parmi les espèces très proches.

Muñoz et Herrera (1959) ont observé chez les « gadi-dés » des changements dans la composition corporelle des lipides, des protéines et de la teneur en eau de *Gadus capellanus* Risso tout au long de chaque cycle d'activité biologique ainsi que Dagbjartsson (1975) chez le Merlan poutassou de la mer du nord; par contre, de tels changements ne se sont pas manifestés chez *Merluccius merluccius* Muñoz (1961).

MATÉRIEL ET MÉTHODE

Les animaux de nos expériences ont été capturés par chalutage mensuel dans les eaux de la Méditerranée occidentale, Garrucha (Almeria), en veillant à ce qu'ils soient approximativement de même poids, afin de pouvoir comparer l'évolution de leur composition tout au long de l'année.

Les techniques analytiques utilisées pour la détermination des composants ont été les suivantes :

- Lipides : méthode Soxhlet, en employant l'éther sulfurique.
- Teneur en eau des tissus : dans une étuve à 105 ± 1 °C jusqu'à un poids constant.
- Azote total : méthode Kjeldahl; catalyseurs : un mélange de sulfate de potassium, sulfate de cuivre et de sélénium; facteur utilisé pour la transformation de l'azote en protéine : 6,25.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

L'indice de nutrition de l'espèce *Micromesistius poutassou* Risso, varie tout au long de l'année, ce qui met en évidence : d'une part que les possibilités nutritives dans l'aire méditerranéenne d'Almeria sont pratiquement constantes, et d'autre part, ce qui est plus important, qu'il n'a pas été possible de détecter par des changements dans la croissance du Poisson, les variations au niveau des éléments nutritifs.

La fécondité relative des femelles est toujours supérieure à celle des mâles et change tout au long de l'année (Fig. 1), avec un maximum en janvier. La période de frai s'étend de novembre à mars et les mois

d'activité reproductrice maximum sont décembre, janvier et février. Cette période ne coïncide pas avec celle du frai du Merlan poutassou de la mer du nord que Dagbjartsson (1975) situe de mars à mai, à une température de l'eau en superficie de 10 °C, température très semblable à celle de la Méditerranée occidentale (11,5 °C) durant les mois de frai du Merlan poutassou que nous avons étudié, d'où l'origine du décalage entre les deux périodes de frai. La température étant le déterminant principal du frai, cette période de ponte, plus ou moins étalée semble être caractéristique de l'ordre des « gadidés ». Vives et Suau (1956) notent ce même phénomène chez *Gadus capellanus* Risso et l'attribuent plutôt à des phases successives de maturation qui entraînent l'irrégularité de la ponte.

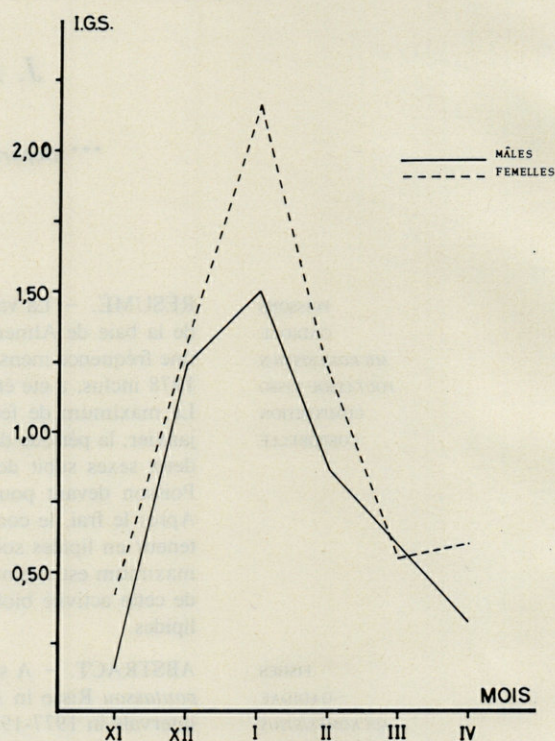


Fig. 1. - Fécondité relative : variations mensuelles.
Relative fertility : monthly variations.

TABEAU I

Index de Nutrition : variations mensuelles pour les deux sexes
Nutritional index : monthly variations in both sexes

Période	Mâles	Femelles
Septembre 1977	6,3	6,4
Octobre 1977	6,3	6,1
Novembre 1977	6,0	6,0
Décembre 1977	5,8	6,1
Janvier 1978	5,8	5,9
Février 1978	6,0	6,1
Mars 1978	—	6,5
Avril 1978	5,9	6,0
Mai 1978	5,6	5,6
Juin 1978	6,0	6,1
Juillet 1978	6,4	6,6
Août 1978	6,0	6,2

La teneur en protéines de l'animal éviscéré aussi bien mâle que femelle, subit de grandes variations (Fig. 2). Elle est au minimum durant les mois d'hiver, qui coïncident avec les périodes de frai et avant frai, ce qui est logique, car durant cette période, le Poisson doit satisfaire à une demande importante de protéines pour le développement et la maturation des gonades. A partir de la période du frai, les circonstances antérieures ne se reproduisant pas, la teneur en protéines de l'animal éviscéré augmente et atteint son maximum en mai pour les mâles et en juillet pour les femelles.

Tous ces résultats contrastent avec les rares changements indiqués par d'autres auteurs chez *Sardina pilchardus* Walb. (Fernandez del Riego, 1948; Herrera et Muñoz, 1957 et Proctor et coll., 1962), chez *Engraulis*

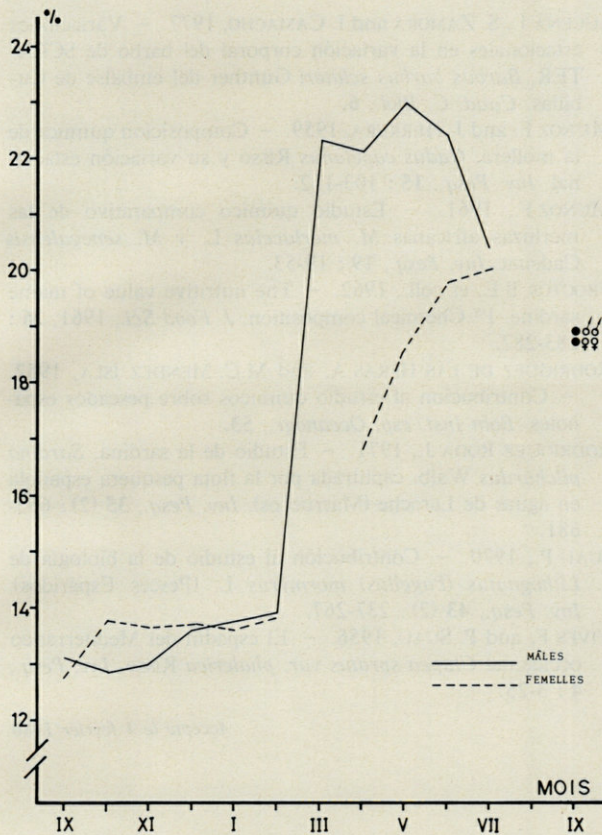


Fig. 2. - Variations des protéines (g/100 g d'échantillons frais) tout au long de l'année dans les animaux éviscérés.
Variations of proteins (g/100 g wet specimens) throughout the year in eviscerated animals.

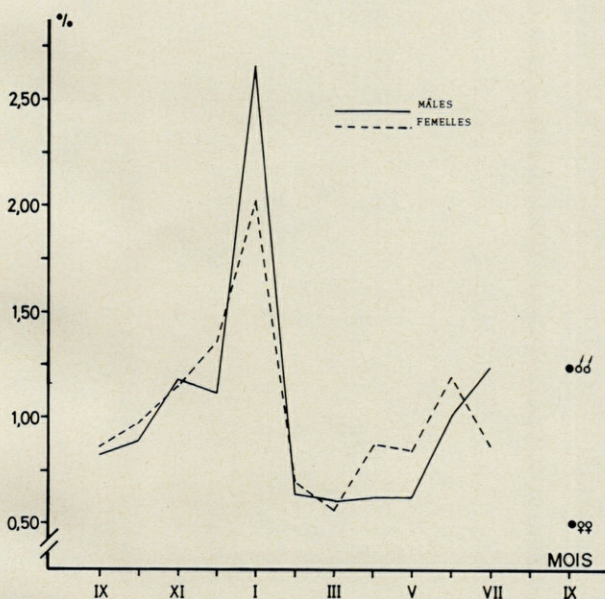


Fig. 3. - Variations des lipides (g/100 g d'échantillons frais) tout au long de l'année dans les animaux éviscérés.
Variations of lipids (g/100 g wet specimens) throughout the year in eviscerated animals.

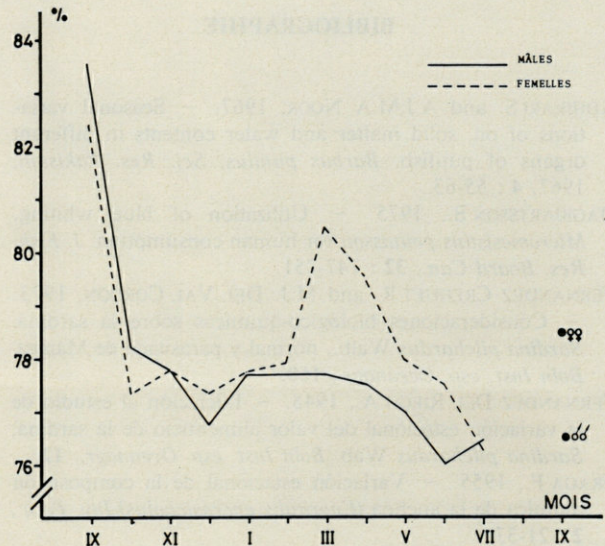


Fig. 4. - Variation de la teneur en eau des tissus (g/100 g d'échantillon) tout au long de l'année dans les animaux éviscérés.

Variations in the tissue water content (g/100 g wet specimens) throughout the year in eviscerated animals.

encrasicholus L. (Fraga, 1955) et chez *Lithognathus mormyrus* L. (Suau, 1970), mais ils se rapprochent de ceux de Dagbjartsson, 1975, pour le Merlan poutassou et la Morue de Rodriguez et Mendez, 1952, pour d'autres espèces du même genre.

Les changements en pourcentage des lipides de l'animal éviscéré sont les moins marqués de tous (Fig. 3) et sont similaires chez les mâles et les femelles. Les deux sexes présentent une valeur maximum en janvier, coïncidant avec la fécondité relative dont la valeur la plus élevée se situe ce même mois. Ce parallélisme indique que l'animal accumule des lipides qui sont utilisés comme source d'énergie pour réaliser le frai.

Nos résultats sont semblables à ceux obtenus par Rodriguez et Mendez, 1952 et Muñoz et Herrera, 1959, chez les espèces du genre *Gadus*, mais s'éloignent notablement de ceux obtenus par Dagbjartsson, 1975 chez le Merlan poutassou de l'Atlantique Nord.

Les variations de la teneur en eau des tissus (Fig. 4) aussi bien pour les mâles que pour les femelles, évoluent d'une manière opposée aux changements du contenu en lipides, ce qui a été mis en évidence par de nombreux auteurs, chez d'autres espèces, aussi bien marines (Fernandez del Riego, 1948, Muñoz et Herrera, 1959, Herrera et Muñoz, 1963, Rodriguez Roda, 1971, Fernandez Crehuet et coll., 1973 et Dagbjartsson, 1975), que d'eau douce (Adhikari et Noor, 1968, et Lucena et coll., 1977).

En résumé, nous n'avons pas observé au cours de nos expériences de changements nutritifs sur *Micromesistius poutassou*, la composition corporelle dépendant des changements métaboliques des cycles reproducteurs du Poisson (1).

(1) Avec nos remerciements à Monte de Piedad et Caja de Ahorros de Almería pour leur aide financière.

BIBLIOGRAPHIE

- ADHIKARI S. and A.J.M.A. NOOR, 1967. - Seasonal variations of oil, solid matter and water contents in different organs of putifish. *Barbus punctatus*. *Sci. Res. Pakistan*, 1967, **4** : 55-63.
- DAGBJARTSSON B., 1975. - Utilization of blue whiting. *Micromesistius poutassou* for human consumption. *J. Fish. Res. Board Can.*, **32** : 747-751.
- FERNANDEZ CREHUET R. and M.J. DEL VAL CORDON, 1973. - Consideraciones biológico-químicas sobre la sardina. *Sardina pilchardus* Walb., normal y parasitada de Málaga. *Boln Inst. esp. Oceanogr.*, **160**.
- FERNANDEZ DEL RIEGO A., 1948. - Iniciación al estudio de la variación estacional del valor alimenticio de la sardina, *Sardina pilchardus* Walb. *Boln Inst. esp. Oceanogr.*, **12**.
- FRAGA F., 1955. - Variación estacional de la composición química de la anchoa (*Engraulis encrasicolus*) *Inv. Pesq.*, **2** : 21-33.
- HERRERA J. and F. MUÑOZ, 1957. - Consideraciones biológicas sobre la composición química de la sardina, *Sardina pilchardus* Walb., de Castellón. *Inv. Pesq.*, **7** : 33-48.
- HERRERA J. and F. MUÑOZ, 1963. - Composición química del salmonete de fango, *Mullus barbatus* L., de Castellón y consideraciones biológicas sobre la misma. *Inv. Pesq.*, **22** : 91-113.
- LUCENA J., S. ZAMORA and I. CAMACHO, 1977. - Variaciones estacionales en la variación corporal del barbo de SCLATER, *Barbus barbus sclateri* Günther del embalse de Cubillas. *Cuad. C. Biol.*, **6**.
- MUÑOZ F. and J. HERRERA, 1959. - Composición química de la mollera, *Gadus capellanus* Risso y su variación estacional. *Inv. Pesq.*, **15** : 103-112.
- MUÑOZ F., 1961. - Estudio químico comparativo de las merluzas africanas *M. merluccius* L. y *M. senegalensis* Cadenat. *Inv. Pesq.*, **19** : 19-53.
- PROCTOR B.E. et coll., 1962. - The nutritive value of maine sardine. 1^{er} Chemical composition. *J. Food Sci.*, 1961, **26** : 283-287.
- RODRIGUEZ DE LAS HERAS A. and M.C. MENDEZ ISLA, 1952. - Contribución al estudio químicos sobre pescados españoles. *Boln Inst. esp. Oceanogr.*, **53**.
- RODRIGUEZ RODA J., 1971. - Estudio de la sardina, *Sardina pilchardus* Walb. capturada por la flota pesquera española en aguas de Larache (Marruecos). *Inv. Pesq.*, **35** (2) : 655-681.
- SUAU P., 1970. - Contribución al estudio de la biología de *Lithognathus (Pagellus) mormyrus* L. (Pescos Espáridos). *Inv. Pesq.*, **43** (2) : 237-267.
- VIVES F. and P. SUAU, 1956. - El espadín del Mediterráneo occidental *Clupea spratus* var. *phalerica* Risso. *Inv. Pesq.*, **4** : 3-25.

Accepté le 4 février 1980.

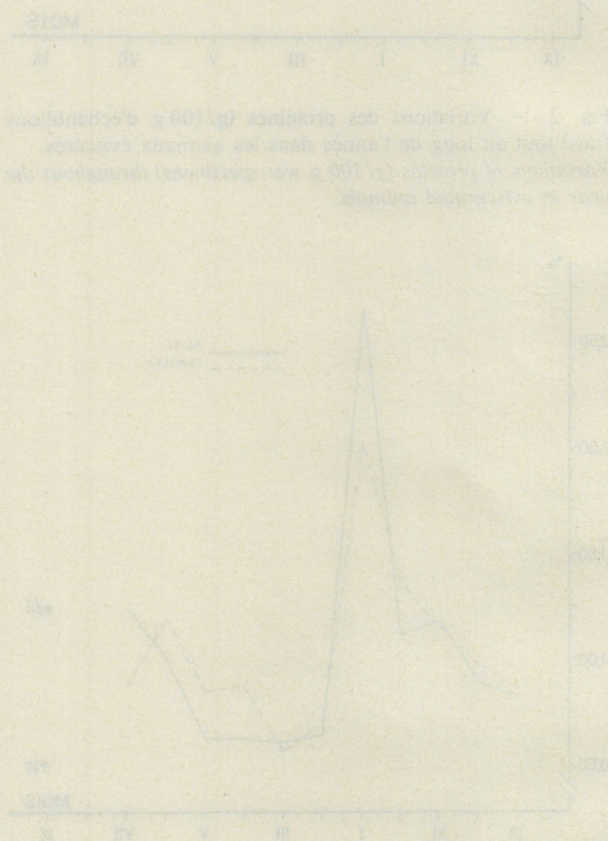


Fig. 2. - Variaciones estacionales en la variación corporal del barbo de SCLATER, *Barbus barbus sclateri* Günther del embalse de Cubillas. Cuad. C. Biol., 6.

REMARQUES SUR LES FACTEURS DE RÉPARTITION BATHYMÉTRIQUE DE DEUX ANNÉLIDES POLYCHÈTES ⁽¹⁾

M. BHAUD et C. LE BOUTEILLER-BOUGNOL

Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer, France

POLYCHÈTES
RÉPARTITION
BATHYMÉTRIE

RÉSUMÉ. — Les auteurs étudient la répartition bathymétrique de deux Annélides Polychètes, *Terebellides stroemi* et *Magelona papillicornis*, dans le secteur de Port-la-Nouvelle (Golfe du Lion, Méditerranée Occidentale). La limite supérieure de répartition de *Terebellides stroemi* est située vers 35-40 m et correspond à la profondeur atteinte par la thermocline estivale. Pour ce qui concerne *Magelona papillicornis*, l'aire de répartition des adultes est liée aux sables fins à *Spisula subtruncata*, et aucun facteur climatique ne limite sa répartition bathymétrique. Le contrôle de la distribution des adultes s'effectue au moment de la métamorphose et dépend des qualités du sédiment.

POLYCHAETOUS
DISTRIBUTION
BATHYMETRY

ABSTRACT. — The bathymetric distribution of two polychaetous annelids, *Terebellides stroemi* and *Magelona papillicornis* is studied in the Gulf of Lion (Western Mediterranean). The upper limit of the distribution of *T. stroemi*, situated around 35-40 m corresponds to the depth of the summer thermocline. The occurrence of *M. papillicornis* is bound to the fine sands with *Spisula subtruncata*, and no climatic factor is limiting its bathymetric distribution. The control of the distribution of the adults results of sediment characteristic when metamorphose takes place.

INTRODUCTION

Ce travail correspond à l'étude des caractéristiques qualitatives et quantitatives des communautés benthiques de la région de Port-la-Nouvelle (Golfe du Lion) et complète quelques données antérieures (Soyer, 1977). Certains caractères généraux de la zone étudiée sont utiles à rappeler, en particulier les phénomènes turbulents qui jouent un rôle prépondérant dans les faibles profondeurs. L'influence des courants et de la houle entraîne une grande instabilité des fonds et ceux compris entre 3 et 7 m sont occupés irrégulièrement par une formation dunaire sous-marine, la « dune des 5 m » qui provoque d'importantes perturbations de la séquence granulométrique et de la composition faunistique du peuplement (Amouroux, 1974).

Entre 5 m et l'isobathe 55 m, la distribution des sédiments constitue une séquence parfaitement monotone (Fig. 1). Trois grandes zones, parallèles au rivage peuvent être identifiées : de 4 à 15 m le sédiment est composé de sables fins, bien classés, dont la médiane s'établit autour de 100-120 μ ; entre 15 et 30-35 m, le taux de particules fines de taille plus petite que 40 μ , croît nettement tout en restant inférieur à 50 %, puis à partir de 35 m le taux de pélites augmente encore, atteignant près de 98 % vers 50 m. Bien que les analyses granulométriques ne puissent mettre en évidence ce phénomène, certaines stations (5, 6, 9, 12 et 16) sont caractérisées par la présence de fibres de Zostères, très abondantes en été et en automne, dont l'origine est vraisemblablement lagunaire.

Dans ce contexte, nous nous sommes intéressés à deux espèces d'Annélides Polychètes : *Terebellides*

(1) Travail réalisé dans le cadre du Contrat 75/1196 liant le Laboratoire Arago au Centre National pour l'Exploitation des Océans.

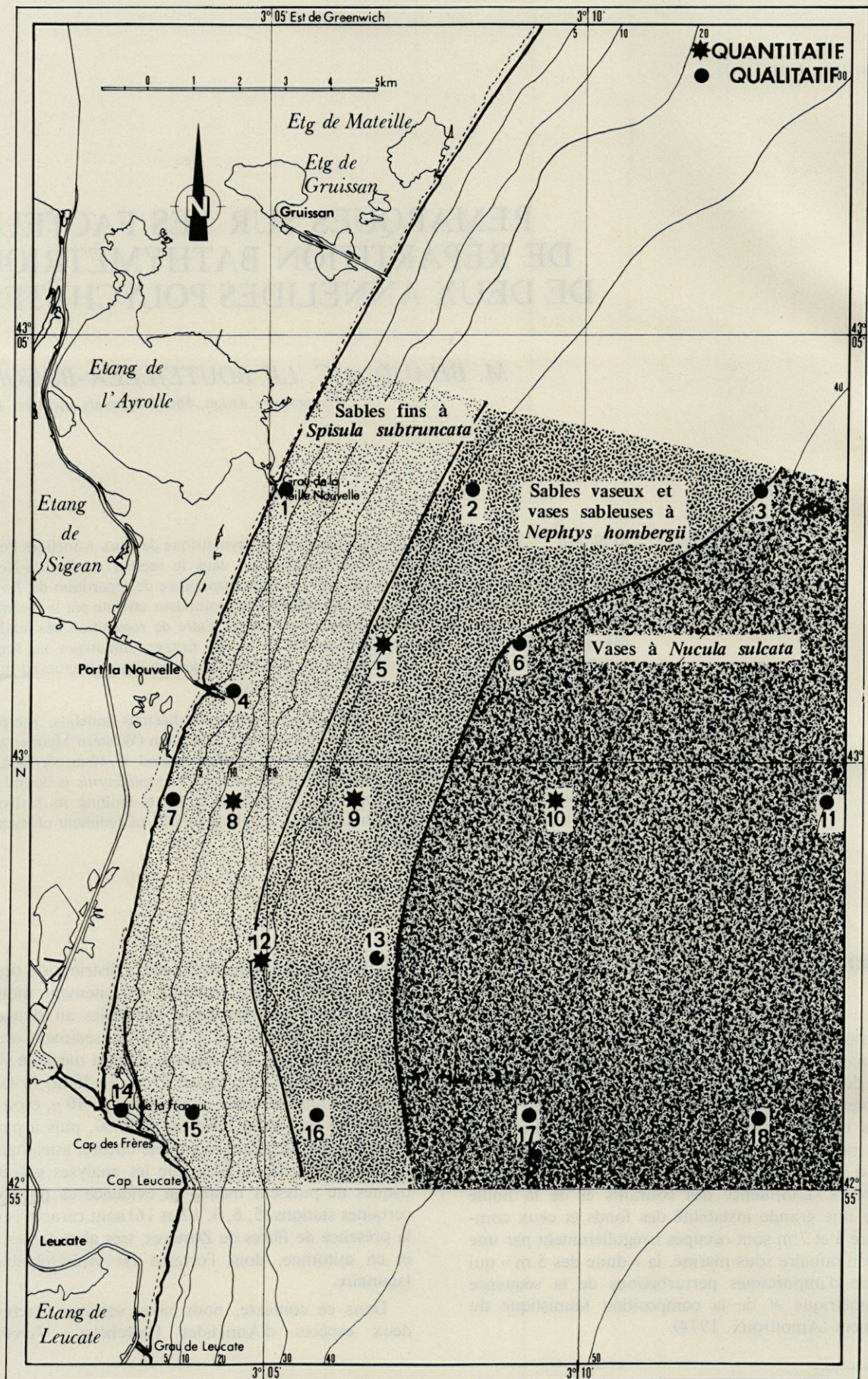


Fig. 1. — Région de Port-la-Nouvelle. Répartition des peuplements et emplacement des stations de prélèvements. Les astérisques indiquent 5 prélèvements à chaque sortie.
 Area of Port-la-Nouvelle. Distribution of populations and location of sampling stations. The asterisks show 5 samplings at each trip.

stroemi et *Magelona papillicornis* afin de rechercher les facteurs qui limitent leur répartition bathymétrique. Ces deux espèces sont différentes à plus d'un titre. La seconde seule possède un stade de développement planctonique bien développé et les adultes benthiques sont localisés dans les hauts niveaux tandis que pour *T. stroemi*, la répartition est plus profonde. Enfin l'époque de ponte, et par conséquent le recrutement au niveau du sédiment, sont fortement localisés chez *T. stroemi* aux mois de février-mars, mais s'étendent de janvier à juin chez *M. papillicornis*.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

Un réseau de 18 stations benthiques localisées entre 4 et 52 m de profondeur est implanté sur une aire de 150 km². Les prélèvements sont effectués au cours de 7 campagnes entre août 1975 et juillet 1976. L'engin de prélèvement est la benne Smith-McIntyre. Bien que ce préleveur soit l'un des plus efficaces connus actuellement il est certain qu'un simple échantillon est insuffisant (Bhaud et Duchêne, 1977). Dans le cas présent, 5 stations seulement sur 18 sont étudiées en prélevant 5 échantillons au cours de chaque campagne.

Pour tenter de limiter les conséquences de l'échantillonnage défectueux et l'hétérogénéité éventuelle de la répartition des individus, seules les moyennes obtenues par intégration de plusieurs stations d'un même niveau sont exploitées. Malgré une telle correction, les séries temporelles obtenues sur un nombre variable de prélèvements effectifs sont difficilement comparables. En particulier la dispersion des valeurs saisonnières est bien différente. A partir de travaux antérieurs (Duchêne, 1976) intéressant l'espèce *Terebellides stroemi*, nous avons calculé le coefficient de variation de 4 séries de 12 mesures, l'une A, obtenue à partir de 10 prélèvements pour chaque mesure, les 3 autres B, C et D à partir d'un seul, mais corrigé par un facteur 10. La valeur du coefficient de variation est la suivante : pour A : 45 et pour B, C et D : respectivement 80, 93 et 98.

Un autre exemple basé sur les présents prélèvements permet de comparer les séries obtenues aux stations 3, 10 et 17. Le relevé numérique concernant *Ampharete acutifrons* s'établit selon le tableau II.

La série basée sur 5 coups de bennes ne montre pas de prélèvements nuls. Par contre ils se produisent lorsque un seul coup de benne est effectué. En d'autres termes une valeur nulle à l'intérieur d'une série calculée sur un seul prélèvement de base reste nulle lorsque la série est rapportée à 10 prélèvements. Elle risque cependant d'être positive si réellement 10 prélèvements sont effectués. Il paraît donc logique, à l'intérieur d'une série, de corriger une seule station nulle éventuellement présente, mais, dans ce qui suit, une telle correction n'est pas effectuée et l'exploitation porte sur les chiffres réellement obtenus.

RÉSULTATS

1) *Terebellides stroemi*

Le tableau III indique le nombre d'individus récoltés à la benne Smith-McIntyre à partir d'un seul ou de cinq prélèvements réels, puis rapportés à 10 prélèvements c'est-à-dire à une surface de 1 m². Les stations sont groupées par profondeur en quatre catégories : A : stations proches de 15 m, B : stations échelonnées de 20 à 35 m, C : stations proches de l'isobathe 40 m et D : celles proches de l'isobathe 50 m.

Compte tenu des restrictions méthodologiques signalées antérieurement, le tableau III amène plusieurs observations. Le schéma général rend compte de l'existence d'une limite supérieure dans la répartition verticale des individus; corrélativement se manifeste un gradient

TABLEAU I

Liste des stations, profondeurs correspondantes et caractéristiques granulométriques. Le signe + dans la première colonne indique les stations où sont réalisés 5 échantillons à chaque campagne.

List of the stations, corresponding depths and granulometric characteristics. The sign + in the first column indicates the stations where 5 samples were taken at each sampling trip.

Stations	Profondeur	Médiane	Classification	% pérites	Posidonies
1	5 m	110 µ	Sables fins	0	
2	25 m	60 µ	Sables très fins	33,1	*
3	40 m	< 40 µ	Vases	93,7	
4	7 m	120 µ	Sables fins	0,04	
5 +	32 m	< 40 µ	Vases sableuses	60,1	**
6	35 m	< 40 µ	Vases	89,3	**
7	4 m	120 µ	Sables fins	0	
8 +	14 m	100 µ	Sables fins	0,2	
9 +	35 m	< 40 µ	Sables vaseux	50,0	**
10 +	40 m	< 40 µ	Vases	95,9	*
11	50 m	< 40 µ	Vases	97,4	
12 +	30 m	40 µ	Sables vaseux	49,9	**
13	35 m	40 µ	Sables vaseux	50,1	*
14	4 m	250 µ	Sables moyens	0,0	
15	15 m	90 µ	Sables fins	0,0	
16	35 m	< 40 µ	Vases	80,8	**
17	42 m	< 40 µ	Vases	90,6	
18	52 m	< 40 µ	Vases	97,1	

TABLEAU II

Comparaison des séries numériques obtenues en 3 stations de même profondeur. Le nombre d'*A. acutifrons* est rapporté à 10 prélèvements mensuels.

Comparison of numerical series obtained at 3 stations with the same depth. The quantity of *A. acutifrons* corresponds to 10 monthly samplings.

Stations de profondeurs comparables	Nombre de prélèvements de base à chaque campagne	Série annuelle calculée pour 10 prélèvements ou 1 m ² de surface	Cv
3	1	20 0 10 0 10	104
17	1	80 40 10 0 80	90
10	5	18 12 50 10 38	68

croissant avec la profondeur malgré une nette atténuation à partir de D. Pour les stations de la tranche A, les individus sont récoltés de façon épisodique au cours de l'année et ne représentent donc pas une population autochtone. En outre, un décalage se produit au cours de l'augmentation numérique en B et C, le niveau le plus élevé B étant en retard par rapport à C.

Ces observations sont éclairées par les résultats obtenus sur la même espèce dans la région de Banyuls (Duchêne, 1976, 1977) pour une profondeur voisine de 90 m. La ponte fortement localisée dans l'année a lieu en février et mars. La moyenne annuelle du nombre de *Terebellides*/m² est voisine de 85 ce qui confirme la tendance décroissante observée à partir de D. La valeur du rapport de fécondité « r » ou coefficient de recrutement : quotient du nombre d'individus comptés après la ponte par le nombre d'individus de la génération précédente est voisine de 3. Dans le cas présent, ce rapport ne peut être calculé en A, mais en B et C sa valeur est voisine de 6 et en D elle diminue et s'approche de celle signalée pour 90 m de profondeur. En A les individus récoltés constituent les témoins d'un transport hydrodynamique à partir d'un niveau inférieur. Ensuite, les individus recueillis en B et C durant mars, mai et juillet ne sont pas tous autochtones; la valeur élevée de « r » correspond à une arrivée de jeunes stades formés à un niveau plus profond. En revanche, pour le niveau D, compte tenu de la valeur du coefficient de recrutement les individus comptés entre septembre et janvier peuvent être considérés comme à l'origine de ceux comptabilisés à partir de mars. En définitive, lorsque la profondeur augmente, le nombre d'individus récoltés croît au moins jusque dans la tranche bathymétrique C et les caractéristiques des variations quantitatives se rapprochent de celles connues dans les zones non perturbées par la proximité d'une limite de répartition.

TABLEAU III

Nombre de *Terebellides stroemi* calculé pour 10 prélèvements (1 m²). La dernière colonne représente la moyenne annuelle à chaque niveau pour 1 m² de surface de prélèvement. Les signes + indiquent les stations basées sur 5 prélèvements effectifs.

Quantity of *Terebellides stroemi* calculated for 10 samplings (1 m²). The last column represents the annual mean at each level for 1 m² of sampling surface. The signe + shows the stations based on 5 actual samplings.

Stations		1975			1976				Total	Moyenne N/m ²
		Août	Sept.	Nov.	Janv.	Mars	Mai	Juil.		
A	1	0	0	10	0	0	0	15	45	15
	4	0	0	0	0	0	20	0		
	8+	0	0	0	0	0	0	0		
B	13	20	0	0	0	0	40	40	340	85
	9+	16	0	2	0	0	14	32		
	2	10	0	30	10	0	0	40		
	5+	8	0	2	8	4	4	58		
C	10+	2	3	0	6	0	2	30	323	162
	17	0	0	20	30	80	40	110		
D	11	0	5	10	0	20	50	55	230	115
	18	30	15	10	0	0	10	25		

A quel paramètre peut être liée la limite supérieure de répartition qui apparaît vers 35-40 m ? Remarquons tout d'abord qu'une différence dans la valeur de « r » apparaît entre les stations des groupes C et D malgré des caractéristiques sédimentologiques semblables. Ce n'est donc pas un paramètre d'ordre édaphique qui peut rendre compte de cette différence. Par contre les données hydrologiques (fig. 2) montrent que les niveaux proches de 35-40 m constituent la limite de la thermocline estivale (Guille et Soyer, 1970; Panouse, 1976). Il est alors possible de prêter au facteur température un rôle dans le contrôle de la répartition verticale de *T. stroemi*. Ce contrôle est pour le moment hypothétique, mais des observations préliminaires lors d'une étude expérimentale en cours confirment déjà cette hypothèse. Le principal argument d'ordre écologique réside dans le fait que la limite supérieure de répartition de *T. stroemi* ne coïncide pas avec une limite sédimentologique. Les observations de Glémarec (1969, 1973) confirment ce résultat. Sur le plateau continental nord-Gascogne *T. stroemi* est en effet classée parmi les espèces ubiquistes. En revanche dans la zone qui fait l'objet de cette étude la limite climatique constitue un bon repère et si le spectre sédimentaire occupé par *T. stroemi* semble restreint, cela provient du classement prononcé des sédiments en fonction de la bathymétrie.

En résumé, dans le secteur étudié, la situation de *T. stroemi* est la suivante. Vers 50 m de profondeur le cycle de développement se déroule normalement; la ponte a lieu en mars; une fraction des jeunes individus entraînés par les courants vient occuper d'autres niveaux. De 20 à 40 m l'espèce est présente toute l'année avec un maximum en fin de printemps et en été: le contraste numérique saisonnier permet de penser qu'une partie seulement des animaux effectue le cycle complet de reproduction. Quelques individus seulement remontent vers 15-20 m où ils résistent peu de temps à l'élévation de température et disparaissent avant l'hiver. Ainsi se crée une aire de dispersion stérile prolongeant vers le haut, l'aire de répartition fertile.

Ce schéma rappelle fortement celui que donne Ken-deigh (1961) ou Andrewartha et Birch (1967) concernant la distribution des animaux sur un tronçon latitudinal précis parallèle à un gradient climatique mettant en jeu la température, l'humidité, la sécheresse... La seule différence provient du fait que dans le cas présent l'axe spatial n'est pas latitudinal mais bathymétrique. La zone habitée de façon permanente, le niveau D, compte tenu des restrictions méthodologiques signalées antérieurement, comprend un nombre important d'animaux puis en s'éloignant de cette zone, la densité diminue, et la présence devient discontinue. Nous ajoutons que, lorsque les conditions s'éloignent de l'optimum, les variations annuelles deviennent plus marquées et la dispersion des valeurs plus grande. Le calcul du coefficient de variation montre que les séries sont constituées d'éléments d'autant moins dispersés qu'elles se rapprochent de la zone prospectée la plus profonde: ainsi la valeur de Cv passe de 118 en B à 107 en C et 88 en D. De

plus, en intégrant les variations saisonnières obtenues par 90 m de profondeur (Duchêne, 1977), la valeur de C_v à cette profondeur est de 45.

2) *Magelona papillicornis* (1)

Cette espèce est bien connue depuis les études de McIntosh (1911) reprises par Jones (1963, 1968). Cependant de nouvelles descriptions pour la France (Harmelin, 1964; Glemarec, 1966) nécessitent une observation attentive des exemplaires récoltés. Nous les caractérisons par les soies spécialisées mucronées du 9^e sétigère, la marge antérieure arrondie du prostomium donc sans cornes frontales, et les crochets tridentés de la région postérieure.

(1) Signalons que le récent travail de Jones (1977) aboutit, après désignation d'un néotype de *M. papillicornis* F. Müller 1858, à laisser sans nom valide les spécimens désignés par beaucoup d'auteurs européens par le binome précédent. Jones propose que ces spécimens soient considérés comme appartenant provisoirement à *M. mirabilis* (Johnston, 1865).

TABLEAU IV

Quelques valeurs du rapport de fécondité ou coefficient de recrutement « r » : quotient du nombre d'individus récoltés après la période de ponte par le nombre d'individus présents avant la ponte. Dans le calcul de r_1 , tous les mois sont pris en considération tandis que pour r_2 nous utilisons seulement les valeurs de novembre, janvier, éventuellement mars, pour la période constituant le palier inférieur, et celles de juillet formant le palier supérieur. Le sens de la variation est le même dans les deux cas.

Some values of the fecundity ratio or coefficient of recruitment « r » : quotient of the number of specimens sampled after the spawning period divided by the number of specimens present before egg layings.

Niveau bathymétrique	r_1	r_2
A (4 - 15 m) présente note	—	—
B (20 - 35 m) «	6,2	11
C (40 m) «	5,7	7
D (50 m) «	2,7	4
Banyuls (90 m) DUCHENE, 1976	3,5	2,8
Groenland (26 à 47 m) CURTIS, 1977	3) $r > 2$	

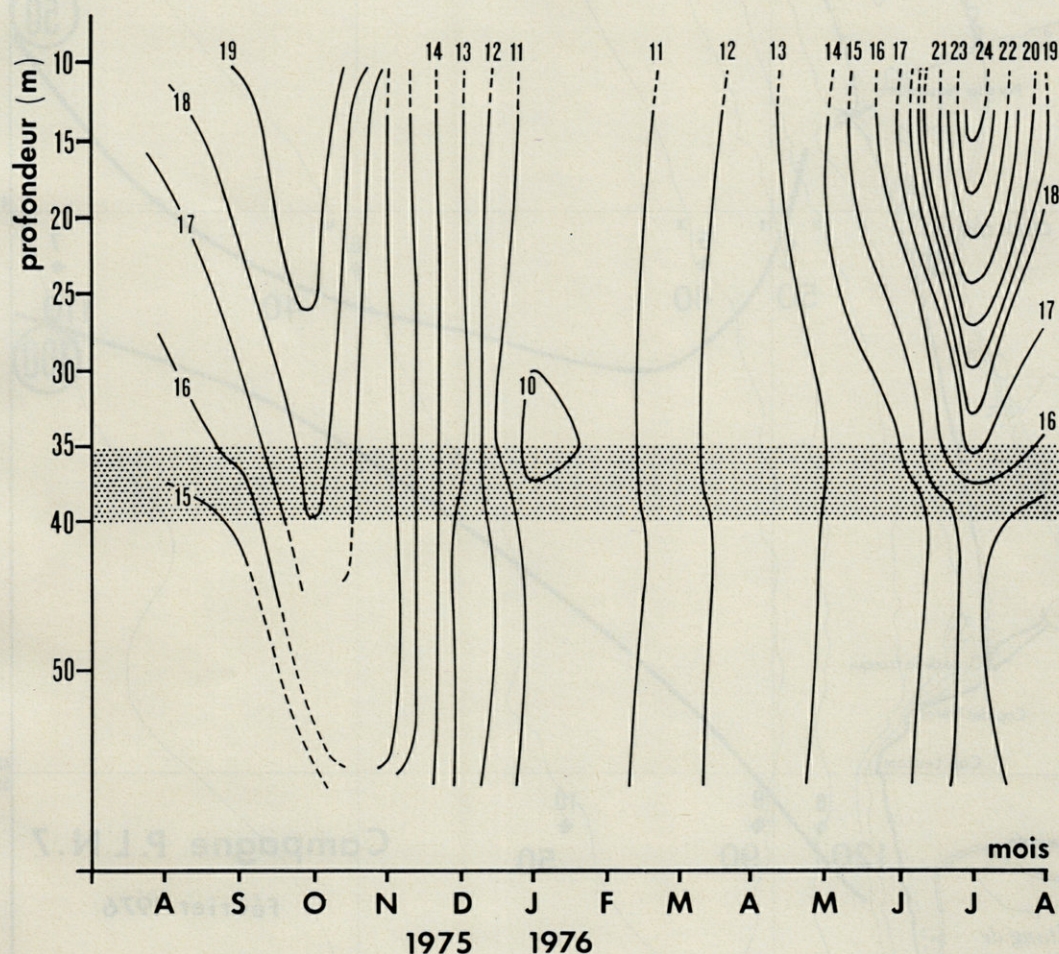


Fig. 2. — Variation saisonnière de la température en fonction de la profondeur dans le secteur de Port-la-Nouvelle. La bande en grisé indique la limite inférieure atteinte par les hautes températures estivales (d'après Panouse, 1976). Seasonal variation of the temperature according to the depth of the Port-la-Nouvelle sector. The grey line shows the lower limit reached by the high summer temperatures (after Panouse, 1976).

