

ISSN 0240-8759

Vie et Milieu

Vol. 30 n° 3/4 - Sept. Déc. 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. BOUDOURESQUE (Marseille, France), P. BOUGIS (Paris, France), C. COMBES (Perpignan, France), C. DELAMARE DEBOUTTEVILLE (Paris, France), P. DRACH (Paris, France), C. DUBOUL-RAZAVET (Perpignan, France), J. FOREST (Paris, France), R. HESSLER (La Jolla, U.S.A.), A. IVANOFF (Paris, France), W. KÜHNELT (Vienne, Autriche), M. KUNST (Prague, Tchécoslovaquie), M. LAMOTTE (Paris, France), L. LAUBIER (Paris, France), P. LUBET (Caen, France), R. MARGALEF (Barcelone, 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 Odlet 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	Etmi S.p.a. , Via San Simpliciano 2, 20121 Milano
RÉP. FÉD. D'ALLEMAGNE	Kunst und Wissen , Wilhelmstrasse 4, Postfach 46, D - 7000 Stuttgart I
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	Editora 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.

RELATIONS ENTRE TROIS ESPÈCES DU GENRE *PHILOCHERAS* (CRUSTACEA, DECAPODA, CRANGONIDAE) AU COURS DU CYCLE ANNUEL

dans l'infralittoral meuble
de la région de Banyuls-sur-Mer (France)

Jean-Philippe LABAT

Laboratoire Arago, F - 66650 Banyuls-sur-Mer

CRANGONIDAE
STRUCTURE POPULATION
ANALYSE DES CORRESPONDANCES
RELATION INTERSPÉCIFIQUE

RÉSUMÉ. — La répartition de trois espèces de Crangonidae : *Philocheras monacanthus* (H.), *P. bispinosus* (H.), *P. trispinosus* (H.) est étudiée dans l'infralittoral de la région de Banyuls-sur-Mer (Pyrénées-Orientales, France) au cours de deux cycles annuels, en fonction de la structure biologique. Une analyse factorielle des correspondances est utilisée pour décrire les résultats. *P. bispinosus* s'oppose aux deux autres espèces. Ces dernières occupent globalement des zones différentes mais peuvent avoir une distribution sympatrique à certaines périodes. Plusieurs hypothèses sont envisagées quant à leurs relations.

CRANGONIDAE
POPULATION STRUCTURE
CORRESPONDENCE ANALYSIS
INTERSPECIFIC RELATIONSHIP

ABSTRACT. — The distribution of three species of Crangonidae : *Philocheras monacanthus* (H.), *P. bispinosus* (H.), *P. trispinosus* (H.) is studied in the infralittoral of the region of Banyuls-sur-Mer (Pyrénées-Orientales, France) during two annual cycles, as a function of biological structure. A correspondence analysis is used to describe the results. *P. bispinosus* is segregated spatially from the other two species. The latter usually occupy different zones but can have a sympatric distribution at certain periods. Several hypotheses are presented to explain this relationship.

1. INTRODUCTION

Le genre *Philocheras* (Decapoda, Caridea, Crangonidae) est principalement représenté dans les zones de sable et de vase sableuse de l'infralittoral de la région de Banyuls-sur-Mer (Méditerranée occidentale) par trois espèces : *P. monacanthus* (Holthuis, 1961), *P. bispinosus* (Hailstone, 1835) et *P. trispinosus* (Hailstone, 1835).

Ces trois espèces sont proches, tant d'un point de vue systématique qu'écologique. *P. monacanthus* a été décrite en 1961 par L.B. Holthuis; sa signalisation sur les

côtes méditerranéennes espagnoles (Zariquiez Alvarez, 1968) et françaises (Labat, 1974) est encore plus récente. C'est pourquoi elle ne peut être citée par les auteurs ayant travaillé antérieurement sur l'écologie benthique des substrats meubles de la région de Banyuls-sur-Mer ou le Golfe du Lion (Amouroux, 1974; Guille, 1970; Ledoyer, 1968; Picard, 1965).

Espèces épibenthiques, elles semblent tenir une place équivalente dans leurs liens trophiques, avec leurs proies et leurs prédateurs. Il convenait donc de préciser leurs interrelations spatiales et temporelles en fonction de la structure biologique des populations.