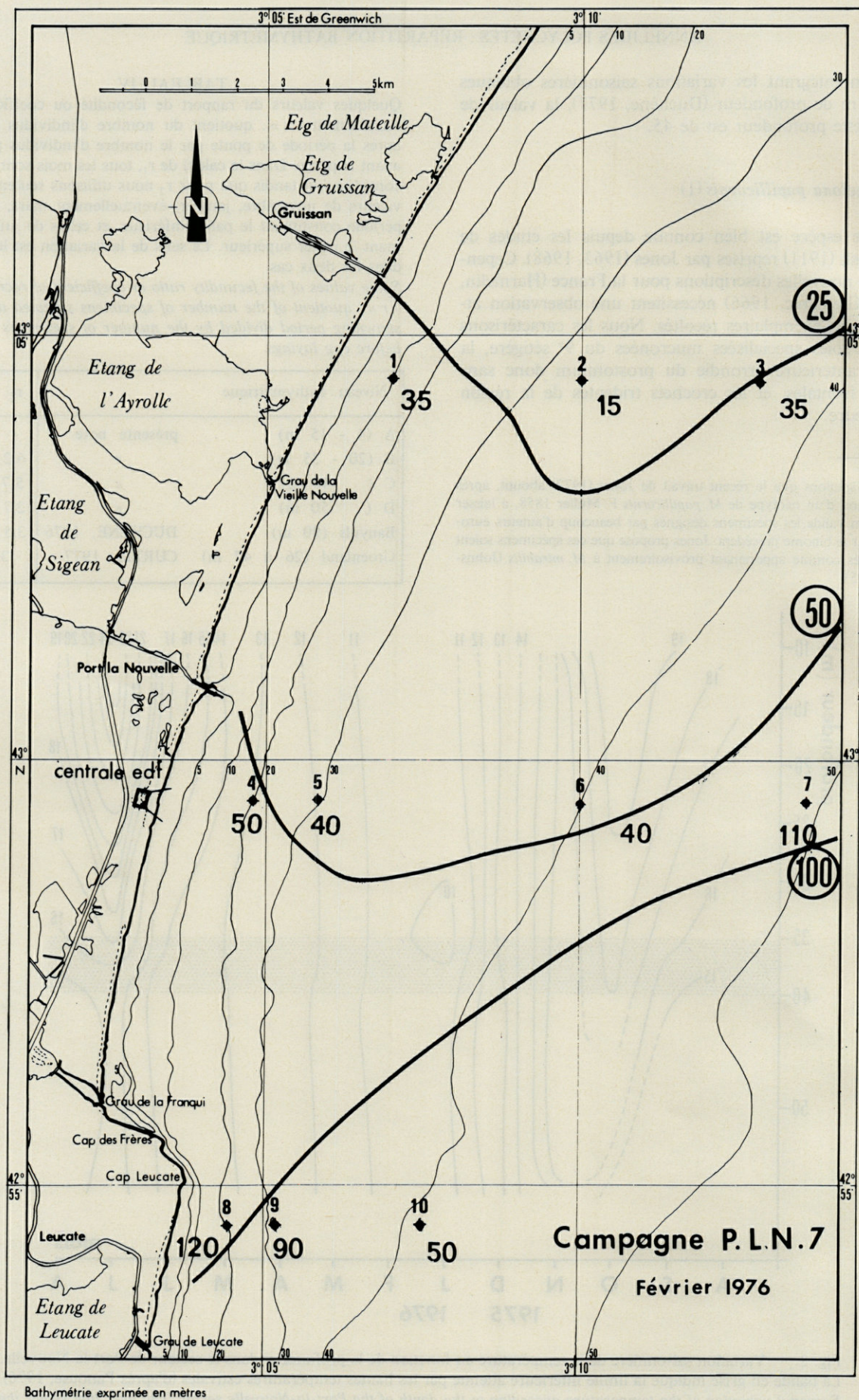
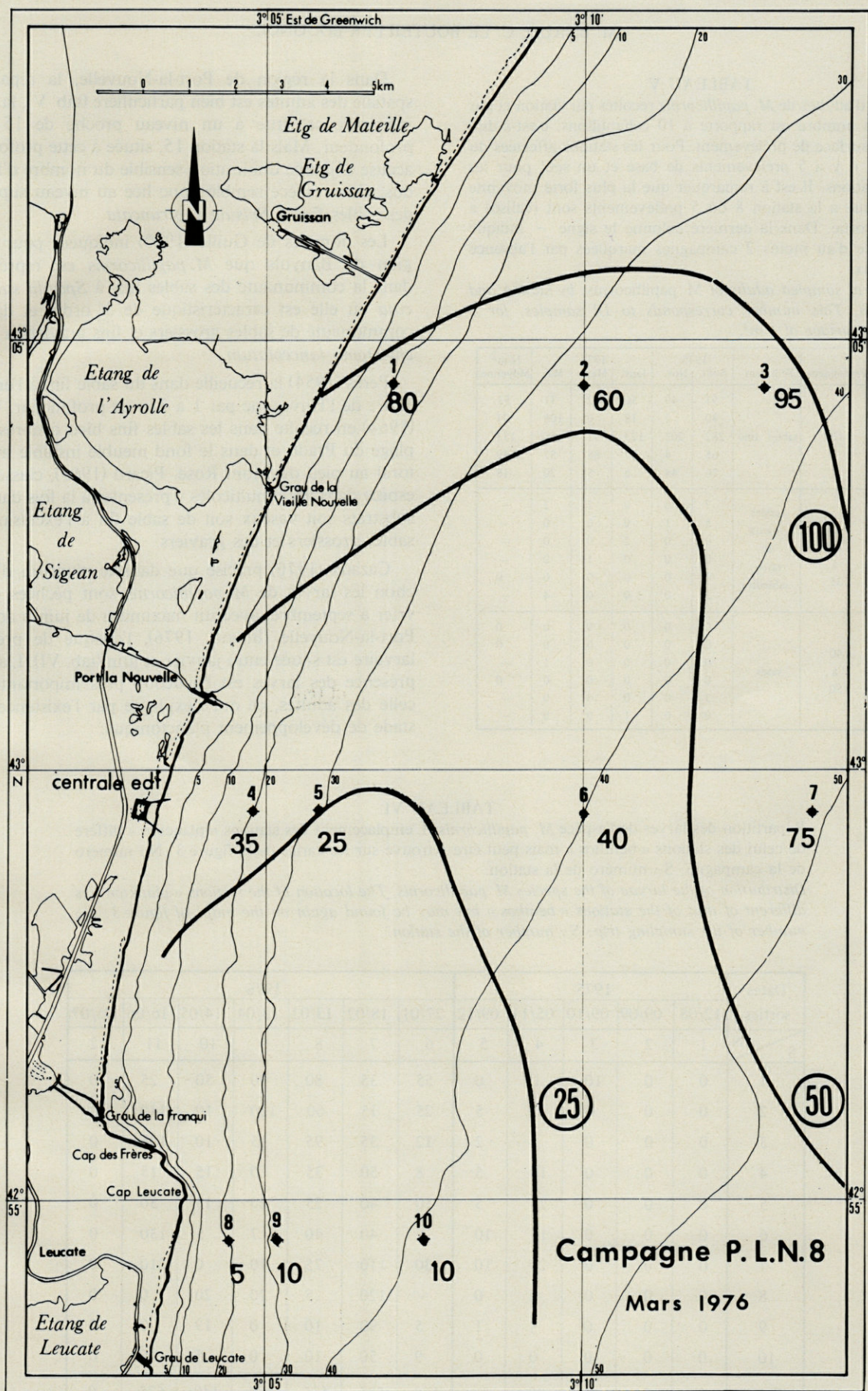


Fig. 3. — Distribution des larves de *Magelona*. a : campagne PLN 7, février 1976; b : campagne PLN 8, mars 1976. Soulignons que la limite inférieure de répartition des adultes est voisine de l'isobathe des 10 m.



Distribution of the *Magelona* larvae. a : cruise PLN 7, February 1976; b : cruise PLN 8, March 1976. Note that the lower limit of distribution of the adults is close to the 10 meter line.

TABLEAU V

Nombre d'adultes de *M. papillicornis* récoltés par station et par mois. Ce nombre est rapporté à 10 échantillons, c'est-à-dire 1 m² de surface de prélèvement. Pour les stations affectées du signe + il y a 5 prélèvements de base et un seul pour les autres stations. Il est à remarquer que la plus forte moyenne est obtenue à la station 8 où 5 prélèvements sont réalisés à chaque sortie. Dans la dernière colonne le signe - indique l'existence d'au moins 2 campagnes marquées par l'absence d'animaux.

Quantity of sampled adults of *M. papillicornis*, by station and by month. This number corresponds to 10 samples, for a sampling surface of 1 m².

Station	Profondeur	Sédiment	1975		1976			N/m ² Moyenne
			Août	Nov.	Janv.	Mars	Mai	
1	(20)	sables fins	91	49	50	42	31	53
4			40	2	18	0	108	34
8+			282	203	123	91	66	153
7			65	4	37	88	52	49
15			16	44	6	5	20	18
2	30 à 35	sables vaseux et vases sableuses	7	0	0	2	2	-
12+			5	1	0	0	0	-
5+			0	0	2	0	0	-
9+			0	0	0	1	0	-
13			0	0	0	0	0	0
16			3	0	0	0	4	-
6	40 à 50	vases	0	0	0	0	0	0
3			0	0	0	0	0	0
11			0	0	0	0	1	-
18			0	0	0	0	0	0
17			3	0	0	0	0	-
10+			0	0	1	0	0	-

Dans la région de Port-la-Nouvelle, la répartition spatiale des adultes est bien particulière (tab. V), la limite inférieure se situe à un niveau proche de 15 m de profondeur. Mais la station 15, située à cette profondeur accuse déjà une diminution sensible du nombre d'individus. Cette espèce semble donc liée au niveau supérieur des sables fins à *Spisula subtruncata*.

Les données de Guille (1970) indiquent pour la région de Banyuls que *M. papillicornis* est représentée dans la communauté des sables fins à *Spisula subtruncata* où elle est caractéristique de 3^e ordre et dans la communauté de sables grossiers et fins graviers à *Brachiostrima lanceolatum*.

Pérès (1954) la recueille dans du sable fin, à l'embouchure de l'Huveaune par 1 à 3 m de profondeur, Bellan (1964) en récolte dans les sables fins bien calibrés de la plage du Prado et dans le fond meuble instable infralittoral au pied du Mont Rose. Picard (1965), classe cette espèce dans les « multicoles » présentes à la fois dans des substrats soit vaseux soit de sable fin à l'exclusion des sables grossiers et des graviers.

Cazaux (1970) précise que dans le plancton d'Arcachon les larves de *M. papillicornis* sont pêchées de février à septembre, avec un maximum de juin à août. A Port-la-Nouvelle (Bhaud, 1976), l'époque de présence larvaire est située entre janvier et juin (tab. VI). L'aire de présence des larves est beaucoup plus importante que celle des adultes, ce qui s'explique par l'existence d'un stade de développement planctonique.

TABLEAU VI

Répartition des larves de l'espèce *M. papillicornis*. L'emplacement des stations « plancton » diffère de celui des stations « benthos » mais peut être retrouvé sur les cartes de la figure 3; N : numéro de la campagne; S : numéro de la station.

Distribution of the larvae of the species *M. papillicornis*. The location of the stations « plankton » is different of that of the stations « benthos » but may be found again on the maps of figure 3; N : number of the sampling trip; S : number of the station.

Dates sorties	1975					1976						
	12/08	09/09	09/10	05/11	09/12	27/01	18/02	13/03	13/04	14/05	16/06	05/07
N	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1	0	0	10	0	0	55	35	80	90	50	25	0
2	0	0	4	0	5	25	15	60	120	10	140	0
3	0	0	0	5	2	12	35	95	15	10	125	0
4	0	0	0	10	5	8	50	35	0	15	15	0
5	0	0	0	25	5	10	40	25	20	15	30	0
6	0	0	0	15	10	6	40	40	7	5	130	0
7	0	0	0	20	10	30	110	75	10	0	210	0
8	0	0	0	0	0	-	120	5	20	20	0	0
9	0	0	0	5	1	5	90	10	0	19	0	0
10	0	0	0	0	0	9	50	10	0	5	0	0
Total	0	0	14	80	38	160	585	435	282	149	675	0

Plusieurs observations permettent de cerner l'explication de la répartition des individus adultes benthiques. Remarquons tout d'abord que certains paramètres écologiques doivent être éliminés. Ainsi les variations saisonnières de température ne rendent pas compte d'une telle répartition d'individus adultes dans les 10 premiers mètres avec présence larvaire de janvier à juin. Une telle répartition verticale s'explique seulement dans le cas d'une espèce d'affinité subtropicale considérée dans la partie sud de son aire de répartition. Dans le cas présent, *M. papillicornis* a une affinité biogéographique tempérée et son époque de reproduction indique un optimum thermique peu élevé. La conjonction de ces 2 éléments ne peut rendre compte de la répartition verticale.

Précisons ensuite que la présence des larves dans le plancton est antérieure à l'apparition de la thermocline. Des conditions homogènes de température sont alors offertes aux stades larvaires âgés et s'il se produit une sélection spatiale, elle ne peut reposer sur le paramètre température. En revanche, cette sélection peut être due à un facteur tel que la nature du substrat présentant une variation spatiale considérable lorsque l'aire de répartition des larves est prise en compte.

Une troisième indication est fournie par la recherche des conditions de métamorphose des larves. Contrairement à la répartition des adultes (tab. V), celle des larves ne témoigne pas d'un gradient décroissant de la côte vers le large (tab. VI et fig. 3). Les larves échantillonnées qui correspondent à des stades planctoniques âgés ne sont plus à proximité de leur lieu d'origine; leur répartition devient fonction de l'hydrodynamisme. Le gradient nord-sud peut alors s'expliquer par la conjonction de 2 facteurs : émission synchrone de larves pendant un temps bref sur toute la zone 0-10 m, puis déplacement parallèle à la côte qui entraîne devant la zone d'observation une masse d'eau voisine chargée en larves. Cette hypothèse est confirmée par les observations courantologiques de Furnestin (1960), Gonella et col. (1974). L'amplitude importante du déplacement des stades planctoniques n'entraîne pas la récolte de jeunes stades benthiques sur une surface analogue. Le nombre de ces individus benthiques récoltés en dehors de l'aire de présence des adultes est négligeable, ce qui montre que les conditions d'établissements des stades larvaires âgés ne sont pas remplies. En d'autres termes, les larves qui atteignent le fond au-delà de l'isobathe des 10 m ne se développent pas. Or, il est maintenant bien établi, depuis les travaux de Wilson (1937, 1948, 1951), Thorson (1957), Scheltema (1974) que l'établissement des stades larvaires âgés dépend avant tout de la nature du substrat. Cazaux (1970) confirme bien que l'absence de sable dans les boîtes d'élevages entraîne la mort des animaux. Le facteur positif à retenir pour rendre compte de la métamorphose des larves et de la présence des adultes serait donc lié à la nature du substrat : les sables fins, mais prendrait aussi en compte les conditions d'agitation, l'instabilité et l'oxygénation de ce substrat.

En dehors d'observations comparables comme celles de Kenny (1969) sur *Clymenella torquata*, ce résultat est

confirmé par l'étude éthologique de Jones (1968) et les observations d'Amouroux (1974). Chez *Magelona* l'activité de fouissement s'effectue par les mouvements du prostomium très aplati et peu turgescent. Une telle activité nécessite un substrat particulièrement meuble. Parallèlement, le fort remaniement que subit ce sédiment nécessite une activité d'enfouissement fréquemment renouvelée (fig. 4). Le travail musculaire nécessaire à la capture active des particules ou à l'enfouissement fréquent entraîne un besoin important en oxygène ce qui est en rapport avec un appareil circulatoire complexe. L'agitation de l'eau liée à la zone occupée par ces Annélides permet un renouvellement permanent de la source d'oxygène et, en évitant le dépôt des plus fines particules organiques, limite l'utilisation de l'oxygène au seul besoin des animaux.

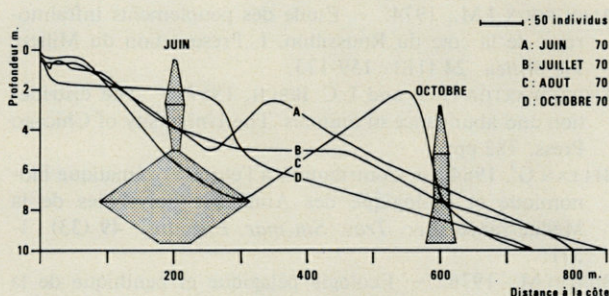


Fig. 4. — Variation du profil bathymétrique observée dans une zone voisine de Port-la-Nouvelle, et surimposition de la distribution verticale des adultes enregistrée en juin et octobre 1970 (d'après Amouroux, 1974).

Variation of the bathymetric profile observed in a zone near Port-la-Nouvelle, with corresponding vertical distribution of the adults recorded in June and October 1970 (after Amouroux, 1974).

CONCLUSIONS

Un certain nombre d'enseignements peuvent être tirés de cette étude.

L'impact des conditions de milieu sur la répartition spatiale des individus adultes s'effectue à des moments divers du cycle biologique. Alors que pour *T. stroemi* la période critique affecte les individus benthiques âgés de plusieurs mois, pour *M. papillicornis* la période critique est plus précoce et correspond aux premiers moments de la vie benthique.

Lorsqu'une espèce ne se reproduit pas par l'intermédiaire de larves planctoniques nageuses, et c'est le cas de *Terebellides stroemi*, la dispersion de jeunes stades benthiques est possible au moins sur une échelle géographique limitée. L'importance de ce transport peut être apprécié par la valeur du coefficient de recrutement.

Le calcul de cet indice nécessite l'étude des variations numériques mensuelles qui permettent en outre de cerner la répartition bathymétrique réelle. Ainsi la présence de *Magelona papillicornis* par 25 m de profondeur en janvier (station benthique n° 5) ou de *Terebellides stroemi* à 7 m de profondeur en mai (station benthique

n° 4), conduit, dans l'hypothèse de l'isolement de tels prélèvements, à établir une échelle de répartition bathymétrique éloignée de la réalité. Massé (1971) a bien remarqué l'intérêt limité des études descriptives sur les unités de peuplement faites à partir de prélèvements uniques en un endroit donné et une seule saison.

Relevons enfin l'intérêt des situations qui reflètent un gradient d'abondance, constituant ainsi une distribution au sens de Glover (1961). Ces gradients doivent être particulièrement recherchés dans la mesure où ils permettent l'identification des facteurs régissant répartition géographique et abondance.

BIBLIOGRAPHIE

- AMOUROUX J.M., 1974. — Etude des peuplements infralittoraux de la côte du Roussillon. I. Présentation du Milieu. *Vie Milieu*, **24** (1B) : 159-173.
- ANDREWARTHA H.G. and L.C. BIRCH, 1967. — The distribution and abundance of animals. The University of Chicago Press, 782 pp.
- BELLAN G., 1964. — Contribution à l'étude systématique bionomique et écologique des Annélides Polychètes de la Méditerranée. *Rec. Trav. Stn mar. Endoume*, **49** (33) : 1-371.
- BHAUD M., 1976. — Ecologie pélagique et benthique de la région de Port-la-Nouvelle. II. Milieu benthique; le méroplancton : Rap. Lab. Arago. Dif. restreinte, 32 pp.
- BHAUD M. et J.C. DUCHÈNE, 1977. — Observations sur l'efficacité comparée de deux bennes. *Vie Milieu*, **27** (1A) : 35-53.
- CAZAUX C., 1970. — Recherches sur l'écologie et le développement larvaires des Polychètes de la région d'Arcachon. *Thèse doctorat Univ. Bordeaux*, 355 pp.
- CURTIS M.A., 1977. — Life cycles and population dynamics of marine benthic Polychaetes from the Disko Bay area of west Greenland. *Ophelia*, **16** (1) : 9-58.
- DUCHÈNE J.C., 1976. — Recherche sur les fonds meubles circalittoraux au large de Banyuls-sur-Mer. Etude détaillée de *Terebellides stroemi*. *Thèse spécialité Océanogr. biol., Univ. P.-et-M.-Curie*, 176 pp.
- DUCHÈNE J.C., 1977. — Données sur le cycle biologique de la Polychète sédentaire *Terebellides stroemi* (*Terebellidae*) dans la région de Banyuls-sur-Mer. *C.r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris, Série D*, **284** (24) : 2543-2546.
- FURNESTIN J., 1960. — Hydrologie de la Méditerranée occidentale (Golfe du Lion, mer catalane, mer d'Alboran, Corse orientale). *Revue Trav. Inst. Pêch. marit.*, **24** (1) : 5-120.
- GLÉMAREC M., 1966. — Les Magelonidae des côtes de Bretagne. Description de *Magelona wilsoni* n.sp. *Vie Milieu*, **17** : 1077-1085.
- GLÉMAREC M., 1969. — Les peuplements benthiques du plateau continental Nord-Gascogne. *Thèse doctorat. Univ. Paris*, 168 pp.
- GLÉMAREC M., 1973. — The benthic communities of the european north Atlantic Continental Shelf. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.*, **11** : 263-289.
- GLOVER R.S., 1961. — Biogeographic boundaries : the shapes of distributions. *Am. Assoc. Adv. Sci. Publ.*, 201-228.
- GONELLA J., A. LAMY et C. MILLOT, 1974. — Campagne Port-la-Nouvelle. Eté 1974. Présentation des observations. *Rap. int. M.N.H.N., Lab. Océanogr. Physique*, 165 pp.
- GUILLE A., 1970. — Bionomie benthique du plateau continental de la côte catalane française. II : les communautés de la macrofaune. *Vie Milieu*, **21** (1B) : 149-280.
- GUILLE A. et J. SOYER, 1970. — Bionomie benthique du plateau continental de la côte catalane française. I. Physiographie. *Vie Milieu*, **21** (1B) : 137-147.
- HARMELIN J.G., 1964. — Etude de l'endofaune des « mattes » d'herbiers de *Posidonia oceanica* Delile. *Rec. Trav. Stn mar. Endoume*, **35** (51) : 43-105.
- JOHNSTON G., 1865. — A catalogue of the British non parasitical worms in the collection of the British Museum. London, 1-366.
- JONES M.L., 1963. — Four new species of *Magelona* (Annelida Polychaeta) and a redescription of *Magelona longicornis* Johnson. *Am. Mus. Novit.*, **2164** : 1-31.
- JONES M.L., 1968. — On the morphology, feeding and behaviour of *Magelona* sp. *Biol. Bull. Woods Hole*, **134** (2) : 272-297.
- JONES M.L., 1977. — A redescription of *Magelona papillicornis* F. Müller. Essays on Polychaetous Annelids, in memory of Dr. Olga Hartman. D.J. Reish and K. Fauchald, Special Pub. Allan Hancock Foundation : 247-266.
- KENNY R., 1969. — The effects of temperature, salinity and substrate on distribution of *Clymenella torquata* (Leidy) Polychaeta. *Ecology*, **50** (4) : 624-631.
- KENDEIGH G., 1961. — Animal Ecology. Prentice Hall, Englewood Cliffs, N.J., 468 pp.
- MASSÉ H., 1971. — Contribution à l'étude quantitative et dynamique de la macrofaune de peuplements des sables fins infralittoraux des côtes de provenance. *Thèse doctorat ès-sci. nat. Univ. Aix-Marseille*, 310 pp.
- MCINTOSH W.C., 1911. — On the structure of *Magelona*. *Ann. Mag. nat. Hist.*, ser. 8, **7** : 417-457.
- MÜLLER F., 1858. — Einiges über die Annelidenfauna der Insel Santa Catherina an der brasilianischen Küste. *Arch. Naturg., Berlin*, **24** (1) : 211-220.
- PANOUSE M., 1976. — Ecologie pélagique et benthique de la région de Port-la-Nouvelle. I. Milieu pélagique; hydrologie. Rapport Laboratoire Arago. Diffusion restreinte, 18 pp.
- PÉRÈS J.M., 1954. — Contribution à l'étude des Annélides Polychètes de la Méditerranée occidentale. *Rec. Trav. Stn mar. Endoume*, **8** (13) : 83-155.
- PICARD J., 1965. — Recherches qualitatives sur les biocénoses marines des substrats meubles dragables de la région marseillaise. *Rc. Trav. Stn mar. Endoume*, **36** (52) : 1-160.
- SCHELTEMA R.S., 1974. — Biological interaction determining larval settlement of marine Invertebrates. *Thalassia jugosl.*, **10** (1-2) : 263-296.
- SOYER J., 1977. — Ecologie pélagique et benthique de la région de Port-la-Nouvelle. II. Milieu benthique : le macrobenthos. Rap. Lab. Arago. Dif. restreinte, 40 pp.
- THORSON G., 1957. — Botton communities (sublittoral or shallow shelf), pp. 461-434. In : Treatise on marine ecology and paleoecology. Vol. I : Ecology, J.W. Hedgpeth ed. *Mem. geol. Soc. Am.*, **67** : 1296 pp.
- WILSON D.P., 1937. — The influence of the substratum on the metamorphosis of *Notomastus* larvae. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **22** : 227-243.
- WILSON D.P., 1948. — The relation of the substratum to the metamorphosis of *Ophelia* larvae. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **27** : 723-760.
- WILSON D.P., 1951. — Larval metamorphosis and the substratum. *Ann. Biol.*, **27** : 259-269.

Accepté le 6 février 1979.

LOI DE COMPORTEMENT D'UN FILM CHAUD EN RÉGIME QUASI-ISOTHERME

Jean-Claude MAGENHAM

Laboratoire d'Océanographie Physique du Muséum,
43, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05

FILM CHAUD
LOI DE COMPORTEMENT
NUTRITION
TAUX DE POMPAGE
MESURES

HOT FILM
COOLING LAW
FEEDING
PUMPING RATE
MEASUREMENTS

RÉSUMÉ. — Les lois de refroidissement pour les courantomètres à film chaud sont passées en revue et quelques résultats présentés. En biologie ces capteurs sont généralement utilisés dans un domaine étroit de température. Une loi de comportement très simplifiée, qui fournit cependant des résultats précis, est proposée pour ce type d'usage.

ABSTRACT. — The cooling laws for hot-film anemometers are considered, and some results are presented. Biologists use these sensors mostly on a narrow temperature range. A rather simple law is submitted for these conditions. It fits well the calibration results.

De par ses qualités (très faibles dimensions du capteur, excellente réponse aux hautes fréquences), la méthode d'anémométrie-courantométrie par sondes chauffées s'est imposée comme un outil universel en mécanique de la turbulence. Les progrès technologiques (sondes à film chaud quartzées) et les travaux récents permettent leur utilisation en milieu marin par des non spécialistes.

En biologie marine, cette technique s'avère ainsi précieuse pour mesurer directement le taux de pompage d'organismes filtreurs (Amouroux, Revault D'Allonnes & Rouault, 1975; Fiala-Medioni, 1976 — des méthodes utilisées antérieurement sont présentées, par exemple, dans Mc Cammon, 1965 et Reiswig, 1971).

L'obtention de mesures précises suppose cependant soit des étalonnages fréquents (à chaque changement des conditions expérimentales), soit l'utilisation de lois de comportement complexes. Nous présentons donc, ci-dessous, outre ces lois classiques et quelques exemples de leur application, une formule très simplifiée qui donne, dans un domaine d'utilisation évidemment plus restreint, des résultats aussi précis.

GÉNÉRALITÉS SUR LE FILM CHAUD

Les capteurs sont formés par dépôt sous vide, sur un support de quartz, d'un film mince de métal (d'une épaisseur de l'ordre de $0,1 \mu$). Ce film constitue ainsi une résistance qui est portée par effet Joule à une température supérieure à celle du milieu ambiant. Le transfert thermique vers ce dernier, et donc l'énergie dissipée par le film, sont fonction des propriétés du fluide, de l'écart de température entre celui-ci et l'élément sensible et de leur vitesse relative.

Les sondes utilisées ici (fig. 1) sont coniques. Une fine couche de quartz (épaisseur 2μ) assure une protection contre les effets électrochimiques en milieu conducteur. En fonctionnement, l'élément sensible est maintenu à résistance et donc à température fixe par insertion dans un pont de Wheastone qu'un amplificateur asservi maintient en équilibre.

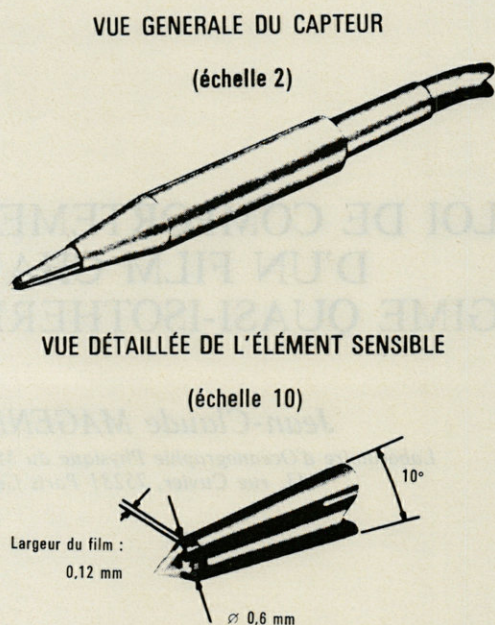


Fig. 1. — Sonde à film chaud conique (DISA, modèle 55 R 42).

Conical hot film probe (DISA 55 R 42 model).

LOIS DE COMPORTEMENT D'UN FILM CHAUD CONIQUE

Le transfert de chaleur vers le fluide se décrit en faisant intervenir divers nombres adimensionnels : nombres de Reynolds (Re), de Nusselt (Nu), de Prandtl (Pr) pour le calcul desquels les propriétés du fluide sont prises à la température θ_f , dite température « de film », qui est la moyenne des températures du fluide θ_φ et de l'élément sensible θ_w :

$Re = V.l/\nu_f$ $Nu = W/[K_f.l(\theta_w - \theta_\varphi)]$ $Pr = c_p.\nu_f/K_f$
 (V , vitesse; ν_f , K_f , c_p , respectivement viscosité, conductivité thermique et chaleur spécifique du fluide à θ_f ; l , dimension caractéristique du capteur; W , puissance dissipée dans le film).

Les lois qui régissent ce transfert pour les sondes à film chaud ont été déduites de celles qui décrivent le comportement des fils chauds (mesures dans l'air — cf., par exemple, Hinze, 1959), connues depuis plus longtemps.

Pour des sondes coniques, dans le cas d'un écoulement isotherme et pour une température de capteur donnée, Resch (1968), de même que Morrow et Kline (1971) proposent une loi semblable à celle de King :

$$Nu = A + B.Re^n$$

où l'exposant n (0,5 pour les fils) et les constantes A et B sont déterminés expérimentalement.

Dans le cas général, Ezraty (1970) part, entre autres, des lois de Kramer et de Collis et Williams (1959),

introduisant les pertes de chaleur vers le support sur lequel le film est déposé :

$$Nu = A.K_s/K_f + B.Pr^a + C.Pr^b.Re^n \text{ (type Kramer);}$$

$$Nu = A.K_s/K_f + (B + C.Re^n) (\theta_f/\theta_\varphi)^m \text{ (type Collis et Williams).}$$

Le premier terme, commun à ces deux expressions, représente le transfert au support dont la conductivité thermique est K_s à la température θ_φ .

Ezraty a ainsi montré que, dans l'eau, dans la gamme 0,6 à 3,3 m/s les meilleurs résultats sont obtenus avec la loi type Collis et Williams. Bonis et Van Thinh (1973), utilisant une loi du type Kramer entre 0,05 et 1 m/s (domaine qui nous intéresse ici), obtiennent un bon ajustement avec leurs données; aussi avons-nous vérifié, pour ces vitesses, la validité des travaux d'Ezraty.

Les coefficients et exposants de ces lois dépendent de la géométrie du capteur et varient donc d'une sonde à l'autre. La loi de refroidissement de chaque film doit donc être déterminée par étalonnage préalable. Bien que celui-ci soit effectué en eau douce, l'application de la loi de comportement ainsi obtenue à des mesures en eau de mer ne soulève aucun problème, la salinité n'ayant pas d'incidence sur la réponse des capteurs (Revault d'Allonnes, 1970).

ÉTALONNAGES, RÉSULTATS

Diverses méthodes sont utilisées pour étalonner les films chauds en vitesse : soufflerie à eau, jet libre, remorquage par un bras tournant ou en ligne droite. C'est cette dernière méthode, simple à mettre en œuvre, qui est utilisée ici.

L'installation comporte : un canal d'expérimentation placé dans une salle thermostatée, un chariot porte-sonde, un dispositif tracteur formé d'un disque lesté tombant à l'intérieur d'un tube rempli d'eau, le frottement fluide assurant la régulation de vitesse. Celle-ci peut varier entre 3 et 60 cm/s. Elle est déterminée en mesurant, avec un chrono-fréquences-mètre, le temps que met le chariot pour parcourir, à la vitesse limite du système, la distance séparant deux contacts. Un enregistreur graphique saisit la tension de sortie de l'anémomètre. On peut ainsi vérifier que la vitesse limite est effectivement atteinte (et donc constante) dans la zone de mesure.

Les données (1) de l'étalonnage (multiplets vitesse, températures de l'eau et du film, tension de sortie) sont alors traitées sur ordinateur pour obtenir la loi de comportement, les nombres adimensionnels, calculés en machine, servant d'intermédiaires.

Pour chaque série isotherme de données, la loi de type King est déterminée en calculant, pour diverses

(1) Celles correspondant aux résultats ici présentés nous ont été communiquées par A. Fiala (Laboratoire Arago).

valeurs de n , les coefficients A et B (méthode des moindres carrés). On choisit alors la valeur de l'exposant pour laquelle la valeur quadratique moyenne des écarts entre la valeur expérimentale du nombre de Nusselt et celle calculée selon la loi est minimale. Cette erreur résiduelle est rapportée à la valeur moyenne des nombres de Nusselt expérimentaux.

Pour une vingtaine de séries, correspondant à cinq sondes du même type (DISA 55R42), les résultats obtenus sont les suivants :

- l'exposant n varie entre 0,130 et 0,145, sauf pour une sonde, qui donne des valeurs proches de 0,100. Ces valeurs sont du même ordre de grandeur que celles obtenues avec un autre modèle de films coniques (marque TSI), tant par Morrow et Kline (5 à 25 cm/s) que par nous-même (10 à 100 cm/s);
- l'erreur $r.m.s$ est, en moyenne, de 0,8 %, les résultats se répartissant à peu près régulièrement entre 0,4 et 1,3 %. Ces valeurs représentent l'erreur instrumentale d'une part, l'incertitude liée à la régulation de vitesse d'autre part. Cette dernière est mise en évidence par la différence de dispersion entre les basses et les hautes vitesses qui résulte de l'usage de deux géométries de disque frein (Fig. 3 a, courbe 1).

La loi de Collis et Williams est déterminée de façon semblable : les coefficients A , B et C sont calculés par moindres carrés pour divers couples (n , m). La recherche du couple optimal s'effectue sur l'erreur résiduelle définie précédemment. L'exposant n ne prend que quelques valeurs, choisies d'après les résultats du traitement précédent (séries isothermes).

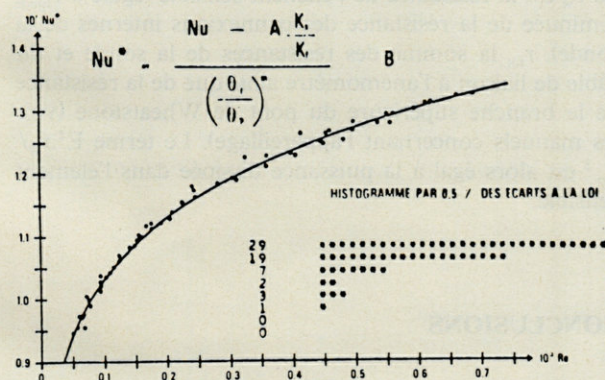


Fig. 2. — Loi de Collis et Williams avec conduction au support, étalonnage sur une gamme large de températures (sonde M).

Law of Collis and Williams with conduction to the support, calibration on a wide range of temperature (probe M).

$$Nu = A \cdot K_s / K_f + (B + C \cdot Re^n) (\theta_f / \theta_w)^m$$

$$\theta_w = 9,3 \text{ à } 22,5 \text{ °C} - V = 5 \text{ à } 55 \text{ cm/s}$$

$$n = 0,130 \quad m = -0,13 \quad A = -0,25 \cdot 10^{-1}$$

$$B = 0,16 \cdot 10^{-1} \quad C = 0,57 \cdot 10^{-2}$$

L'histogramme représente, sur chaque ligne, le nombre de points pour lesquels l'écart entre la valeur calculée et celle effectivement observée du nombre de Nusselt est compris, successivement, entre 0 et 0,5 %, 0,5 et 1 %, etc.

La loi présentée en exemple (Fig. 2) regroupe les données obtenues, pour une sonde, dans la gamme : $V = 5 \text{ à } 60 \text{ cm/s}$; $\theta_w = 9,5 \text{ à } 22,5 \text{ °C}$; $\theta_f / \theta_w = 1,4 \text{ à } 1,95$ (4 températures de fluide avec une seule surchauffe dans chaque cas). L'erreur résiduelle typique est de 1 % ; celle relevée pour les lois isothermes correspondantes est de 0,8 % ; l'écart est attribuable à l'incertitude sur le terme $\theta_w - \theta_\phi$ du nombre de Nusselt, incertitude qui n'apparaît pas lors du calcul des lois du type King.

RECHERCHE D'UNE LOI POUR UN ÉCOULEMENT QUASI-ISOTHERME

En biologie, de nombreux travaux (étude de l'influence de divers paramètres physiques, par exemple) sont menés à température constante. Celle-ci cependant varie, tant au cours d'une même expérience que d'une expérience à l'autre, autour d'une valeur de référence. Il faut donc, soit utiliser des lois de type King, ce qui impose de calibrer systématiquement les sondes en assurant l'égalité des températures des bacs d'expérimentation et d'étalonnage, soit avoir recours à la loi type Collis et Williams. Cette dernière représente une grosse sujétion tant pour le calcul des résultats que par les impératifs de l'étalonnage (précision, grand nombre de points, grands intervalles de températures).

Une loi simplifiée a donc été recherchée qui rend compte de variations inférieures à 2 °C autour de la température nominale du fluide, ainsi que de variations équivalentes de la température du capteur. Elle peut être obtenue par linéarisation du facteur qui, dans la loi de Collis et Williams :

$$Nu = (A + B \cdot Re^n) \cdot (\theta_f / \theta_w)^m$$

rend compte de l'influence de la température. En posant $R = \theta_f / \theta_w$, nous aboutissons à la loi suivante :

$$Nu = (A + B \cdot Re^n) [1 + C \cdot (R - R_0)]$$

où R_0 est la valeur de référence. Les coefficients C et B sont déterminés à partir des variations selon R du coefficient B de la loi de type King : le terme en $B \cdot Re^n$ est prépondérant ($B \cdot Re^n / A$ est, à 5 cm/s, de l'ordre de 10^2). Le terme constant, A , est obtenu en minimisant l'erreur résiduelle.

L'exemple présenté sur la figure 3 montre que les résultats ainsi obtenus sont précis. Les données correspondantes présentent des intervalles de 2 °C en θ_w , 3 °C en θ_f , 0,05 en R (autour de $R_0 = 1,6$). L'erreur résiduelle, de l'ordre de 1,7 %, est légèrement supérieure à celle que donne la loi du type Collis et Williams. Les histogrammes des figures 3 b et 3 c, que l'on comparera utilement à celui de la figure 2, montrent plus précisément la façon dont ces lois s'ajustent aux données expérimentales. En dehors de quelques points qui s'écartent, aux faibles vitesses, de 4 à 5 % (2 à 3 % avec la loi classique), le résultat est satisfaisant.

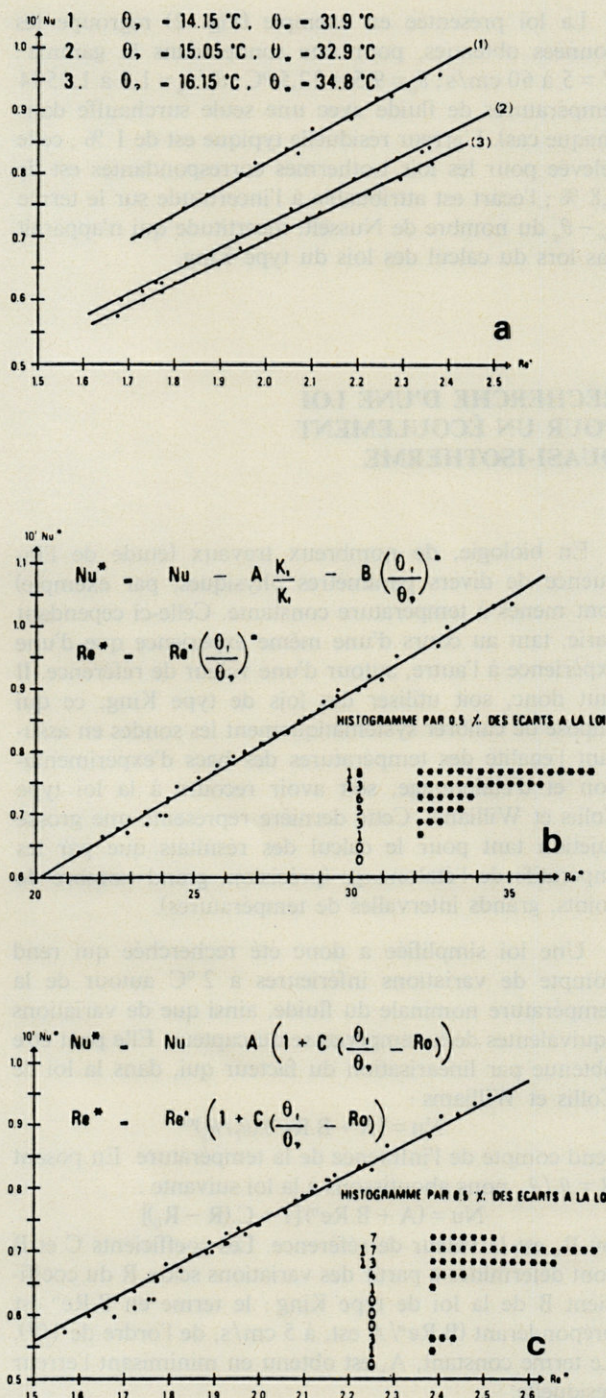


Fig. 3. — Comparaison des ajustements obtenus pour divers types de lois appliqués à l'étalonnage d'une sonde sur une gamme étroite de température (sonde K). a) lois de type King sur des séries isothermes; b) loi de Collis et Williams avec conduction au support; c) loi de Collis et Williams linéarisée en température. $Nu = (A + B.Re^n) (1 + C (\theta_i/\theta_s - R_0))$.
Comparison of the adjustments obtained for different types of law applied to the calibration of a probe on a narrow band of temperatures (probe K). a: laws of King type on isothermic series; b: law of Collis and Williams with conduction to the support; c: law of Collis and Williams.

$$Nu = (A + B.Re^n) (1 + C (\theta_i/\theta_s - R_0)).$$

UTILISATION DE LA RELATION PROPOSÉE

L'étalonnage des sondes et le traitement numérique des données ci-dessus décrits fournissent, pour chaque sonde : n, A, B, C, R₀ coefficients de la loi et l longueur caractéristique du film.

Pour chaque expérience, on choisit une température de sonde (θ_w) comprise entre 40 et 60 °C selon la sensibilité recherchée et la température du fluide. La valeur de la résistance à afficher sur l'anémomètre se déduit alors de la courbe expérimentale donnant r_{sonde} en fonction de la température.

Lors de l'expérience proprement dite, la tension aux bornes de l'anémomètre (E) et la température de fluide (θ_f) sont mesurées simultanément.

On peut alors calculer la viscosité (ν_f) et la conductivité thermique (K_f) prises à la température de film ($\theta_f = (\theta_w + \theta_\infty)/2$). Ce calcul sera fait soit à partir de tables (Ezraty), soit à l'aide de formules (Bonis & Van Thinh).

La vitesse recherchée se déduit alors de la loi proposée soit en suivant les diverses étapes exposées plus haut, soit, ce qui revient au même, en utilisant la formule globale développée ci-dessous :

$$V = \left\{ \left[\frac{E^2 r_w}{r_{tot}^2} \times \frac{1}{Kf.l.(\theta_w - \theta_f)} \times \frac{1}{1 + C.(R - R_0)} \right]^{-A} \right\}^{1/n} \times \nu_f / l$$

où r_w est la résistance de l'élément sensible (égale à r_{sonde} diminuée de la résistance des connexions internes de la sonde), r_{tot} la somme des résistances de la sonde et du câble de liaison à l'anémomètre ainsi que de la résistance de la branche supérieure du pont de Wheatstone (voir les manuels concernant l'appareillage). Le terme $E^2 r_w / r_{tot}^2$ est alors égal à la puissance dissipée dans l'élément sensible.

CONCLUSIONS

La loi ici proposée répond donc à un double projet : simplification des calculs de détermination et d'application de la loi qui deviennent ainsi aisément réalisables sur un petit calculateur; réduction des contraintes d'étalonnage dont les conditions se rapprochent désormais de celles des mesures proprement dites.

Il va cependant de soi que les lois ainsi obtenues ne permettent de décrire le comportement des sondes que dans le domaine (voisinage de $\theta_{\phi 0}$ et θ_{w0}) fixé par ces conditions d'étalonnage et non dans le domaine, plus large, que définit la condition R voisin de R₀.

La précision ainsi obtenue, de l'ordre de 2 %, semble suffisante pour de nombreux usages.

BIBLIOGRAPHIE

- AMOUROUX J. M., M. REVAULT D'ALLONNES & C. ROUAULT, 1975. - Sur la mesure directe du débit de filtration chez les Mollusques lamellibranches. *Vie et Milieu*, **25** (2B): 339-346.
- BONIS M. & N. VAN THINH, 1973. - A heat transfer law for a conical hot-film probe in water. *DISA Inf.*, **14**: 11-14. Herlev, Danemark.
- COLLIS D. C. & M. J. WILLIAMS, 1959. - Two-dimensional convection from heated wires at low Reynolds numbers. *J. Fluid Mech.*, **6**: 357-384.
- EZRATY R., 1970. - Sur la mesure de caractéristiques turbulentes dans les écoulements d'eau. *Thèse 3^e cycle, Univ. Aix-Marseille*, 18 p.
- FIALA-MEDIONI A., 1976. - Filter feeding ethology of benthic invertebrates (*Ascidacea*). III Recording of water current *in-situ*. Rate and rhythm of pumping. *Mar. Biol.*, **45**: 185-190.
- HINZE J. O., 1959. - Turbulence. Londres, Mac Graw Hill, 586 p.
- MC CAMMON H. M., 1965. - Filtering currents in brachio-pods measured with a thermistor flowmeter, in: "Ocean science and ocean engineering". Trans. joint conf. exhibit, Washington 14-17 juin 1965, **2**: 772-779.
- MORROW T. B. & S. J. KLINE, 1971. - The evaluation and use of hot-wire and hot-film anemometers in liquids. Stanford Univ., Dep. Mech. Eng. Rep. MD 25. Stanford, Cal., 180 p.
- REISWIG H. M., 1971. - In situ pumping activities of tropical *demospongiae*. *Mar. Biol.*, **9** (1): 38-50.
- RESCH F., 1968. - Études sur le fil chaud et le film chaud dans l'eau. *Thèse 3^e cycle, Univ. Aix-Marseille*, 67 p.
- REVAULT D'ALLONNES M., 1970. - Étude et mise au point des méthodes de mesure au film chaud de la turbulence dans l'eau de mer. *Thèse 3^e cycle, Fac. Sci. Paris*, 65 p.

Accepté le 19 février 1979.

CYCLE BIOLOGIQUE D'UN COPÉPODE HARPACTICOÏDE DES VASES TERRIGÈNES CÔTIÈRES DE BANYULS-SUR-MER : *CLETODES PUSILLUS* (SARS)

Jacques SOYER

Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer

CYCLE ANNUEL
COPÉPODE BENTHIQUE

RÉSUMÉ. — La dynamique de population des principaux composants de la méiofaune d'une vase terrigène côtière de Banyuls-sur-Mer a été étudiée durant 19 mois. Dans cette note, la dynamique d'une des espèces dominantes de Copépodes harpacticoïdes, *C. pusillus*, est étudiée.

L'évolution saisonnière des densités de l'espèce est sensiblement différente de l'évolution globale du peuplement de Copépodes : l'abondance maximale de *C. pusillus* est enregistrée en septembre-octobre et en décembre. La présence constante de femelles ovigères et le recrutement permanent de juvéniles pouvaient faire conclure à une reproduction continue. Par contre, les pics d'abondance des femelles ovigères des stades copépodites et l'évolution des histogrammes de fréquence de taille indiquent des périodes privilégiées de reproduction. Les données *in situ* conduisent à considérer qu'il existe en fait deux populations de la même espèce ayant une évolution annuelle parallèle.

LIFE HISTORY
BENTHIC COPEPOD

ABSTRACT. — To elucidate the population dynamics of meiofauna, a 19 month field study of the major components of meiobenthos was conducted in subtidal muds of Banyuls-sur-mer. The population dynamic of one of the most abundant species of harpacticoid Copepods, *Cletodes pusillus*, was studied.

The seasonal density of this dominant species is obviously different from the abundance cycle of the complete harpacticoid assemblage : the maximum abundance of *C. pusillus* occurs in September-October and in December. The occurrence throughout the year of ovigerous females and the constant input of young stages suggest a continuous breeding. Nevertheless, the abundance pattern of gravid females and copepodite stages, the copepod-size-frequency distributions seem to indicate that *C. pusillus* has a discontinuous breeding. The field data analysis indicates that there would be two populations of the same species having a parallel annual pattern.

INTRODUCTION

Les travaux de synthèse consacrés au méiobenthos et à son rôle dans l'écosystème benthique mettent en évidence un manque général d'information sur la dynamique des peuplements et sur le potentiel de reproduction réel de ses principaux composants (McIntyre, 1969; Gerlach, 1971, 1978), ce qui interdit toute approche sérieuse de production.

En ce qui concerne les Copépodes harpacticoïdes, l'un des groupes les plus importants de la méiofaune, de nombreux travaux expérimentaux fournissent de précieux renseignements sur leur potentiel de reproduction (Fraser, 1936; Volkmann-Rocco et Fava, 1969; Volkmann-Rocco et Battaglia, 1972; Heip et Smol, 1976; Harris, 1977), mais ces données paraissent très difficilement transposables aux études *in situ* (Heip, 1972). Les espèces étudiées sont généralement des formes exceptionnellement résistantes, vivant naturellement dans des

milieux à forte instabilité, ayant des stratégies démographiques de type opportuniste, placées par ailleurs dans des conditions expérimentales favorables.

Les recherches sur les cycles biologiques *in situ* sont encore rares. Comme l'indique Hicks (1979), les modalités de reproduction sont extrêmement variables d'une espèce à l'autre et peuvent même varier chez la même espèce suivant l'aire géographique considérée.

Dans la présente note, nous étudierons le cycle biologique d'une des formes les plus abondantes des vases terrigènes côtières de Banyuls-sur-Mer, *Cletodes pusillus* (Sars).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Cette étude fait partie des recherches que nous poursuivons sur le méiobenthos des vases terrigènes côtières de Banyuls-sur-Mer depuis 1971. La station suivie régulièrement est localisée dans la baie de Banyuls, par 32,5 m de fond, sur un substrat de vase légèrement sableuse.

Echantillonnage

La composition faunistique du peuplement, les caractéristiques du sédiment, l'évolution annuelle de la température, les fluctuations de densité des principaux taxons et les méthodes utilisées ont été publiées précédemment (Soyer, 1970; de Bovée et Soyer, 1974; de Bovée *et al.*, 1974).

Par rapport aux données antérieures, notre analyse a été affinée de manière à avoir une image aussi précise que possible de la dynamique du peuplement et des populations des espèces principales : le nombre de prélèvements et leur périodicité ont été augmentés, notamment dans les phases de forte croissance des populations. De plus, de trois à cinq échantillons quantitatifs ont été dépouillés pour chaque prélèvement. Enfin, dans le cadre de l'étude de la distribution des histogrammes de fréquence de taille, du matériel supplémentaire a été prélevé afin d'avoir un échantillonnage suffisant.

Les résultats présentés ici portent sur 40 prélèvements s'étalant de juin 1971 à décembre 1972.

Cletodes pusillus

L'espèce choisie, *C. pusillus*, est une forme limicole tolérante rencontrée à Banyuls depuis 20 m jusqu'à 600 m de profondeur. Elle est présente dans tous les peuplements de substrats envasés du plateau continental mais elle atteint ses densités maximales entre 30 et 50 m de profondeur, sur la vase côtière (Soyer, 1970). La femelle porte un unique sac ovigère contenant un faible

nombre d'œufs (2-3). En élevage à 15°, le développement est relativement long : 60-65 jours pour passer de l'œuf au copépodite et environ 60 jours pour que celui-ci atteigne le stade adulte. La femelle, itéropare, est fécondée au stade V, et paraît pouvoir pondre un sac ovigère trois à cinq fois de suite. Dans les conditions très particulières de l'élevage, une durée de vie de 380 jours a été observée.

L'ensemble de ces données indique que *C. pusillus* présente une stratégie démographique de type K, suivant les critères indiqués par Hicks (1979). Il s'agit par ailleurs d'une espèce à large distribution géographique qui a été récoltée maintes fois sur les substrats envasés de la zone boréale (Por, 1964; Wells, 1965; Soyer, 1970; Moore, 1978).

Dynamique de population

Seuls les adultes et les copépodites ont été recueillis. Les nauplii n'ont pas été pris en considération du fait d'une identification spécifique impossible vu le nombre d'espèces présentes dans le peuplement. Le sexe des adultes a été déterminé, la présence de spermatophore, de sac ovigère et le nombre d'œufs notés.

Dans le but d'identifier les classes d'âge et de suivre les cohortes, la distribution de taille des copépodites et des adultes a été étudiée. La longueur des individus a été déterminée par observation microscopique et chambre claire. La longueur a été mesurée de la pointe du rostre, très court dans cette espèce, jusqu'à l'extrémité des rames furcales. Un total de 4 742 individus a été examiné.

L'activité reproductrice de *C. pusillus* a été déterminée par l'estimation de la proportion de femelles ovigères par rapport au nombre total de femelles.

Taux de croissance intrinsèque

De nombreux auteurs ont insisté sur l'importance écologique et évolutionniste du taux de croissance intrinsèque des populations (Andrewartha et Birch, 1954; Slobodkin, 1962; McFadyen, 1963; Cole, 1954; Fenchel, 1968; Barbault, 1976), c'est-à-dire leur potentiel d'accroissement, ou encore la vitesse à laquelle s'accroît une population en l'absence de facteurs limitants, dans une situation où la structure de la population est stable, la reproduction continue et la mortalité nulle. Dans ce cas, l'accroissement de la population est à tout moment proportionnel à sa taille à l'instant considéré : la population s'accroît de manière exponentielle selon $dN/dt = r_m N$ ou encore $N_t = N_0 e^{rt}$, dans lesquels N_t et N_0 sont les niveaux des populations aux instants t_0 et t , e la base des logarithmes naturels et r_m le taux d'accroissement de la population. r_m est alors égal à $1/t \ln N_t/N_0$.

Certains auteurs (Heip, 1972, 1974; Castel et Lasserre, 1977) ont utilisé cette expression pour calculer le taux d'accroissement intrinsèque de population de Copé-

podés harpaticoides à partir des données obtenues *in situ*, en considérant comme N_0 la densité avant le pic d'abondance et comme N_1 la valeur du pic d'abondance, t étant l'intervalle de temps écoulé entre les deux mesures. Ainsi calculé r_m ne nous paraît pas présenter un très grand intérêt car l'un des paramètres les plus importants, D , la durée d'une génération ou encore du développement n'est pas intégré. Une autre approche du taux d'accroissement intrinsèque peut être envisagée à partir de données biologiques acquises *in situ* ou en élevage, durée d'une génération, nombre d'œufs émis par la femelle pendant cette durée, etc. (Volkmann-Rocco et Battaglia, 1972; Heip et Smol, 1976). r_m est alors égal à $1/t \ln N_1/N_0$ qui devient, en considérant $t = D$, le temps de génération, $r_m = 1/D \ln p NeNs$, équation dans laquelle p est le nombre de femelles présentes dans la population, Ne le nombre d'œufs contenus par sac ovigère et Ns le nombre de sacs ovigères émis par la femelle pendant le temps D .

Comme le soulignent Heip et Smol, le nombre de sacs ovigères pondus par chaque femelle n'est généralement pas accessible à partir des données obtenues *in situ* et l'erreur de calcul dans ce cas est moindre en utilisant l'équation $r_m = 1/D \ln p Ne$, dans laquelle D est l'intervalle de temps s'écoulant entre l'apparition de deux générations de femelles ovigères et Ne le nombre moyen d'œufs contenus dans le ou les sacs ovigères.

Influence de la température

La durée D est fortement dépendante de la température, à laquelle elle peut être reliée par l'équation de Belehradek (1935): $D = a(T - a)^b$ dans laquelle T est la température et a et b des constantes.

Plusieurs auteurs ont analysé et critiqué cette relation (McLaren, 1963, 1966, 1974; McLaren *et al.*, 1969; Corkett et McLaren, 1970; Corkett, 1972; Winberg, 1971; Heip, 1974; Boittrell, 1975). Heip, tout en se fondant sur un test statistique inadapté (Cochran, 1973) montre que la simple équation $Dl = aT^b$ (cas de $a = 0$) conduit à une bonne approximation.

RÉSULTATS

Cycle général

C. pusillus montre un cycle saisonnier d'abondance sensiblement différent du cycle du peuplement de copépodes considéré dans son ensemble, alors que l'espèce est l'une des formes dominantes (fig. 1).

Deux périodes peuvent être considérées. Une première phase, de janvier à début août, est marquée par de faibles densités générales, malgré trois pics d'abondance: la population varie entre 32 individus en moyenne à son niveau le plus bas et 57 à son niveau

maximum ($m = 39,8 \pm 2,8$ ind./10 cm²). La seconde période, qui s'étend du début août à fin décembre-début janvier, correspond à des densités nettement plus élevées ($m = 86,3 \pm 8,6$ ind./10 cm²) et deux pics d'abondance très marqués, le premier intervenant en fin septembre-début octobre en 1971 (121 ind./10 cm²) et en fin août 1972 (100 ind./cm²), le second en fin décembre (1971: 168 ind./10 cm²; 1972: 130 ind./cm²). Entre ces deux maximums s'observe un pic de moindre importance en fin novembre (1971) ou fin octobre (1972).

Ce cycle saisonnier est donc nettement décalé par rapport au cycle général: les deux principaux pics d'abondance sont en retard de deux-trois mois sur la dernière période de croissance de la densité générale. Par ailleurs, ce cycle est régulier d'une année sur l'autre, bien que quelques écarts en temps ou en densité, puissent être observés.

Structure de la population

L'analyse de la structure de la population met en évidence l'existence simultanée et tout au long de l'année de femelles ovigères, de mâles et de juvéniles, ce qui laisserait supposer une reproduction continue (fig. 1).

Les femelles constituent en moyenne 61,6 % de la population adulte. Pendant la période de faible densité, leur importance est nettement plus grande et passe à 71,9 %. Entre août et décembre, cette proportion tombe à 56,6 %. Le sex-ratio tend en effet à s'équilibrer pendant les phases de croissance de la population (8.71 - 11.12.71 - 9.72 - 12.72), c'est-à-dire en fait dans des populations jeunes.

Les femelles ovigères constituent en moyenne 32,2 % des femelles mais elles sont proportionnellement plus abondantes en période de basse densité (34,4 %) que dans les populations de haut niveau (26,13 %). Cette « régulation » a été observée en élevage chez les Calanides (Heinle, 1970) et chez les Harpaticoides dans la nature (Hicks, 1977).

Les copépodites correspondent en moyenne à près d'un tiers de la population totale (28,2 %) mais ce pourcentage varie sensiblement au cours de l'année: il passe de 24,1 % entre janvier et fin juillet à 34,5 % en moyenne en été et en automne, dépassant parfois 40 % dans les pics d'abondance.

Temps de génération - Influence de la température

La présence tout au long de l'année d'une proportion sensible de femelles ovigères et de juvéniles est généralement considérée comme impliquant une reproduction de type continu (Hulings, 1974; Coull et Vernberg, 1975; Hicks, 1977, 1979). Cependant l'examen de la structure de la population, et en particulier des copépodites, leur apparition étant l'un des meilleurs indicateurs d'une activité reproductrice antérieure d'après Hicks (1977), conduit à considérer l'existence de six périodes annuelles

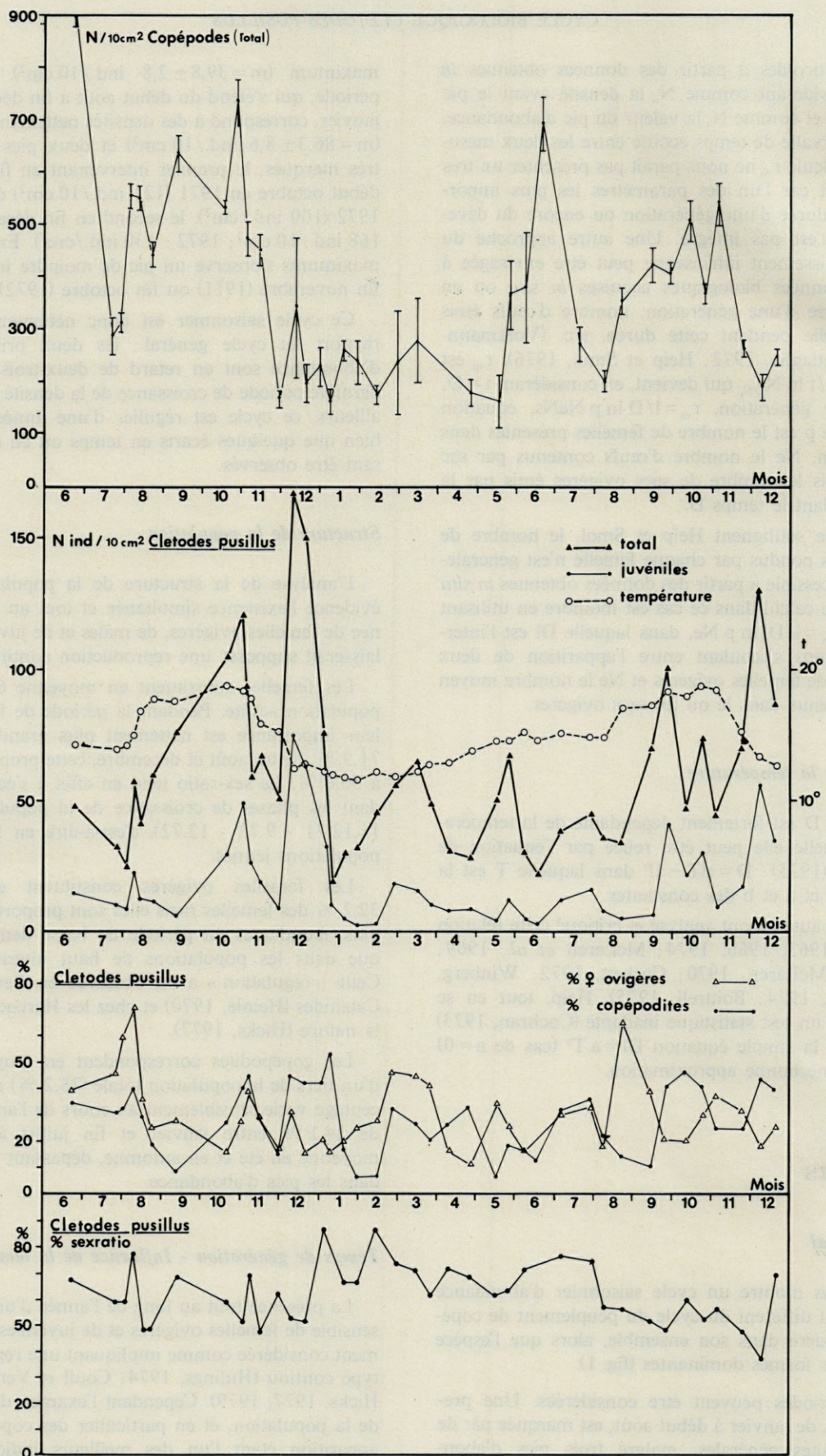


Fig. 1. — Cycle annuel. Densités du peuplement de Copépodes harpacticides (n/10 cm²). Densités de *C. pusillus* (n/10 cm²) et évolution de la température au niveau du fond. Pourcentages des femelles ovigères et des copépodites. Sex-ratio.

Seasonal changes. Upper panel standing stock (number per 10 cm²) of harpacticoid Copepods. Second panel : standing stock of *C. pusillus* (number per 10 cm²) and temperature on the sea bottom. Third panel : percentages of ovigerous females and juveniles in the population of *C. pusillus*. Lower panel : sex-ratio of *C. pusillus*.



Fig. 2. - Evolution des histogrammes de fréquence de taille des juvéniles et des femelles en pourcentage de la population correspondante.
Size frequency distribution of females and juveniles plotted as adjusted per cent measured in each size class.

de recrutement, fin février-début mars, fin mai, juillet, septembre, fin octobre et début décembre. Ces six périodes sont marquées également par une augmentation sensible du niveau général de la population. Pendant ces périodes de fortes densités, il y a présence simultanée au sein de la population d'un lot important de juvéniles et de femelles adultes en activité reproductrice, qui exclut que ces juvéniles, déjà âgés car au stade copépodite, puissent être issus de ces femelles.

L'examen de l'évolution des histogrammes de taille (femelles et juvéniles) montre clairement que les juvéniles d'une première période de forte densité vont donner l'essentiel des adultes de la période suivante (Fig. 2). Il paraît donc raisonnable de penser que la durée de développement du copépodite à l'adulte correspond en fait à l'intervalle séparant deux cohortes, c'est-à-dire en fait deux pics d'abondance. Cet intervalle varie entre 30 (septembre-octobre 1971) et 91 jours (décembre 1971 - fin février - début mars 1972).

Bien que la durée de la phase pré-embryonnaire et des stades nauplii n'ait pu être déterminée directement à partir de nos observations, il est logique de penser qu'elle correspond en moyenne à l'intervalle s'écoulant entre le maximum d'activité reproductrice, marquée par un taux important de femelles ovigères et le recrutement des copépodites, soit de 30-40 jours (novembre-décembre) à 77 jours (décembre-février).

Le rapprochement de ces deux éléments conduit à considérer que la durée totale du développement de *C. pusillus in situ* est comprise entre 84 jours (14.09.72-07.12.72) et 163 jours (13.12.71-25.05.72).

La durée de développement semble directement liée au facteur thermique (Fig. 3). Si l'on considère la température moyenne ayant régné pendant les différentes phases du cycle, on obtient un coefficient de corrélation durée-température de $-0,87$. Les coefficients phase nauplius-température et phase copépodite-température sont respectivement de $-0,93$ et de $-0,97$. Ces valeurs supérieures peuvent s'expliquer par la plus grande homogénéité des températures pendant les plus courtes périodes considérées dans le second cas.

Ces données *in situ* sont très comparables à celles que nous avons observées en élevage à 15° . Dans les conditions expérimentales, avec une nourriture mixte, composée de *Phaeodactylum* et d'*Isochrysis*, le développement total de *C. pusillus* a été en moyenne de 120-125 jours. La phase nauplius-metanauplius est alors de 55 jours mais montre des écarts importants d'une ponte à l'autre (45 à 70 jours), parfois même à l'intérieur de la même ponte (54 à 63 jours).

L'application de la formule de Belehradek liant température et durée de développement, dans sa formule simplifiée (Heip, 1974) donne :

$$D = 31032 T^{-2.0674} (r = -0,996)$$

équation qui conduit à une bonne correspondance entre les valeurs calculées et les valeurs observées bien que le faible nombre de données n'autorise pas de comparaison statistique valable (Tests de Fisher, de Wilcoxon ou de

Sokal et Rohlf inapplicables) (Tabl. I). A partir de cette équation, il est possible de déterminer que la population de *C. pusillus* que nous avons étudiée, aurait une durée de développement d'un an à 8° .

TABLEAU I

Comparaison de la relation t - durée de développement (en jours)

Comparison between the relation t - development time (days)

t°	Valeurs observées D_1	Valeurs calculées $D = 31032T^{-2.0674}$
8,6	—	365
10	—	265,7
12,6	163	165,0
13,7	136	137,9
15	120	114,9
15,3	112	110,9
17	88	88,7
17,3	84	85,5
20	—	63,4

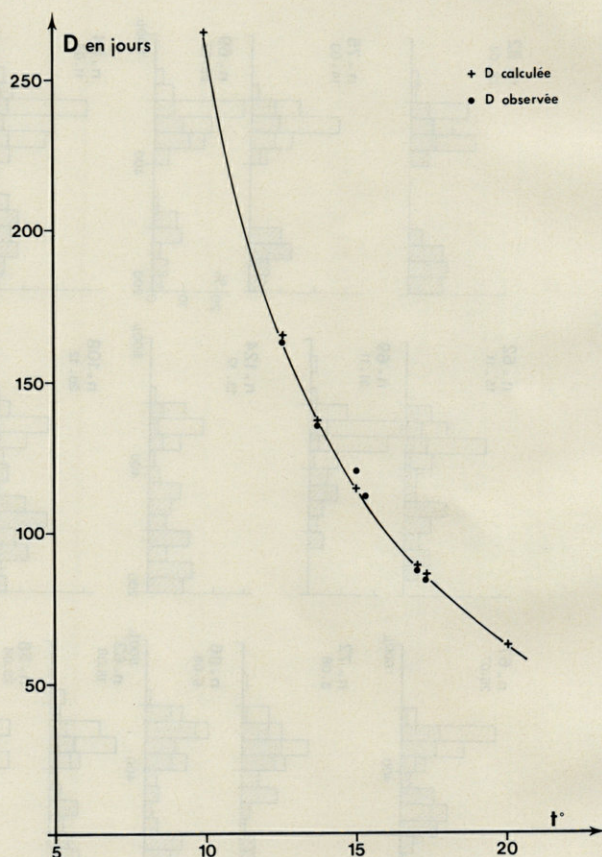


Fig. 3. — *C. pusillus*. Relation entre durée du temps de génération et température. Croix : valeurs calculées (formule de Belehradek) - points : valeurs observées.

C. pusillus. Generation time and temperature relationship. Crosses : calculated values (from Belehradek's equation) - black circles : observed values.

Taux intrinsèque d'accroissement

Calculé par la formule adoptée par Heip et Smol, le taux intrinsèque d'accroissement est de l'ordre de 0,0032 à 15° si l'on considère un temps de développement D1 de 125 jours, un nombre d'œufs par sacs ovigères égal à 3 et un sex-ratio de 50 %, données obtenues en élevage.

Les valeurs moyennes obtenues *in situ* sont nettement plus fortes, de l'ordre de 0,0051, du fait d'un temps de développement plus court (D = 115 jours) et d'un sex ratio réel de 60 % en moyenne.

Il faut remarquer que la valeur du taux intrinsèque varie peu au cours de l'année du fait des fluctuations du sex ratio et de la durée de développement en fonction de la température. En période hivernale, le r_m est de 0,0056 pour un sex-ratio de 0,72 et un temps de développement de 136 jours. En période chaude, il est de 0,0062, malgré le temps de développement inférieur (84 jours). Ainsi, le pourcentage de femelles plus élevé dans les périodes de faible niveau de la population permettrait le maintien à un niveau normal des possibilités d'accroissement de celle-ci.

Nombre de générations.

Reproduction continue ou discontinue

L'analyse du cycle général de la population de *C. pusillus* tel que nous venons de le décrire se révèle particulièrement délicate d'autant que la durée de vie des adultes en milieu naturel est totalement inconnue; l'examen de l'évolution des histogrammes de fréquence de taille ne fournit aucune information sur ce point, les Copépodes harpacticoides ne s'accroissant plus à maturité.

En début d'année, le stock initial est composé d'adultes et de copépodites. Ce premier stock d'adultes peut avoir une double origine : il peut s'agir d'adultes subsistant de l'importante population de décembre mais plus vraisemblablement, d'après les histogrammes de fréquence de taille, ces adultes sont issus du lot de juvéniles observés également en décembre. L'activité reproductrice des adultes de ce lot initial va se traduire en mai par le recrutement de copépodites qui atteindront le stade adulte en juillet.

Les juvéniles du lot initial, issus vraisemblablement d'une activité reproductrice intervenue en octobre-novembre, vont devenir adultes en mai.

Ce schéma, fondé sur la structure de la population et l'évolution des histogrammes de fréquence de taille, conduit à considérer que la population de *C. pusillus* est constituée de deux lots d'individus ayant une évolution parallèle, avec une activité reproductrice alternée; chaque lot donnerait alors deux générations annuelles d'adultes.

Une telle hypothèse expliquerait la présence permanente de femelles en activité reproductrice et de juvéniles, qui tendrait à faire conclure à une reproduction de type continu présentant six périodes marquées d'activité.

En fait, chaque lot présenterait une reproduction discontinue, limitée dans le temps qui pourrait être masquée partiellement au niveau de l'échantillonnage, soit par des échanges entre eux, soit encore par le recouvrement partiel de deux générations successives issues de lots différents. La permanence d'un tel schéma reste cependant à vérifier.

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

L'analyse précédente conduit à envisager l'ensemble des problèmes soulevés par Hicks (1979) dans son intéressante revue sur la stratégie démographique et les cycles reproducteurs des Copépodes harpacticoides benthiques : variété des stratégies, reproduction continue ou discontinue, relations entre les facteurs physiques et trophiques et la reproduction.

C. pusillus, l'une des espèces dominantes du peuplement des vases terrigènes côtières, présente une stratégie démographique de type K. Son développement lent, le faible nombre d'œufs contenus dans son unique sac ovigère, entraînent un taux d'accroissement intrinsèque de valeur particulièrement basse, compris entre 0,0056 et 0,0062. Il se montre très inférieur à ceux rapportés par Heip et Smol (1976) pour *Tachidiu discipes* (0,065) et *Paronychocamptus nanus* (0,051), ou encore par Volkmann-Rocco et Fava (1972) pour différentes espèces du genre *Tisbe* (0,088 à 0,291).

Les Copépodes harpacticoides présentent vraisemblablement une très large gamme de stratégies démographiques et doivent suivre la règle générale. D'après les quelques rares données en notre possession, les espèces qui vivent dans des environnements instables ou imprévisibles, montrent des stratégies de type opportuniste : c'est le cas de la plupart des espèces phytiales médio- ou infralittorales (Hicks, 1977, 1979) ou encore d'eaux saumâtres (Heip et Smol, 1976; Volkmann-Rocco et Fava, 1977). Au contraire, les formes vivant dans des milieux relativement stables ont une faible fécondité et une durée de développement longue (Barnett, 1970; Lasker *et al.*, 1970; Harris, 1972). Les vases terrigènes côtières appartiennent à ce dernier type de biotope, caractérisé par une diversité spécifique élevée malgré l'homogénéité du substrat (Soyer, 1970).

L'analyse du cycle biologique de *C. pusillus* et de la structure de sa population montre l'existence simultanée et continue de femelles ovigères et de juvéniles. Généralement, ce caractère est considéré par les auteurs comme le signe d'une reproduction de type continu (Hulings, 1974; Coull et Vernberg, 1975; Hicks, 1977, 1979). L'examen attentif de l'évolution quantitative de la population, du pourcentage de femelles ovigères, mais aussi des recrutements de juvéniles, l'un des meilleurs indicateurs de l'activité reproductrice, indique cependant que celle-ci n'est pas constante au cours de l'année. L'évolution des histogrammes de fréquence de taille amène à

considérer l'existence dans la population de deux lots d'individus ayant une évolution parallèle, avec une activité reproductrice alternée. Un schéma semblable a été signalé chez certains Amphipodes Talitridae (Amanieu, 1970). Par ailleurs, des phénomènes proches, présence tout au long de l'année de femelles ovigères et de juvéniles mais aussi augmentation sensible à certaines époques du taux de femelles ovigères et des juvéniles paraissent avoir été observés chez d'autres formes, soit phytophiles (Hicks, 1977), soit psammiques (*Leptastacus macronyx*, Coull et Vernberg, 1975). L'absence de données sur l'évolution des histogrammes de fréquence de taille ne permet cependant pas de conclure.

Hicks (1979) considère que les Copépodes harpacticoïdes présentent trois grands types de reproduction, continu, discontinu large, discontinu restreint, tout en indiquant fort justement que ces modalités évoluent parfois chez la même espèce suivant les lieux ou la latitude de la localité considérée de l'aire de distribution. Ainsi, en Caroline du Sud, *Microarthridione littorale*, espèce ubiquiste, a une reproduction continue dans la zone subtidale (Coull et Vernberg, 1975) et discontinue dans la zone intertidale (Fleeger, 1979). Dans la région de Marseille, Dinet (1972) et Nodot (1976) signalent des modalités différentes suivant les biotopes pour l'espèce *Halectinosoma herdmanni*.

En fait, le mode de reproduction peut être fortement influencé par des facteurs physiques, la température par exemple, ou trophiques.

L'application de la loi de Belehradek liant température et durée de développement montre déjà que la population de *C. pusillus* que nous avons étudiée ne produirait plus qu'une génération annuelle à une température de 8,7°.

Par ailleurs, en élevage, *C. pusillus* s'est montré capable de pondre successivement plusieurs sacs ovigères, pontes dont la réussite est variable. Il est cependant connu que de nombreux facteurs, souvent d'ordre trophique, influent sur le nombre d'œufs portés par les femelles, comme l'ont montré chez différents organismes Edmonson (1960), Hall (1964), Allan (1971), Van Dolah *et al.*, (1975), et plus récemment Fleeger (1979) chez les Harpacticoïdes. Si le nombre d'œufs contenus dans l'unique sac ovigère de *C. pusillus* varie peu ($2,94 \pm 0,07$) aucun élément ne permet d'assurer que le nombre de sacs ovigères pondus par chaque femelle n'évolue pas en fonction des conditions plus ou moins favorables du milieu.

Enfin, le niveau de population de *C. pusillus* présente des oscillations régulières d'une année sur l'autre, dont l'amplitude est relativement faible : les valeurs maximales ne sont que rarement supérieures à quatre fois le niveau minimal ($m = 3,08$).

De tels phénomènes fréquemment observés dans la nature ou en élevage posent de nombreux problèmes sur le plan de la dynamique et de la régulation des populations.

A la suite de McIntyre (1971), la plupart des auteurs considèrent que la régulation des populations méioenthiques est moins déterminée par la densité propre de la population ou les sources trophiques, que par la prédation. Cette hypothèse est fondée sur le fait que de nombreux invertébrés ou de jeunes Poissons se nourrissent aux dépens de la méiofaune (Bregnballe, 1961; Braber et de Groot, 1973; Feller et Kaczinski, 1975; Sibert *et al.*, 1977; Bodiou et Villiers, 1978; Villiers, 1979). Les conséquences effectives de cette prédation ont parfois été observées *in situ* (Heip et Smoll, 1975; Sibert, 1979) et expérimentalement (Bell et Coull, 1978; Castel et Lasserre, 1978).

Le rôle des prédateurs dans la régulation de la population de *C. pusillus*, notamment au niveau des individus les plus grands, les adultes, ne peut être exclu. Mais *C. pusillus* est une forme de petite taille, capable de se déplacer dans les couches superficielles du sédiment et sa prédation sélective est difficile à envisager. De plus, celle-ci s'exercerait davantage en hiver qu'en été, ce qui est peu compatible avec ce que nous savons de la biologie des espèces susceptibles de se nourrir aux dépens de la méiofaune.

L'importance du facteur trophique ne peut être totalement négligée. D'une part, le nombre d'œufs pondus par la femelle paraît en dépendre directement (Fleeger, 1979). Lee *et al.* (1977) ont montré que la méiofaune, et en particulier les Copépodes harpacticoïdes étaient capables de sélectionner certains types de nourriture. Ivester et Coull (1977) attribuent la présence de deux espèces sympatriques du genre *Enhydrosoma* dans le même biotope à des capacités différentes de récolte de la nourriture. Nous-même, en élevage, avons observé que le développement des métanauplius pouvait être arrêté lorsque la source trophique n'était pas adaptée. A l'heure actuelle, nos connaissances sur la succession des microorganismes dans la nature, sur leur utilisation par la méiofaune, sont trop imparfaites pour qu'il soit possible de rejeter totalement une régulation des populations par l'indisponibilité de sources nutritives appropriées.

Enfin, un dernier élément pourrait résider dans les caractéristiques propres au cycle biologique de l'espèce considérée. Analysant d'un point de vue mathématique les oscillations stables qui affectent fréquemment la dynamique de population *in situ* ou en élevage, dans plusieurs publications, May (1974, 1976) et May *et al.* (1974, 1976) montrent par la modélisation qu'il est possible de passer par tous les cas de figures depuis une population atteignant son équilibre de manière monotone jusqu'à une population ayant des oscillations d'amplitude régulière en jouant sur deux facteurs essentiels, le « temps caractéristique de retour » et le « temps de délai ». Le premier est l'intervalle de temps nécessaire pour que la population retourne à son état d'équilibre, le second peut correspondre soit à une durée telle que le temps de développement, ou le temps de génération, ou encore de manière indirecte au temps nécessaire à la reconstitution des ressources trophiques utilisées pendant la phase de croissance.

L'absence de toute information sur la durée de vie de l'adulte, sur l'importance de la prédation exercée sur *C. pusillus*, sur les ressources alimentaires nécessaires à chaque stade et leur importance dans la nature ne nous permet pas actuellement de trancher ce difficile problème.

BIBLIOGRAPHIE

- ALLAN J.D., 1971. — Competition and the relative abundance of two cladocerans. Ph. D. Thesis, Ann Arbor : University of Michigan, 110 p.
- AMANIEU M., 1970. — Cycles reproducteurs et fécondité de quelques Crustacés Péracarides littoraux. Déterminisme écologique et comparaisons biogéographiques. *Bull. Soc. Ecol.*, **1**, 4 : 223-232.
- ANDREWARTHA H.G. et L.C. BIRCH, 1954. — The distribution and abundance of animals. Chicago Univ. Press, 782 p.
- BARBAULT R., 1976. — La notion de stratégie démographique en écologie. *Bull. Ecol.*, **7** (4) : 373-390.
- BARNETT P.R.O., 1970. — The life cycle of two species of *Platychelipus* Brady (Harpacticoida) on an intertidal mud-flat. *Int. Rev. Ges. Hydrobiol.*, **55** : 169-195.
- BELL S.S. and B. COULL, 1978. — Field evidence that shrimp predation regulates meiofauna. *Oecologia*, **35** : 141-148.
- BODIOLU J.-Y. et L. VILLIERS, 1978. — La prédation de la méiofaune par les formes juvéniles de *Deltentosteus quadrimaculatus* (Teleostei, Gobiidae). *Vie Milieu*, **28-29** : (1B) : 143-156.
- BOTTRELL H.H., 1975. — The relationship between temperature and duration of egg development in some epiphytic Cladocera and Copepoda from the river Thames. Reading, with a discussion of temperature functions. *Oecologia*, **18** : 63-84.
- BOVÉE F. de et J. SOYER, 1974. — Cycle annuel quantitatif du méiobenthos des vases terrigènes côtiers. Distribution verticale. *Vie Milieu*, **24** (1B) : 141-157.
- BOVÉE F. de, J. SOYER et P. ALBERT, 1974. — The importance of the mesh size to the extraction of the muddy bottom meiofauna. *Limnol. Oceanogr.*, **19** (2) : 350-354.
- BRABER L. and S.J. de GROOT, 1973. — The food of five flatfish species (Pleuronectiformes) in the southern North Sea. *Nethl. J. Sea Res.*, **6** : 133-182.
- BRENNBALLE F., 1961. — Plaice and flounders as consumers of the microscopic bottom fauna. *Medd. Danm. Fisk-og. Havunders.*, N.S., **3** : 133-182.
- CASTEL J. et P. LASSERRE, 1977. — Colonisation et distribution spatiale des Copépodes dans des lagunes semi-artificielles. In : Biology of Benthic organisms : 129-146. Edit. B.F. Keegan, P.O. Cedigh et P.J.S. Boaden.
- COCHRAN W.G., 1973. — Quelques méthodes en vue de renforcer le test de X^2 courant. *Biométrie Praximétrie*, **13** : 75-117.
- COLE L.C., 1954. — The populations consequences of life history phenomena. *Quater. Rev. Biol.*, **29** : 103-137.
- COULL B. and W.B. VERNBERG, 1975. — Reproductive periodicity of meiobenthic copepods : seasonal or continuous ? *Mar. Biol.*, **32** : 289-293.
- DINET A., 1972. — Reproduction, développement et croissance de *Bulbamphiascus imus* (Brady) et *Halectinosoma herdmani* (T. et A. Scott) Copepoda Harpacticoida. *Thetys*, **4** (2) : 437-444.
- EDMONSON W.T., 1960. — Reproductive rates of rotifers in natural populations. *Memorie Ist. ital. Idrobiol.*, **12** : 21-77.
- FELLER R.J. and V.W. KACZINSKI, 1975. — Size selective predation by juvenile chum salmon (*Oncorhynchus keta*) on epibenthic prey in Puget Sound. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **32** : 1419-1429.
- FENCHEL T., 1968. — The ecology of marine microbenthos. III. The reproductive potential of Ciliates. *Ophelia*, **5** : 123-136.
- FLEEGER J.W., 1979. — Population dynamics of three estuarine meiobenthic harpacticoids (Copepoda) in South Carolina. *Mar. Biol.*, **52** : 147-156.
- FRASER J.H., 1936. — The occurrence, ecology and life history of *Tigriopus fulvus* (Fisher). *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, **20** : 523-536.
- GERLACH S., 1971. — On the importance of marine meiofauna for benthos communities. *Oecologia*, **6** : 176-190.
- GERLACH S., 1978. — Food chain relationship in subtidal silty sand marine sediments and the role of meiofauna in stimulating bacterial productivity. *Oecologia*, **33** : 55-69.
- HALL D.J., 1964. — An experimental approach to the dynamic of natural population of *Daphnia galeata mendotae*. *Ecology*, **45** : 94-112.
- HARRIS R.P., 1972. — Reproductive activity of the interstitial copepods of a sandy beach. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, **52** : 507-524.
- HARRIS R.P., 1977. — Some aspects of the biology of the harpacticoid copepod *Scottolana canadensis* (Willey) maintained in laboratory culture. *Chesapeake Science*, **18** : 245-252.
- HEINLE D.R., 1970. — Population dynamics of exploited cultures of calanoid copepods. *Helgol. Wiss. Meeresunters.*, **20** : 360-372.
- HEIP C., 1972. — The reproductive potential of copepods in brackish water. *Mar. Biol.*, **12** : 219-221.
- HEIP C., 1974. — A comparison between models describing the influence of temperature on the development rate of copepods. *Biol. Jaarb.*, **42** : 121-125.
- HEIP C. and N. SMOL, 1975. — On the importance of *Protohydra leuckarti* as a predator of meiobenthic populations. In : 10th European Symposium on Marine Biology, Ostende.
- HEIP C. and N. SMOL, 1976. — Influence of temperature on the reproductive potential of two Brackish-water Harpacticoids (Crustacea : Copepoda). *Mar. Biol.*, **35** : 327-334.
- HICKS G.R., 1977. — Breeding activity of marine phytal harpacticoid copepods from Cook strait. *N. Z. Journ. Mar. Freshw. Res.*, **11** (4) : 645-666.
- HICKS G.R., 1979. — Pattern and strategy in the reproductive cycle of benthic Harpacticoids Copepods. In : Cyclic phenomena in marine plants and animals. E. Naylor and R.G. Hartnoll Edit. Pergamon Press.
- HULINGS N.C., 1974. — A temporal study of lebanese sand beach meiofauna. *Cah. Biol. Mar.*, **15** : 319-335.
- IVESTER M.S. and B. COULL, 1977. — Niche fractionation studies of two sympatric species of Enhydosoma (Copepoda Harpacticoida). *Mikrofauna Meeresboden*, **61** : 137-151.
- LASKER R., J.B.J. WELLS and A.D. MCINTYRE, 1970. — Growth reproduction, respiration and carbon utilization of the sand dwelling harpacticoid copepod, *Asellopsis intermedia*. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, **50** : 147-160.
- LEE J.J., J.H. TIETJEN, C. MASTROPAOLO and H. RUBIN, 1977. — Food quality and the heterogeneous spatial distribution of meiofauna. *Helgol. Wiss. Meeresunters.*, **30** : 272-282.