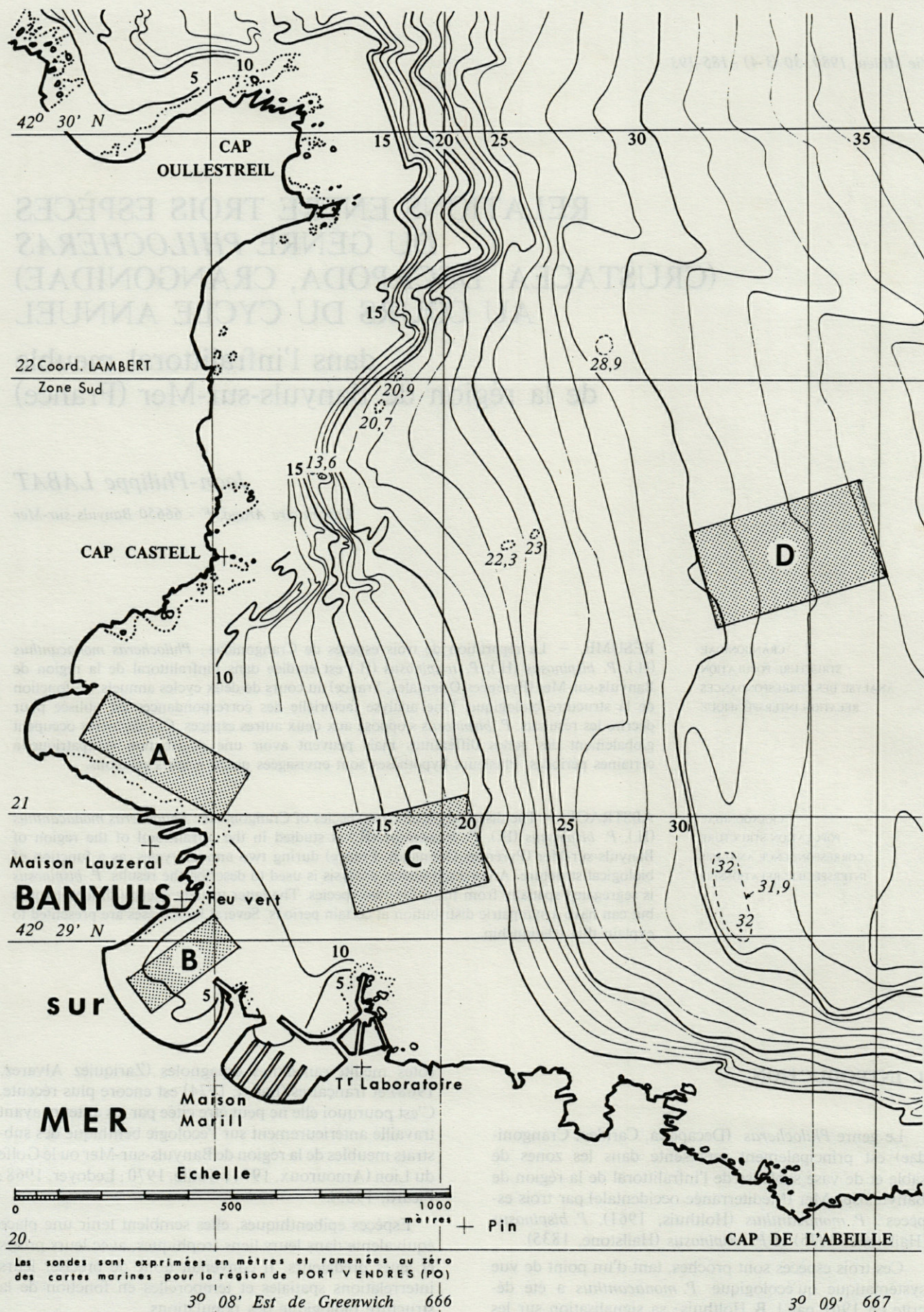


Fig. 1. — Localisation des zones de prélèvements dans la baie de Banyuls-sur-Mer (P.O.) France.
 Locality of the sampling zones in the bay of Banyuls-sur-Mer (P.O.) France.

2. MATÉRIEL ET MÉTHODES

2.1. Moyen de prélèvement

Le moyen de prélèvement est un microchalut rigide, d'une largeur de 0,85 m, avec un vide de maille de 5 mm pour le ventre et le dos; le fond est doublé de stramine 700 μ . Longueur approximative d'un trait : 250 à 300 m.

2.2. Zones de prélèvement

Les zones prospectées doivent permettre d'échantillonner dans les principales unités sédimentologiques et bionomiques de l'infralittoral meuble.

Quatre zones sont définies : trois dans les sables, une dans les vases sableuses. Pour les trois premières : une située dans les sables fins bien calibrés (SFBC), les deux autres dans deux zones de haut niveau : les sables fins et les sables moyens (Fig. 1).

Zone A : Baie des Elmes de 5 à 7 m de profondeur. Sédiment composé de 80 % de sable moyen (200 μ à 2 mm) et de 20 % de sable fin (40 μ à 200 μ).

Zone B : Baie de la plage de Banyuls, profondeur de 4 à 9 m : 20 % de sable moyen et 80 % de sable fin.

Zone C : Zone des sables fins bien calibrés (SFBC), profondeur 15 à 20 m au nord de l'Ile Grosse.

A, B, C se situaient dans la communauté à *Spisula subtruncata* (Guille, 1970).

Zone D : Zone de vase sableuse, profondeur de 32 à 35 m. La granulométrie 50 à 80 % de sédiment inférieur à 40 μ , 20 à 50 % de sables fins. Faciès de sables vaseux ou vases sableuses à *Nephtys hombergii* (Guille, 1970).