- MAY R.M., 1974. — Biological populations with nonoverlapping generations: stable points, stable cycles and chaos. *Science*, **186**, 4164 : 645-647.
- MAY R.M., G.R. CONWAY, M.P. HASSEL and T.R.E. SOUTHWOOD, 1974. — Time delays, density-dependance and single-species oscillations. *J. Anim. Ecol.*, **43** : 747-770.
- MAY R.M. and G.F. OSTER, 1976. — Bifurcations and dynamic complexity in simple ecological models. *Am. Nat.*, **110** : 573-599.
- McFADYEN A., 1963. — Animal ecology, aims and methods. 344 p. London; Sir Isaac Pitman and Sons.
- McINTYRE A.D., 1969. — Ecology of marine meiobenthos. *Biol. Rev.*, **44** : 245-286.
- McLAREN I.A., 1963. — Effects of temperature on growth of zooplankton and the adaptative value of vertical migration. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, **20** : 285-727.
- McLAREN I.A., 1974. — Demography strategy of vertical migration by a marine copepod. *Amer. Nat.*, **108** : 91-102.
- McLAREN, 1966. — Predicting development rate of copepod eggs. *Biol. Bull.*, **131** : 457-469.
- McLAREN I.A., C.J. CORKETT and E.J. ZILLIOUS, 1969. — Temperature adaptation of copepod eggs from the arctic to the tropics. *Biol. Bull.*, **137** : 486-493.
- MOORE C.G., 1978. — Meiobenthic associations of the Irish Sea. II. Analysis of the associations of Copepoda (sous presse).
- NODOT C., 1976 (1978). — Cycles biologiques de quelques espèces de copépodes harpacticoides psammiques. *Thetys*, **8** (3) : 241-248.
- POR F.D., 1964. — Les Harpacticoides des fonds meubles du Skagerak. *Cah. Biol. Mar.*, **3** : 233-270.
- SIBERT J.R., 1979. — Detritus and juvenile salmon production in the Nanaimo estuary. II. Meiofauna available as food to juvenile chum salmon (*Onchorynchus keta*). *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **36** (5) : 497-503.
- SIBERT J., T.J. BROWN, M.C. HEALY, B.A. KASK and R.J. NAIMAN, 1977. — Detritus-based food webs: exploitation by juvenile chum salmon (*Onchorynchus keta*). *Science*, **196** : 649-650.
- SLOBODKIN L.B., 1962. — Growth and regulation of animal populations. 184 p. New York, Holt, Rinehard and Winston.
- SOYER J., 1970. — Bionomie benthique du plateau continental de la côte catalane française. III. Les peuplements de Copépodes harpacticoides. *Vie Milieu*, **21** (3B) : 337-511.
- Van DOLAH R.F., L.E. SHAPIRO and C.P. REES, 1975. — Analysis of an intertidal population of the amphipod *Gammarus palustris* using a modified version of the egg-ratio method. *Mar. Biol.*, **33** : 323-330.
- VILLIERS L., 1979. — Contribution à l'étude de la nutrition et de ses aspects énergétiques chez les formes juvéniles de *Delontosteus quadrimaculatus* (Pisces: Gobiidae). Thèse de 3^e cycle, Univ. P. et M. Curie, 175 p.
- VOLKMANN-ROCCO B. and B. BATTAGLIA, 1972. — A new case of sibling species in the genus *Tisbe* (Copepoda, Harpacticoida). In: Fifth European Marine Biology Symposium: 67-80. Ed. B. Battaglia, Padova, Piccin Editore 1972.
- WELLS J.C.J., 1965. — Copepoda (Crustacea) from the meiobenthos of some Scottish marine sub-littoral muds. *Proc. Roy. Soc. Edinburgh*, **B**, **69** (1-1) : 1-33.
- WINBERG G.G., 1971. — Methods for the estimation of production of aquatic animals. Academic Press, 175 p.

Accepté le 12 décembre 1980.

ETUDE DES EFFETS TOXIQUES ET DES ADAPTATIONS CELLULAIRES APRÈS L'ACTION D'UN DÉFOLIANT, LE 2-4-5 T *, SUR LE DINOFLAGELLÉ MARIN *PROROCENTRUM MICANS* E. EN CULTURE

Françoise de BILLY et Marie-Odile SOYER

Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer

CYTOTOXICOLOGIE

2-4-5-T

DINOFLAGELLÉ

LIBRE MARIN

RÉSUMÉ. — L'influence d'un organochloré, le 2-4-5-T, sur la dynamique de croissance de populations d'un Dinoflagellé marin libre, *Prorocentrum micans* E. en culture, a été étudiée en fonction du facteur de concentration du toxique. Plus la concentration du 2-4-5-T augmente, plus la croissance de la culture est faible et les courbes de croissance perturbées, ceci pour des seuils de sensibilité compris entre 40 et 150 $\mu\text{M/l}$. Après quatre repiquages successifs des cultures à 21 jours, en présence de 100 et 150 $\mu\text{M/l}$ de 2-4-5-T, on observe de nouveau des courbes de croissance normales mais dont les phases sont raccourcies dans le temps.

Les coupes semi-fines et ultra-fines montrent une très grande perturbation des structures cytoplasmiques en présence de 100 et 150 $\mu\text{M/l}$: vacuolisation importante dans le cytoplasme et entre les deux feuillettes de l'enveloppe nucléaire, modifications mitochondriales et golgiennes, apparition d'abondants lysosomes. Chromosomes, nucléole et nucléoplasme ne semblent pas touchés.

Après quatre repiquages successifs en présence du 2-4-5-T, les cellules offrent un aspect quasi-normal, preuve d'adaptation et de résistance au facteur toxique.

CYTOTOXICOLOGY

2-4-5-T

FREE-LIVING

DINOFLAGELLATE

ABSTRACT. — The influence of an organochloric 2-4-5-T on the growth dynamics of a population of a free marine Dinoflagellate, *Prorocentrum micans* E., in culture has been studied with regard to the toxic concentration. With increasing concentration of 2-4-5-T, the grosser of the culture decreases and the growth curves are disturbed, within the limits of sensibility between 40 and 150 $\mu\text{M/l}$. After 4 successive subcultures established each after 21 days, in the presence of 100 and 150 $\mu\text{M/l}$ of 2-4-5-T, one can observe again normal growth curves, but their phases are shorter in time.

The semithin and ultrathin sections show a very high disturbance of the cytoplasmic structures in the presence of 100 and 150 $\mu\text{M/l}$: strong vacuolisation in the cytoplasm and between the two sheets of the nuclear envelope, modifications in mitochondria and Golgi complex, appearance of many lysosomes. Chromosomic, nucleolus and complex nucleoplasm do not seem to be affected.

After 4 successive subcultures in the presence of 2-4-5-T, the cells show a quasi normal aspect which can be considered as a proof of adaptation and resistance to the toxic factor.

* Acide trichlorophénoxyacétique.

** Ce travail a été réalisé dans le cadre d'un contrat C.N.E.X.O., n° 77/1743.

A. INTRODUCTION

Le 2-4-5-T ($C_8H_5Cl_3$) ou acide trichlorophénoxyacétique est un composé organochloré de type auxinique, à propriétés phytocides, largement utilisé en agriculture. Liposoluble et chimiquement stable, il a été démontré que l'emploi de ce produit a des conséquences toxiques (Ramade, 1976, 1977) tant en milieu terrestre (Courtney et coll., 1970, Didier, 1974) qu'en milieu aquatique (Pravda, 1973, Böhm et Muller, 1976).

La présence en mer de cet herbicide puissant serait probablement due au vecteur eaux de ruissellement tout comme celle des pesticides, puisque des variations saisonnières dans les teneurs de ces derniers ont été mises en évidence en Méditerranée occidentale, par les réseaux nationaux de surveillance (R.N.O., 1978).

Il nous a semblé intéressant d'étudier les effets du 2-4-5-T sur un unicellaire phytoplanctonique marin, participant à la production primaire pélagique et donc situé en début de chaîne alimentaire, pour deux raisons :

- déterminer l'influence du toxique à l'échelle des populations et des organites cellulaires et en déduire par conséquent son effet sur les diverses fonctions métaboliques qu'ils gouvernent;
- des unicellulaires planctoniques risquant de concentrer ce produit, il est utile d'en évaluer les risques secondaires d'utilisation.

B. MATÉRIEL ET MÉTHODES

L'espèce choisie comme matériel-test est un Dinoflagellé phototrophe, libre, *Prorocentrum micans* Erhenberg, muni de deux flagelles orthogonaux et dont le domaine cytoplasmique est entouré d'une thèque épaisse, percée de nombreux pores (Pl. I, 1) et parcourue d'un large sillon longitudinal.

Les cellules ont été cultivées dans un milieu d'Erdshreiber à 18° avec un éclairage constant de 1 200 lux.

Après détermination expérimentale des seuils de sensibilité des cellules (de Billy, 1978) (seuil inférieur 40 μ Moles, seuil létal supérieur à 300 μ Moles), des doses de 2-4-5-T comprises entre ces deux seuils ont été ajoutées stérilement en début de culture.

Préparation de la solution de 2-4-5-T

Une solution stock à 8 mMoles/litre est préparée en dissolvant 2,040 mg/ml de l'acide libre ($C_8H_5Cl_3$, produit Riebel de Haen, pur à 97 %), sous forme de sel de sodium, dans une solution de soude à 0,2 N. Au moment de l'emploi et selon la dilution désirée la solution stock est amenée au pH du milieu (pH 8,3) puis filtrée sur un millipore 0,2 μ avant d'être incorporée au milieu de culture.

Des repiquages sont ensuite effectués en ajoutant un inoculum de $3-4 \cdot 10^3$ cellules par ml au milieu ainsi contaminé.

La croissance des populations est ensuite contrôlée par comptages systématiques avec une cellule de Lemaur ou par mesures de turbidité en densité optique à 750 nm sur un spectrophotomètre Bauch et Lomb spectronic 700.

Les fixations pour la microscopie optique et électronique ont été réalisées sur du matériel traité soit pendant 21 jours de culture avec des doses de 100 μ Moles et 150 μ Moles de 2-4-5-T, soit en fin de phase exponentielle, d'après les courbes de croissance témoins établies par d'autres auteurs (Prévot et Soyer, 1978; Prévot, 1979).

Les cellules traitées ainsi que les témoins ont été centrifugés à 1 800 tours RPM puis fixées

- soit dans un mélange de Karnovsky (1967) modifié par Soyer (1977),
- soit dans une solution de glutaraldéhyde à 4 % dans un tampon phosphate selon André.

Après surosmication, l'inclusion dans l'épon selon Luft (1961) en capsules beem a été effectuée après centrifugations successives alternant avec les étapes de déshydratation. Les coupes semi-fines ont été colorées par une solution d'Azur II - Bleu de méthylène selon Richardson *et al.* (1960). Les coupes ultrafines (500 Å) ont été contrastées par l'acétate d'uranyle alcoolique - citrate de plomb selon Reynolds (1963) avant d'être observées avec le microscope électronique Hitachi Hu 11 A du Laboratoire Arago.

Les préparations de microscopie à balayage ont été réalisées sur un Jeol JSM 35 du Centre de Microscopie de l'Université de Lausanne. Les cellules préalablement fixées au glutaraldéhyde 4 % puis surosmiées ont été déshydratées avec un appareil à point critique Polaron (Pl. I, 1, cliché T. Jalanti).

C. RÉSULTATS

I. Influence du 2-4-5-T sur la dynamique de croissance des populations cellulaires en culture, en fonction du facteur de concentration (Fig. 1)

Les expériences ont été réalisées en parallèle sur trois séries de cultures identiques, repiquées avec les mêmes inoculum et comparées à une culture témoin établie dans les mêmes conditions. Les courbes de croissance ont été obtenues en faisant la moyenne des trois expériences et sur des séries de 3 comptages, respectivement après 5, 10, 15, 20, 25 jours de culture en présence de 0, 40, 60, 80, 100, 120 et 150 μ Moles/l de 2-4-5-T. On observe des modifications assez faibles de la courbe de croissance entre le 5^e et le 8^e jour de culture (fin de la phase de latence) sauf dans le cas des ajouts de 120 et 150 μ Moles/l qui provoquent une décroissance nette.

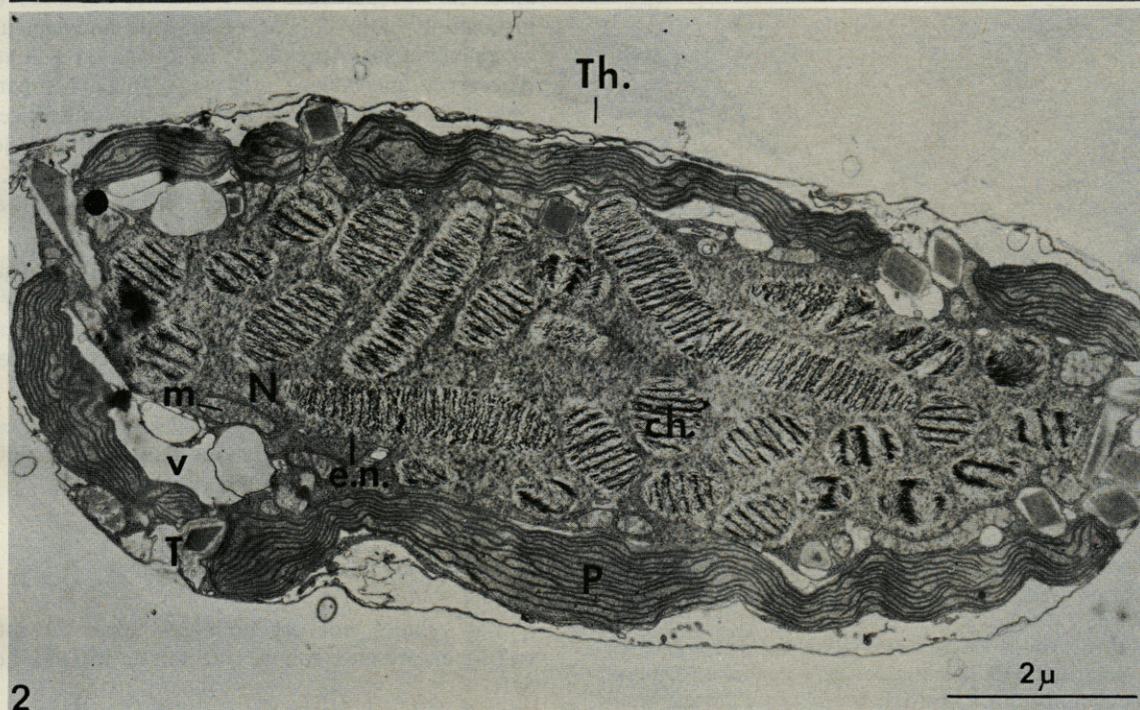
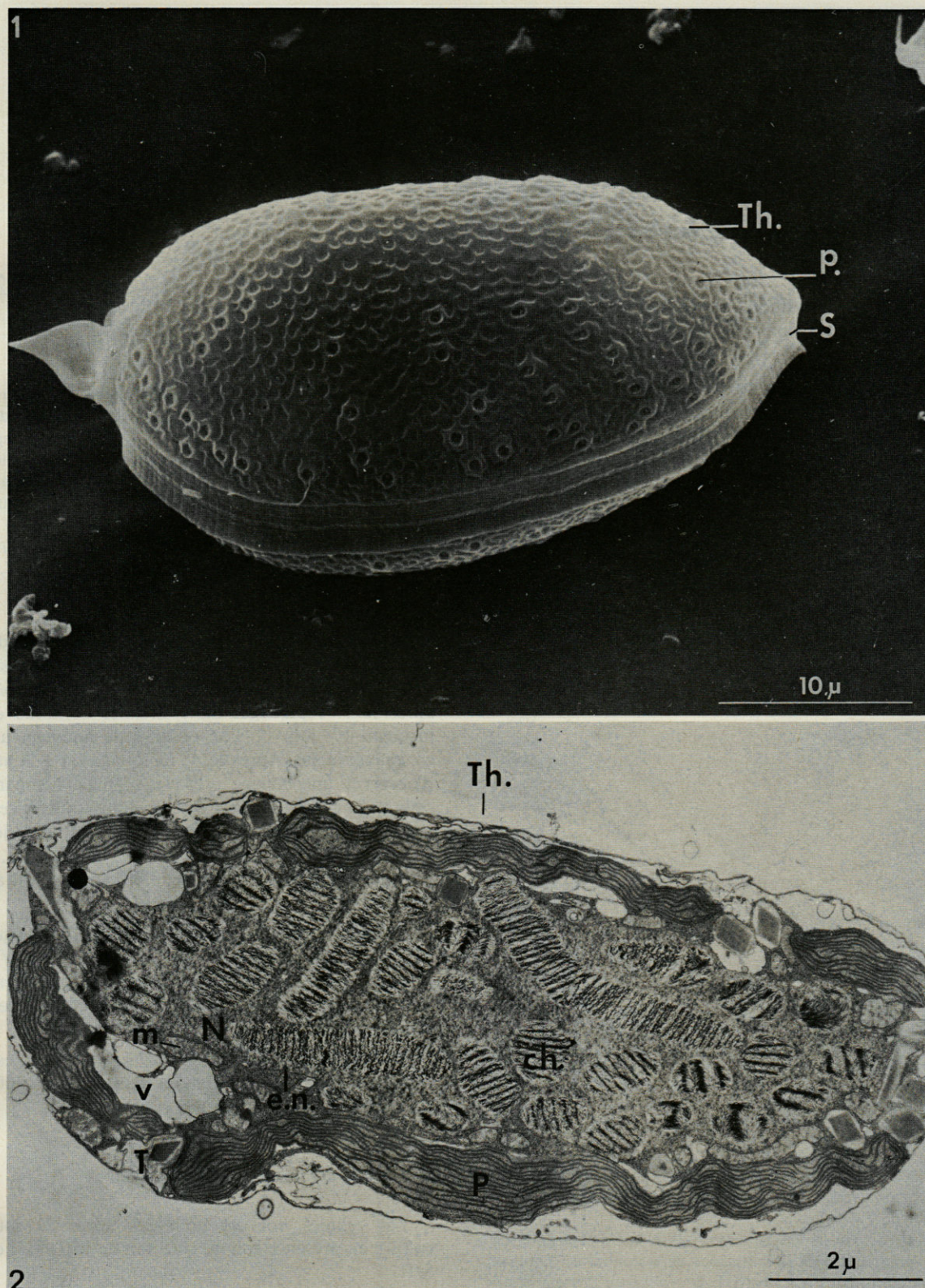


Planche I. - 1, Vue d'ensemble d'une cellule de *Prorocentrum micans* au microscope à balayage. Observer la thèque (Th.) garnie de pores (p.) et la suture (s.) longitudinale. $\times 3.500$. Préparation et cliché réalisés au Centre de Microscopie Electronique de l'Université de Lausanne. 2, Coupe ultrafine d'une cellule témoin de *Prorocentrum micans*, sectionnée au niveau du noyau (N.). Observer les structures chromosomiques en arceaux (ch.), les plastes (P.), périphériques, quelques vacuoles (v.), les mitochondries (m.) et les trichocystes (T.) sous la thèque (Th.). $\times 13\,750$. Fix. Karnovsky-Soyer.

1, General view of a *Prorocentrum micans* cell in scanning electron microscopy. 2, Ultrathin sections of a control cell of *Prorocentrum micans* with the nucleus (N.).

Dès l'ajout de $40 \mu\text{M/l}$ on observe une sensibilisation de la culture au toxique, croissante lorsque la concentration de 2-4-5-T augmente. On peut donc dire que le nombre de cellules décomptées au cours du temps diminue fortement et proportionnellement à l'augmentation de la concentration de ce facteur polluant, sauf pour la dose de $300 \mu\text{M/l}$ qui inhibe totalement la culture.

II. Influence du 2-4-5-T ajouté au cours de 4 séries de repiquages successifs

Trois séries de cultures identiques ont été suivies dans 2 types de conditions expérimentales : ajout de 100 et $150 \mu\text{M/l}$.

Les comptages cellulaires ont été réalisés aux 5^{e} , 10^{e} , 15^{e} et 20^{e} jours. Quatre repiquages successifs en fin de phase exponentielle ont été réalisés sur des milieux contenant toujours les mêmes doses de 2-4-5-T.

A l'analyse des courbes de croissance, nous observons pour un ajout de $150 \mu\text{M/l}$ et lors du premier repiquage qui suit la première série d'expériences (Fig. 1, courbe en traits larges) une croissance continue de la culture (Fig. 2, courbe étoilée) jusqu'au 13^{e} jour puis une chute brutale jusqu'au 17^{e} jour, suivie d'une reprise de la croissance. Lors du second repiquage des cellules

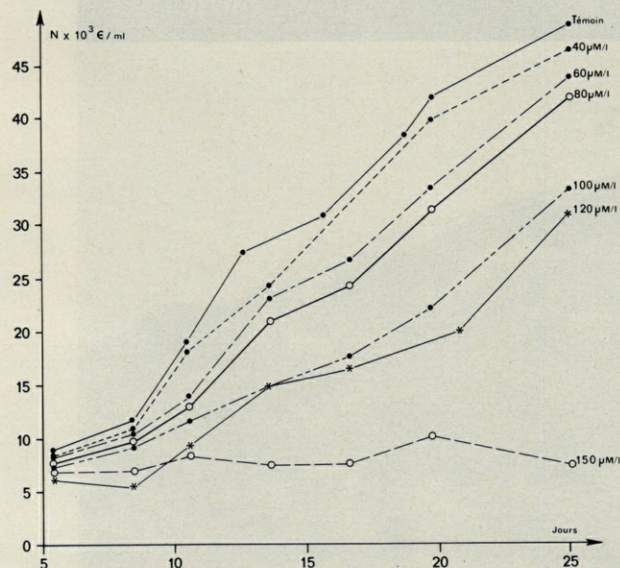


Fig. 1. — Courbes de croissance des populations axéniques de *Prorocentrum micans* E. cultivées en présence de 40 à $150 \mu\text{M/l}$ de 2-4-5-T.

La courbe 1 est la courbe témoin. Plus la concentration en toxique augmente, plus la croissance de la culture est faible et la courbe perturbée. A $150 \mu\text{M/l}$, la croissance devient pratiquement nulle. En abscisse, le nombre de jours, en ordonnée, le nombre de cellules par ml.

Effect of 2-4-5-T upon cell growth in cultures of *Prorocentrum micans* after contamination with 40 to $150 \mu\text{M/l}$. Curve 1 is the control. Inhibitory effects on growth of cultures increases with the toxic concentration; with $150 \mu\text{M/l}$ growth is completely inhibited.

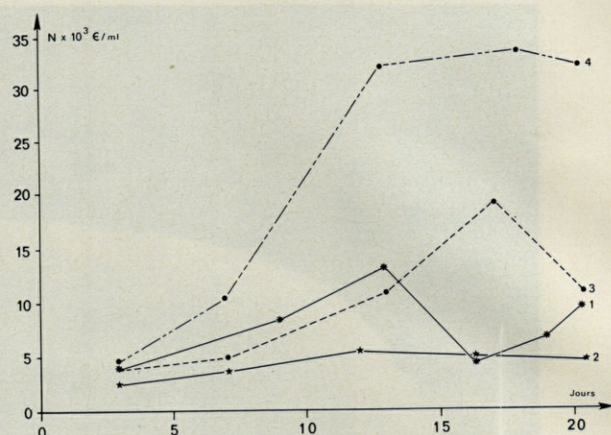


Fig. 2. — Courbes de croissance des populations de *Prorocentrum micans* au cours de 4 repiquages successifs dans un milieu contenant $150 \mu\text{M/l}$. Au quatrième repiquage (courbe 4), la courbe reprend un aspect normal bien que toutes les phases composantes soient raccourcies. En abscisse, le nombre de jours, en ordonnée, le nombre de cellules par ml.

Growth curve of *Prorocentrum micans* in four successive subcultures in a solution containing $150 \mu\text{M/l}$ of 2-4-5-T.

contaminées sur milieu frais contenant la même dose de toxique, on peut dire que la culture est en état stationnaire, état qui se poursuit jusqu'au 7^{e} jour de croissance après le 3^{e} repiquage. La croissance continue ensuite jusqu'au 17^{e} jour où l'on observe de nouveau une décroissance nette. Après le 4^{e} repiquage on a la surprise d'observer une courbe presque normale comparable à celle de la courbe témoin avec quelques différences assez sensibles : la phase de latence se termine au 7^{e} jour, la phase exponentielle est courte, du 7^{e} au 13^{e} jour, suivie par une phase plateau très nette qui se poursuit au-delà du 21^{e} jour.

La même expérience menée après 4 repiquages successifs sur des milieux contaminés par $100 \mu\text{M/l}$ nous offre des résultats similaires : il y a une nette « adaptation » cellulaire avec apparition d'une courbe de croissance du type accéléré.

Sur ces deux types de nouvelles cultures, il est intéressant de constater qu'un ajout d'une dose de $300 \mu\text{M/l}$ n'a plus d'effet létal (études en cours).

III. Etude des modifications cellulaires

Les cellules ont été prélevées après 21 jours de culture en présence soit de 100 , soit de $150 \mu\text{M/l}$ de 2-4-5-T.

— En microscopie à contraste de phase, les cellules contaminées et observées *in vivo* montrent une diminution très nette de leur mobilité malgré la persistance des deux flagelles.

— Les cellules fixées, incluses en épon et coupées à 2μ montrent déjà, en microscopie photonique des altéra-

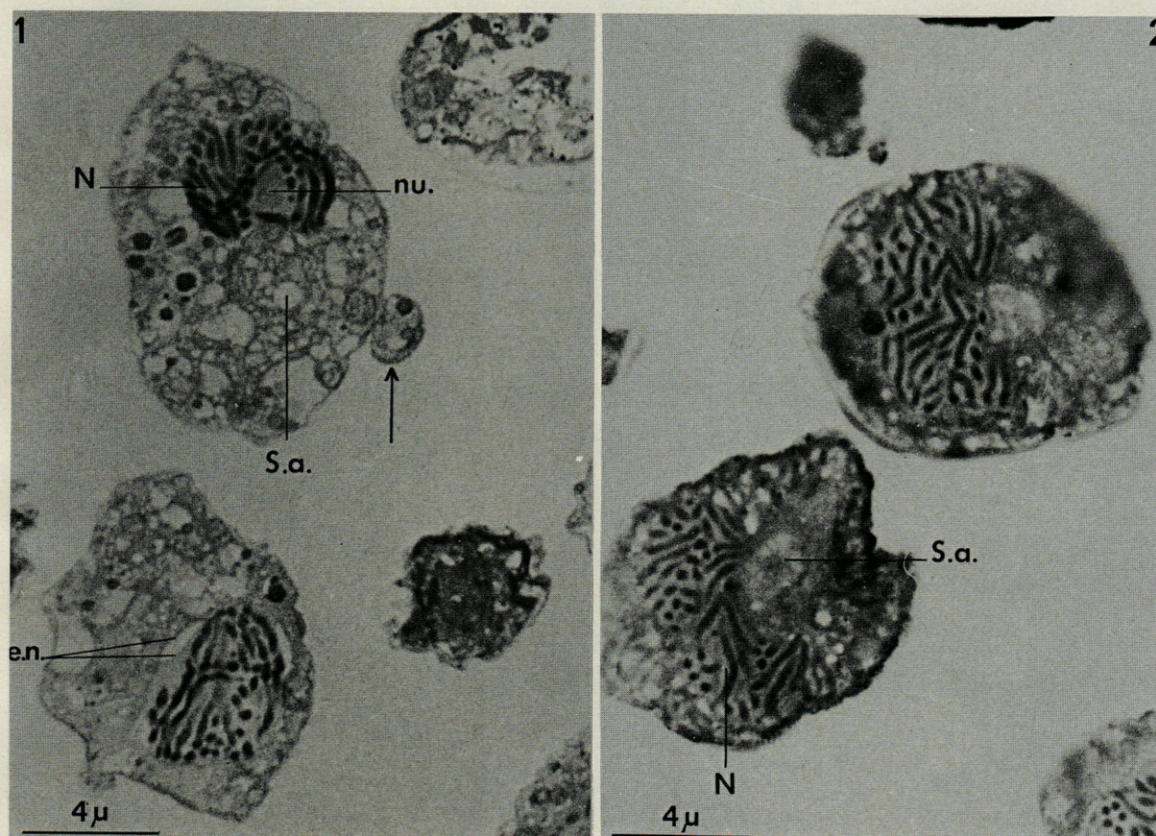


Planche II. — 1, Coupes semifines de cellules traitées par 100 $\mu\text{M/l}$ de 2-4-5-T. On peut observer un décollement entre les deux feuillets de l'enveloppe nucléaire (e.n.), une vacuolisation générale du cytoplasme et de la sphère archoplasmique (s.a.). Le noyau N et le nucléole (nu) ne semblent pas touchés alors que la thèque, amincie, facilite la sortie de matériel cellulaire (flèche). $\times 5\,000$. 2, Coupe semi fine de cellules de *P. micans* après 4 repiquages successifs à 21 jours d'intervalle dans un milieu contenant 150 $\mu\text{M/l}$ de 2-4-5-T. Les cellules ont repris un aspect normal. $\times 5\,000$.

1, Semi-thin section of cells treated with 100 $\mu\text{M/l}$ of 2-4-5-T. 2, Semi-thin section of *P. micans* cells after four successive subcultures of 21 days with a strain culture containing 150 $\mu\text{M/l}$ of 2-4-5-T. The cells show a normal aspect. $\times 5\,000$.

tions cellulaires bien visibles après ingestion de 100 et 150 μM . On peut observer en particulier la présence de cellules éclatées (Pl. II, 1) avec sortie de matériel cellulaire, un amincissement très net de la thèque, non observable sur les témoins, une vacuolisation importante au niveau du cytoplasme et entre les deux feuillets de l'enveloppe nucléaire (Pl. II, 1, doubles flèches). Par contre le contenu nucléaire et en particulier les chromosomes et le nucléole ne semblent pas modifiés.

Des coupes de cellules « accoutumées » au 2-4-5-T, après 4 repiquages successifs montrent une nette diminution des altérations cellulaires (Pl. II, 2).

— En microscopie électronique, les coupes ultrafines de matériel contaminé sont toujours comparées à des cellules témoins (Pl. I, 2) dont les noyaux ont une enveloppe nucléaire persistante, des chromosomes à structure particulière toujours condensés; les chloroplastes à thylakoïdes trilamellaires, les corps de golgi groupés en sphères archoplasmiques et les trichocystes sont spécifiques des Dinoflagellés.

Dans l'ensemble, les observations faites après effet de

100 ou 150 μM du défoliant sont très comparables au niveau de leur action sur les organites cellulaires.

Des décollements avec vacuolisation se produisent entre les deux feuillets de l'enveloppe nucléaire (Pl. III 1, 2) tandis qu'apparaissent de nombreux lysosomes. Les saccules et vésicules des dictyosomes sont considérablement dilatés (Pl. III, 1 et Pl. IV, 1), alors que le nucléoplasme et la structure intime des chromosomes ne semblent pas modifiés. Les mitochondries se dilatent avec apparition d'une matrice claire, avant de se vacuoliser totalement (Pl. III, 2 et Pl. IV, 2). Les décollements et vacuolisations qui apparaissent entre les deux feuillets de l'enveloppe nucléaire sont également très visibles au niveau des mêmes feuillets bordant les piliers cytoplasmiques et qui traversent de part en part le noyau (Pl. III, 3) au moment de la mitose. La structure trilamellaire des thylakoïdes ne semble pas affectée; par contre, des vacuoles de type lysosomique apparaissent en abondance (Pl. IV, 3). Ces vacuoles renferment de nombreux débris membranaires et des structures osmophiles compactes, denses aux électrons; on peut comparer ces organites à des vacuoles de type autophagique.

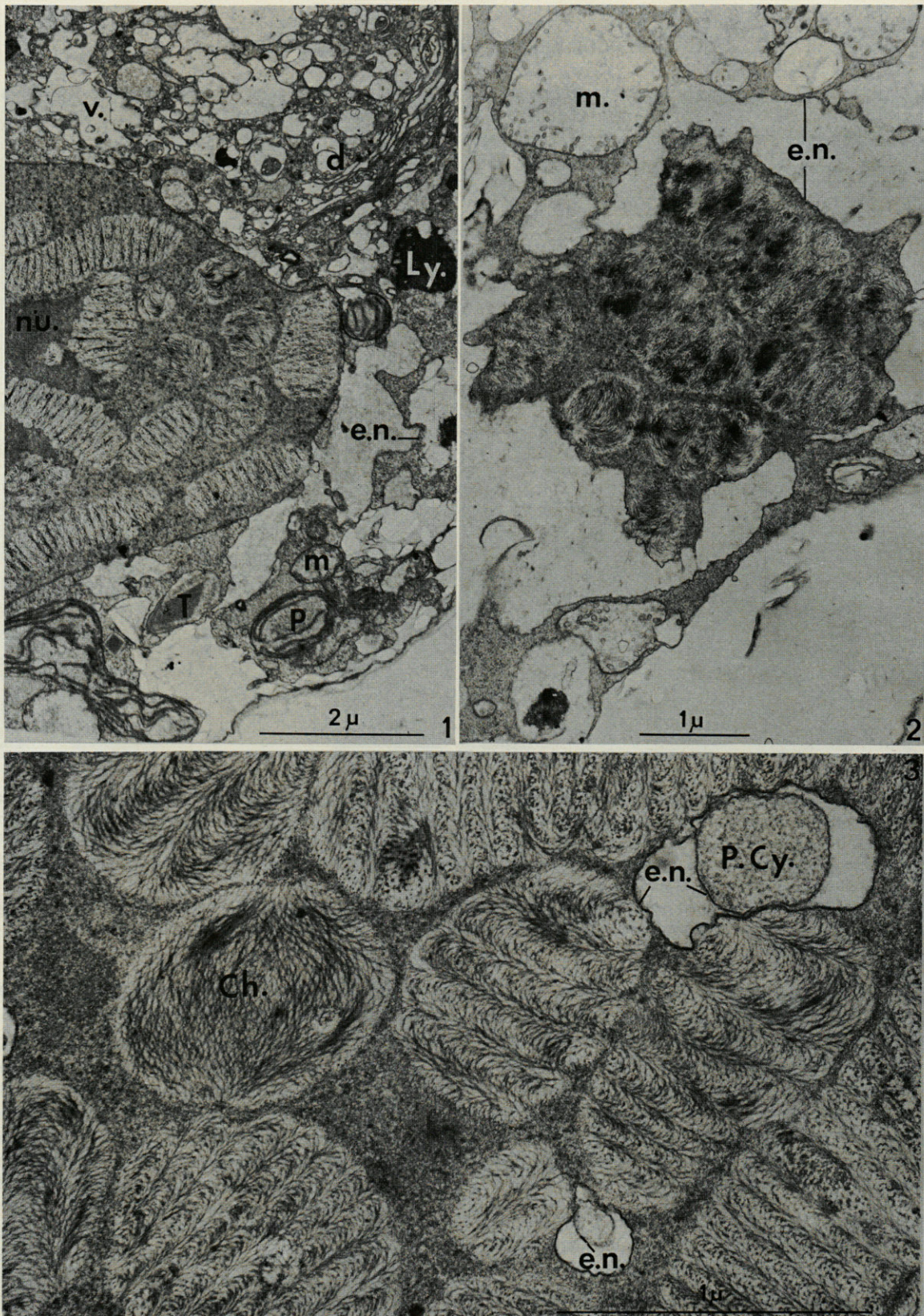


Planche III. - 1, Coupe ultrafine d'une cellule de *P. micans* après injection de $100 \mu\text{M/l}$ de 2-4-5-T. Observer les décollements entre les deux feuillettes de l'enveloppe nucléaire (e.n.), la vacuolisation v. du cytoplasme, surtout au niveau des dictyosomes d., l'apparition de lysosomes (Ly.) plus abondants. Nucléoplasme, chromosomes et nucléole (nu.) restent inchangés. T., Trichocystes, P., plaste, m., mitochondries. $\times 15\,600$. 2, Après ingestion de $150 \mu\text{M/l}$ de 2-4-5-T, on peut voir la dilatation considérable et la séparation presque totale des deux feuillettes de l'enveloppe nucléaire (e.n.) ainsi que la vacuolisation des mitochondries (m.). $\times 20\,000$. 3, La dilatation entre les feuillettes interne et externe de l'enveloppe nucléaire (e.n.) est également bien visible au niveau des piliers cytoplasmiques (P.cy.) qui traversent le noyau au moment des mitoses (après ingestion de $100 \mu\text{M/l}$). $\times 52\,800$.

1, Ultrathin section of *P. micans* cell after incorporation of $100 \mu\text{M/l}$ of 2-4-5-T. Note the separation of the two sheets of the nuclear envelope (en.), the vacuolisation (V) of the cytoplasm, especially in the dictyosomes (d.) and lysosomes (Ly.). Nucleoplasm, chromosomes and nucleolus are unchanged. $\times 15\,600$. 2, After ingestion of $150 \mu\text{M/l}$ of 2-4-5-T, note dilatation and nearly complete separation of the two sheets of nuclear envelope, the vacuolisation of the mitochondria (m.) $\times 20\,000$. 3, The dilatation between the inner and outer sheets of the nuclear envelope (en) is also distinct at the cytoplasmic channels which appear in the nucleus during the mitotic stages (after ingestion of $100 \mu\text{M/l}$). $\times 52\,800$.

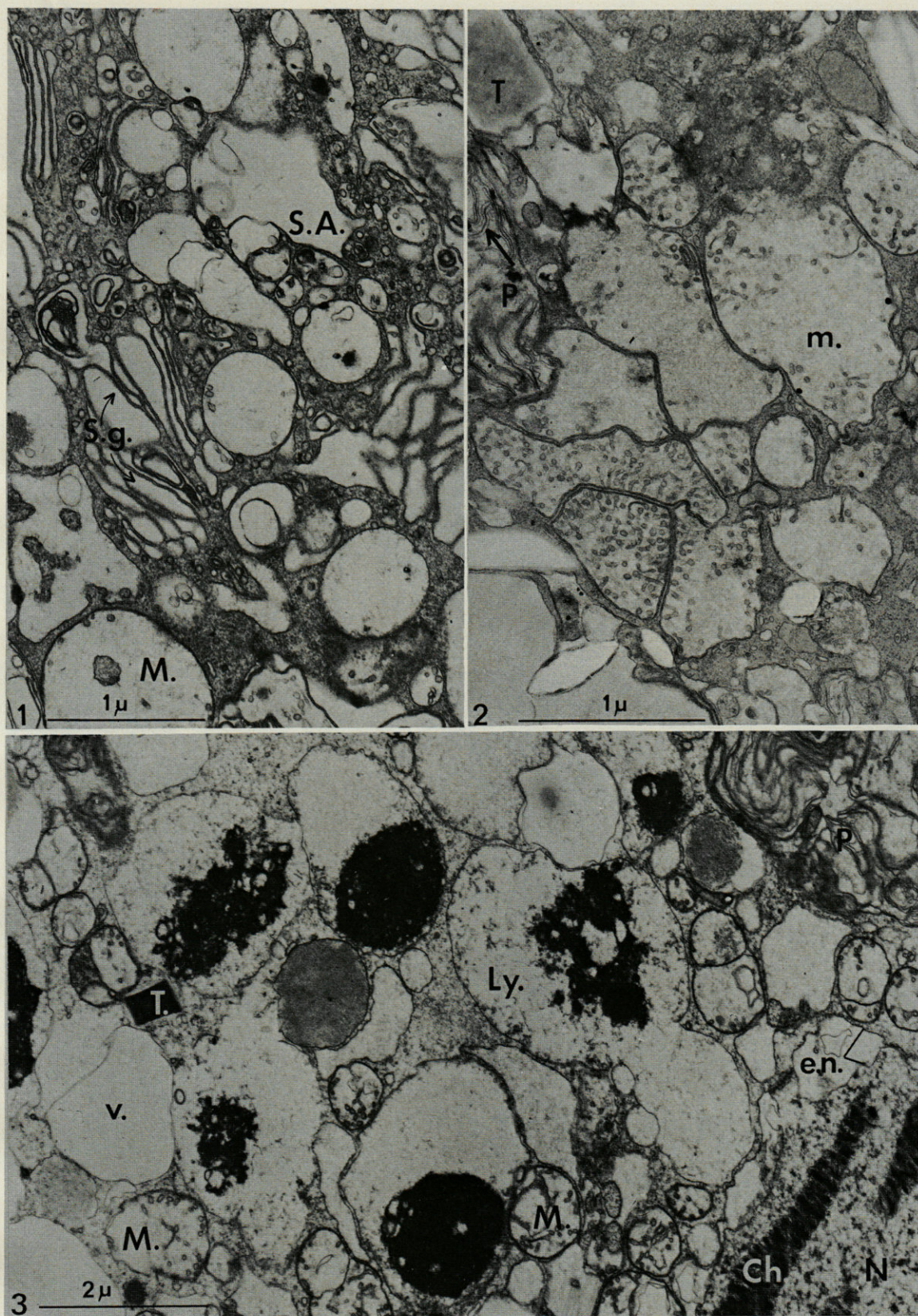


Planche IV. - 1, Coupe ultrafine au niveau d'une sphère archoplasmique (S.A.) montrant la vacuolisation des vésicules et des saccules golgiens (s.g.) ainsi que la dilatation de la matrice mitochondriale (M.) (après ingestion de $150 \mu\text{M/l}$). $\times 29.000$. 2, Détail au niveau des mitochondries (m.), modifiées par l'ingestion de $150 \mu\text{M/l}$ de 2-4-5-T. $\times 34.000$. 3, Détail au niveau d'une zone cytoplasmique riche en lysosomes Ly (après ingestion de $150 \mu\text{M/l}$ de 2-4-5-T. $\times 15.400$.

1, Ultrathin section of an archoplasmic sphere (S.A.) showing vacuolisation of the vesicles and (of the) Golgi apparatus (s.g.), and a dilatation of the mitochondrial matrix (after ingestion of $150 \mu\text{M/l}$). $\times 29.000$. 2, Detail of mitochondria, modified by ingestion of $150 \mu\text{M/l}$ of 2-4-5-T. $\times 34.000$. 3, Detail of a cytoplasmic zone, rich in lysosomes (Ly) (after ingestion of $150 \mu\text{M/l}$ of 2-4-5-T). $\times 15.400$.

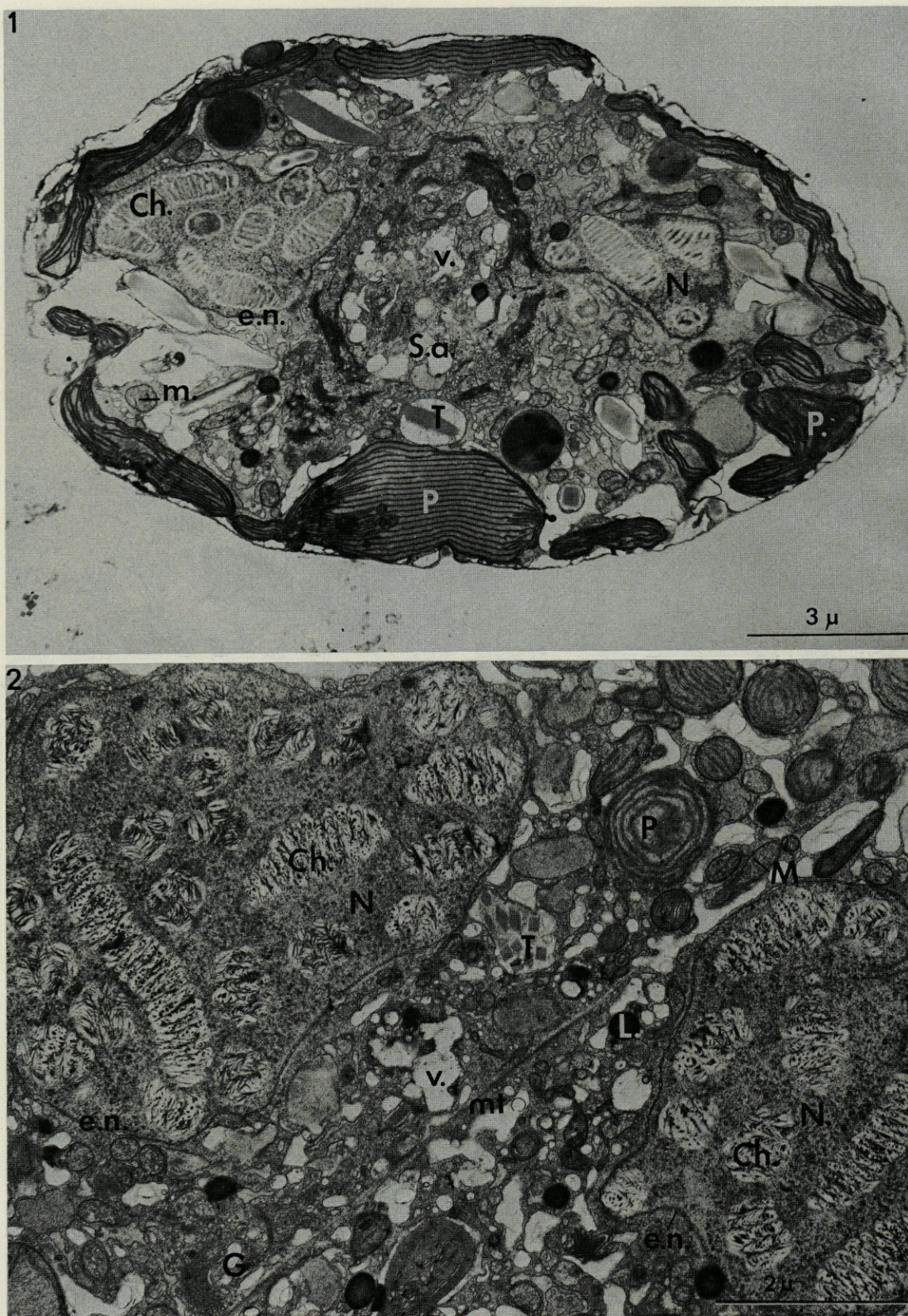


Planche V. — 1, Coupe ultrafine d'une cellule de *P. micans* après 4 repiquages successifs à 21 jours en présence de $150 \mu\text{M/l}$ de 2-4-5-T. La cellule comparée aux témoins montre un aspect normal (S.A. sphère archoplasmique, T., trichocystes, P., plaste, m., mitochondrie, N., noyau, Ch., chromosomes). $\times 18.000$. 2, Dans les mêmes conditions, l'observation d'une cellule en division montre que le système mitotique microtubulaire (mt) extranucléaire n'a pas été affecté. $\times 18.000$.

1, Ultrathin section of a cell of *P. micans* after four successive subcultures with $150 \mu\text{M/l}$ of 2-4-5-T at 21 days. The cell compared to the control shows a normal aspect. 2, In the same conditions, a dividing cell shows that the microtubular mitotic system (mt) has not been damaged. $\times 18.000$.

Après plusieurs repiquages des cellules en présence de 100 et 150 μM de 2-4-5-T, l'examen ultrastructural des organites cellulaires montre une nette amélioration de l'état des structures (Pl. V, 1).

- Peu ou pas de décollements entre les deux feuillets de l'enveloppe nucléaire (Pl. V, 1-2).
- Des mitochondries peu ou pas modifiées.
- Des dictyosomes et chloroplastes normaux bien que plus nombreux et de plus petite taille.
- Les lysosomes et vacuoles autophagiques existent encore en assez grande abondance, tandis que les microtubules qui apparaissent au moment de la mitose ne semblent pas atteints dans leur structure et leur fonction (Pl. V, 2).

Dans les deux types de conditions expérimentales, les trichocystes implosent souvent au sein des vacuoles trichocystiques (Pl. V, 1) ou bien sont éjectés à l'extérieur des cellules, manifestations de souffrance cellulaire.

D. DISCUSSION ET CONCLUSIONS GÉNÉRALES

La détermination des seuils de sensibilité et de létalité nous a montré, à partir de l'observation des courbes de croissance des cultures, la grande sensibilité de *Prorocentrum micans* et la haute toxicité du 2-4-5-T, puisqu'un effet déjà net se fait sentir dès la dose de 40 $\mu\text{M}/\text{m}$ et que 300 $\mu\text{M}/\text{l}$ représentent une dose létale.

Prorocentrum micans s'avère en outre plus sensible que d'autres organismes déjà testés, qu'il s'agisse d'unicellulaires (Amibes en particulier) (Silberstein et Hooper, 1975; Dragnes, Helgeland et Jonsen, 1975) ou de métazoaires.

Après quatre repiquages successifs en présence de 2-4-5-T, les courbes de croissance montrent une *réelle récupération cellulaire* bien que la 4^e courbe observée diffère de la courbe témoin par un raccourcissement très net de toutes les phases; ce raccourcissement semble logique à partir du moment où les mitoses semblent plus nombreuses en phase exponentielle. Ce puissant pouvoir d'adaptation est probablement dû au fait que le noyau est peu touché par le toxique et que divisions chromosomiques et synthèses d'ARN nucléaire ne sont pas inhibées. Il est possible, dans ces conditions qu'il y ait alors création d'un mutant (travail en cours).

Un autre facteur de résistance puis d'adaptation semble être également dû à la prolifération de vacuoles lysosomiques ou de vacuoles autophagiques (Marty, 1975) jouant un rôle éliminateur du toxique. Celui-ci semblerait donc agir plutôt au niveau des échanges intermembranaires, provoquant des perturbations dans ceux-ci, et en particulier dans les A.T.P.-ases Mg^{+} , Na^{+} et K^{+} (Früner et Bentrup, 1978). Contrairement à l'action d'un autre organochloré (Boulekbache *et al.*, 1975) le Lindane, sur *Allium cepa* (Levain, 1974), le 2-4-5-T ne

provoque pas de blocage mitotique sur notre matériel. En effet, le Lindane joue un rôle au niveau de l'ascension polaire des chromosomes le long du fuseau mitotique, bloquant ainsi la mitose. La nature même de la dinomitose empêche une telle action puisque les chromosomes en division ne sont jamais en contact direct avec le « fuseau » microtubulaire mais avec le *feuillet interne* de l'enveloppe nucléaire qui ne semble pas modifié par l'action du 2-4-5-T.

L'originalité du matériel dinocaryotique, bien que très sensible au toxique lui permet de *résister* et de *s'accoutumer à lui*. Une telle cellule, représentée en assez grande abondance dans le phytoplancton marin pourrait donc, par sa grande sensibilité jouer un rôle d'indicateur pour une *pollution de type organochloré*. Cependant sa grande capacité d'acclimatation et probablement de *stockage* en fait un élément dangereux au niveau de la transmission du toxique à l'échelon supérieur de la chaîne alimentaire.

BIBLIOGRAPHIE

- BOULEKBACHE H., J. LEVAIN, S. PUISEUX-DAO, F. RAMADE, J. ROFFI, F. ROUX et C. SPEISS, 1975. - Effets cytopathologiques et physico-toxicologiques de certains insecticides en particulier le lindane. Commissions des communautés Européennes. Eur. 5196. Luxembourg. BP 1003, 545-556.
- DE BILLY F., 1978. - Effets du défoliant 2-4-5-T sur le dinoflagellé *Prorocentrum micans* en culture. XXIV^e Congrès-assemblée plénière de la CIESM Antalya. IV^{es} Journées Etud. Pollutions, pp. 431-434.
- BÖHM H.H. and H. MÜLLER, 1976. - Model studies on the accumulation of herbicides by microalgae. *Naturwissenschaften*, **63** : 296.
- COURTNEY K.D., D.W. GAYLOR, M.D. HOGAN and H.-L. FALK, 1970. - Teratogenic evaluation of 2-4-5-T. *Science*, **168** : (3933) : 864-866.
- DIDIER R., 1974. - Action du 2-4-5-T et de la simazine sur les gonades de l'embryon de poulet et de caille en culture *in vitro*. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **99** (1), 93-99.
- DRAGNES L., K. HELGELAND and J. JONSEN, 1975. - Effects of the herbicide 2-4-5-T on growth and morphology of L. 929 cells. *Acta pharmacol. toxicol.*, **36** : 97-102.
- FRÜNER H.P. and F.W. BENTRUP, 1978. - Fluxes and compartmentation of K^{+} , Na^{+} and Cl^{-} and action of auxins in suspension cultured *Petroselinum* cells. *Planta*, **143** : 213-223.
- KARNOVSKY M.J., 1967. - A formaldehyde-glutaraldehyde of high osmolarity for use in electron microscopy. *J. Cell Biol.*, **27**, 137a.
- LEVAIN N.J., 1974. - Etude des effets du Lindane sur la croissance et le développement de quelques organismes unicellulaires. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **99** (1) : 105-109.
- LUFT J.H., 1961. - Improvements in epoxy resin embedding methods. *J. Biophys. Biochem. Cytol.*, **9** : 409.
- MARTY F., 1975. - Reconstitution dynamique tridimensionnelle de la formation des enveloppes lysosomales de séquestration au cours du phénomène d'autophagie cellulaire chez *Euphorbia characias* L. *J. Microscopie-Biol. Cell.*, **23**, 61a.

- PRAVDA O., 1973. — Ueber die Einfluss der Herbizide auf einize Süßwassertiere. *Hydrobiologia*, **42** (1): 97-142.
- PREVOT P., 1979. — Action d'un métal lourd, le Cadmium sur un Dinoflagellé marin libre: *Prorocentrum micans* E. Thèse 3^e cycle, Paris. Univ. P.M. Curie, 1-121.
- PREVOT P. et M.O. SOYER, 1978. — Action du Cadmium sur un Dinoflagellé libre: *Prorocentrum micans* E. Croissance, absorption du Cadmium et modifications cellulaires. *C.R. hebdomadaire Séances Acad. Sci., Paris*, **287**: 833-836.
- Rapport du Réseau National d'observation: 1978. Point d'appui n° 8 Laboratoire Arago.
- RAMADE F., 1976. — La pollution par les composés organochlorés. *Recherche (Paris)*, **69**: 628-637.
- RAMADE F., 1977. — Pollution par les défoliants et ses conséquences écotoxicologiques. *Courr. Nat.*, **47**: 28-32.
- REYNOLDS E.S., 1963. — The use of lead citrate at high pH as an electron-opaque stain in electron microscopy. *J. Cell. Biol.*, **17**: 208.
- RICHARDSON K.C., L. JARRET, E.H. FINKE, 1960. — Embedding in exsposy resins for ultrathin sectioning in electron microscopy. *Stain Technol.*, **35**: 313.
- SILBERSTEIN G.B. and A.B. HOOPER, 1975. — The effect of the herbicide 2-4-5-trichlorophenoxyacetic acid (2-4-5-T) on the growth and metabolism of *Tetrahymena pyriformis*. *J. Cell. Physiol.*, **85**: 331-338.
- SOYER M.O., 1977. — Une modification de la technique de Karnovsky pour la préservation optimale des structures nucléaires chez les Dinoflagellés. *Biol. Cell.*, **30** (3): 297-300.

Accepté le 12 avril 1979.

LES MÉCANISMES DE RECRUTEMENT CHEZ LES MÉTAZOAIRES PARASITES ET LEUR INTERPRÉTATION EN TERMES DE STRATÉGIES DÉMOGRAPHIQUES

Claude COMBES

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

DISPERSION, FAVORISATION,
INFESTATION, MIMÉTISME,
PARASITES, PATHOGÉNÈSE,
RECRUTEMENT,
STADES INFESTANTS,
STRATÉGIE DÉMOGRAPHIQUE

RÉSUMÉ. — L'atteinte de l'hôte-cible convenable est l'étape capitale des cycles biologiques des parasites. Des mécanismes (favorisation) augmentent les chances des stades infestants d'être recrutés par les hôtes potentiels; ces mécanismes peuvent être groupés en cinq types principaux : localisation dans l'espace, localisation dans le temps, mimétisme de proie, contre-mimétisme, pathogénèse. L'accent est mis sur l'importance quantitative de la favorisation; celle-ci peut être assimilée à un caractère de stratégie K, tandis que la production du nombre maximum de stades infestants sans processus de favorisation peut être assimilée à un caractère de stratégie r.

DISPERSION, FAVORISATION,
INFESTATION, MIMETISM,
PARASITES, PATHOGENESIS,
RECRUITMENT,
DEMOGRAPHIC STRATEGY

ABSTRACT. — The attainment of the suitable target host is the critical step in the life-cycles of parasites. Certain mechanisms (favorisation) increase the chances of being recruited by potential hosts for the infectious stages; these mechanisms are classified in five major types : localisation in space, localisation in time, prey mimetism, counter-mimetism, pathogenesis. The quantitative importance of the favorisation is emphasized; favorisation can be considered as a K-strategy character, while the production of a maximal number of infectious stages without favorisation could be a r-strategy character.

INTRODUCTION

Les concepts de sélection r et de sélection K, créés par Mac Arthur et Wilson (1967) et généralisés par Pianka (1970) ont déjà fait l'objet d'essais d'application à des organismes très divers.

Une première tentative pour apprécier la valeur de ces concepts dans le monde du parasitisme a été faite par Esh, Hazen et Aho (1977). Ces auteurs, qui présentent leur travail comme une réflexion sur ce problème, aboutissent à la conclusion que beaucoup de caractères de la démographie des parasites en font, avant tout, des stratégies r.

Ces caractères r pourraient être résumés ainsi :

- populations se formant par colonisation rapide des vides écologiques (c'est-à-dire, des hôtes sains);

- longévité réduite des individus, corrélée avec un renouvellement, le plus souvent annuel, des populations;
- courbes de survie paraissant appartenir au type III de Pearl (mortalité dominante des jeunes stades);
- overdispersion (1) des parasites dans les populations d'hôtes interprétées comme minimisant les phénomènes de compétition;
- confrontation à d'importants changements de l'environnement tout au long du cycle biologique.

D'autres caractères se situeraient, suivant les parasites, à des niveaux variables du continuum r-K. Ce serait notamment la mortalité, densité-indépendante (r) ou densité-dépendante (K), et l'intensité faible (r) ou forte

(1) $\sigma^2 > \bar{x}$ (variance supérieure à la moyenne du nombre de parasites par hôte).

(K) des phénomènes de compétition intra et inter-spécifique (2).

Que globalement, les parasites soient plutôt des stratégies *r* n'est certainement pas discutable. Euzet et Combes (1979) soulignent que les espèces parasites, à cause de la fugacité (c'est-à-dire le caractère mortel) de leur environnement voient leur survie confrontée aux conditions les plus exagérées des organismes ne peuplant que des milieux temporaires, et sont donc astreintes à une stratégie continue de pionniers.

Mais il est tout aussi évident que la situation précise des parasites sur le continuum *r-K* est propre à chaque espèce, et nous pensons que cette situation doit tenir compte, en particulier, des mécanismes de recrutement des parasites par l'hôte. L'hôte représente en effet une cible pour les stades infestants du parasite et cette cible peut être, a priori, touchée par deux stratégies distinctes :

- ou bien le parasite ne mise que sur le grand nombre de ses germes, se fiant au seul hasard pour rencontrer les cibles;
- ou bien le parasite a sélectionné des mécanismes plus ou moins sophistiqués qui favorisent la rencontre avec la cible en limitant le gaspillage des germes.

Il est clair que le premier cas doit être rangé au nombre des stratégies *r* et le second, au nombre des stratégies *K*.

Sachant que l'atteinte de l'hôte-cible convenable est l'étape capitale et critique de tous les cycles parasitaires, la compréhension des mécanismes de régulation dans les populations des parasites doit nécessairement s'appuyer sur une connaissance qualitative puis quantitative de cet aspect de la transmission.

Nous qualifions du nom de *favorisation*, l'ensemble des processus qui ne laissent pas au seul hasard, la rencontre de l'hôte-cible. Nous essayons dans ce travail de proposer une approche coordonnée des mécanismes actuellement connus de cette favorisation.

DISPERSION ET RECRUTEMENT DES PARASITES

D'une manière générale le parasite présent à l'état adulte sur ou dans un hôte a recours à une phase de dispersion larvaire pour permettre la survie de ses descendants chez de nouveaux hôtes. Cette phase de disper-

sion succède à la reproduction. Elle a son équivalent chez tous les êtres vivants, libres ou fixés.

a) Nature de la dispersion

Suivant les événements qui se succèdent entre la multiplication du parasite et son recrutement par l'hôte où se fera à nouveau cette multiplication, on peut distinguer quatre types de dispersion :

- dispersion libre (Fig. 1A) : le parasite est recruté dans le milieu extérieur à l'état libre (cas des Monogènes, des Nématodes du type *Ascaris*, des Mollusques et Crustacés parasites);
- dispersion libre suivie d'une dispersion portée (Fig. 1B) : le parasite se disperse librement comme dans le cas précédent, mais cette dispersion libre est « prolongée » à l'intérieur d'organismes porteurs (cas des Cestodes du type *Taenia*, des Nématodes du type *Dracunculus*);
- dispersion interne suivie d'une dispersion portée (Fig. 1C) : le parasite subit d'abord une dispersion à l'intérieur de son hôte, puis celle-ci est prolongée à l'intérieur d'organismes porteurs (cas des Filaires);
- double dispersion (Fig. D et E), liée à l'existence de deux phases différentes de multiplication dans le cycle (cas des Trématodes); la première dispersion, entre le Vertébré et le Mollusque, est du type libre; la deuxième, entre le Mollusque et le Vertébré, est soit libre (cas des *Schistosoma*), soit libre puis portée (cas général).

b) Nature du recrutement

Quel que soit le niveau des cycles où l'on se place, le recrutement d'un parasite par un hôte peut-être de deux types :

- recrutement passif (sous-entendu de la part de l'hôte) : le stade infestant se fixe sur son hôte ou y pénètre;
- recrutement actif (toujours de la part de l'hôte) : l'hôte consomme le stade infestant.

Par opposition à la dispersion, le recrutement correspond donc à une phase de concentration et c'est des mécanismes réglant cette concentration que vont dépendre l'évolution des effectifs du parasite et leur distribution dans la population-hôte.

c) Rôle de la favorisation

Dispersion et recrutement font de la transmission d'un parasite un problème de rencontre entre le stade infestant et sa cible potentielle.

La favorisation a pour effet, à effectifs donnés du parasite et de l'hôte, d'augmenter ces chances de rencontre. Elle peut, soit orienter le stade infestant vers sa cible (principalement dans le cas des recrutements passifs),

(2) Les propositions de Esh *et al.* ne peuvent malheureusement être confrontées qu'à très peu d'exemples. Sur des aspects aussi importants que la production et la dispersion des stades infestants, la longévité, les courbes de survie, les effets dépendant de la densité, les interactions entre parasites d'espèces différentes et d'une façon générale la régulation des populations parasitaires, on ne possède aujourd'hui aucun modèle global autre que théorique et les résultats concrets disponibles se limitent à des compartiments plus ou moins disparates de cycles évolutifs. Il est donc indispensable que de nouvelles données soient recueillies et permettent d'analyser comparativement des modèles de systèmes hôte-parasite nombreux et différents.

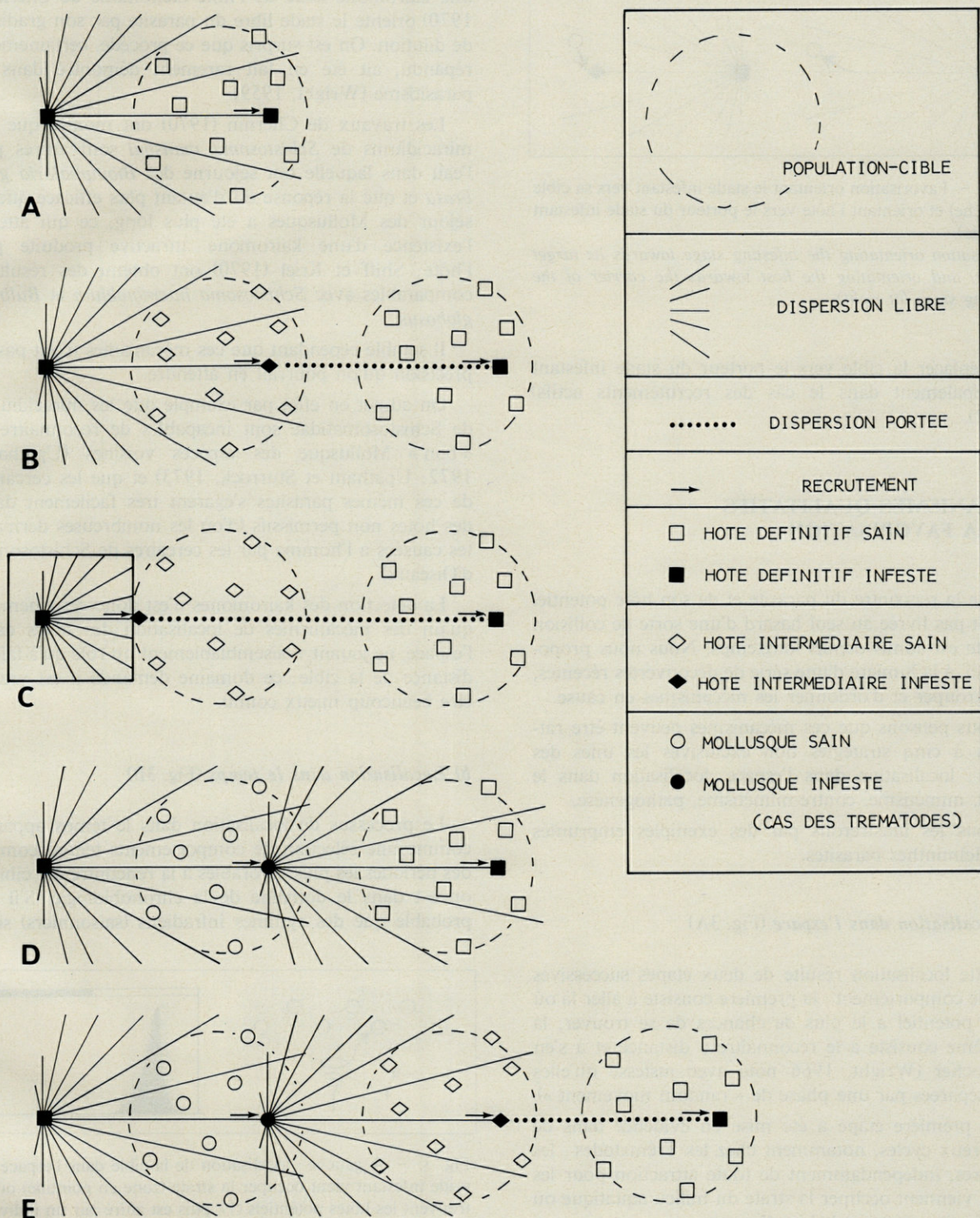


Fig. 1. — Divers modes de dispersion et de recrutement chez les Métazoaires parasites.

A : dispersion libre ; B : dispersion libre suivie d'une dispersion portée ; C : dispersion interne suivie d'une dispersion portée ; D : double dispersion dans le cas d'un Trématode du type *Schistosoma* ; E : double dispersion dans le cas d'un Trématode du type général.

Various modes of dispersal and of recruitment in parasitic Metazoa.

A : free dispersal ; B : free dispersal, followed by carrier dispersal ; C : internal dispersal followed by carrier dispersal ; D : double dispersal in the case of a Trematode of the *Schistosoma* type ; E : double dispersal in the case of a trematode of the general type.

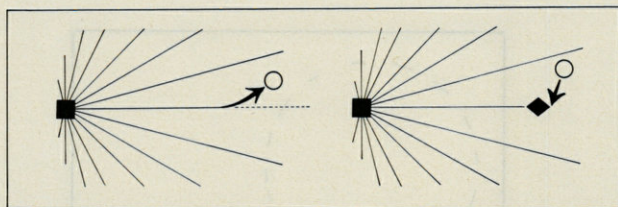


Fig. 2. — Favorisation orientant le stade infestant vers sa cible (à gauche) et orientant l'hôte vers le porteur du stade infestant (à droite).

Favorisation orientating the infesting stage towards its target (at left) and orientating the host towards the carrier of the infesting stage (at right).

soit déplacer la cible vers le porteur du stade infestant (principalement dans le cas des recrutements actifs) (Fig. 2).

MÉCANISMES QUALITATIFS DE LA FAVORISATION

Que la rencontre du parasite et de son hôte potentiel ne soit pas livrée au seul hasard d'une sorte de collision fortuite est admis depuis longtemps. Nous nous proposons ici, à la lumière d'une série de découvertes récentes, de regrouper et d'ordonner les mécanismes en cause.

Nous pensons que ces mécanismes peuvent être rattachés à cinq stratégies non exclusives les unes des autres : localisation dans l'espace, localisation dans le temps, mimétisme, contre-mimétisme, pathogénèse.

Nous les illustrerons par des exemples empruntés aux Helminthes parasites.

a) Localisation dans l'espace (Fig. 3A)

Cette localisation résulte de deux étapes successives dans le comportement : la première consiste à aller là où l'hôte potentiel a le plus de chances de se trouver, la deuxième consiste à le reconnaître à distance et à s'en rapprocher (Wright, 1966 note avec justesse qu'elles sont séparées par une phase de « random movement »).

La première étape a été mise en évidence dans de nombreux cycles, notamment chez les Trématodes : les cercaires, indépendamment de toute attraction pour les hôtes, viennent occuper la strate du milieu aquatique où ces hôtes se tiennent habituellement.

Ainsi les cercaires de *Microphallus pachygrapsi* se dirigent vers la surface où se tient habituellement leur hôte potentiel (le crabe *Pachygrapsus marmoratus*), même si, expérimentalement, on oblige les crabes à rester sur le fond (Prévot, 1975).

La deuxième étape est représentée par un tactisme biochimique, consistant en une reconnaissance à distance suivie d'un véritable comportement localisateur :

une kairomone issue de l'hôte (xénomone de Chernin, 1970) oriente le stade libre du parasite par son gradient de dilution. On est surpris que ce procédé, certainement répandu, ait été en fait rarement démontré dans le parasitisme (Wright, 1959).

Les travaux de Chernin (1970) ont montré que les miracidiums de *Schistosoma mansoni* sont attirés par l'eau dans laquelle ont séjourné des *Biomphalaria glabrata* et que la réponse est d'autant plus efficace que le séjour des Mollusques a été plus long, ce qui atteste l'existence d'une kairomone attractive produite par l'hôte; Shiff et Kriel (1970) ont obtenu des résultats comparables avec *Schistosoma haematobium* et *Bulinus globosus*.

Il semble cependant que ces mécanismes n'ont pas la précision qu'on pourrait en attendre.

On admet en effet par exemple que les miracidiums de Schistosomatidae sont incapables de reconnaître le « bon » Mollusque des espèces voisines (Upatham, 1972; Upatham et Sturrock, 1973) et que les cercaires de ces mêmes parasites s'égarent très facilement dans des hôtes non permissifs (d'où les nombreuses dermatites causées à l'homme par les cercaires de Schistosomes d'Oiseaux).

La détection des kairomones n'est donc certainement qu'un des mécanismes de localisation des hôtes dans l'espace, ne jouant vraisemblablement un rôle qu'à faible distance de la cible; ce domaine demande il est vrai à être beaucoup mieux connu.

b) Localisation dans le temps (Fig. 3B)

Le processus de localisation dans le temps apparaît comme une sélection de comportements tenant compte des périodes les plus favorables à la rencontre des cibles; on est dans le domaine de la chronobiologie. S'il est probable que des rythmes infradiens (saisonniers) sont

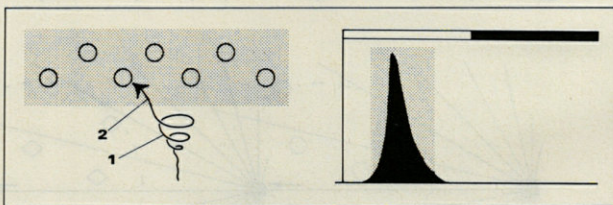


Fig. 3. — A gauche : localisation de la cible dans l'espace; le stade infestant vient occuper la strate (zone en pointillé) où se trouvent les hôtes potentiels (1), puis est attiré par un individu (2).

A droite : localisation de la cible dans le temps; le stade infestant est libéré dans le milieu au moment où l'activité de l'hôte (intervalle en pointillé) est favorable à l'infestation.

At left : localization of the target in space; the infesting stage enters the stratum (dotted zone) where the potential hosts are located (1), and is then attracted by an individual (2).

At right : localization of the target in time; the infesting stage is released at the moment when the host activity (dotted interval) favours infestation.

concernés dans certains cycles, la démonstration a été faite surtout pour des rythmes circadiens.

Chez les Monogènes, les œufs libèrent les oncomiracidiums soit à l'aurore, par exemple chez *Entobdella soleae* et plusieurs *Diclidophora*, parasites de Poissons de mer (Kearn, 1973; Mac Donald, 1975), soit au crépuscule, par exemple chez *Diplozoon homoion*, parasite de Poissons d'eau douce (Mac Donald et Jones, 1978) soit en plein jour, par exemple chez *Polystoma integerrium*, parasite de têtards d'Amphibien (Mac Donald et Combes, 1978). Bien que la relation avec le comportement précis des hôtes reste à approfondir, il semble acquis que ces rythmes augmentent fortement les chances de rencontre avec les hôtes potentiels.

Chez les Trématodes, les cercaires ont des rythmes d'émergence (hors du Mollusque) corrélés avec la période où l'hôte peut être atteint, et la variété de ces rythmes est très grande (Combes et Théron, 1977); par exemple les *Schistosoma* de l'homme ont des cercaires sortant exclusivement aux heures diurnes d'activité humaine, tandis que les cercaires de *Ribeiroia marini*, qui infestent un poisson d'eau douce, sortent, comme les *Diplozoon* cités plus haut, au début de la nuit (Théron, 1975). Ici, l'effet favorisant est évident, tout spécialement dans le cas des *Schistosomes*.

Chez les Nématodes, le cas des microfilaires est connu depuis longtemps : celles qui doivent être prises par un Insecte piqueur diurne émigrent dans les vaisseaux périphériques du Vertébré le jour et inversement quand l'Insecte est nocturne (Hawking, 1967; Worms, 1972). Il y a là un cas remarquable de localisation dans le temps associée à une localisation très précise dans l'espace, puisque l'insecte ne peut prendre les filaires qu'à une faible profondeur sous le tégument.

Les phénomènes d'enkystement doivent être considérés comme des processus évitant de telles contraintes horaires puisque le stade infestant enkysté peut ainsi attendre son hôte parfois très longtemps, attente qui augmente d'autant les chances de rencontre.

c) Mimétisme (Fig. 4A, B, C)

Dans tout phénomène de mimétisme existe un modèle, un mime et une dupe (Pasteur, 1972) mais le mime a un « but » tout différent dans un système proie-prédateur et dans un système hôte-parasite. Dans le premier cas le mime retire l'avantage de ne pas être mangé : dans le deuxième, c'est l'inverse : au lieu que le modèle soit de type immangeable ou dangereux, il y a dans le parasitisme un véritable *mimétisme de proie*.

Cette stratégie n'est pas fréquente, mais elle intervient dans quelques cycles remarquables, en concernant soit un stade libre, soit un stade porté.

Chez les Trématodes Gorgoderidae (Fig. 4A), la cercaire doit être consommée par une larve d'Insecte aquatique; sa queue devient un énorme appât mobile, mimant un vermisseau et portant le corps cercarien infes-

tant à son extrémité antérieure; les mouvements de l'appât déclenchent le réflexe de prédation chez l'Insecte (Combes, 1968). Ce genre de cercaire consommable s'observe chez les Azygiidae.

Chez le Trématode *Leucochloridium paradoxum*, le sporocyste (qui constitue le stade infestant de l'hôte définitif dans ce cycle particulier) mime une chenille d'Insecte par sa couleur et ses mouvements; il se développe dans le tentacule des Mollusques (*Succinea*) puis finit par en crever le tégument et tomber à l'extérieur; l'hôte définitif est un Oiseau, attiré par cette fausse chenille. Des espèces voisines présentent des adaptations comparables.

Un cas très étonnant a été récemment découvert (Maillard, 1976) : dans le cycle du Trématode *Paratimonia gobii* (Fig. 4C), l'hôte intermédiaire est un Lamelli-branche du genre *Abra*, l'hôte définitif un Gobie du genre *Potamoschistus*. Chez l'*Abra*, les cercaires s'enkystent dans le siphon inhalant et provoquent son autotomie; le siphon détaché, bourré de métacercaires, s'agite sur le sable et est consommé par le Poisson.

On voit que le mimétisme de proie peut intervenir à la fois dans le cas de dispersion libre et de dispersion portée, pourvu qu'il y ait recrutement actif.

d) Contre-mimétisme (Fig. 4D)

Beaucoup d'organismes susceptibles d'être des hôtes porteurs de parasites ont développé un certain degré de mimétisme, ne serait-ce que par homochromie avec le milieu. Que ce mimétisme soit rompu et l'individu concerné devient une proie désignée pour un prédateur, hôte-définitif du parasite. Le stade infestant porté tire donc avantage à « démimétiser » son porteur et nous proposons de donner à ce processus le nom de contre-mimétisme.

Par exemple, le cycle des Clinostomidae implique un Poisson d'eau douce du genre *Lebistes* (ou voisin) qui est porteur des métacercaires et doit être consommé par un Oiseau Ardeidé, hôte du Trématode adulte. Le Poisson, vu par dessus, est homochrome avec le fond des mares. Les métacercaires se développent sur son dos en larges tâches blanchâtres (« yellow grub ») qui rendent visibles pour les Oiseaux les porteurs de parasite, tandis que les poissons sains restent protégés.

Il serait intéressant de rechercher des processus de ce type, peut-être plus discrets, mais statistiquement efficaces, dans tous les cycles à dispersion portée et à recrutement actif.

e) Pathogenèse (Fig. 4E, F, G)

Il est classique de dire que dans les systèmes proie-prédateur, ce sont les faibles ou les malades qui sont consommés les premiers; il est donc avantageux pour le stade infestant d'affaiblir son organisme porteur. A côté de l'affaiblissement diffus que peut procurer tout para-

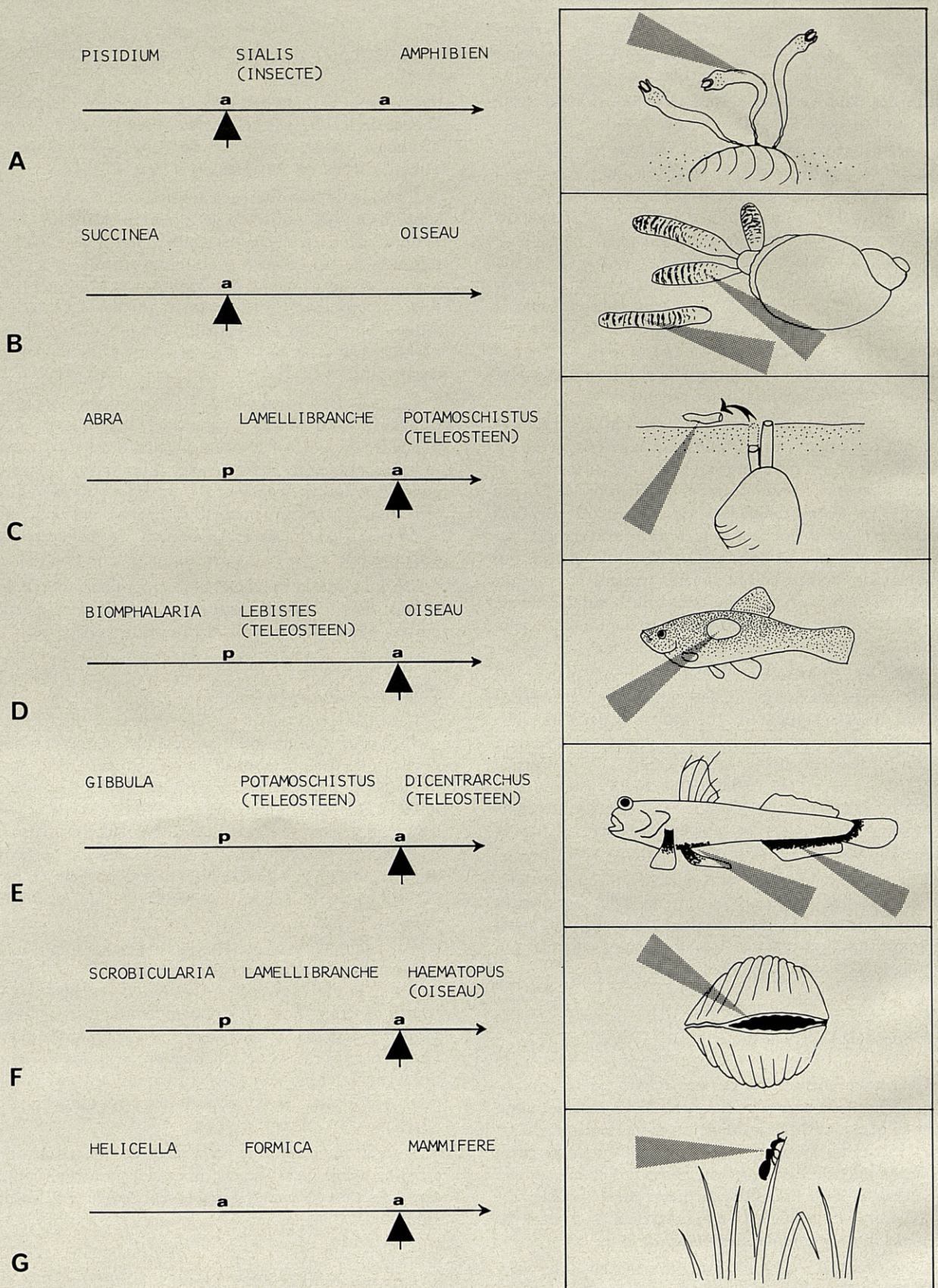


Fig. 4. – Quelques mécanismes de favorisation dans des cas de recrutement actif.

A : Gorgoderidae; B : *Lencochloridium paradoxum*; C : *Paratimonia gobii*; D : Clinostomidae; E : *Cainocreadium labracis*; F : *Gymnophallus fossarum*; G : *Dicrocoelium dendriticum*; p : recrutement passif; a : recrutement actif; les flèches noires indiquent les recrutements auxquels se rapportent les processus schématisés à droite; les flèches en gris indiquent le caractère favorisant qui est décrit dans le texte.

Some mechanisms of favorisation in the case of active recruitment.

p : passive recruitment; a : active recruitment; black arrows indicate the recruitment to which the favorisation processes represented at the right correspond; the grey arrows point to the favouring character described in the text.

site, il existe des mécanismes précis qui favorisent la consommation des porteurs et qui dépendent d'un effet pathogène s'exerçant sur l'activité générale, sur la morphologie ou sur l'éthologie.

Dans le cycle de *Cainocreadium labracis* (Fig. 4E) étudié par Maillard (1976) les cercaires s'enkystent spécialement au niveau des nageoires du Gobie *Potamochistus microps*, diminuant fortement sa capacité de fuite devant l'hôte définitif du Trématode, le prédateur *Dicentrarchus labrax* (Loup).

Dans le cycle remarquable de *Gymnophallus fossarum* (Fig. 4F) les cercaires s'établissent dans le bord du manteau des Lamellibranches provoquant un défaut de fermeture des valves qui facilite leur ouverture par les Huitriers-pies, hôtes définitifs du Trématode (Bartoli, 1974).

Le cas de *Dicrocoelium dendriticum* (Fig. 4G) est le plus connu : les fourmis porteuses de métacercaires adoptent un comportement aberrant : elles vont aux heures froides s'immobiliser au sommet des brins d'herbes, s'offrant à l'ingestion accidentelle par les Mammifères herbivores. Des modifications dans le comportement des hôtes intermédiaires ont été également observées par Holmes et Bethel (1972) dans le cycle de certains Acanthocéphales.