Ces quatre zones ont été prospectées à 16 périodes, d'octobre 1975 à septembre 1977. 64 prélèvements ont donc été dépouillés; dans 56 d'entre eux, des Crevettes des espèces considérées ont été trouvées (Tabl. I).

2.3. Matériel biologique

Nous avons pris en considération les comptages des trois espèces, séparées chacune en 5 unités biologiques, aisément distinguées par l'observation externe : juvéniles, mâles, femelles sans œufs, femelles grainées 1 (œufs au début de développement), femelles grainées 2 (œufs en fin de développement : yeux des larves visibles). La différenciation entre les sexes a été faite par l'observation de caractères sexuels secondaires, notamment des deux premières paires de pléopodes. Ceci ayant été réalisé pour les trois espèces, nous avons donc 15 « unités biologiques » (U.B.) par station.

Tabl. I. — Nombres d'individus (les 3 espèces additionnées) pris par prélèvement.

Numbers of individuals (three species combined) collected in each sample.

Dates \ Zones	A	B	C	D	Total
31 oct. 75	51	163	0	0	214
Janvier 76	82	252	9	0	343
Février .	137	88	27	66	318
Avril .	81	248	0	144	473
Mai .	223	239	43	179	684
Juillet .	224	120	5	23	372
Août .	1	1	1	5	8
Septembre .	22	11	0	0	33
Octobre .	85	85	0	0	170
Décembre .	84	184	25	5	298
Janvier 77	87	72	10	70	239
Avril .	329	492	188	38	1047
Mai .	279	272	21	28	600
Juillet .	461	529	22	17	1029
Août .	560	120	3	1	684
Septembre .	651	97	1	40	789
Total	3357	2973	355	616	7301

Nous utiliserons des abréviations codées pour les U.B. (Tabl. II).

Tabl. II. — Nombre d'individus pour chaque unité biologique. Les abréviations MJ, BJ, etc., sont celles des différentes unités biologiques.

Numbers of individuals in each biological unit. Abbreviations designate each biological unit.

	<i>P. monacanthus</i>	<i>P. bispinosus</i>	<i>P. trispinosus</i>	Total
Juveniles	MJ = 18	BJ = 32	TJ = 709	759
Mâles	MM = 665	BM = 362	TM = 2811	3838
Femelles	MF = 331	BF = 133	TF = 1808	2272
Femelles grainées 1	MFO = 92	BFO = 125	TFO = 130	347
Femelles grainées 2	MFY = 23	BFY = 26	TFY = 36	85
Total	1129	678	5494	7301

2.4. Analyse des résultats

Nous avons employé comme outil d'étude de ces résultats une analyse factorielle des correspondances (A.F.C.) (Benzecri *et al.*, 1973), telle qu'elle est décrite par Lebart et Fenelon, 1975. Pour le traitement, nous avons utilisé le programme Tabet-1, implanté dans la bibliothèque du C.I.T.I.M. (U.S.T.L. Montpellier). L'A.F.C. correspondait aux problèmes que nous posions et aux types de données que nous possédions : l'ensemble I des unités biologiques, l'ensemble J des stations,

l'ensemble K des Crevettes étudiées. Le tableau des données décrit les effectifs des classes de la partition induite sur K par l'application des caractères qualitatifs de J et de I (56 prélèvements $\times$ 15 unités biologiques).

Comme le précisent Blanc et Laurec (1976): « une structure n'existe qu'une fois la distance choisie ». L'A.F.C., par l'emploi de la distance du CHi-2, comparait des profils de prélèvement et des profils d'unités biologiques (U.B.). Elle « oubliait » pour la construction des nuages dans R^p et R^n les fréquences qui auraient fait entrer en ligne de compte un aspect quantitatif du prélèvement, peu compatible avec des résultats à l'utilisation d'un engin de capture traîné. Mais naturellement, chaque point est muni d'une masse proportionnelle à sa fréquence pour le calcul d'ajustement.

3. RÉSULTATS

Nous interpréterons les trois premiers axes factoriels non triviaux (Tabl. III).

L'axe 1 exprime l'opposition *P. bispinosus* / *P. monacanthus* + *P. trispinosus* et l'opposition zone D / zones A + B. Les stations C sont tirées, soit vers les D au pôle négatif, soit vers les A et B au pôle positif.

Tabl. III. — Valeurs propres et % d'explication des 3 premiers axes factoriels. Les % cumulés sont aussi donnés.