Cette stratégie de pathogénèse tient sûrement compte dans beaucoup des cas de la charge en stades infestants : plus le porteur est parasité, plus il est diminué et plus ses chances d'être consommé s'accroissent, ce qui est encore favorable à la démographie du parasite adulte (1).

IMPORTANCE QUANTITATIVE DE LA FAVORISATION

Les mécanismes que nous venons de passer en revue ont pour effet de réduire le gaspillage des stades infestants et la simple observation des différences considérables dans la production de ces stades suivant les parasites laisse supposer que la stratégie adoptée doit être variable. Des données précises permettraient de construire des modèles de transmission différant non seulement par les mécanismes qualitatifs de la favorisation (stratégies mises en jeu et niveau du cycle où elles interviennent) mais encore et surtout par leur importance quantitative (probabilité de recrutement du stade infestant dans les conditions naturelles, comparée à la probabilité théorique de recrutement en l'absence de favorisation).

Si comme nous l'avons vu plus haut, les mécanismes commencent à être assez bien connus (encore que de nombreux autres restent à découvrir), leur impact démographique fait partie des questions à peine abordées

jusqu'ici. Il importe donc de s'interroger sur les approches possibles de cette étude.

Dans le cas de recrutement passif, le problème met en jeu le temps de vie du stade libre, la capacité d'exploration du milieu et la surface de la cible. La favorisation peut être calculée par comparaison entre la réalité des rencontres et la probabilité théorique de rencontre sans favorisation.

Dans le cas de recrutement actif, on est ramené à l'étude d'un système proie-prédateur. La favorisation peut être calculée par comparaison entre la probabilité d'être consommé pour un hôte porteur et la probabilité d'être consommée pour un hôte potentiel sain ; pour ne citer qu'un exemple, dans le cycle de *Cainocreadium labracis* on pourrait, par analyse du système proie-prédateur que constituent le Gobie et le Loup, estimer la probabilité pour un Gobie quelconque d'être consommé par un Loup ; on peut d'autre part, à partir de la population métacercarienne globale, de la population de parasites et de la longévité des parasites, estimer la fréquence des recrutements : l'écart entre le prévu et le réel exprimerait la favorisation (ici conséquence de l'effet pathogène).

L'approche expérimentale de la favorisation peut être envisagée dans certains cas et elle est la base du seul résultat vraiment quantifié dont on dispose actuellement : par des tests de prédation, Holmes et Bethel (1972) ont montré que les Gammarus infestés par des cystacanthes de l'Acanthocéphale *Polymorphus paradoxus* ont une chance en moyenne quatre fois supérieure à celle des Gammarus sains d'être consommés par les canards hôtes définitifs (dans ce cycle, les Gammarus porteurs du parasite ont leur comportement modifié dans le sens d'un phototactisme positif qui les amène en surface à portée des canards).

CONCLUSION

Les essais de modèles mathématiques en parasitologie sont fondés sur une série de probabilités : probabilité de l'œuf d'être déposé dans le milieu convenable, probabilité pour le stade infestant de localiser un hôte, probabilité qu'il se développe dans cet hôte, etc. (Hirsch, 1977).

Dans l'étape capitale des cycles qu'est la conquête d'un nouveau milieu-hôte, le maintien de la population parasite à un niveau donné dépend d'un facteur global $(E) \times (P)$; (E) représente l'effectif de stades infestants (par unité de lieu et de temps), (P) représente la probabilité d'un germe donné de rencontrer l'hôte convenable (probabilité déterminée par plusieurs paramètres, au nombre desquels bien entendu l'effectif de la population-cible).

Il est clair que (E) devra être d'autant plus grand que (P) est plus faible et il est clair aussi que les différentes espèces parasites utilisent pour leur transmission toutes les possibilités d'un continuum entre (E) et (P) dominant.

(1) Rothschild (1962) a souligné combien les altérations éventuelles du comportement des animaux parasités peuvent être susceptibles de fausser même les échantillonnages des épidémiologistes.

Nous pensons que ce continuum doit être interprété au même titre qu'un continuum $r-K$ et il ne nous semble pas abusif de dire qu'il existe en parasitologie des transmissions plutôt r et des transmissions plutôt K , même si globalement et par rapport aux autres êtres vivants, les parasites apparaissent avant tout comme des stratégies r .

La connaissance de ces aspects quantitatifs de l'écologie des parasites aurait des conséquences importantes dans de multiples domaines :

a) Compréhension de l'évolution des cycles : les stratégies que nous avons décrites résultent de phénomènes de sélection et trois paramètres dominants ont dû jouer un rôle dans cette sélection :

- type de macro-environnement où se trouve la cible;
- type de démographie de la population-cible;
- structure du réseau alimentaire dans lequel circule éventuellement le parasite.

b) Analyse de la part prise par les parasites dans le fonctionnement des écosystèmes : beaucoup de processus de transmission parasitaire ont pour effet de modifier qualitativement et quantitativement les systèmes proie-prédateur, de sorte que toute apparition ou disparition d'une parasitose doit retentir sur l'ensemble d'un réseau alimentaire.

c) Construction de modèles mathématiques descriptifs ou théoriques permettant de prévoir réellement certaines fluctuations des populations : les processus de favorisation, surtout lorsqu'ils mettent en œuvre des effets pathogènes, doivent entraîner une non-proportionalité entre l'effectif des stades infestants et la réussite de l'infestation; cela pourrait expliquer de nombreux effets de seuil. Dans cette optique, l'overdispersion des stades infestants chez les hôtes intermédiaires pourrait être interprétée comme un caractère adaptatif ayant une valeur dans la recherche de l'effet de seuil.

d) Choix des moyens de contrôle dans les campagnes de lutte contre les parasites, qu'il s'agisse des parasites humains ou des parasites d'importance économique : dans les conditions d'élevage (telles que celles de l'aquaculture en particulier) la connaissance des caractères de la dispersion et du recrutement des stades infestants doit être la base logique de la prévention et du contrôle des parasitoses.

BIBLIOGRAPHIE

- BARTOLI P., 1974. — Recherches sur les Gymnophallidae D.N. Morozov, 1955 (Digenea) parasites d'Oiseaux des côtes de Camargue : systématique, biologie et écologie. *Thèse Université Aix-Marseille* (n° C.N.R.S. : A.O. 9429) : 1-338.
- CHERNIN E., 1970. — Behavioral responses of miracidia of *Schistosoma mansoni* and other trematodes to substances emitted by snails. *J. Parasitol.*, **56** : 287-296.
- COMBES C., 1968. — Biologie, écologie des cycles et biogéographie de Digènes et Monogènes d'Amphibiens dans l'Est des Pyrénées. *Mém. Mus. Natl. Hist. nat.* (Sér. A), **51** : 1-195.
- COMBES C. et A. THERON, 1977. — Rythmes d'émergence des cercaires de trématodes et leur intérêt dans l'infestation de l'homme et des animaux. *Exc. Parasitol. mem.* D^r E. Caballero y Caballero, *Publ. espec.*, **4** : 141-150.
- ESH G.W., T.C. HAZEN and J.M. AHO, 1977. — Parasitism and r - and K - selection in Regulation of Parasite populations, New York, G.W. Esch, Academic Press : 9-62.
- EUZET L. et C. COMBES, 1979. — Les problèmes de l'espèce chez les animaux parasites. *in* : Les problèmes de l'espèce dans le règne animal. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **3** : 239-285.
- HAWKING F., 1967. — The 24 hour periodicity of microfilariae : biological mechanisms responsible for its production and control. *Proc. R. Soc. (B)*, **169** : 59-76.
- HIRSCH R.P., 1977. — Use of Mathematical Models in Parasitology, *in* Regulation of Parasite populations, New York, G.W. Esch, Academic Press, 169-207.
- HOLMES J.C. and W.M. BETHEL, 1972. — Modification of intermediate host behavior by parasites. *In* Behavioral aspects of parasite transmission. *Zool. J. linn. Soc.*, **51**, suppl. **1** : 23-149.
- KEARN G.C., 1973. — An endogenous circadian hatching rhythm in the monogenean skin parasite *Entobdella soleae* and its relationship to the activity rhythm of the host (*Solea solea*). *Parasitology*, **66** : 101-122.
- MCARTHUR R.H. et E.O. WILSON, 1967. — The theory of Island Biogeography. Princeton Univ. Press, Princeton.
- MACDONALD S., 1975. — Hatching rhythms in three species of *Diclidophora* (Monogenea) with observations on host behaviour. *Parasitology*, **71** : 211-228.
- MACDONALD S. and C. COMBES, 1978. — The hatching rhythm of *Polystoma integerrimum*, a monogenean from the frog *Rana temporaria*. *Chronobiologia*, **5** : 277-285.
- MACDONALD S. and A. JONES, 1978. — Egg-laying and hatching rhythm in the monogenean *Diplozoon homioion gracile* from the southern barbel (*Barbus meridionalis*) *J. Helminthol.*, **52** : 23-28.
- MAILLARD C., 1976. — Distomatoses de Poissons en milieu lagunaire. *Thèse Université Montpellier* (n° C.N.R.S. : A.O. 12304) : 1-383.
- PASTEUR G., 1972. — Le mimétisme. Coll. Que sais-je ? Paris, P.U.F. : 1-128.
- PIANKA E.R., 1970. — On r - and K - selection. *Am. Nat.*, **104** : 592-597.
- PREVOT G., 1974. — Recherches sur le cycle biologique et l'écologie de quelques Trématodes nouveaux parasites de *Larus argentatus* Michaelis Naumann dans le Midi de la France. *Thèse Université Aix-Marseille* (n° C.N.R.S. : A.O. 9436) : 1-319 p.
- ROTHSCHILD M., 1962. — Changes in behaviour in the intermediate hosts of Trematodes. *Nature*, **193** : 1312-1313.
- SHIFF C.J. and R.L. KRIEL, 1970. — A water-soluble product of *Bulinus (Physopsis) globosus* attractive to *Schistosoma haematobium* miracidia. *J. Parasitol.*, **56** : 281-286.
- THERON A., 1975. — Chronobiologie des cercaires de *Ribeiroia marini* (Faust et Hoffmann, 1934) parasite de *Biomphalaria glabrata* : action de la photopériode sur le rythme d'émission. *Acta trop.*, **32** : 309-316.
- UPATHAM E.S., 1972. — Interference by unsusceptible aquatic animals with the capacity of the miracidia of *Schistosoma mansoni* Sambon to infect *Biomphalaria glabrata* (Say) under field-simulated conditions in St-Lucia, West Indies. *J. Helminthol.*, **3** : 277-283.

- UPATHAM E.S. and R.F. STURROCK, 1973. — Field investigations of the effect of other aquatic animals on the infection of *Biomphalaria glabrata* by *Schistosoma mansoni* miracidia. *J. Parasitol.*, **59** : 448-453.
- WORMS M.J., 1972. — Circadian and seasonal rhythms in blood parasites. In Behavioral aspects of parasite transmission. *Zool. J. linn. Soc.*, **51**, suppl. 1 : 53-67.

- WRIGHT C.A., 1959. — Host-location by trematode miracidia. *Ann. trop. Med. Parasitol.*, **53** : 288-292.
- WRIGHT C.A., 1966. — Miracidial responses to molluscan stimuli. *Proc. 1st Int. Congr. Parasitol. (Rome, 1964)*: 1058.

Accepté le 15 mai 1979.

DISPERSION, ÂGE CHRONOLOGIQUE ET ÂGE PHYSIOLOGIQUE D'UNE POPULATION MARQUÉE D'*Aedes (O.) cataphylla* DYAR, 1916 (DIPTERA, CULICIDAE)

H. CROSET ⁽¹⁾, D. ARNAUD, E. GUILVARD et A. GABINAUD

Laboratoire d'Ecologie médicale (Professeur J.A. Rioux)
Faculté de Médecine de Montpellier
et Entente interdépartementale pour la Démoustication
du Littoral méditerranéen, Rue Paul-Rimbaud, Montpellier

CULICIDES
MARQUAGE
PIÈGEAGE
DISPERSION
ÂGE CHRONOLOGIQUE
ÂGE PHYSIOLOGIQUE

CULICIDAE
LABELLING
TRAPPING
DISPERSION
CHRONOLOGICAL AGE
PHYSIOLOGICAL AGE

RÉSUMÉ. — Pour étudier la dispersion, la durée de vie et le nombre de cycles gonotrophiques d'une population montagnarde d'*Aedes cataphylla*, on marque successivement 600 000 et 40 000 larves de stade IV avec du Phosphore 32, puis 5 000 imagos ♀ avec une poudre fluorescente. Les indications de ces deux techniques classiques de marquage sont comparées. Les recaptures sont effectuées sur appât humain puis à l'aide de pièges au CO₂ originaux. Ces expériences montrent que la population étudiée ne comporte qu'une seule génération annuelle, que les femelles ne se gorgent qu'après une phase d'intense dispersion et qu'elles réalisent le plus souvent, 2 cycles gonotrophiques à chaque génération.

ABSTRACT. — The dispersion, lifespan and number of gonotrophic cycles of a population of *Aedes cataphylla* were studied by successively marking 600 000 and 40 000 larvae of stage IV with 32 P radioactive phosphorus, then 5 000 ♀ imagos with a fluorescent powder. Through these 3 tests, the different indications provided by the 2 standard marking techniques are discussed. It is shown that the diurnal hematophagous Diptera may be sampled with CO₂ operated transparent bait-net traps. The population studied was found to consist on only one generation per year; it is only after an intense dispersal phase that the ♀ feast on blood, and they most often go through 2 gonotrophic cycles at each generation.

Les échecs rencontrés dans les tentatives d'éradication des Culicidae et les problèmes de pollution liés à l'utilisation des insecticides ont amené les hygiénistes à préconiser l'emploi de méthodes de lutte biologique. Séduisantes au plan théorique, ces méthodes ont cependant presque toujours échoué au moment de leur mise en application sur le terrain. La cause principale de ces échecs réside dans la méconnaissance de la dynamique des populations naturelles, des facteurs extrinsèques et intrinsèques qui régissent cette dynamique et des mécanismes selon lesquels ils agissent.

Dans cet esprit, nous poursuivons, depuis plusieurs années, la mise au point de techniques précises d'échan-

tillonnage des populations d'*Aedes* à tous les stades de leur développement (Rioux et coll., 1968; Papierok et coll., 1973 et 1975; Gabinaud et coll., 1975; Croset et coll., 1976). Notre but, à long terme, est la description aussi fouillée que possible de la dynamique de ces populations à l'aide, notamment, de modèles mathématiques grâce auxquels il devrait être possible de prévoir les fluctuations des effectifs et, partant, de juger objectivement des possibilités d'application des diverses méthodes de lutte; une telle modélisation implique, cependant, la connaissance de paramètres biologiques réalistes.

Pour ce qui concerne les Moustiques adultes, trois éléments méritent plus particulièrement l'attention: la

(1) Correspondance: H. Croset, B.P. 3014, 34034 Montpellier cedex.

durée de vie d'une cohorte *in natura* (âge chronologique), le nombre de cycles gonotrophiques réalisés par la femelle adulte (âge physiologique) et la dispersion spatiale des imagos.

MATÉRIEL

Pour estimer ces paramètres, nous avons marqué, à trois reprises, une population d'*Aedes cataphylla* Dyar, 1916 et tenté de suivre son devenir dans l'espace et dans le temps.

Cette espèce constitue un matériel biologique exceptionnel pour une telle expérimentation car ses œufs, quiescents en hiver, éclosent de façon synchrone dès la fonte des neiges si bien qu'il est possible de marquer une cohorte remarquablement homogène et de réaliser ce protocole à une date prévue plusieurs jours à l'avance.

L'expérimentation a été réalisée à l'étage sub-alpin des Pyrénées-Orientales, dans la haute vallée de la Têt, en amont de Mont-Louis. Cinq représentants du genre *Aedes* vivent dans cette région : *Aedes cataphylla*, *Aedes (O.) communis* (De Geer, 1776), *Aedes (O.) pullatus* (Cockill, 1904), *Aedes (O.) punctator* (Kirby, 1837) et *Aedes (O.) surcoufi* (Theobald, 1910).

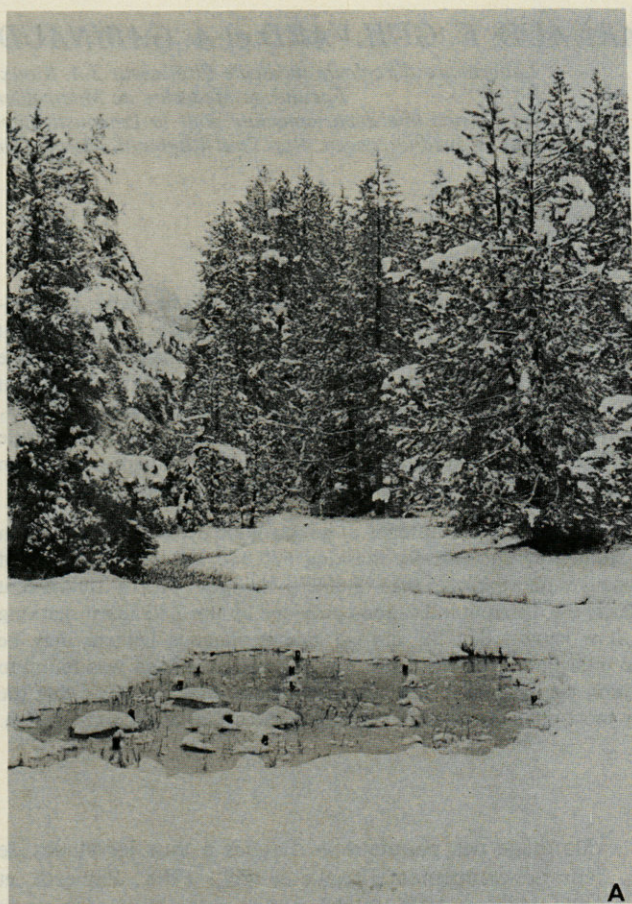


Fig. 1 A. — Gîte à *Aedes cataphylla* situé à 1 800 m d'altitude dans une clairière de la forêt de Pin à crochets (*Pinus uncinata*). D'une superficie de 12 m² et d'une profondeur moyenne de 0,30 m, ce gîte (n° 2) produit 100 à 200 000 Moustiques adultes selon les années. Il est photographié après une chute tardive de neige tandis que les imagos ont déjà commencé leur envol.

Habitat of *Aedes cataphylla* situated at an altitude of 1 800 m in a clearing of the pine forest (*Pinus uncinata*). With a surface of 12 m² and a mean depth of 0,30 m, this habitat (n° 2) produces 100 to 200 000 adult mosquitoes according to years. The picture has been taken after a late snow fall when the imagos had already begun to fly.



Fig. 1 B. — Pièges pour Culicides diurnes. Construit en plastique souple transparent, ce piège comporte dans sa partie inférieure, une nasse maintenue ouverte par deux élastiques; un pain de 200 grammes de carboglace placé dans un sac en plastique, est suspendu à son toit. Les Insectes piégés sont récoltés à l'aide d'un capteur à bouche.

Traps for diurnal Culicidae. Made of transparent flexible plastic, this trap contains in its lower part a net-basket kept open with two rubber bands; a cake of 200 grams of dry ice placed in a plastic bag is suspended at its roof. The trapped insects are sampled with a mouth captor.

La niche écologique occupée par chacune de ces espèces est extrêmement précise; ainsi, *A. cataphylla* ne colonise, durant sa vie infra-imaginale, que des biotopes peu profonds, de grande surface et très ensoleillés. Deux gîtes seulement réalisent ces conditions dans le périmètre étudié, très accidenté et généralement boisé. Le gîte I est situé à 1 700 m d'altitude. Il mesure 30 m de long sur 15 m de large et 0,15 m de profondeur. Sa population larvaire varie, selon les années, entre 2 et 10 millions de larves à l'éclosion des œufs; ces individus donnent naissance à 1,2 à 2 millions d'adultes respectivement. Le gîte 2 (fig. 1 A), distant de 1 km, est situé à 1 800 m d'altitude. Il n'a que 12 m² de superficie et ne produit que 100 à 200 000 adultes annuellement.

TECHNIQUES

1. Marquage

Deux techniques différentes de marquage ont été utilisées, le marquage par le Phosphore radio-actif ³²P et le marquage par poudre fluorescente.

a) Marquage par le Phosphore radio-actif ³²P

Depuis les travaux princeps de Hassett et Jenkins (1949 et 1951), la technique de marquage par le Phosphore ³²P est devenue, ainsi qu'en témoigne l'abondante bibliographie citée en référence, d'un emploi très courant pour le marquage des Culicides. A la fois simple et efficace, elle permet en effet, de marquer non pas les adultes toujours délicats à manipuler, mais les larves de stade IV. Celles-ci sont plongées pendant 24 heures dans une solution aqueuse de PO₄Na₂ radio-actif. Pour *A. cataphylla*, la concentration optimale de ³²P correspond à une radio-activité de 0,025 micro-curie par millilitre de solution; la densité larvaire ne doit pas excéder 3 larves par millilitre. Ainsi réalisé, le marquage se traduit par une activité de 10 000 à 120 000 impulsions par minute au compteur Geiger (fig. 2 A). Malgré les deux mues nymphale et imaginale, les adultes marqués montrent encore une radio-activité de 300 à 6 000 impulsions par minute une semaine après l'éclosion (fig. 2 B). Le bruit de fond dû à la radio-activité naturelle oscillant entre 25 et 30 impulsions par minute et la période de demi-vie du phosphore étant de 14 jours, les adultes marqués peuvent être détectés sans difficulté pendant deux mois et demi. Au-delà de ce délai la détection est poursuivie, si nécessaire, par auto-radiographie.

Sur le terrain, les larves de stade IV sont capturées de nuit en mettant à profit leur phototactisme très marqué; dans l'expérience I, par exemple, trois lampes *Mazda-mixa* de 150 VA chacune, alimentées par un groupe électrogène, furent placées à 0,30 m de la surface du gîte. Les larves rassemblées sous le faisceau lumineux étaient directement prélevées à la louche et transférées dans les bacs de marquage (piscines gonflables de 250 li-

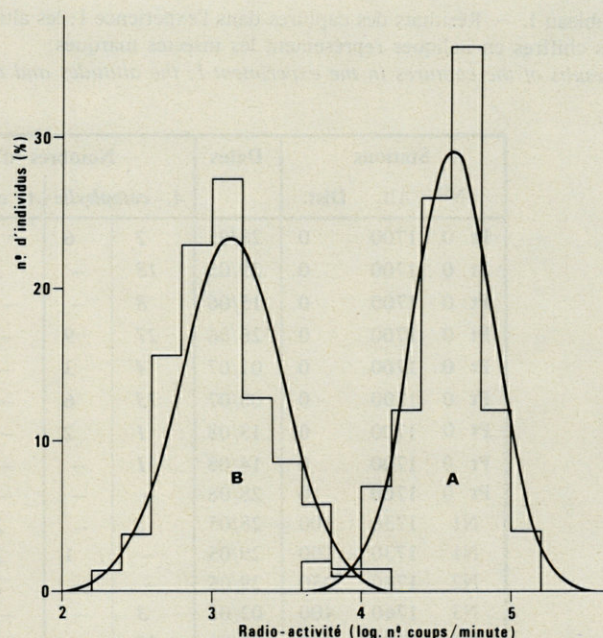


Fig. 2. — Radio-activité des larves de stade IV au moment du marquage (courbe A) et des imagos ♀ une semaine après leur éclosion (courbe B).

Radio-activity of the freshly labelled larvae at stade IV (curve A) and of the female imagos one week after hatching (curve B).

tres). Grâce à cette technique, 600 000 larves étaient capturées en cinq heures.

b) Marquage par poudre fluorescente

La marque radio-active ne semble pas affecter le comportement et l'espérance de vie des adultes marqués, mais provoquer la dégénérescence d'une partie des follicules ovariens après la première ponte (cf. *infra*). Aussi bien avons-nous, dans la troisième expérience, tenté d'utiliser le marquage direct des adultes par une poudre fluorescente (1). Pour ce faire, des nymphes furent prélevées à la pipette et élevées jusqu'à l'émergence des imagos. Ceux-ci étaient marqués après identification. Le marquage proprement dit est réalisé dans une cage en tulle placée à l'intérieur d'un sac en plastique transparent où la poudre est projetée délicatement à l'aide d'un soufflet. Ce traitement n'affecte pas, au laboratoire, la durée de vie des imagos.

2. Capture des imagos marqués

Dans notre protocole initial, la capture devait être réalisée à l'aide de *New Jersey Mosquito traps* et de pièges type *Chant et Baldwin*. Or le rendement de l'un et l'autre s'avérait quasiment nul en raison du comportement très particulier des populations culicidiennes de

(1) 610/Green MS-S15509 fabriqué par Industrial colours limited, 24 Parsons Green Lane, London SW6.

Tableau I. — Résultats des captures dans l'expérience I; les altitudes et les distances au point de lâcher sont exprimées en mètres; les chiffres en italiques représentent les insectes marqués.

Results of the captures in the experiment I; the altitudes and the distance at the release point are given in meters.

Stations			Dates	Nombres d'individus <i>marqués</i> et non <i>marqués</i> par espèce									
N°	Alt.	Dist.		<i>A. cataphylla</i>		<i>A. communis</i>		<i>A. pullatus</i>		<i>A. punctor</i>		<i>A. surcoufi</i>	
Pt 0	1700	0	28/05	2	6	—	5	—	—	—	—	—	—
Pt 0	1700	0	29/05	18	—	3	73	—	—	—	—	—	—
Pt 0	1700	0	15/06	8	—	—	68	—	—	—	2	—	—
Pt 0	1700	0	26/06	27	9	—	86	—	—	—	31	—	—
Pt 0	1700	0	01/07	4	3	—	48	—	3	—	18	—	2
Pt 0	1700	0	08/07	13	6	—	28	—	5	—	12	—	5
Pt 0	1700	0	13/08	1	2	—	7	—	15	—	2	—	9
Pt 0	1700	0	14/08	1	—	—	1	—	5	—	—	—	2
Pt 0	1700	0	28/08	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
N1	1730	100	28/05	1	—	2	66	—	—	—	—	—	—
N1	1730	100	29/05	—	1	1	61	—	—	—	—	—	—
N2	1740	250	29/05	—	—	2	35	—	—	—	—	—	—
N3	1760	400	02/06	3	—	—	4	—	—	—	—	—	—
N4	1780	500	02/06	20	—	—	33	—	—	—	—	—	—
N5	1800	650	02/06	81	—	2	52	—	—	1	2	—	—
N6	1820	880	02/06	44	—	—	72	—	—	1	16	—	—
N7	1860	1250	03/06	2	1	—	21	—	—	—	—	—	—
N7	1860	1250	24/06	1	170	—	97	—	2	—	26	—	3
N8	1870	1700	03/06	45	7	—	45	—	—	1	2	—	—
N9	1900	2150	03/06	8	1	—	16	—	—	—	1	—	—
N10	1940	2450	03/06	5	2	—	19	—	—	—	2	—	—
N10	1940	2450	02/07	—	2	—	45	—	—	—	3	—	—
N11	1970	2850	03/06	—	—	—	45	—	—	—	—	—	—
N11	1970	2850	19/06	—	7	—	36	—	—	—	37	—	—
N11	1970	2850	25/06	—	1	—	42	—	—	—	14	—	—
E1	1740	100	04/06	105	3	—	30	—	—	—	1	—	—
E1	1740	100	12/06	10	—	—	5	—	—	—	—	—	—
E2	1790	200	04/06	59	2	—	16	—	—	—	—	—	—
E2	1790	200	13/06	18	3	1	37	—	—	—	18	—	—
E3	1850	400	05/06	20	5	—	56	—	—	—	2	—	—
E3	1850	400	18/06	—	1	—	53	—	—	—	—	—	—
E4	1870	700	05/06	7	1	—	47	—	—	1	6	—	—
E5	1900	950	05/06	3	1	—	62	—	—	—	9	—	—
E6	1940	1100	05/06	2	—	—	11	—	—	—	1	—	—
E7	1925	1500	08/06	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—
E8	1925	1650	18/06	—	—	—	3	—	—	—	—	—	—
S1	1710	400	04/06	21	2	—	56	—	—	—	5	—	—
S2	1700	1200	04/06	1	—	—	93	—	—	—	2	—	—
S3	1600	1800	04/06	3	—	—	97	—	—	—	7	—	—
S4	1650	2000	04/06	—	—	—	255	—	—	—	2	—	—
S5	1670	2200	12/06	5	31	—	81	—	—	—	43	—	—
S6	1660	3100	12/06	—	15	—	64	—	—	—	23	—	—
W1	1700	400	05/06	20	—	—	43	—	—	—	—	—	—
W2	1790	600	05/06	—	—	—	5	—	—	—	—	—	—
W2	1790	600	06/06	2	—	—	10	—	—	—	—	—	—
W3	1850	850	16/06	4	5	—	70	—	—	—	32	—	—
W4	1950	1200	16/06	—	—	—	10	—	—	1	3	—	—
W5	2030	1450	16/06	1	—	—	4	—	—	—	2	—	—
W6	2070	1700	17/06	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—
W7	2070	2050	17/06	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—
W8	1970	2300	20/06	—	23	—	2	—	—	—	6	—	—
Totaux				565	313	11	2073	—	30	5	330	—	21

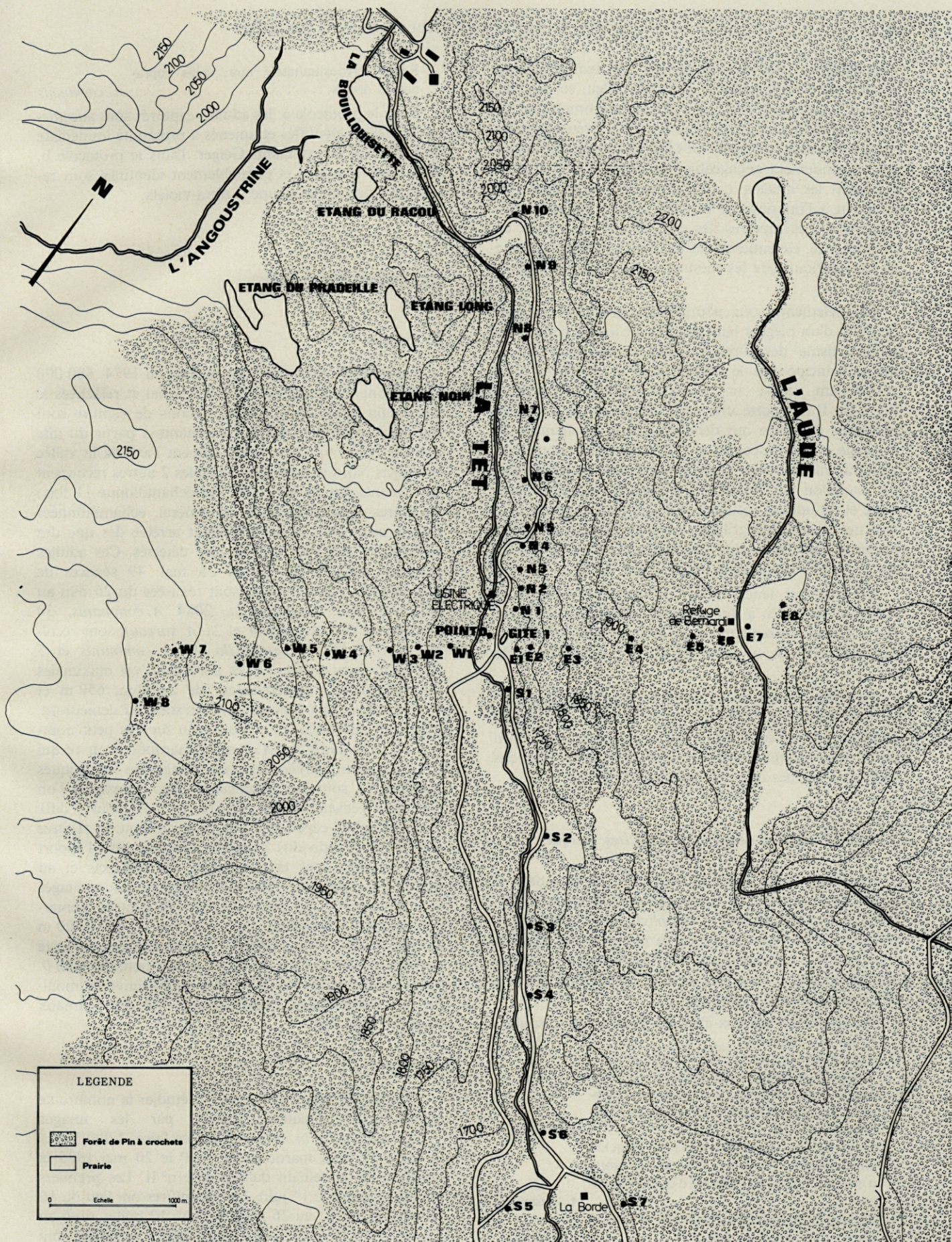


Fig. 3. — Plan de recapture dans l'expérience I.
Recapture plan in the experiment n° I.

montagne où l'activité des imagos, strictement diurne, débute une heure après le lever du soleil, se poursuit jusqu'à 9 ou 10 heures selon l'état hygrométrique de l'air et reprend vers 16-17 heures pour s'arrêter complètement à la nuit tombante. Dès lors, les pièges lumineux ont un rendement négligeable; les pièges à CO₂ attirent fortement les imagos ♀ qui pénètrent cependant très rarement à l'intérieur de la nasse même éclairée artificiellement. Les captures des expériences I et II ont, en conséquence, été entièrement réalisées sur appât humain ce qui implique que les mesures ont été étalées dans le temps.

Parallèlement, nous poursuivions toutefois, la mise au point d'un piège à haut rendement tenant compte du phototactisme des espèces étudiées. Construit sur le même principe que le piège *Chant et Baldwin*, il est entièrement réalisé en plastique souple transparent (fig. 1 B). Il comporte une nasse inférieure en forme de pyramide tronquée qui débouche dans la chambre de stockage où est suspendu un sac de plastique contenant 200 grammes de neige carbonique. Latéralement est fixé un manchon par lequel la carboglace peut être introduite et les adultes récupérés à l'aide d'un capteur à bouche. Une fenêtre grillagée assure l'entrée d'air frais à la partie supérieure du piège évitant l'asphyxie des Insectes piégés. L'ensemble ne pèse que 0,5 kg.

Ce piège est tendu entre les branches basses d'un arbre ou suspendu à une armature démontable comme sur la photo. Le rendement est optimal lorsque l'ouverture inférieure de la nasse est située à 0,30-0,40 m du sol.

Le système s'est avéré, en moyenne, vingt fois plus efficace que la capture sur appât humain. Il est, au demeurant, très éclectique puisqu'il capture aussi bien des *Ceratopogonidae* que des *Simulidae*, aussi bien des *Culicidae* diurnes que des espèces nocturnes.

3. Identification et détection des adultes marqués

Les imagos sont identifiés après leur capture dans le protocole a et avant le marquage dans le protocole b. Dans ce dernier cas, seul *A. cataphylla* est relâché car les particules de poudre fluorescente masquent les caractères distinctifs normalement bien visibles même sur des adultes âgés et frottés. Ces critères d'identification sont résumés dans la clé suivante :

1. Pattes ornées d'anneaux d'écailles blanches *A. surcoufi*
Pattes non annelées 2
2. Région post-coxale couverte d'écailles 3
Région post-coxale entièrement nue 4
3. Joux ornées d'écailles uniformément blanches, nervure costale couverte d'écailles uniformément noires *A. punctor*
Joux ornées d'écailles noires et blanches entre-mêlées; nervure costale couverte d'écailles noires parsemées d'écailles blanches *A. cataphylla*
4. Région hypostigmatale couverte d'écailles; soies supra-alaires jaunes *A. pullatus*

Région hypostigmatale nue; soies supra-alaires noires *A. communis*

Dans le protocole a, les adultes capturés sont anesthésiés à l'éther, identifiés et amenés à proximité immédiate de la fenêtre du compteur Geiger. Dans le protocole b, les adultes marqués et préalablement identifiés sont repérés à l'aide d'une lampe à ultra-violet.

EXPÉRIMENTATION

Expérience I

La première expérience est réalisée en 1974. 600 000 larves sont marquées au 32 P le 11 mai et relâchées le lendemain dans le gîte I. Les stations de capture sont disposées selon 4 transects rayonnants à partir du gîte marqué (*point 0*) : 2 transects suivent l'axe de la vallée (transects Nord et Sud) tandis que les 2 autres recoupent les versants (fig. 3). Le *point 0* est échantillonné 11 fois; les autres stations ne sont, en général, échantillonnées qu'une seule fois, la capture étant arrêtée dès que des Moustiques marqués ont pu être détectés. Ces adultes marqués naissent du 20 au 25 mai. 49 séances de piégeage sur appât humain sont réalisées du 26 mai au 28 août. 878 *A. cataphylla*, 2084 *A. communis*, 30 *A. pullatus*, 335 *A. punctor* et 21 *A. surcoufi* sont récoltés (tabl. I). 565 *A. cataphylla*, 11 *A. communis* et 5 *A. punctor* sont marqués. Les portées de vol maximales observées sont, respectivement de 2 500 m, 650 m et 1 250 m. Les deux derniers chiffres sont, au demeurant, purement anecdotiques compte tenu du très petit nombre d'*A. communis* et d'*A. punctor* marqués. Pour ce qui concerne *A. cataphylla*, les pourcentages de Moustiques marqués ne sont pas homogènes dans l'espace si l'on considère l'ensemble des captures ($\chi^2 = 15$ pour 3 ddl). Nous estimons cependant que cette diminution relative du nombre d'individus marqués n'est due qu'à l'apport d'autres gîtes, dans la partie sud des transects et au niveau du gîte II notamment. En effet, ces pourcentages sont, pendant les 15 premiers jours de capture, remarquablement homogènes dans un rayon de 1 000 m autour du gîte marqué (tabl. II). Ce pourcentage est resté également constant au cours du temps pour le *point 0*. Nous en déduisons que la marque radio-active ne modifie pas sensiblement l'espérance de vie des animaux marqués (tabl. III).

Expérience II

Cette expérience était destinée à étudier le nombre de cycles gonotrophiques réalisés par les imagos ♀ d'*A. cataphylla*, *in natura*. Pour ce faire, 4 000 larves de stade IV sont marquées au 32 P le 20 mai 1975 et relâchées le lendemain dans le gîte n° II. Les premiers adultes éclosent le 1^{er} juin. Les recaptures ont lieu du 10 au 14 juin, du 23 au 26 juin, du 9 au 12 juillet, du 6 au 9 août et du 26 au 29 août. Les femelles marquées sont

Tableau II. — Répartition d'*A. cataphylla* marqués et non marqués dans un rayon de 1 000 mètres autour du point 0 pendant les 15 premiers jours de recapture positive. $\chi^2 = 0,40$ pour 2 ddl : la marque radio-active ne semble pas affecter le comportement de vol de cette espèce.

Distribution of labelled and unlabelled Aedes cataphylla in a radius of 1 000 meters around the point 0 during the first 15 days of positive recapture. $\chi^2 = 0,40$ for 2 ddl : the radio-active label does not seem to affect the flying behaviour of this species.

Distances des captures en mètres	Individus marqués	Individus non marqués	Totaux
0 - 250	185 (184,57)	12 (12,43)	197
251 - 500	84 (85,26)	7 (5,74)	91
501 - 1000	117 (116,17)	7 (7,83)	124
Totaux	386	26	412

Tableau III. — Effectifs d'*A. cataphylla* marqués et non marqués récoltés au point 0 au cours de l'été 1974. $\chi^2 = 2,59$ pour 2 ddl : la marque n'affecte pas significativement l'espérance de vie des individus marqués.

Numbers of labelled and unlabelled A. cataphylla sampled at the point 0 during the summer of 1974. $\chi^2 = 2,59$ for 2 ddl : the label does not affect significantly the expectance of life of the specimens.

Dates des captures	Individus marqués	Individus non marqués	Totaux
mai	20 (19,24)	6 (6,76)	26
juin	35 (32,56)	9 (11,44)	44
juillet-août	19 (22,20)	11 (7,80)	30
Totaux	74	26	100

identifiées et disséquées de façon à déterminer leur âge physiologique.

Malgré des conditions météorologiques très favorables, aucun Moustique n'est piégé à la première capture. Le 24 juin, en revanche, 61 imagos ♀ sont récoltés : 59 *A. cataphylla* et 2 *A. communis*. 1 *A. cataphylla* est marqué : tous sont nullipares et leurs œufs au stade 2 a de Christophers.

La troisième capture permet la récolte de 143 *A. cataphylla* parmi lesquels 66 individus sont marqués. 3 ♀ non marquées sont nullipares, 1 est bipare, les 74 autres sont primipares. Les 66 ♀ marquées sont toutes primipares mais on note que la deuxième vitellogenèse n'est pas homogène : certains follicules évoluent mal et de façon asynchrone.

Les 7 et 8 août, 23 *A. cataphylla* ♀ sont piégés. 4 sont marqués et bipares; 16 ♀ non marquées sont bipares, 2 tripares et l'une d'entre elles a pondu 4 fois. Une partie des ovarioles ne présente qu'une seule cicatrice chez les ♀ marquées.

Les 3 dernières tentatives de capture, réalisées fin août, restent infructueuses.

Cette expérience montre que la marque radio-active modifie sensiblement le nombre global d'œufs pondus par une femelle si bien que cet important paramètre démographique ne peut pas être estimé sur des individus ainsi marqués.

Expérience III

Pour pallier cet inconvénient du marquage radio-actif, nous tentions, en 1977, de réaliser une imprégnation par poudre fluorescente. Cette technique s'avérait très délicate à mettre en œuvre sur le terrain : une tempête de neige retardait le lâcher des adultes marqués si bien que 5 000 *A. cataphylla* seulement pouvaient être libérés près du gîte I, le 27 mai. 17 ♀ marquées étaient détectées le 28 juin parmi un lot de 819 ♀ récoltées au « point 0 », à l'aide du piège précédemment décrit; toutes étaient nullipares. 2 femelles marquées étaient encore capturées le 17 juillet, toutes deux primipares et parfaitement normales quant à leur vitellogenèse.

DISCUSSION

La critique de nos résultats montre qu'une étude rationnelle de ces problèmes devrait en fait comporter un double protocole : un marquage de masse par le phosphore radio-actif ³²P, destiné à l'étude de la dispersion temporo-spatiale de la population, et un marquage fluorescent portant sur des effectifs restreints (5 à 10 mille individus) pour l'analyse parallèle de l'activité gonotrophique chez la femelle. La capture devrait comporter une trentaine de stations échantillonnées régulièrement pendant 2 à 3 mois à l'aide de pièges éprouvés.

Notons, au demeurant, que malgré de nombreuses imperfections de protocole, ces trois expériences de marquage ont apporté des renseignements utiles et inédits sur l'écologie d'*A. cataphylla*; elles ont notamment démontré sans ambiguïté, qu'une seule génération est réalisée annuellement, que les femelles ne commencent à piquer qu'à l'âge de 3 semaines après une phase d'intense dispersion et que ces femelles réalisent le plus souvent, 2 cycles gonotrophiques au cours de leur vie dont la durée n'excède pas trois mois. De tels renseignements constituent de précieux estimateurs, immédiatement utilisables en matière de modélisation démographique.

REMERCIEMENTS

Ce travail a été entièrement réalisé au Chalet-laboratoire des Bouillouses, près de Mont-Louis. Nous exprimons notre vive gratitude à Monsieur le Professeur Drach, ancien Directeur du Laboratoire Arago, à Monsieur le Professeur Soyer, actuel Directeur, ainsi qu'à Messieurs Coineau, Knoepffler et Prodon, Enseignants ou Chercheurs au Laboratoire Arago, qui ont bien voulu mettre à notre disposition ce précieux instrument de travail.

BIBLIOGRAPHIE

- ABDEL-MALEK A. and M. ABDEL-AAL, 1966. — Study of the dispersion and flight range of *Anopheles sergenti* Theo. in Siwa oasis using radio-active isotopes as markers. *Bull. Wld Hlth Org.*, **35** : 968-973.
- BAILEY C.L. and D.J. GOULD, 1975. — Flight and dispersal of Japanese encephalitis vectors in Northern Thailand. *Mosquito News*, **35** (2) : 172-178, 2 fig.
- BAILEY S.F., D.A. ELIASON and W.G. ILLIS, 1962. — Some marking and recovery techniques in *Culex tarsalis* Coq. flight studies. *Mosquito News*, **22** : 1-10.
- BAILEY S.F., D.A. ELIASON and B.L. HOFFMAN, 1965. — Flight and dispersal of mosquito *Culex tarsalis* Coquillett in Sacramento Valley of California. *Hilgardia*, **37** : 73-113.
- BENNETT G.F., 1965. — The effect of phosphorus 32 P on the fecundity of *Aedes aegypti* (L.) and its use in determining blood meal volume. *Mosquito News*, **25** : 465-469.
- BIDLINGMAYER W.L. and H.F. SCHOOF, 1957. — The dispersal characteristics of the salt marsh mosquito, *Aedes taeniorhynchus* (Wiedemann) near Savannah, Georgia. *Mosquito News*, **17** : 202-212.
- BOND H., G.B. CRAIC and R. FAY, 1970. — Field mating movement of *Aedes aegypti*. *Mosquito News*, **30** : 394-402.
- CHANG H.T., 1946. — Studies on the use of fluorescent dyes for marking *Anopheles quadrimaculatus* Say., *Mosquito News*, **6** : 122-125.
- CHANT G. and W.F. BALDWIN, 1972. — Dispersal and longevity of mosquitoes tagged with 32 P. *Can. Ent.*, **104** : 941-944.
- CORREA R.R., F.O. LIMA and D. CODA, 1950. — Observations on the flight and longevity in nature of *Anopheles albitarsis domesticus*. *J. nat. mal. Soc.*, **9** : 280-284.
- CROSET H., B. PAPIEROK, J.A. RIOUX et al., 1976. — Absolute estimates of larval populations of Culicid mosquitoes. Comparison of Capture-Recapture, Removal and Dipping methods. *Ecol. Entomol.*, **1** (4) : 251-256.
- DOW R.P., 1971. — The dispersal of *Culex nigripalpus* marked with high concentration of radiophosphorus. *J. Med. Entomol.*, 353-363.
- DOW R.P., W.C. REEVES and R.E. BELLAMY, 1965. — Dispersal of female *Culex tarsalis* into a larvicided area. *Amer. J. trop. Med. Hyg.*, **14** : 656-670.
- DRAPER C.C. and G. DAVIDSON, 1953. — A new method of estimating the survival rate of anopheles mosquitoes in nature. *Nature*, **172** : 503.
- DYAR H.G., 1916. — New *Aedes* from the mountains of California (*Diptera*, *Culicidae*). *Insector Inscit. menst.*, **4** : 80-90.
- EDMAN J.D. and W.L. BIDLINGMAYER, 1969. — Flight capacity of blood-engorged mosquitoes. *Mosquito News*, **29** : 386-392.
- ELMORE C.M. and H.F. SCHOOF, 1963. — Dispersal of *Aedes taeniorhynchus* (Wiedemann) near Savannah, Georgia. *Mosquito News*, **23** : 1-7.
- FUSSELL E.M., 1964. — Dispersal studies of radioactive-tagged *Culex quinquefasciatus* Say. *Mosquito News*, **24** : 422-426.
- GABINAUD A., H. CROSET, J. COUSSERANS et J.A. RIOUX, 1975. — Ecologie de deux *Aedes* halophiles, *Aedes (O.) caspius* (Pallas, 1771) et *Aedes (O.) detritus* (Haliday, 1833) dans le midi de la France. I. — Structure chorionique et critères d'identification des deux espèces au stade œuf. *Annls Parasit. hum. comp.*, **50** : 123-130.
- GILLIES M.T., 1961. — Studies on the dispersion and survival of *Anopheles gambiae* Giles, in East Africa by means of marking and release experiments. *Bull. ent. Res.*, **52** : 99-127.
- HASSET C.C. and D.W. JENKINS, 1949. — Production of radioactive mosquitoes. *Science*, **110** : 109-110.
- HASSET C.C. and D.W. JENKINS, 1951. — The uptake and effect of radiophosphorus in mosquitoes. *Physiol. Zool.*, **24** : 257-266.
- HAUSERMANN W., R.W. FAY and C.S. HACKER, 1971. — Dispersal of genetically marked female *Aedes aegypti* in Mississippi. *Mosquito News*, **31** : 37-51.
- HOBBS J.H., R.E. LOWE and C.E. SCHECK, 1974. — Studies of flight range and survival of *Anopheles albimanus* Wiedemann in El Salvador. I. Dispersal and survival during the dry season. *Mosquito News*, **34** : 389-394.
- JENKINS D.W., 1949. — A field method of marking arctic mosquitoes with radio phosphorus. *J. Econ. Ent.*, **42** : 988-989.
- JENKINS D.W. and C.C. HASSET, 1950. — Radio-isotopes in Entomology. *Nucleonics*, **6** : 5-14.
- KLASSEN W., 1968. — Dispersal of mosquitoes. *Questiones entomologicae*, **4** : 39-55.
- KLIEWER J.W. and T. MIURA, 1969. — Dispersal of *Aedes melanion* in the San Joaquin valley of California. *Mosquito News*, **29** : 641-643.
- LINDQUIST A.W., B. DEMEILLON, T. IKESHAJI and Z.H. KHAN, 1965. — Dispersion studies of *Culex pipiens fatigans* tagged with 32 P in the Kimmendine area of Rangoon, Burma. *Bull. Wld Hlth Org.*, **36** : 21-37.
- LURJE A.A., 1975. — Radioisotopic labelling of mosquitoes. *Usp. Sovrem. Biol.*, **79** : 64-77.
- LURJE A.A., N. MARKOVICH and A.M. PROSKURJAKOVA, 1976. — A test of mass tracing of the mosquitoes *Aedes vexans* by 32 P for the study of their flight range from hatching sites. *Parazitologiya Leningrad*, **10** : 401-407.
- PAPIEROK B., 1972. — Dénombrement de populations larvaires de Culicides (*Diptera-Culicidae*). Estimations comparées de l'effectif de populations larvaires d'*Aedes cataphylla* Dyar et d'*Aedes detritus* (Haliday) dans le sud de la France, à l'aide de la méthode de « Capture-marquage-recapture » et de la méthode utilisant le coup de louche ou « Dipping ». *Thèse doctorat spécialité, Université Paris VI*, 133 p.
- PAPIEROK B., H. CROSET et J.A. RIOUX, 1973. — Estimation de l'effectif des populations larvaires d'*Aedes (O.) cataphylla* Dyar, 1916 (*Diptera-Culicidae*). I. — Méthode de « Capture-marquage-recapture ». *Cah. ORSTOM, série Ent. méd. et Parasitol.*, **11** : 243-249.
- PAPIEROK B., H. CROSET et J.A. RIOUX, 1975. — Estimation de l'effectif des populations larvaires d'*Aedes (O.) cataphylla* Dyar, 1916 (*Diptera-Culicidae*). II. — Méthode utilisant le « coup de louche » ou « dipping ». *Cah. ORSTOM, série Entomol. méd. Parasit.*, **13** : 47-51.
- PROVOST M.W., 1957. — The dispersal of *Aedes taeniorhynchus*. II. The second experiment. *Mosquito News*, **17** : 233-247.
- QURASHI M.S., 1968. — Uptake of 32P by yellow-fever Mosquito larvae of equal age and those pupating synchronously : its loss and transfer during development, mating and oviposition. *J. econ. Ent.*, **61** : 530-533.
- QURASHI M.S., R.A. BRUST and L.P. LEFKOVITCH, 1967. — Uptake, transfer and loss of 32P during metamorphosis, mating and oviposition in *Aedes vexans*. *J. econ. Ent.*, **59** : 1331-1333.

- QURAISHI M.S., M.A. FAGHIG and E. ESGHI, 1966. — Flight range, lengths of gonotrophic cycles and longevity of ^{32}P labeled *Anopheles stephensi myorensis*. *J. econ. Ent.*, **59** : 50-55.
- QURAISHI M.S., R.F. LAMSACHI and C. ERGUL, 1963. — Laboratory studies on tagging of *Anopheles stephensi*. *J. econ. Ent.*, **56** : 672-674.
- REEVES W.C., B. BROOKMAN and W.McD. HAMON, 1948. — Studies on the flight range of certain *Culex* mosquitoes, using a fluorescent dye marker with notes on *Culiseta* and *Anopheles*. *Mosquito News*, **8** : 61-69.
- RIORDAN D.F., 1965. — Emergence and fertility of *Aedes aegypti* (L.) reared in various concentrations of P32. *Can. J. Zool.*, **43** : 497-501.
- RIOUX J.A., 1958. — Les Culicides du « midi » méditerranéen. Paris, Lechevalier, 303 p.
- RIOUX J.A., H. CROSET, P. SUQUET et S. TOUR, 1968. — Essais de marquage par le phosphore radioactif ^{32}P pour l'estimation absolue des populations larvaires de Culicides (*Diptera-Culicidae*). *Vie Milieu*, **19** : 55-62.
- SCIROCCHI A., 1974. — Studio sulla dispersione di maschi di *Culex pipiens* L. in un'area della provincia di Latina. *Riv. Parassitol.*, **35** : 151-156.
- SELF L.S., M.M. TUN, H.L. MATHIS, M.H.M. ABDULCADER and A. SEBASTIAN, 1971. — Studies on infiltration of marked *Culex pipiens fatigans* into sprayed areas in Rangoon, Burma. *Bull. Wld. Hlth org.*, **45** : 379-383.
- SHANNON R.C., A.W. BURKE and N.C. DAVIS, 1930. — Observations on released *Stegomyia aegypti* (L.) with special reference to dispersion. *Amer. J. trop. Med.*, **10** : 145-150.
- SHANNON R.C. and N.C. DAVIS, 1930. — The flight of *Stegomyia aegypti* (L.). *Amer. J. trop. Med. hyg.*, **10** : 151-156.
- SHEMANCHUK J.A., F.J.H. FREDEEN and A.M. KRITJANSON, 1955. — Studies of flight range and dispersal habits of *Aedes flavescens* (Müller) (*Diptera-Culicidae*) tagged with radio-phosphorus. *Can. Ent.*, **87** : 376-379.
- SMITTLE B.J., R.E. LOWE, H.R. FORD and D.E. WEIDHAAS, 1973. — Techniques for ^{32}P labeling and assay of egg rafts from field-collected *Culex pipiens quinquefasciatus* Say. *Mosquito News*, **33** : 215-220.
- WOLFINSOHN M. and R. GALUN, 1953. — A method for determining the flight range of *Aedes aegypti* (L.). *Bull. Res. Council. Isr.*, **2** : 433-436.
- WOODWARD J.J., 1976. — On the marking of the body-scale of the english Gnat and the american Mosquito. *Jl. R. micros. Soc.*, **15** : 253-260.

Accepté le 6 avril 1979.

ETUDE DESCRIPTIVE DU DÉVELOPPEMENT DE L'OEUF D'ASTERINA (ÉCHINODERME, ASTÉRIDE) SON INTÉRÊT EN EMBRYOLOGIE EXPÉRIMENTALE

Hans Jürg MARTHY

Laboratoire Arago, F-66650 Banyuls-sur-Mer

ASTERINA GIBBOSA
ECHINODERME
EMBRYOLOGIE DESCRIPTIVE
ET EXPÉRIMENTALE

ASTERINA GIBBOSA
ECHINODERM
DESCRIPTIVE EMBRYOLOGY
EXPERIMENTAL EMBRYOLOGY

RÉSUMÉ. — L'auteur présente la chronologie du développement de l'étoile de mer *Asterina gibbosa*. Une méthode simple d'élevage d'embryons, de larves et de jeunes étoiles de mer est décrite ainsi qu'une série d'expériences effectuées sur des œufs aux stades de segmentation et un nombre d'anomalies naturelles régulièrement observées dans une ponte. L'ensemble démontre que l'œuf, l'embryon, la larve et l'étoile de mer représentent un matériel de choix pour des études d'embryologie expérimentale. L'auteur se réfère également à *Asterina phylactica*, une étoile de mer « qui couve » ses œufs.

ABSTRACT. — The author presents the chronology of the development of the sea-star *Asterina gibbosa*. A simple method of culturing of embryos and larvae and of rearing of young sea stars is described, as well as a series of experiments done on eggs in early cleavage stages and different natural developmental anomalies regularly observed. Eggs, embryos and larvae of *Asterina gibbosa* are a highly suitable embryological material for experimental research. Reference is also made to the brooding sea-star *Asterina phylactica*.

Asterina gibbosa est une étoile de mer commune aussi bien sur les côtes atlantiques que méditerranéennes. Elle est assez facile à maintenir en aquarium (Hauenschild, 1954; Delavaut, 1961; Bruslé, 1969; Huet, 1974, 1979). Sa morphogenèse a été décrite en détail par Ludwig (1882) et Mac Bride (1896). *Asterina gibbosa* est donc susceptible de constituer un matériel de choix pour des études d'embryologie expérimentale. D'autres avantages sont les suivants :

- l'œuf est de grande taille (0,5 mm de diamètre) et facile à manipuler,
- la larve lécitotrophe est sessile (Delavaut, 1968), à la différence des larves de nombreux autres Echinodermes (Mortensen, 1927; Czihak, 1971, 1975; Hoerstadius, 1973),

- le développement est progressif (absence de squelette larvaire),
- l'élevage des jeunes étoiles de mer, en circuit ouvert ou fermé, ne pose pas de problèmes techniques particuliers.

Les recherches embryologiques expérimentales sur ce matériel sont cependant demeurées rares (Hoerstadius, 1925, 1928). La présentation de la chronologie de l'embryogenèse ainsi que celle de résultats concernant l'élevage en aquarium, celle d'expériences effectuées sur l'œuf aux stades précoces du développement et celle des anomalies naturelles de développement, nous paraissent utiles et susceptibles d'inciter à des recherches expérimentales nouvelles.

a) Phase embryonnaire

0 heure	Première division de segmentation (Pl. II, 5), 5 à 8 heures après la fécondation.
4 heures	Stade 4 à 8 blastomères (Pl. II, 7).
6 heures	Stade 32 blastomères (Pl. II, 8), avec un blastocoele en coupe.
10 heures	Plus de 400 cellules, avec diminution progressive de l'espace périvitellin.
15 heures	Stade « coelomorula » ou « sphéroblastula » : masse cellulaire creuse, plusieurs portions étant séparées par des crevasses profondes (Pl. II, 9).
19 heures	Disparition progressive des crevasses, d'où une surface lisse.
23 heures	Une dernière crevasse encore visible.
27 heures	Début de la gastrulation : formation d'un blastopore (invagination) (Pl. II, 10).
33 heures	Cavité archentérique profonde.
41 heures	Stade gastrula tardive : ouverture blastopore réduite.
48 heures	Fin de la gastrulation : fermeture du blastopore (anus larvaire); embryon de forme ovoïde (Pl. II, 11).
63 heures	Apparition de filaments rougeâtres corticaux.
73 heures	Mise en place d'une crevasse équatoriale au niveau du stomodéum larvaire (orientation aisée de l'embryon).
85(-96) heures	Phase d'éclosion : la membrane vitelline se perce et la larve (Pl. II, 12) se fixe au substrat par l'organe larvaire.

b) Phase post-embryonnaire et métamorphose

La métamorphose consiste en la transformation de la face gauche de la larve en une face orale (différenciation de l'hydrocoele et du stomodéum) et de la face droite en une face aborale (différenciation du tégument aboral et des éléments squelettiques). L'organe larvaire (lobes préoraux) est une formation caduque.

4 jours 1/2	(110 heures depuis la première division de segmentation) : organe larvaire mobile.
5 jours 1/2	Organe larvaire volumineux (jusqu'à 1 mm de longueur), avec différenciation de plusieurs « bosses » centrales. Pore dorsal visible. Les 3 premiers lobes de l'hydrocoele font saillie sur la face gauche.
6 jours 1/2	Lobes de l'hydrocoele plus distincts; corps larvaire légèrement angulaire sur sa face droite.
7 jours 1/2	Transformation du corps larvaire de mieux en mieux reconnaissable : 5 lobes de l'hydrocoele bien distincts; face aborale (face larvaire droite) à contour géométrique (Pl. II, 13).

8 jours	3 ^e lobe de l'hydrocoele divisé en deux ébauches paires, les ambulacres, et en une ébauche impaire, le tentacule. Organe larvaire attaché au substrat par sa partie médiane.
8 jours 1/2	Régression nette de l'organe larvaire. Les 5 lobes de l'hydrocoele divisés en ébauches d'ambulacres et de tentacules.
9 jours 1/2	(220 heures) : Régression considérable de l'organe larvaire. Ambulacres plus différenciés. Apparition des premières ébauches squelettiques sous la forme de condensations blanchâtres sur la face aborale (Pl. II, 14).
10 jours 1/2	Forme d'étoile à 5 bras distincts plus prononcée.
11 jours	Différenciation des spicules sur la face aborale. Organe larvaire toujours visible.
12 jours	Présence à l'extrémité des bras de spicules terminaux. Plaques calcaires plus étendues sur les deux faces; spicules plus longs.
13 jours	Apparition d'une tache oculaire rouge foncée à la base de chaque tentacule terminal.
14 jours	Stomodéum encore clos, délimité par des plaques calcaires. Contours des lobes digestifs visibles à travers le tégument.
18 jours	Stomodéum ouvert. Métamorphose terminée (Pl. II, 15).
21 jours	Les jeunes étoiles de mer se déplacent à la surface de l'eau, la face orale orientée vers l'extérieur; quelques jours plus tard on les retrouve de nouveau plutôt sur le substrat.

Le développement d'*Asterina phylactica* (taille de l'œuf également 0,5 mm) présente de très grandes similitudes avec celui d'*Asterina gibbosa*.

Expériences effectuées sur des œufs d'*Asterina gibbosa*

Des ligatures à l'aide de cheveux fins ont été pratiquées sur quelques œufs aux stades précoces du développement et des blastomères, isolés par des aiguilles fines, ont été maintenus en eau de mer stérile (boîtes de Petri stériles Ø 35 × h 10 mm).

a) Ligature des œufs

Des œufs fécondés indivis ont été séparés par ligature en deux moitiés à peu près égales. Une moitié a dégénéré, tandis que l'autre s'est différenciée en une larve de taille réduite mais d'aspect normal. Libérée artificiellement de la membrane vitelline, elle n'a cependant pas accompli la métamorphose.

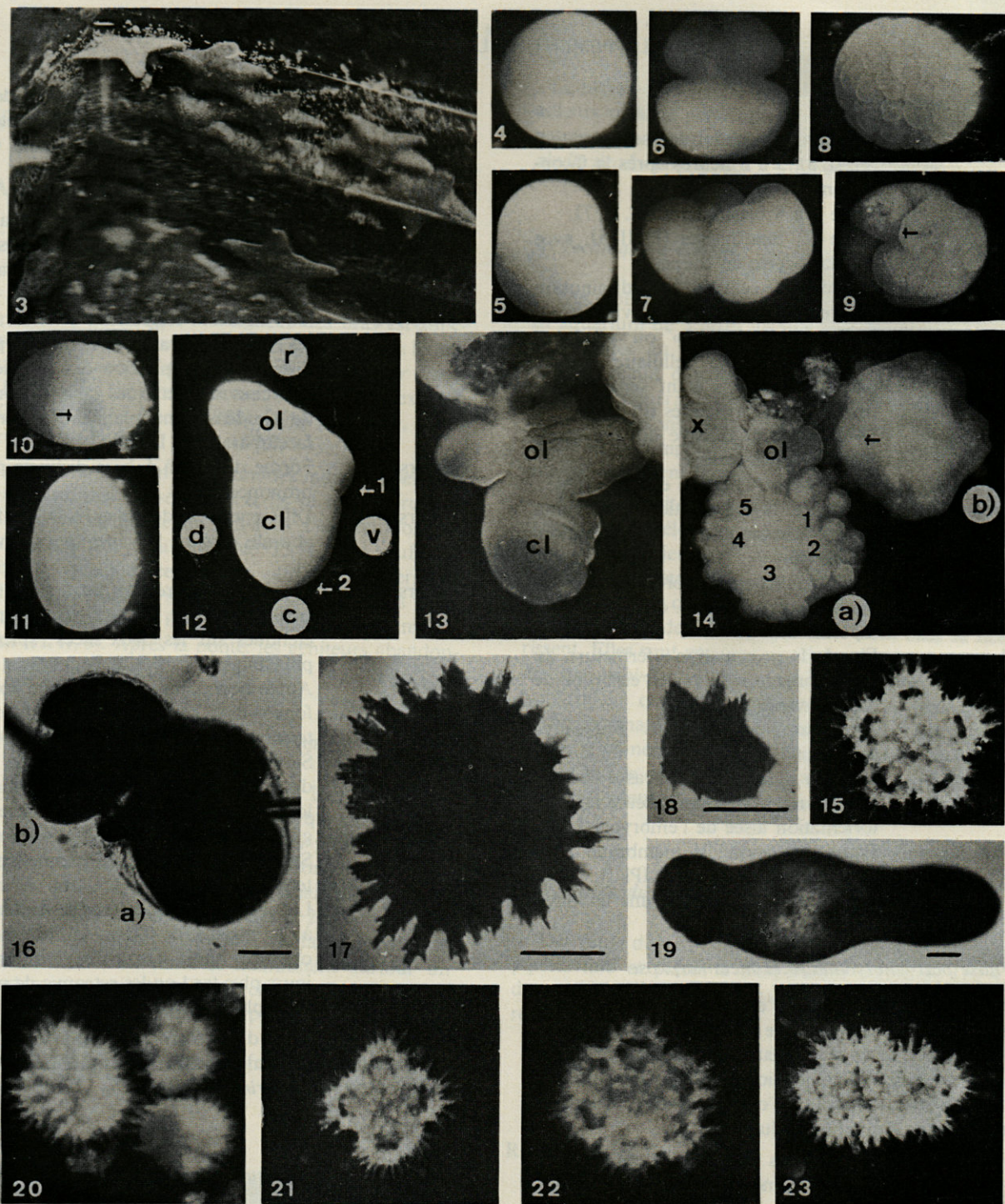


Planche II. — *Asterina gibbosa* (Fig. 3), son embryogenèse (Fig. 4-15); formes larvaires obtenues par l'expérience (Fig. 16-18); anomalies naturelles du développement (Fig. 19-23).

3, « femelles » d'*Asterina gibbosa* pendant la ponte. 4, œuf indivi. 5, œuf immédiatement avant l'apparition du premier clivage. 6, apparition du deuxième clivage. 7, stade 4 blastomères. 8, stade environ 100 blastomères. 9, stade « coelomorula » ou « sphéroblastula », avec crevasses profondes (flèche). 10, stade gastrula précoce. Vue sur le blastopore en formation (flèche). 11, stade post-gastrula. Oeuf sans caractères extérieurs frappants. 12, larve éclore, vue de la face droite. Flèche 1 : site du stomodéum larvaire; flèche 2 : site de l'anus larvaire. Orientation de la larve : rostral (r), caudal (c), ventral (v), dorsal (d). ol : organe larvaire (lobes pré-oraux); cl : corps larvaire. 13, stade en métamorphose, vue de la face droite de la larve. ol et cl : voir 12. 14, stade en métamorphose avancée, vue sur a) la face gauche de la larve = future face orale et b) la face droite de la larve = future face aborale. 1, 2... : lobes de l'hydrocoele. Flèche : condensations calcaires. ol : organe larvaire en régression. x : ol d'un 3^e individu. 15, jeune étoile de mer, vue de la face aborale. 16, larves provenant de deux groupes de cellules, séparés au stade 8 blastomères : a) forme dérivée de 5 blastomères et b) forme dérivée de 3 blastomères. 17, même forme que Fig. 16a, après sa métamorphose. 18, même forme que Fig. 16b, après sa métamorphose. 19, « larve persistante » : forme aberrante léthale (forme non-métamorphosée). 20, « boules portant des spicules » : formes aberrantes léthales (formes métamorphosées). 21, forme à 4 bras, vue de la face aborale : forme viable. 22, forme à 6 bras, vue de la face aborale : forme viable. 23, forme à 9 bras, vue de la face aborale : forme viable (cette forme a réduit 4 bras par la suite).

Agrandissement : 3, longueur d'un bras d'une étoile de mer : environ 20 à 25 mm. 4, Diamètre de l'œuf : 0,5 mm. Même échelle pour Figures 5-14. 15, Diamètre de l'étoile de mer : 1 mm. Même échelle pour Figures 20-23. 16-19, 0,1 mm.

Asterina gibbosa (3), embryogenesis (4-15), larval forms, experimentally produced (16-18), natural developmental anomalies (19-23).

Des œufs ont été également ligaturés au stade 2 blastomères. 1^{er} cas : un des blastomères ne poursuit son développement que jusqu'au stade sphéroblastula. Le second s'est différencié en une larve de taille réduite mais d'aspect normal. La métamorphose a présenté une anomalie : hydrocoele à 3 lobes.

2^e cas : chaque blastomère s'est différencié en une masse sphérique de cellules ciliées, effectuant des mouvements de rotation lorsqu'ils sont libérés de la membrane vitelline, et incapables de poursuivre leur développement.

3^e cas (!) : un des blastomères évolue comme dans le cas précédent ; l'autre, par contre, se développe en une larve normale qui s'est normalement métamorphosée.

Chez un œuf au stade 8 blastomères, 5 blastomères ont été séparés par ligature des 3 autres. Chacun de ces groupes de cellules s'est différencié en une larve naine d'aspect normal (Fig. 16), mais, au cours de la métamorphose, seules des structures de la face aborale (plaques squelettiques, spicules) se sont différenciées (Fig. 17, 18).

b) Isolement des blastomères

Nous avons isolé des blastomères d'œufs aux stades 2, 4, 8 et 32 blastomères (la séparation des blastomères s'effectue facilement). Après leur séparation, les blastomères s'arrondissent rapidement, continuent à se segmenter et se différencient jusqu'à un certain degré :

- stade 2 blastomères : différenciation de masses sphériques de cellules ciliées. Absence de métamorphose ;
- stade 4 blastomères : différenciation soit de masses sphériques de cellules ciliées, effectuant des mouvements de rotation, soit des mêmes mais possédant en outre un organe larvaire rudimentaire, qui assure leur fixation au substrat ;
- stade 8 et stade 32 blastomères : résultats identiques au cas précédent.

Anomalies naturelles de développement, observées chez *Asterina gibbosa*

La grande majorité des œufs issus d'une ponte présente un développement normal conduisant à des étoiles de mer à 5 bras. Toutefois, dans chaque ponte, certains œufs manifestent un développement plus ou moins anormal avec production de formes léthales ou viables.

a) Formes léthales

Toutes les formes larvaires n'entrant jamais en métamorphose (Pl. II, 19) sont léthales. Cependant, le processus de métamorphose n'est pas un garant de viabilité : d'autres formes, caractérisées par l'absence de bras liée à celle des lobes de l'hydrocoele, et bien qu'engagées dans leur métamorphose, peuvent également ne pas être viables (Pl. II, 20).

b) Formes viables

Ces étoiles de mer, à l'issue d'une métamorphose, présentent un nombre anormal de bras : 4 ou 6 (Pl. II, 21, 22) et même 9 (Pl. II, 23).

Ces mêmes anomalies naturelles du développement s'observent également chez les œufs d'*Asterina phylactica*.

DISCUSSION

L'analyse des différents résultats permet de dégager les points suivants les plus intéressants :

La durée du développement d'*Asterina gibbosa*, à 18 °C, est de 85 heures (phase embryonnaire au sens strict) et de 18 jours environ pour l'obtention de jeunes étoiles de mer. La rapidité de ce développement constitue un facteur favorable pour des études expérimentales. Rappelons les autres avantages de ce matériel, à savoir : la taille et la consistance des œufs, la facilité de les maintenir, dans des boîtes de Petri contenant de l'eau de mer, en raison de l'absence de nutrition larvaire (à la différence des larves d'Oursins (Hinegardner, 1969), la facilité d'élevage des jeunes étoiles de mer. Toutefois, certains caractères, tels que l'opacité des œufs et leur nombre relativement limité dans chaque ponte, peuvent au contraire, constituer des facteurs désavantageux pour certains projets de recherche.

Ces premières recherches expérimentales sur l'œuf d'*Asterina gibbosa* et sur ses stades de segmentation, bien que limitées en nombre, sont encourageantes dans la mesure où elles traduisent des potentialités nettes de régulation. Nous avons en effet obtenu des larves normales après fragmentation de l'œuf ainsi qu'à partir de blastomères isolés. Les cas de développement incomplet, avec obtention de larves d'apparence normale mais incapables de se métamorphoser, sont peut-être seulement imputables aux conditions expérimentales (déficit temporaire en oxygène, infection partielle...). Ces résultats sont à rapprocher de ceux obtenus par Hoerstadius (1925, 1928) sur ce même matériel : régulation d'hémi-gastrulas.

Les anomalies naturelles observées au cours du développement sont inexpliquées. Elles concernent souvent le nombre de bras (de 4 à 9) ainsi que l'avait précédemment remarqué Hauenschild (1954). Le déterminisme de ces cas, ainsi que ceux de léthalité, restent à élucider.

La très grande similitude du développement des œufs d'*Asterina gibbosa* et d'*Asterina phylactica* suggère des études comparatives aux plans descriptif et expérimental.

Je remercie sincèrement de leur intérêt pour ce travail : MM. Et. Wolff (Membre de l'Académie Française, Paris), G. Czihak (Salzburg), J. Bruslé (Perpignan), B. West (Dublin) et J.G. Ferrand (Orléans).

BIBLIOGRAPHIE

- BACCI G., 1951. — On two sexual races of *Asterina gibbosa* P. *Experientia*, **7** : 31-37.
- BOUGIS P., 1951. — Note préliminaire sur la croissance d'*Asterina gibbosa* (Penn.). *Vie Milieu*, **2** : 262-266.
- BRUSLÉ J., 1967. — Recherches complémentaires sur la sexualité d'*Asterina gibbosa* P. de Banyuls. *Vie Milieu*, **18** : 133-141.
- BRUSLÉ J., 1968. — Recherches sur la sexualité d'un hermaphrodite fonctionnel, *Asterina gibbosa* Pennant (Echinoderme, Astéride). Thèse, Orsay.
- BRUSLÉ J., 1969. — Les cycles génitaux d'*Asterina gibbosa* P. *Cah. Biol. mar.*, **10** : 271-287.
- BRUSLÉ J., 1970. — Ovogenèse dominante et spermatogenèse secondaire récurrente chez *Asterina gibbosa* P. des côtes de Banyuls. *Vie Milieu*, **21** : 495-504.
- CRUMP R.G. et EMSON R.H., 1978a. — Some aspects of the population dynamics of *Asterina gibbosa* Pennant. *J. mar. biol. Ass.*, **58** : 451-456.
- CUÉNOT L., 1898. — Notes sur les Echinodermes. III. — L'hermaphroditisme protandrique d'*Asterina gibbosa* Penn. et ses variations suivant les localités. *Zool. Anz.*, **21** : 273-279.
- CZIHAK G., 1971. — Echinoids. In G. REVERBERI : Experimental Embryology of marine and fresh-water invertebrates. Chapitre 12 : 361-506. North-Holland Pub. Co., Amsterdam.
- CZIHAK G., 1975. — The Sea Urchin Embryo. Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, New York.
- DELAVAUT R., 1960. — Recherches sur la sexualité d'*Asterina gibbosa* de Banyuls. *Vie Milieu*, **11** : 381-385.
- DELAVAUT R., 1961. — La croissance d'*Asterina gibbosa* élevée en captivité. *Bull. Lab. mar. Dinard*, **47** : 3-7.
- DELAVAUT R., 1963. — Recherches expérimentales sur la sexualité des hermaphrodites chez *Asterina gibbosa* : greffes de glandes génitales. *Arch. Anat. micr. Morph.*, **52** : 469-496.
- DELAVAUT R., 1968. — L'œuf, la larve et la métamorphose d'une petite étoile de mer : *Asterina gibbosa*. *Science et Nature*, **86** : 28-31.
- DELAVAUT R. et J.G. FERRAND, 1972. — Etude de la phosphatase acide, au cours du cycle sexuel annuel, dans les ovocytes d'*Asterina gibbosa*. *C.r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **274** : 240-242.
- EMSON R.H. et R.G. CRUMP, 1978b. — Brooding in *Asterina gibbosa* Pennant. *Thalassia jugoslavica*, **12** : 99-108.
- EMSON R.H. et R.G. CRUMP, 1979. — Description of a new species of *Asterina* (Asteroidea), with an account of its ecology. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **59** : 77-94.
- FERRAND J.G., 1976. — Surface ovocytaire et contacts cellulaires observés au MEB dans les gonades d'*Asterina* et d'*Asterias*. *Bull. Soc. Zool.*, **101** (5) : 974.
- FERRAND J.G., 1978a. — Analyse autoradiographique des vitellogenèses comparées de deux Astérides : *Asterina gibbosa* et *Asterias rubens*. *Bull. Soc. Zool.*, **103** (3) : 413-414.
- FERRAND J.G., 1978b. — Mise en évidence d'activités d'enzymes de type lysosomique dans les ovocytes mûrs d'*Asterina gibbosa* et d'*Asterias rubens* (Echinodermes, Astérides), avec référence à l'oursin *Paracentrotus lividus* (Echinoderme, Echinide). *Ann. Soc. Franç. Biol. Dév.*, Reims, **29**.
- FERRAND J.G. et R. DELAVAUT, 1973. — Histochimie des polysaccharides et des lipides dans les ovocytes fonctionnels mûrs d'*Asterina gibbosa*. *C.r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **276** : 1573-1575.
- HAUENSCHILD C., 1954. — Zur Frage der Geschlechtsbestimmung bei *Asterina gibbosa*. *Zool. Jb. Allg. Zool. Phys. Tiere*, **65** : 45-53.
- HINEGARDNER R.T., 1969. — Growth and development of the laboratory cultured sea-urchin. *Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole*, **137** : 465-475.
- HOERSTADIUS S., 1925. — Entwicklungsmechanische Studien an *Asterina gibbosa* Forbes. *Ark. Zool.*, **17** : 1-6.
- HOERSTADIUS S., 1928. — Ueber die Determination des Keimes bei Echinodermen. *Acta Zool. Stockh.*, **9** : 1-180.
- HOERSTADIUS S., 1973. — Experimental Embryology of Echinoderms. Clarendon Press, Oxford, 1-192.
- HUET M., 1974. — La lignée germinale chez les Echinodermes : origine et évolution des cellules germinales au cours de la régénération de la gonade chez l'étoile de mer *Asterina gibbosa* Penn. *J. Embryol. exp. Morph.*, **31** : 787-806.
- HUET M., 1979. — Un aquarium d'eau de mer en circuit fermé pour l'élevage à but expérimental d'une étoile de mer : *Asterina gibbosa*. *Ann. Soc. Franç. Biol. Dév.*, Banyuls-sur-mer.
- LUDWIG H., 1882. — Entwicklungsgeschichte der *Asterina gibbosa* Forbes. *Z. wiss. Zool.*, **37** : 1-98.
- MAC BRIDE E.W., 1896. — The development of *Asterina gibbosa*. *Quart. J. Microscop. Sci.*, **38** : 339-411.
- MORTENSEN T., 1927. — Handbook of the Echinoderms of the British Isles. Oxford University Press. Part I and II : 1-471.
- NEEFS Y., 1958. — Développement et évolution sexuelle chez *Asterina gibbosa* 15th Int. Congrès zool., London, sect. III, paper 23: 1-3.

Accepté le 10 mars 1979.

CYCLE SAISONNIER ET DISTRIBUTION VERTICALE DE *LABIDOSTOMMA LUTEUM* KRAMER 1879, ESPÈCE PARTHÉNOGÉNÉTIQUE, DANS UNE CHARMAIE A MERCURIALE (BRUNOY, FRANCE)

Michel BERTRAND

Laboratoire de Zoogéographie, Université Paul-Valéry,
B.P. 5043, 34032 Montpellier Cédex France

LABIDOSTOMMA LUTEUM
CYCLE ANNUEL
MIGRATION VERTICALE

RÉSUMÉ. – *Labidostomma luteum*, espèce parthénogénétique présente une période de ponte étalée du printemps au début de l'été. Le développement de l'œuf à la stase adulte dure 180 à 250 jours environ, les différentes stases nymphales se succèdent. Des déplacements de populations ont été mis en évidence entre l'humus et la strate herbacée. Ces migrations peuvent être corrélées avec celles des Acariens Oribates et des Collemboles Isotomides.

LABIDOSTOMMA LUTEUM
ANNUAL CYCLE
VERTICAL MIGRATION

ABSTRACT. – *Labidostomma luteum*, a parthenogenetic species spawns from spring to the beginning of summer. The development from the egg up to the adult stasis takes about 180 to 250 days, including the different nymphal stasis. Migrations of populations between humus and herbaceous layer are shown to exist. These migrations may be related to the migrations of the oribatid mites and of isotomid collembola.

Labidostomma luteum Kramer 1879 est une espèce très fréquente des biotopes forestiers (litières et humus) d'Europe. Sig Thor (1931) donne comme répartition : Allemagne, Italie, Autriche, Angleterre, Irlande, Hollande, France et Suède pour la race parthénogénétique. Plus récemment Vistorin (1978) note sa présence en Autriche du nord du Danube, en Suisse et en Allemagne mais ne l'a retrouvé ni en Italie ni en Yougoslavie où il signale la sous-espèce *repetitor*. On connaît en France une race parthénogénétique septentrionale et une race sexuée méridionale signalée par Grandjean (1942, a). En outre Grandjean a décrit 2 sous-espèces : *L. luteum elongatum* et *L. luteum repetitor* de Menton et d'Italie. *Labidostomma luteum* existe aussi en France méridionale sous sa forme sexuée.

Les récoltes de G. Vannier et J.P. Cancela da Fonseca (1) dans la station de Brunoy nous offre un matériel abondant pour d'ultérieures études morphologiques. Ces prélèvements sériés sur une année complète nous permettent de confirmer la parthénogenèse apparente de cette espèce : en effet à l'exception d'un individu mâle présent dans un prélèvement de juillet nous n'avons examiné que des femelles (sur un total de plus de quatre cents individus adultes).

Le développement de *Labidostomma luteum* en 6 stases est essentiellement connu par les travaux de

(1) Nous remercions vivement MM. G. Vannier et J.P. Cancela da Fonseca d'avoir mis leur matériel en circulation ainsi que M. Y. Coineau de nous l'avoir confié.

Grandjean (1942, b) : la larve est remarquable par ses caractères élatostatiques. Elle ne peut se nourrir et a une durée de vie très brève. Aveugle, peu mobile, ses sensilles sont réduits et elle éclot directement de l'œuf et de la prélarve 12 jours environ après la ponte. La durée de vie de la larve est évaluée par Grandjean (1942, b) à quelques heures. Les stases suivantes sont actives. L'inhibition calyptostasique affectant la larve explique son absence dans les prélèvements. En effet, entre le moment de l'éclosion et sa fixation sous forme de pupa elle n'a pas le temps de descendre lors d'une extraction par appareil de Berlèse. Les premières stases récoltées sont donc les protonymphes.

I. ORIGINE DES PRÉLÈVEMENTS ET MATÉRIEL ÉTUDIÉ

- Origine : Collection J.P. Cancela da Fonseca.
- Station C de Brunoy. Charmaie à mercuriale.
- Rendzine forestière (sol brun calcaire limono-argileux) de pH variant de 7,5 à 8,5.

Les caractéristiques physiques et climatiques ont déjà été publiées par Vannier (1970) et nous les rappelons brièvement ici :

- « • la durée d'insolation marque une variation saisonnière très prononcée allant dans le même sens que les variations de température de l'air ;
- l'amplitude de variation de l'humidité actuelle est très accusée (30 à 60 %). Cependant les repères des valeurs du pH nous montrent que la teneur en eau du sol est passée en dessous de la capacité au champ au cours des seuls mois d'août et septembre ».

Méthode de prélèvement. Echantillonnage mensuel de septembre 1964 à septembre 1965, les prélèvements étant effectués à 0 h et 14 h dans des quadrats de 1 m² tirés au sort. La strate herbacée a été prospectée grâce à un ensachage des plantes tandis que les prélèvements dans les horizons 0-5 cm et 10-15 cm ont été effectués grâce à un cylindre d'acier délivrant 100 cm³ de volume pour une surface de 20 cm². Chaque prélèvement est triplé. De plus, un horizon de surface (± 1 cm à la surface du sol) a été prospecté.

II. ÉTUDE DU CYCLE ANNUEL DE LABIDOSTOMA LUTEUM

a) Ensemble des captures (fig. 1) adultes et immatures

Les résultats montrent une courbe relativement régulière et peu de fluctuations saisonnières. Dans la figure 1 chaque strate est rapportée à un même volume de 100 cm³ par peréquation ce qui nous permet de considérer chaque strate comme équivalente des autres. En première approximation, les adultes récoltés sont aussi nombreux que l'ensemble des stases nymphales.

b) Répartition des stases dans un cycle annuel

Les œufs : période de ponte

Comme nous le rappelons ci-dessus les larves ne sont pas récoltées par l'extracteur sélectif de même que les œufs. Cela nous a conduit à estimer le nombre d'œufs produit par mois par le décompte (femelle par femelle) du nombre d'œufs portés avant la ponte. Les résultats sont exprimés en pourcentage du nombre total de femelle (fig. 1 a).