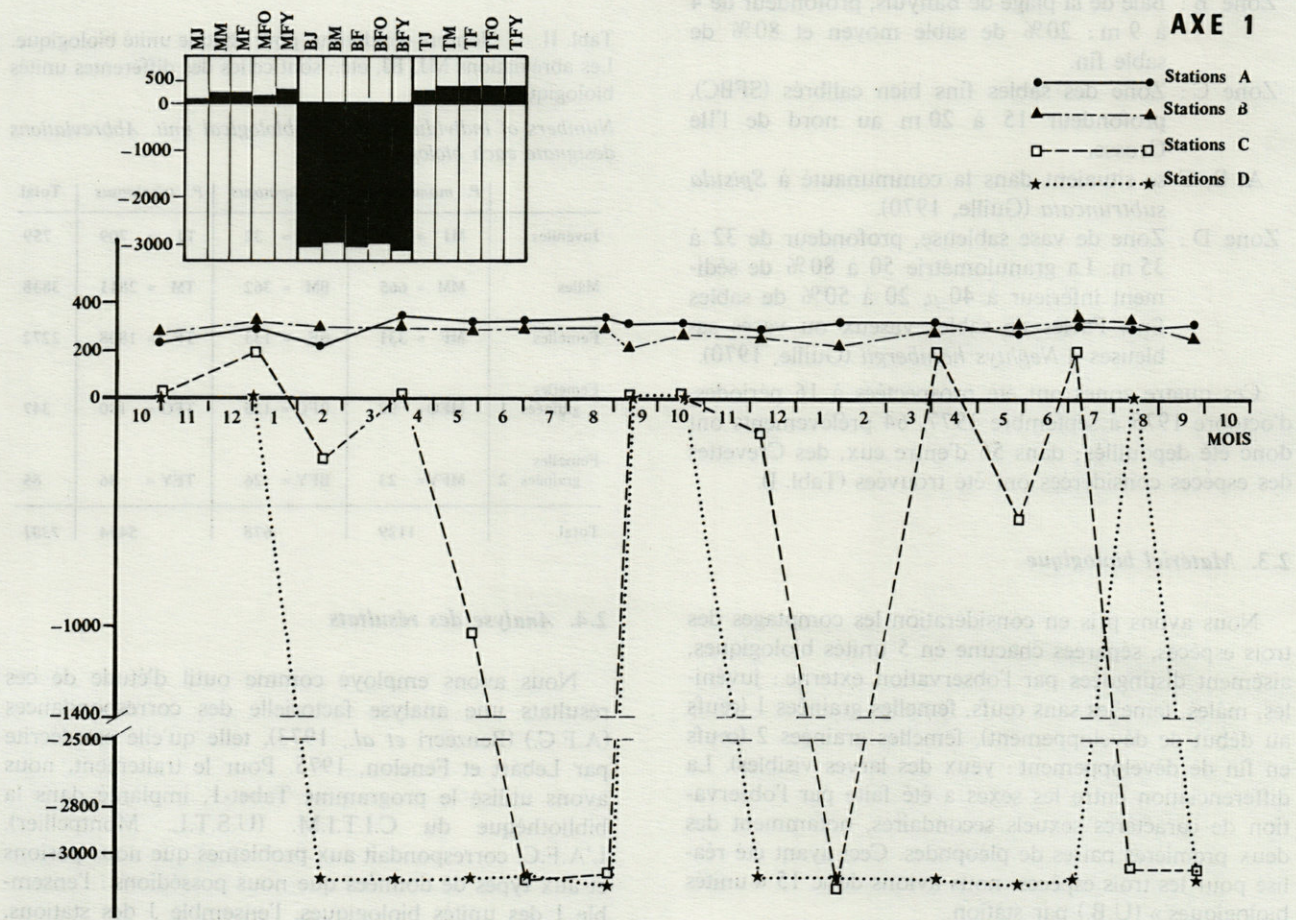
Eigenvalue and percentage explanation for each of the first three factorial axes. Accumulated percentage also shown.

	Valeurs propres	% d'explication	% cumulé
Axe 1	0.94457	44.622	44.622
Axe 2	0.51539	24.347	68.969
Axe 3	0.18783	8.873	77.842