Il faut remarquer que peu de femelles portent des œufs pendant une grande période de l'année (0 à 20 %). Par contre nous avons un pic de production d'œufs entre les jours 80 à 200 où le pourcentage de femelles portant des œufs est nettement plus important.

Si on rapporte le nombre d'œufs produits au nombre de femelles on s'aperçoit que la production d'œufs n'est

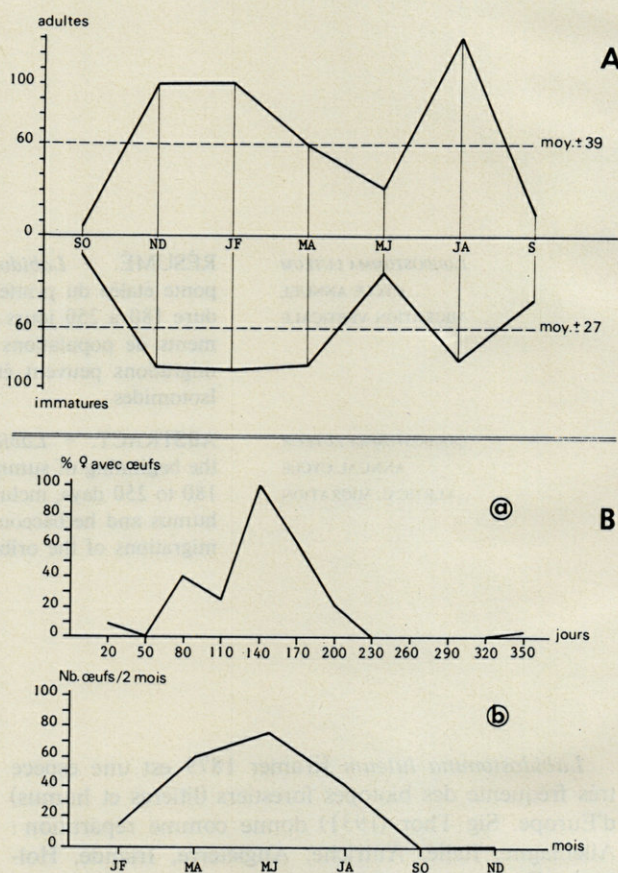


Fig. 1. — A, Variation de la densité moyenne par 100 cm³ de *L. luteum* sur un cycle de 13 mois. B, Période de ponte et production d'œufs. a) pourcentage de femelles portant des œufs; b) nombre d'œufs portés par les femelles sur 2 mois. N.B. les premiers mois correspondent à l'année 1965 les 3 derniers à l'année 1964.

A, Variation of the mean density per 100 cm³ of *L. luteum* over a 13 months cycle. B, Spawning period and egg production, a) percentage of egg-carrying females; b) number of eggs carried by the females over 2 months. NB: the first 9 months correspond to the year 1965, the last 3 to 1964.

pas constante de janvier à juillet en nombre d'œufs pondus (fig. 1 b) mais présente un pic significatif au printemps. Il s'agit donc de la période principale de reproduction dans l'année.

Les protonymphes, deutonymphes et tritonymphes

La figure 2 A montre la répartition des stases au long de l'année répartie en protonymphes, deutonymphes, tritonymphes par mois, exprimée en probabilité d'occurrence des stases par mois.

La probabilité d'occurrence est mesurée par la fréquence mensuelle de récolte des individus ou fréquence d'occurrence (Vannier, 1970). Il est possible de l'exprimer en pourcentage (Taylor, 1963) ou de la rapporter à la fréquence moyenne mensuelle s'il s'agit de l'étude de la

variation annuelle, à la fréquence moyenne par strate s'il s'agit d'une comparaison dans l'espace. On obtient ainsi une probabilité mensuelle et/ou par strate qui varie strictement comme la fréquence d'occurrence (division par un facteur constant) et dont les variations peuvent être testées par les tests statistiques classiques. Chaque fréquence est donc remplacée par un indice variant peu dont il faut tester les valeurs supérieures à 1.

La durée de vie des protonymphes est limitée et leur récolte est décalée de 2 mois par rapport au pic de production des œufs.

L'histogramme des deutonymphes est plus étalé avec des récoltes importantes d'août à novembre alors que l'essentiel des tritonymphes et des adultes est récolté en décembre et janvier.

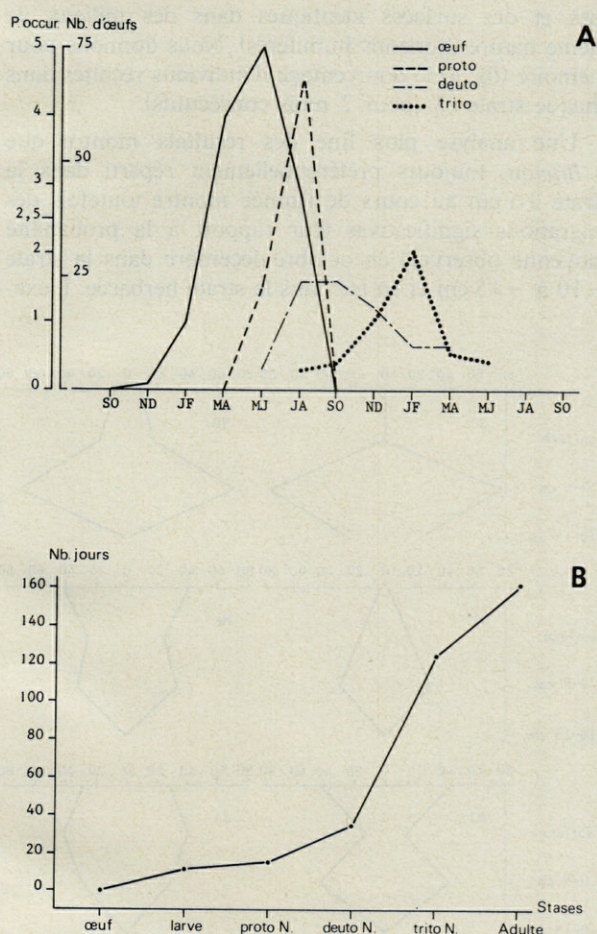


Fig. 2. - A, Répartition des stases dans l'année (seules les valeurs significatives sont représentées). N.B. le cycle 64-65 est dédoublé pour les œufs et protonymphes d'une part, les tritonymphes d'autre part. Les deutonymphes sont à cheval sur les 2 représentations. B, Estimation de la durée moyenne des stases immatures.

A, Distribution of the stases within the year (only significant values are represented). NB: the 64-65 cycle is doubled for the eggs and protonymphs, on the one hand, and the tritonymphs, on the other. The deutonymphs are overlapping with both representations. B, Estimation of the mean length of the immature stases.

CONCLUSION

La reproduction de *Labidostomma luteum*, forme parthénogénétique, a lieu au printemps (mars à juin). Elle est donc assez étalée dans le temps. Les stases immatures se récoltent le reste de l'année essentiellement au niveau des deutonymphes et tritonymphes de juillet à décembre. A la fin de l'année, il semble que la majorité des individus ait atteint la stase adulte. L'étalement de la ponte sur les 2 premiers trimestres de l'année induit l'existence de stases immatures toute l'année sous la forme de deuto et tritonymphes. Le peu de protonymphes récoltées montre que le rendement de l'extraction n'est pas comparable à celui des autres stases. Elles meurent certainement avant de traverser l'échantillon lors de l'extraction.

On peut calculer approximativement la durée de vie des stases grâce à l'échantillonnage dont nous disposons en faisant se correspondre les modes des courbes de distribution de chaque stase.

Nous avons montré ci-dessus qu'il existe un pic de production d'œufs auquel correspond le pic des protonymphes du printemps. On connaît en élevage la durée de développement de la ponte à la protonympe (Grandjean, 1942 b), reportée sur la figure 2 B. Après la protonympe, les durées inégales de développement des individus jusqu'à la stase adulte tendent à aplatir les courbes d'apparition des stases. Ce phénomène a été bien illustré par Webb (1978) chez *Steganacarus magnus*. Cet auteur, en élevage à 18° de température indique une durée de développement de 230 à 400 jours, de l'œuf à l'adulte.

Chez *L. luteum*, la durée de vie estimée de chaque stase sera en nombre de jours la distance entre les modes de deux stases consécutives. La figure 2 B montre que le développement n'est pas linéaire, c'est-à-dire que les durées de vie des stases nymphales sont assez différentes :

- 20 jours pour la protonympe;
- 90 jours pour la deutonympe;
- 40 jours pour la tritonympe en moyenne.

Ces données corroborent le fait que le pic des deutonymphes (fig. 2 A) est plus étalé que celui des protonymphes et tritonymphes. *L. luteum* accomplit donc la totalité de son développement en 180 à 250 jours après la ponte de l'œuf. La reproduction assure le maintien de la population au cours du cycle annuel à un niveau constant. Le nombre d'œufs porté est faible (2 à 3 œufs développés au maximum par femelle).

La stabilité du nombre d'adultes montre que la reproduction n'est pas suivie d'un chevauchement important de deux générations successives. En conséquence la durée de vie de *L. luteum* excède la durée annuelle. Seul le pic significatif du printemps montre un excès d'adultes à cette époque (derniers survivants de l'année précédente et nouveaux adultes du cycle en cours) : les œufs pondus en mars donneront des adultes échelonnés entre les mois de janvier à mai de l'année suivante.

III. RÉPARTITION VERTICALE DE *LABIDOSTOMMA LUTEUM*

a) Résultats globaux sur un cycle annuel (fig. 3)

La densité moyenne des individus par strate montre que *Labidostoma luteum* est essentiellement cantonné

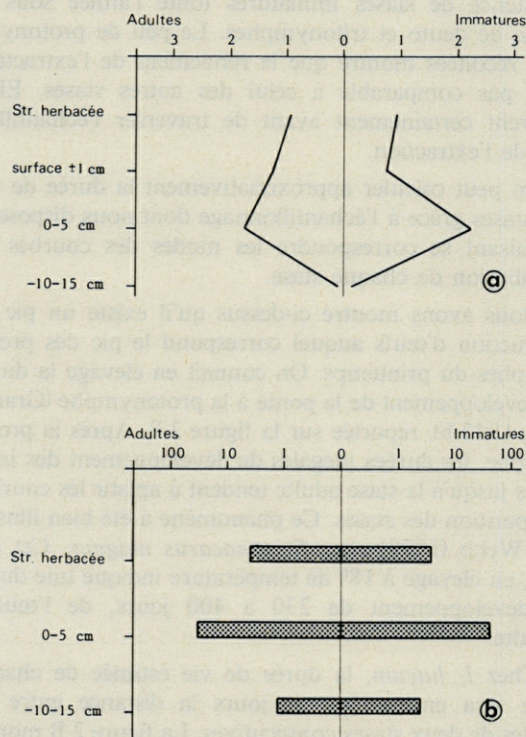


Fig. 3. — Répartition des individus par strate. a) probabilité d'occurrence par type de prélèvement; b) densité moyenne pour un même volume de prélèvement (100 cm³).
Distribution of individuals per stratum a) probability of occurrence per type of sampling; b) mean density for one given sample volume (100 cm³).

dans l'horizon humifère supérieur et que les immatures ont la même préférence que les adultes. Aucune distribution d'abondance particulière n'a pu être mise en évidence pour les différentes stases actives. Toutes se comportant de la même manière, nous ne présenterons ici que des résultats globaux concernant l'ensemble de ces stases.

b) Migrations verticales au cours du cycle annuel

Les prélèvements dans les différentes strates n'étant pas de surface et/ou de volume équivalents nous préférons donner les résultats en probabilité d'occurrence par strate : les chiffres ne sont comparables entre eux qu'à l'intérieur d'une même strate, à l'exception toutefois des strates 0-5 cm et 10-15 cm où ils représentent des volumes et des surfaces identiques dans des milieux de même nature (horizons humifères). Nous donnons pour mémoire (fig. 4) le pourcentage d'individus récoltés dans chaque strate (% pour 2 mois consécutifs).

Une analyse plus fine des résultats montre que *L. luteum*, toujours préférentiellement réparti dans la strate 0-5 cm au cours de l'année montre toutefois des migrations significatives (par rapport à la probabilité moyenne observée) en octobre-décembre dans la strate -10 à -15 cm et en été dans la strate herbacée. L'exa-

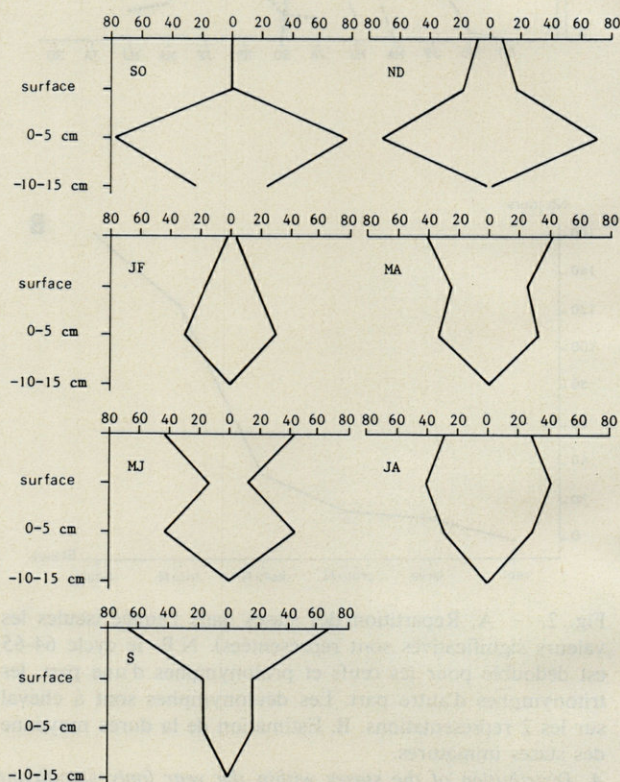


Fig. 4. — Pourcentage d'individus par strate, et pour 2 mois consécutifs.
Percentage of individuals per stratum for 2 consecutive months.

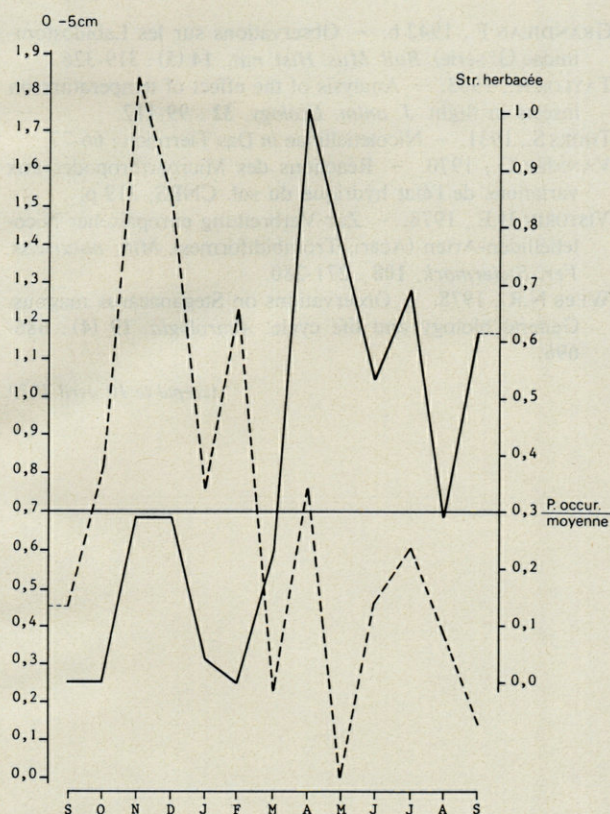


Fig. 5. — Concomitance de l'augmentation de la probabilité d'occurrence dans la strate herbacée (trait plein) et de sa diminution dans la strate 0-5 cm (tirets). (Les échelles verticales sont centrées sur la probabilité moyenne d'occurrence pour chacune des strates).

Increase of the probability of occurrence in the herbaceous stratum (continuous line) and its concomitant decrease in the 0-5 cm stratum (broken line). (The vertical scales are centered on the mean probability of occurrence for each stratum).

men des fluctuations mensuelles de population montre (fig. 5) que les migrations dans la strate herbacée se font essentiellement aux dépens de l'horizon le plus stable (0-5 cm) constitué par la couche la plus superficielle de l'humus.

Il est frappant de constater que *L. luteum* présente les mêmes migrations verticales que les Acariens Oribates et les Isotomides (fig. 6) dans les différentes strates. Vannier a prouvé dans le cas de la charmaie à mercuriale de Brunoy que les migrations des Oribates et des Collembolles sont indépendantes des conditions climatiques (température et humidité), bien que les valeurs de ces facteurs puissent varier du simple au double : *Labidostomma luteum*, Acarien prédateur suit ses proies dans leur déplacement. Ses migrations verticales semblent d'origine trophique.

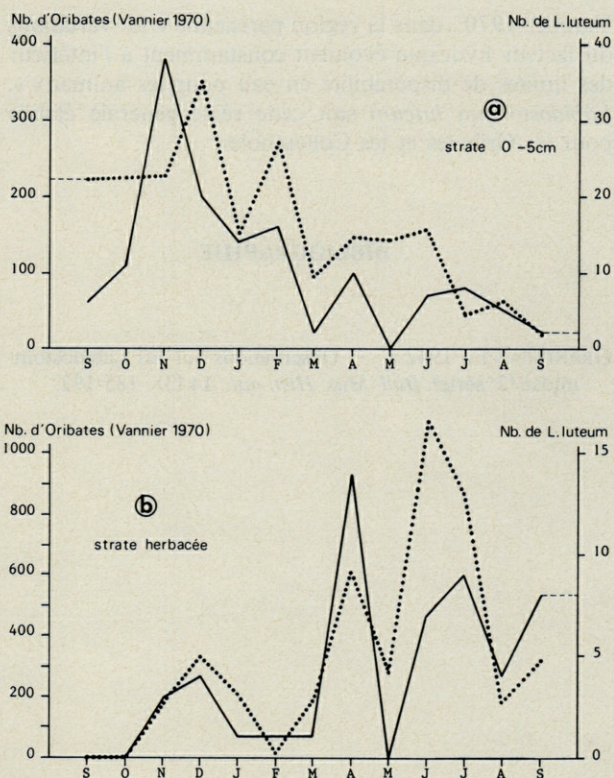


Fig. 6. — Comparaison entre les densités observées d'Oribates (pointillés) et de *L. luteum* (trait plein) dans les strates 0-5 cm et herbacée.

Comparison between the densities of Oribatids (dotted line) and of *L. luteum* (continuous line) observed in the 0-5 cm and the herbaceous strata.

CONCLUSION

Nous avons pu grâce aux prélèvements effectués dans la station de Brunoy (charmaie à mercuriale) sur un cycle annuel (septembre 1964 à septembre 1965) déterminer la période de reproduction de *L. luteum*, espèce parthénogénétique septentrionale et déterminer de façon approximative la durée de chaque stase. Grâce aux prélèvements sériés et stratifiés nous avons pu déterminer que le préférendum de cette espèce se situe dans l'horizon humique superficiel et que les migrations verticales de ce prédateur suivent celles de ses proies naturelles. Il ne semble pas y avoir de corrélation entre ces migrations et les conditions physiques de l'environnement mais plutôt une raison trophique : poursuite des Oribates et des Collembolles.

Les variations climatiques ne sont pas assez défavorables pour justifier une réponse à un dessèchement. Rappelons l'opinion de Delamare Deboutville cité par Vannier « une espèce ne peut vivre dans un milieu que si les limites de variations de tous les facteurs du milieu sont compatibles avec sa physiologie propre » et celle de

Vannier 1970 : dans la région parisienne « les variations du facteur hydrique évoluent constamment à l'intérieur des limites de disponibilité en eau pour les animaux ». *Labidostomma luteum* suit cette règle générale établie pour les Oribates et les Collemboles.

BIBLIOGRAPHIE

GRANDJEAN F., 1942 a. — Observations sur les Labidostommidae (2^e série). *Bull. Mus. Hist. nat.*, **14** (3) : 185-192.

GRANDJEAN F., 1942 b. — Observations sur les Labidostommidae (3^e série). *Bull. Mus. Hist. nat.*, **14** (5) : 319-326.

TAYLOR R., 1963. — Analysis of the effect of temperature on insects in flight. *J. anim. Ecology*, **32** : 99-112.

THORS S., 1931. — Nicoletiellidae in Das Tierreich : 66-77.

VANNIER G., 1970. — Réactions des Microarthropodes aux variations de l'état hydrique du sol. CNRS, 319 p.

VISTORIN H.E., 1978. — Zur Verbreitung europäischer Nicoletielliden-Arten (Acari, Trombidiformes), *Mitt. naturwiss. Ver. Steiermark*, **108** : 271-280.

WEBB N.R., 1978. — Observations on *Steganacarus magnus*. General biology and life cycle. *Acarologia*, **19** (4) : 686-696.

Accepté le 10 avril 1979.

ANALYSES D'OUVRAGES

AN INTRODUCTION TO POPULATION ECOLOGY.
G.E. HUTCHINSON. Yale University Press, London,
1978, 260 p.

Cet ouvrage est considéré par son auteur, enseignant à l'Université de Yale, comme une introduction destinée aux étudiants. Il se révèle en fait très complet derrière une présentation un peu moins sévère que la plupart des traités scientifiques. Des titres au libellé évocateur introduisent des chapitres très denses. Les exemples sont variés, les références historiques, voire les gravures d'époque, ne manquent pas. Les références bibliographiques, qui sont fréquemment complétées de commentaires abondants, figurent en notes infrapaginales, c'est-à-dire directement associées à la question traitée.

Le volume est divisé en six chapitres dont le premier « M. Verhulst » introduit et commente l'équation logistique fondamentale suivie des théories et des modèles mathématiques qui en dérivent. Des exemples, désormais classiques, illustrent l'évolution de populations en phase colonisatrice. Les concepts de stratégies démographiques r et K et l'aspect génétique de ces stratégies considérées comme des adaptations au milieu sont exposés de manière fort didactique.

Le second chapitre, intitulé « Interesting Ways of Thinking about Death », aborde la démographie et ses différents paramètres, en particulier les taux de mortalités.

« Why do they have so many Children ? » traite bien sûr des taux de fécondité et de natalité et aborde les notions de facteurs dépendants de la densité. L'importance de l'âge est introduite par l'équation de Fisher et analysée par des exemples. Le rôle des facteurs écologiques et du comportement, la territorialité notamment, sur les différents paramètres démographiques ne sont pas oubliés. Toutefois, les problèmes de détermination de l'âge et de reconnaissance des cohortes ne sont pas envisagés.

Les interactions entre plusieurs espèces sont introduites par le titre « Living together in Theory and Practice ». L'équation générale de Volterra introduit les divers concepts et modèles mathématiques actuels. Les aspects théoriques sont appuyés par des exemples pratiques dont les plus connus sont les travaux de Gause. Ce chapitre inclut aussi des cas de compétitions chez les végétaux.

« What is a Niche ? » est peut être la partie la plus intéressante de ce volume et constitue une excellente mise au point sur le sujet. La conception large d'Elton débouche sur de nombreux sujets de recherches, non seulement en ce qui concerne les relations trophiques, les interrelations entre populations, mais aussi le rôle des facteurs abiotiques. La multiplicité des facteurs impliqués aboutit à des représentations graphiques complexes à n dimensions dont les axes permettent en théorie de déterminer les principaux caractères d'une niche écologique. Les problèmes des niches imbriquées et des espèces sympatriques sont évoqués. Comme précédemment, des exemples illustrent l'état de nos connaissances à ce sujet.

Le sixième chapitre « How is living Nature put together ? » se rattache au domaine de l'écologie générale. Les chaînes alimentaires, les pyramides des biomasses, les flux d'énergie et les rendements énergétiques sont étudiés. Là encore, des modèles mathématiques, notamment des exemples de calculs matriciels appliqués aux relations trophiques, introduisent des théories qui sont ensuite vérifiées par des exemples pratiques. L'effet de la stabilité, ou au contraire de l'instabilité des biocénoses sur les stratégies démographiques est abordé. Les oscillations cycliques, parfois inexplicables, des populations sont illustrées d'exemples dont les plus connus mettent en jeu les relations prédateur/proie.

La diversité spécifique est ici présentée comme principalement dépendante de la longueur de la chaîne alimentaire de la biocénose considérée. Quelques modèles de distribution d'abondance (modèle de Preston et de Mac Arthur) terminent ce chapitre.

« Aria da Capo and Quodlibet » concluent cet ouvrage et soulignent que l'étude des populations a progressé grâce à des recherches pratiques qui ont été souvent inspirées par des modèles et des concepts théoriques simples, donc imparfaits. L'auteur note enfin la « vaste area of ignorance » qui existe encore en dépit de théories ou de données sans doute nombreuses, mais peut-être trop ponctuelles.

« Ratiocinator Infantium » est un rappel de quelques notions de mathématiques nécessaires à la compréhension des modèles appliqués à l'étude des populations. On peut regretter à ce sujet que de nombreux traités de ce type manquent de données numériques qui permettraient au lecteur intéressé de recalculer les exemples cités.

Cet ouvrage paraît de prime abord traiter d'une manière très classique l'étude des populations; il comporte de fait une mise au point fort complète de l'aspect synécologique de l'étude des biocénoses qui en constitue toute l'originalité. C'est pourquoi ce livre a de quoi intéresser non seulement l'étudiant spécialisé, mais aussi l'écologiste qui se consacre plus particulièrement à l'étude des populations animales.

F. ATHIAS-BINCHE
Laboratoire Arago
F-66650 Banyuls/Mer

BIOMÉTRIE ET ÉCOLOGIE. 1978. J.M. LEGAY et R. TOMASSONE, éd. 387 pages, figures. Société Française de Biométrie, C.N.R.S., 78350 Jouy-en-Josas (Prix : 35 F)

Ce volume collectif regroupe 9 articles d'écologie statistique sur les thèmes généraux suivants : échantillonnage et structure spatiale des peuplements, analyse des données et ordination, dynamique des populations et modélisation. Vu son intérêt et son actualité, il nous paraît utile d'en donner ci-dessous, un aperçu détaillé, article par article.

DEROO M. — *A propos de l'échantillonnage en écologie* (22 p.).

Considérant que l'unité d'échantillonnage en écologie est souvent non un individu mais une surface (quadrat par exemple), l'auteur développe l'intérêt du sondage en grappe qui préserve les relations, notamment spatiales, existant entre les individus de l'échantillon. Il fait ensuite le lien avec les méthodes d'analyse spatiale : analyse de variance de blocs contigus (cf. l'article de Chessel), théorie des variables régionalisées (cf. Bachacou *et al.*).

BADIA J. et J. POLTRONIERI. — *Capture-marquage-recapture. Prise en compte de l'effet du marquage sur la capturabilité et la survie* (20 p.).

DEBOUZIE D. — *Etude critique de la méthode des captures et recaptures multiples* (64 p.).

Les méthodes d'estimation par marquage doivent tenir compte de l'éventuel effet traumatisant de celui-ci. Plusieurs modèles sont ici proposés, leur comportement étudié par simulation sous diverses conditions. Des tests d'hypothèse permettent de choisir au mieux entre les modèles, ou de vérifier que les hypothèses de base de ceux-ci sont bien remplies.

BACHACOU J., J. BOUCHON et J.-P. MARBEAU. — *Etude structurale d'une régénération naturelle en forêt* (16 p.).

Etudiant les possibilités de régénération d'une hêtraie, ces auteurs soumettent des cartes à grande échelle au balayage d'un « analyseur de texture »; ils peuvent ensuite tester diverses hypothèses prévisionnelles d'ouver-

ture ou de fermeture de la végétation en obtenant les cartes correspondantes.

CHESSEL D. — *Description non paramétrique de la dispersion spatiale des individus d'une espèce* (92 p.).

Cet article de synthèse particulièrement important (la bibliographie comprend quelques 200 titres...) couvre un domaine de l'écologie en plein développement mais souvent négligé dans l'enseignement. Une première partie est consacrée à une revue bibliographique des plans d'échantillonnage sur le terrain et au laboratoire (échantillonnage au hasard, exhaustif, systématique à une ou deux dimensions...). La deuxième partie présente un ensemble de modèles non paramétriques, statistiques et tests d'hypothèse associés aux plans susdits, et permettant de mesurer agrégativité, hétérogénéité et dispersion dans différents cas. La troisième partie propose une méthodologie originale (mise au point après examen d'une centaine de grilles de toutes provenances) de description analytique des grilles de dénombrement par mesure de l'hétérogénéité à trois échelles différentes. L'arsenal statistique est tel qu'il permet de rendre compte sans simplifications caricaturales de la richesse et de la complexité des « patterns » de dispersion spatiale dans la nature. 32 exemples numériques illustrent chaque point de cet article très complet.

TRECOURT P. — *Etude de l'agrégation spatiale à l'aide d'un modèle linéaire* (6 p.).

Reprenant en le perfectionnant un modèle déjà publié (Zahl, 1974) l'auteur analyse une grille de placettes en cherchant à mesurer l'agrégativité spatiale.

ESTEVE J. — *Les méthodes d'ordination : éléments pour une discussion* (28 p.).

En prenant comme exemple des relevés phytosociologiques de Braun-Blanquet et Ellenberger, l'auteur compare les propriétés mathématiques de diverses méthodes d'ordination : méthode de Braun-Blanquet, de Czekanowski, de Gower, de Kruskal, analyse des correspondances, analyse en composantes principales... Tout en notant les excellentes prestations de l'analyse des correspondances en ce qui concerne les données écologiques, et en mettant en évidence sa souplesse d'emploi (à titre d'exemple cette méthode est appliquée à l'analyse d'un transect de végétation de Chessel *et al.*, 1975), l'auteur fait remarquer que « par le choix d'une méthode, par la direction donnée à l'interprétation, l'analyse des données est modélisatrice », mais que le problème d'un critère de choix vraiment rationnel entre toutes ces méthodes reste posé.

BONIN G. et J.-M. BOUROCHE. — *Utilisation de l'analyse discriminante dans l'étude écologique des pelouses de l'Apennin méridional* (8 p.).

Une analyse factorielle des correspondances réalisée sur une matrice espèces-stations met en évidence un

gradient écologique. Une analyse discriminante permet alors de sélectionner parmi les variables écologiques celles qui, évoluant parallèlement à ce gradient, ont valeur explicative; c'est le cas de l'équilibre ionique du sol.

MONESTIER P. — *Méthodes de classification automatique sous contrainte spatiale* (14 p.).

Dans le but d'optimiser la séparation de classes de variables géographiques en cartographie, l'auteur modifie un algorithme de classification ascendante hiérarchique de façon à tenir compte de la proximité spatiale des classes.

LEBRETON J.D. — *Un modèle probabiliste de la dynamique des populations de Cigogne blanche en Europe occidentale* (68 p.).

La population française de Cigogne est une des populations naturelles les mieux connues, et c'est une population en voie d'extinction. L'auteur a mis à profit ces circonstances pour construire un modèle probabiliste très élaboré qui considère les effectifs d'année en année, classe d'âge par classe d'âge (processus de ramification en temps discret); les paramètres (taux de survie, tailles de familles, proportion de niches) n'ont pas été estimés par ajustement global du modèle, mais un par un à partir de données de terrain (ce qui implique une bien meilleure connaissance du matériel). Biologiquement, les conclusions sont les suivantes : 1) la baisse des effectifs n'est pas due à une diminution du succès reproductif, mais à un accroissement de la mortalité inter-nuptiale; 2) avant extinction de la population, il s'instaure une « distribution quasi stationnaire » des effectifs réduits à quelques individus; l'extinction, même différée, est alors une certitude : la probabilité cumulée d'extinction dépasse en effet 0,95 une quinzaine d'années après l'instauration de cette distribution. En conclusion, le cas de la Cigogne blanche est discuté dans une perspective évolutionniste (notion de sélection r-K) et protectionniste (problèmes de réintroduction).

LAURECA. — *Modèles mathématiques en dynamique des populations exploitées* (26 p.).

S'agissant de connaître l'impact sur un stock de Poissons d'une pression de pêche, on peut utiliser des modèles globaux, décrivant par une fonction les réactions de la population, ou des modèles analytiques tenant compte du cycle vital, des paramètres de croissance et de mortalité. Jusqu'à présent, ces modèles sont tous déterministes. Diverses méthodes d'estimation des paramètres sont passées en revue.

MEYER J.A. — *Sur quelques techniques d'optimisation en rapport avec l'usage d'un modèle de dynamique de population* (22 p.).

Plusieurs méthodes d'optimisation sont évoquées dans leur principe général et leurs possibilités d'applica-

tion à des problèmes de dynamique de population illustrées par quelques exemples.

Certes, l'ensemble de ce recueil est inégal : certains articles sont synthétiques et représentent de véritables mises au point sur le sujet, d'autres sont plus spécialisés, voire ponctuels; le lecteur biologiste qui aurait aimé un exposé plus nettement didactique, voire pédagogique se heurtera souvent à des raisonnements mathématiques abstrus. Mais, ce livre très actuel témoigne d'une importante activité pluridisciplinaire. Si actuellement « l'impact de la biométrie est encore largement tributaire des aléas des rencontres entre personnes, et des préjugés locaux » (Chessel), le niveau de spécialisation dans les disciplines biométriques devient tel qu'il imposera de plus en plus une distinction entre écologiste de terrain et bio-statisticien, et rendra nécessaire une collaboration symbiotique entre les deux. Il n'y a plus de techniques statistiques passe-partout.

Pour finir, précisons qu'il y a peu de recoupements entre ce livre et celui de Daget « Les modèles mathématiques en écologie » (qui traite en fait surtout des indices de diversité, modèles de distribution d'abondance et mesures de corrélation). Enfin, *last but not least*, ce volume est offert à un prix inhabituel dans l'édition scientifique actuelle : à raison de 9 centimes la page, quel écologiste se priverait d'une telle somme d'informations ?

R. PRODON

Centre d'Ecologie Méditerranéenne
Laboratoire Arago
66650 Banyuls-sur-Mer

DAS MEER, ENZYKLOPÄDIE DER MEERESFORSCHUNG UND MEERESNUTZUNG (LA MER, RECHERCHES ET EXPLOITATION). N.C. FLEMMING et J. MEINCKE (Editeurs, 1977). Verlag Herder Freiburg, 320 pp., 23,5 × 30,5 cm, avec 250 fig. en couleurs et 370 en noir et blanc. ISBN 3-451-17698-X (Prix : 128,- DM)

L'importance économique, scientifique et militaire des océans ne cesse de croître. Il y a quelques années encore, on pensait pouvoir résoudre un grand nombre de problèmes d'approvisionnement en matières premières et en nourriture par l'exploitation des ressources marines. Cette euphorie a cédé la place à une appréciation plus réaliste. Nous savons aujourd'hui mieux évaluer les chances que nous offre la mer. Ce livre donne un aperçu assez complet des possibilités qui s'ouvrent à l'Homme de la fin du XX^e siècle de tirer profit — ou d'abuser — de la mer pour faire face à ses besoins futurs.

Cet ouvrage se distingue par le fait que, pour la première fois, le vaste sujet de la mer est envisagé sous tous ses aspects, aussi bien océanographique, géophysique, biologique, médical, technologique qu'archéologique, voire touristique et politique. Il fait tomber les barrières qui d'ordinaire séparent les différents domaines

et met l'accent sur l'interdépendance et les influences réciproques.

Dans les deux premiers chapitres intitulés « fonds marins » et « eau de mer », le lecteur est initié à la géologie, physique et chimie de la mer et du fond marin. On lui explique la répartition des continents et des mers il y a plusieurs millions d'années, la dérive des fonds marins, la naissance et la mort d'un océan, l'activité de l'écorce terrestre et son étude, la cartographie des fonds marins et différents projets de forage. De plus, ces chapitres décrivent la répartition de l'eau sur la terre et sa composition, les courants, les tourbillons et les marées, les vents et les ondes sonores ainsi que l'interaction entre l'océan et l'atmosphère.

Les deux chapitres suivants sur les « plantes marines » et les « animaux marins » couvrent un vaste domaine allant du phytoplancton, premier maillon dans la chaîne alimentaire biologique, au plus grand Poisson prédateur; ils parlent également de l'importance écologique, de l'évolution et de l'adaptation au milieu.

Mais la mer recèle aussi un immense potentiel économique, elle est un réservoir de nourriture et de matières premières de toutes sortes. Le chapitre « Matières premières de l'océan » traite aussi bien de la pêche (capture, transformation, élevage, protection des effectifs) que des gisements de pétrole sous-marins et des différentes techniques de forage. Il ne faut pas oublier dans ce contexte la transformation de l'eau de mer en eau potable et l'exploitation minière de la mer. Un exposé sur la situation juridique et les dangers qu'implique une course incontrôlée aux trésors de la mer, par exemple les nodu-

les de manganèse, termine cette partie.

Un chapitre particulièrement intéressant est celui consacré à « l'archéologie sous-marine » qui évoque des villes, des ports et des bateaux engloutis. L'exploration de ces richesses archéologiques amène directement à la technologie de la plongée qui est traitée d'une façon claire et bien documentée. C'est le chapitre que l'auteur de cette analyse aura trouvé le plus passionnant.

Le volume est richement illustré, des dessins et tableaux instructifs présentent l'état de nos connaissances jusqu'en 1977 et reflètent de façon équilibrée et pédagogiquement valable tout ce que nous savons de ce monde mystérieux de la mer.

Armin HEYMER

DIE Felsenküste der Adria (La Côte Rocheuse de l'Adriatique). MATTHES D. (1976). Kosmos Verlag Stuttgart, 71 pp. avec 55 fig. en couleurs. ISBN 3-440-04346-0 (Prix : 8,80. - DM)

Ce fascicule, destiné aux étudiants, est une introduction à la biologie de la côte rocheuse de l'Adriatique. Les excellentes photos en couleurs illustrent et complètent bien le texte et donnent un aperçu instructif de la flore et de la faune subaquatiques.

Armin HEYMER

Laboratoire d'Ecologie,
4, av. du petit Château
91800 Brunoy

Le Directeur de la publication : J. SOYER

Tous droits de traduction, d'adaptation et de reproduction par tous procédés réservés pour tous pays.

La loi du 11 mars 1957, n'autorisant, aux termes des alinéas 2 et 3 de l'article 41, d'une part, que les copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective et, d'autre part, que les analyses et courtes citations dans un but d'exemple et d'illustration, « toute représentation ou reproduction intégrale, ou partielle, faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ou ayants cause, est illicite » (alinéa 1^{er} de l'article 40).

Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc une contrefaçon sanctionnée par les articles 425 et suivants du Code pénal.

Imprimerie LOUIS-JEAN, 05002 GAP - Dépôt légal n° 318 - mai 1981

Commission paritaire : n° 22217

VIE ET MILIEU, 1980, 30(1)

SOMMAIRE – CONTENTS

Nature inertielle des exurgences et des mouvements de convection dans la mer. <i>Inertial nature of the upwelling and the convective motions in the sea</i>	B. SAINT-GUILY	1
Identification of Tiemannite as a probable product of Demethylation of Mercury by Selenium in Cetaceans. <i>A complement to the scheme of the Biological cycle of Mercury</i>	R. MARTOJA and J.P. BERRY	7
L'éventail sous-marin profond du Rhône : carte bathymétrique au 1/250 000 <i>The Rhône deep sea fan : Bathymetric chart at the scale 1/250 000</i>	G. BELLAICHE, L. DROZ, J.C. ALOISI, H. GOT et A. MONACO	11
Contribution à la connaissance de la composition corporelle du Merlan Poutassou (<i>Micromesistius poutassou</i> R., Gadiformes, Gadidae). Variations mensuelles des Protéines, des Lipides et de la teneur en eau des tissus. <i>A contribution to the understanding of the body composition of the blue whiting (Micromesistius poutassou Risso, Gadiformes, Gadidae). Monthly variations in the body content of Lipids, Proteins and water</i>	J. LUCENA, L. GARCIA et S. ZAMORA	15
Remarques sur les facteurs de répartition bathymétrique de deux Annélides Polychètes <i>Remarks on the factors influencing depth distribution in two polychaetous annelids</i>	M. BHAUD et C. LE BOUTEILLER-BOUGNOL	19
Loi de comportement d'un film chaud en régime quasi-isotherme <i>Law of a hot film under roughly isothermic conditions</i>	J.C. MAGENHAM	29
Cycle biologique d'un Copépode harpacticoïde des vases terrigènes côtières de Banyuls-sur-Mer : <i>Cleto-des pusillus</i> (Sars) <i>Life history of a harpacticoid Copepod of subtidal muds of Banyuls-sur-Mer</i>	J. SOYER	35
Etude des effets toxiques et des adaptations cellulaires après l'action d'un défoliant, le 2-4-5 T, sur le Dinoflagellé marin <i>Prorocentrum micans</i> E, en culture <i>A study of the toxic effects of 2-4-5 T and subsequent cellular recovering in a free-living marine Dinoflagellate Prorocentrum micans E</i>	F. de BILLY et M.O. SOYER	45
Les mécanismes de recrutement chez les Métazoaires parasites et leur interprétation en termes de stratégies démographiques <i>Mechanisms of recruitment in parasiti Metazoa and their interpretation in terms of demographic strategy</i>	C. COMBES	55
Dispersion, âge chronologique et âge physiologique d'une population marquée d' <i>Aedes (O.) cataphylla</i> Dyar, 1916 (Diptera, Culicidae) <i>Dispersion, chronologic and physiologic age of a marked population of Aedes (O.) cataphylla Dyar, 1916 (Diptera, Culicidae)</i>	H. CROSET, D. ARNAUD, EGUILVARD et A. GABINAUD	65
Etude descriptive du développement de l'œuf d' <i>Asterina</i> (Echinoderme, Astéride). Son intérêt en embryologie expérimentale <i>Descriptive study of the development of the egg of Asterina (Echinoderm, Asterida). Its significance for experimental embryology</i>	H.J. MARTHY	75
Cycle saisonnier et distribution verticale de <i>Labidostoma luteum</i> Kramer 1879, espèce parthenogénétique, dans une charmaie à Mercuriale (Brunoy, France) <i>Seasonal cycle and vertical distribution of Labidostoma luteum Kramer 1870, a parthenogenetic species in a hornbeam-plantation</i>	M. BERTRAND	81
Analyses d'ouvrages. <i>Book Reviews</i>		87

Analysé dans / indexed in : Current Contents (série "Agriculture, Biology and environmental Sciences"), Biological Abstracts, Zoological Record, Bulletin signalétique du CNRS, Aquatic Sciences and Fisheries Abstracts, Animal Behavioural Abstracts, Marine Science Contents Tables.