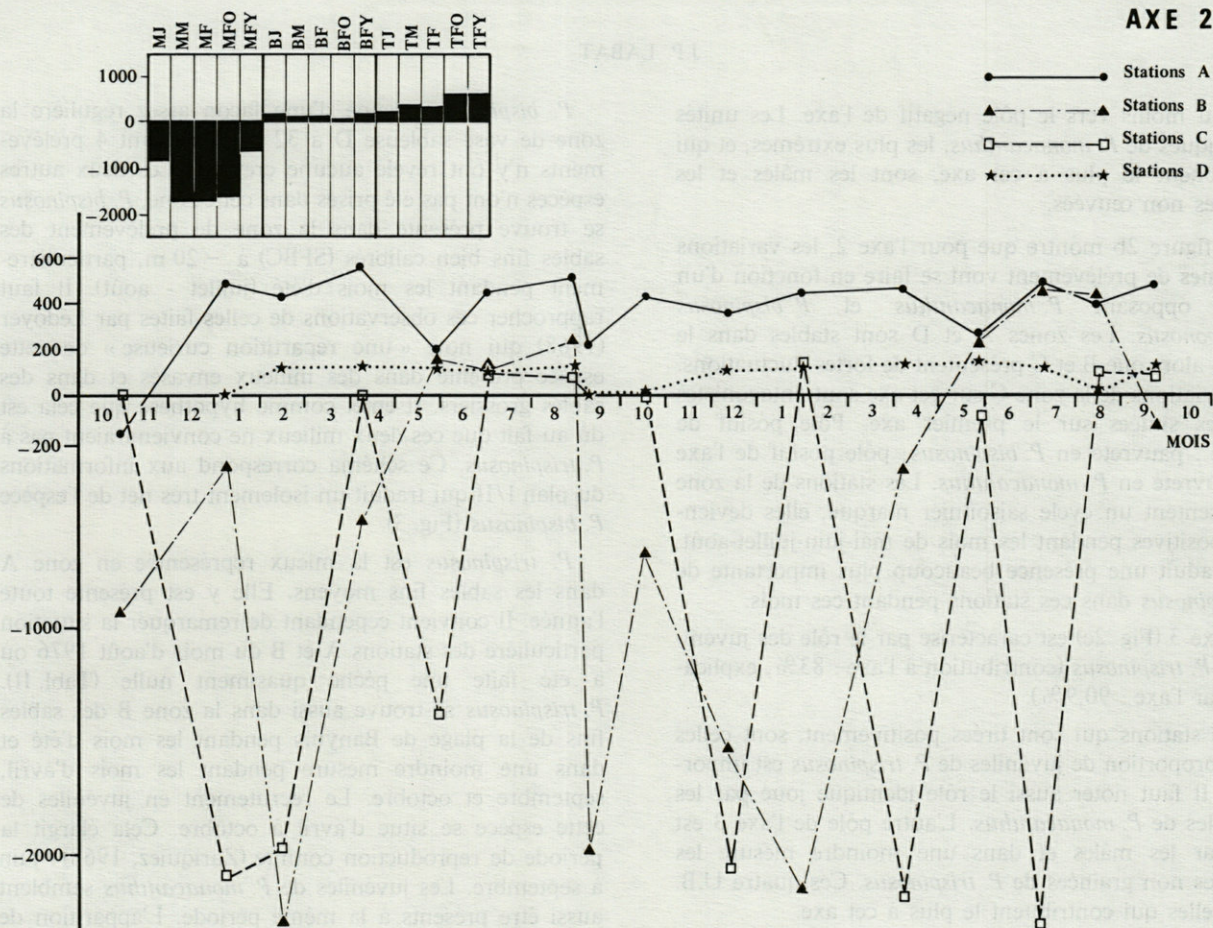
La figure 2a donne les valeurs sur l'axe 1 des 4 zones en fonction du temps. Les coordonnées des différentes U.B. y sont également représentées.

En règle générale, les stations C d'été sont tirées vers *P. bispinosus* - station D, quant à celles d'hiver ou de début de printemps, elles sont proches de *P. monacanthus* - station B. Il existe des exceptions à ceci, janvier 77 par exemple. L'instabilité de la zone C sur cet axe est due au changement de la composition spécifique au cours de la période étudiée.

L'axe 2 représente la variation des stations B associées à l'espèce *P. monacanthus*. Celles-ci sont réparties



AXE 2



AXE 3

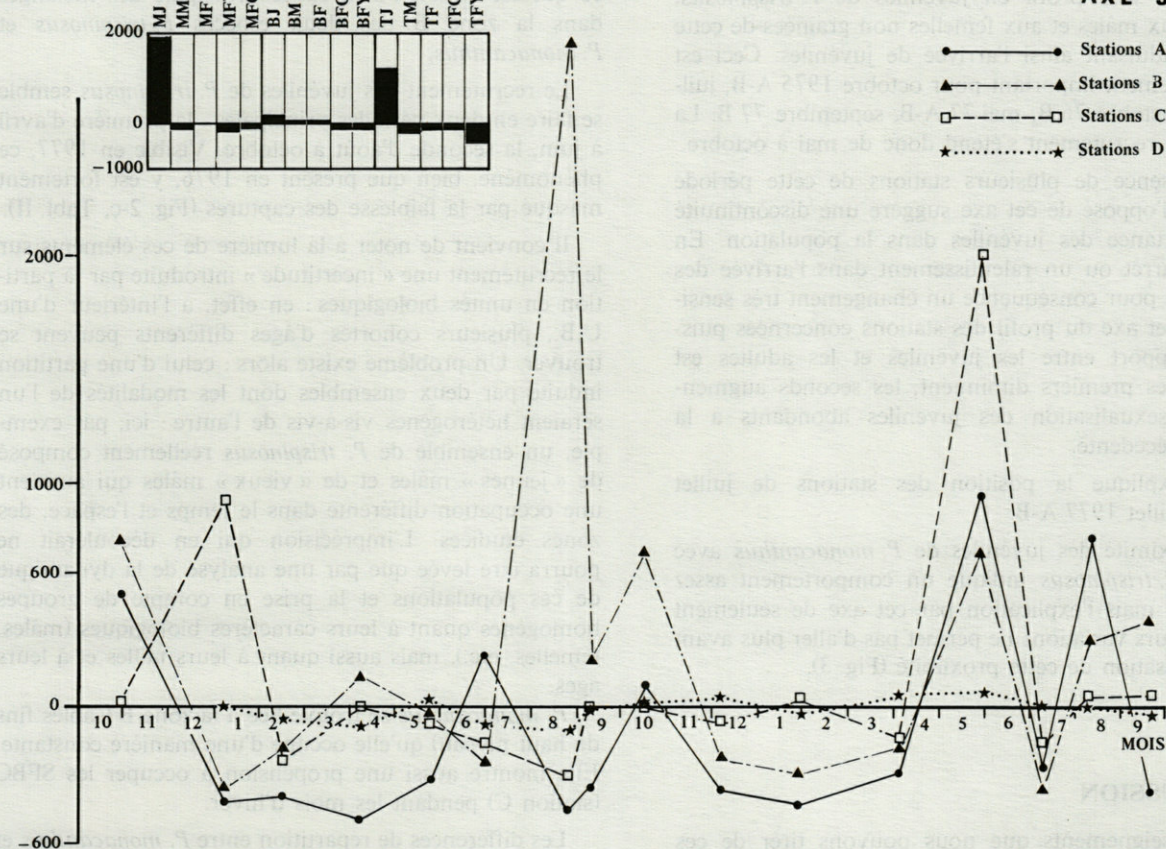


Fig. 2a,b,c. — Représentations en fonction du temps, des coordonnées des prélèvements sur les trois axes factoriels; en cartouches, coordonnées sur ces trois axes des unités biologiques.

Plots against time of the sampling coordinates on the first three factorial axes; inset: coordinates on these three axes of the biological units.

plus ou moins vers le pôle négatif de l'axe. Les unités biologiques de *P. monacanthus*, les plus extrêmes, et qui contribuent le plus à cet axe, sont les mâles et les femelles non œuvées.

La figure 2b montre que pour l'axe 2, les variations des zones de prélèvement vont se faire en fonction d'un profil opposant *P. monacanthus* et *P. bispinosus* *P. trispinosus*. Les zones A et D sont stables dans le temps, alors que B et C présentent de fortes fluctuations. Les variations de la zone C sur cet axe sont antagonistes à celles situées sur le premier axe. Pôle positif de l'axe 1 : pauvreté en *P. bispinosus*; pôle positif de l'axe 2 : pauvreté en *P. monacanthus*. Les stations de la zone B présentent un cycle saisonnier marqué, elles deviennent positives pendant les mois de mai-juin-juillet-août, ceci traduit une présence beaucoup plus importante de *P. trispinosus* dans ces stations pendant ces mois.

L'axe 3 (Fig. 2c) est caractérisé par le rôle des juvéniles de *P. trispinosus* (contribution à l'axe : 83 %, explication par l'axe : 90,9 %).

Les stations qui sont tirées positivement, sont celles où la proportion de juvéniles de *P. trispinosus* est importante. Il faut noter aussi le rôle identique joué par les juvéniles de *P. monacanthus*. L'autre pôle de l'axe 3 est tiré par les mâles et dans une moindre mesure les femelles non grainées de *P. trispinosus*. Ces quatre U.B. sont celles qui contribuent le plus à cet axe.

Les stations sont donc réparties en fonction de la richesse de leur profil en juvéniles de *P. trispinosus*, opposés aux mâles et aux femelles non grainées de cette espèce, traduisant ainsi l'arrivée de juvéniles. Ceci est particulièrement important pour octobre 1975 A-B, juillet 76 A, octobre 76 B, mai 77 A-B, septembre 77 B. La période de recrutement s'étend donc de mai à octobre.

La présence de plusieurs stations de cette période estivale à l'opposé de cet axe suggère une discontinuité de l'importance des juvéniles dans la population. En effet, un arrêt ou un ralentissement dans l'arrivée des juvéniles a pour conséquence un changement très sensible pour cet axe du profil des stations concernées puisque le rapport entre les juvéniles et les adultes est modifié : les premiers diminuent, les seconds augmentent par sexualisation des juvéniles abondants à la période précédente.

Ceci explique la position des stations de juillet 1976 B, juillet 1977 A-B.

La proximité des juvéniles de *P. monacanthus* avec ceux de *P. trispinosus* indique un comportement assez semblable, mais l'explication par cet axe de seulement 13 % de leurs variations ne permet pas d'aller plus avant dans l'utilisation de cette proximité (Fig. 3).

4. DISCUSSION

Les enseignements que nous pouvons tirer de ces résultats sont multiples. La figure 4 les synthétise.

P. bispinosus occupe d'une façon assez régulière la zone de vase sableuse D à 32 m, cependant 4 prélèvements n'y ont révélé aucune crevette. Les deux autres espèces n'ont pas été prises dans cette zone, *P. bispinosus* se trouve présente dans la zone de prélèvement des sables fins bien calibrés (SFBC) à - 20 m, particulièrement pendant les mois d'été (juillet - août). Il faut rapprocher ces observations de celles faites par Ledoyer (1968) qui note « une répartition curieuse » de cette espèce présente dans des milieux envasés et dans des sables grossiers. Il émet comme hypothèse que cela est dû au fait que ces deux milieux ne conviendraient pas à *P. trispinosus*. Ce schéma correspond aux informations du plan I/II qui traduit un isolement très net de l'espèce *P. bispinosus* (Fig. 3).

P. trispinosus est la mieux représentée en zone A dans les sables fins moyens. Elle y est présente toute l'année. Il convient cependant de remarquer la situation particulière des stations A et B du mois d'août 1976 où a été faite une pêche quasiment nulle (Tabl. II). *P. trispinosus* se trouve aussi dans la zone B des sables fins de la plage de Banyuls pendant les mois d'été et dans une moindre mesure pendant les mois d'avril, septembre et octobre. Le recrutement en juvéniles de cette espèce se situe d'avril à octobre. Cela élargit la période de reproduction connue (Zariquez, 1968) : juin à septembre. Les juvéniles de *P. monacanthus* semblent aussi être présents à la même période. L'apparition de jeunes de *P. trispinosus* se fait dans les stations A et B, ce qui est semble-t-il la cause principale des mélanges dans la zone B des deux espèces *P. trispinosus* et *P. monacanthus*.

Le recrutement des juvéniles de *P. trispinosus* semble se faire en deux périodes principales : la première d'avril à juin, la seconde d'août à octobre. Visible en 1977, ce phénomène, bien que présent en 1976, y est fortement masqué par la faiblesse des captures (Fig. 2-c, Tabl. II).

Il convient de noter à la lumière de ces éléments sur le recrutement une « incertitude » introduite par la partition en unités biologiques : en effet, à l'intérieur d'une U.B., plusieurs cohortes d'âges différents peuvent se trouver. Un problème existe alors : celui d'une partition induite par deux ensembles dont les modalités de l'un seraient hétérogènes vis-à-vis de l'autre : ici, par exemple, un ensemble de *P. trispinosus* réellement composé de « jeunes » mâles et de « vieux » mâles qui auraient une occupation différente dans le temps et l'espace, des zones étudiées. L'imprécision qui en découlerait ne pourra être levée que par une analyse de la dynamique de ces populations et la prise en compte de groupes homogènes quant à leurs caractères biologiques (mâles, femelles, etc.), mais aussi quant à leurs tailles et à leurs âges.

P. monacanthus se trouve liée à la zone B (sables fins de haut niveau) qu'elle occupe d'une manière constante. Elle montre aussi une propension à occuper les SFBC (station C) pendant les mois d'hiver.

Les différences de répartition entre *P. monacanthus* et *P. trispinosus* sont assez nettes quant aux relations avec

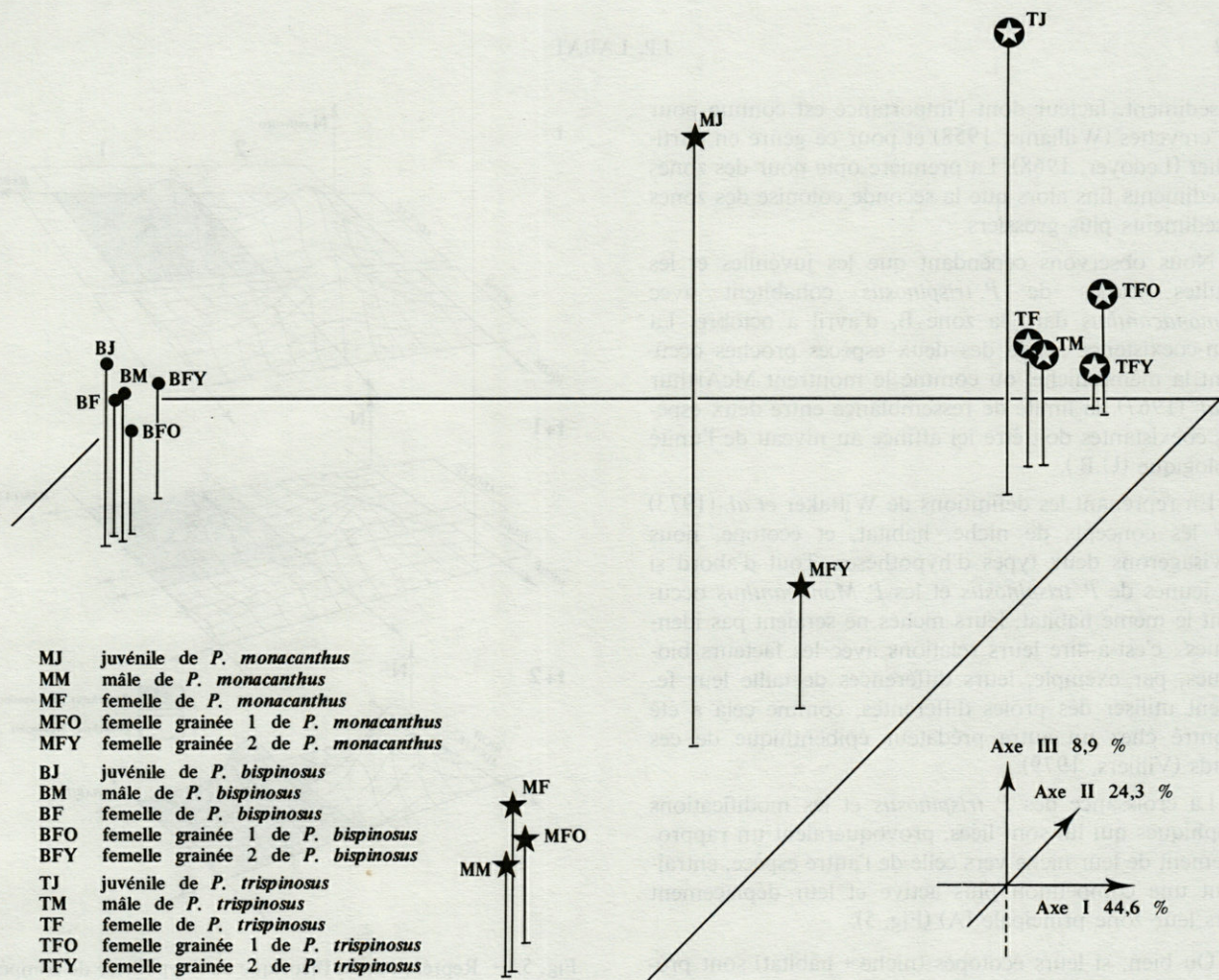


Fig. 3. — Représentation des unités biologiques dans l'espace des trois premiers axes factoriels.
 Spatial representation of the biological units on the first three factorial axes.

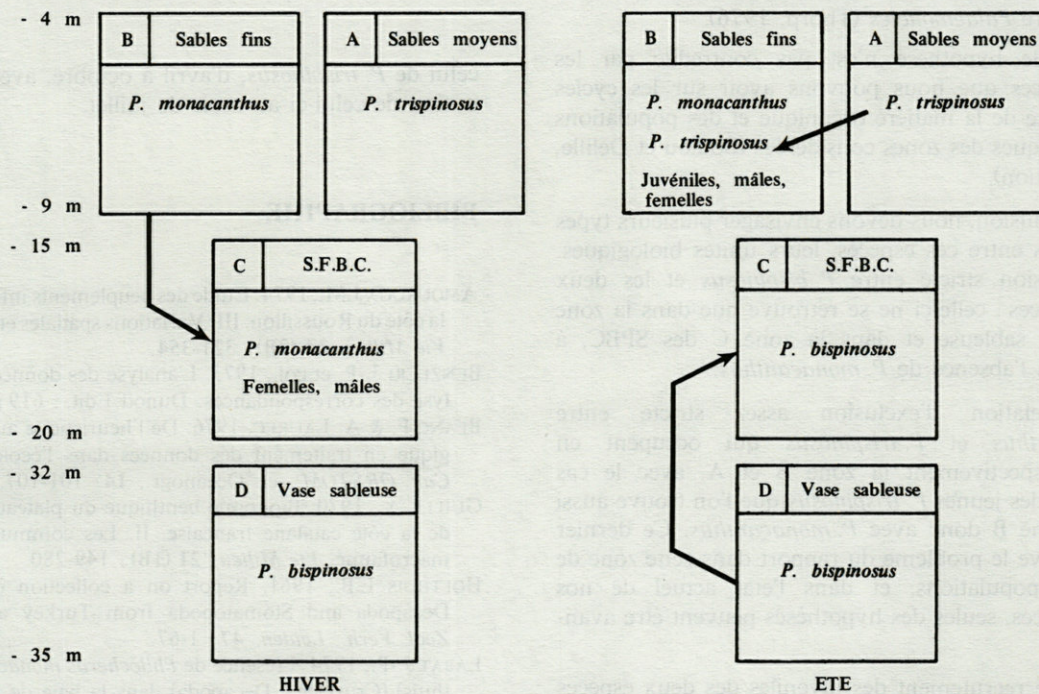


Fig. 4. — Schéma des répartitions des espèces pour les deux périodes les plus caractéristiques.
 Schema showing the distribution and movements of species for the two most characteristic periods.

le sédiment, facteur dont l'importance est connue pour les crevettes (Williams, 1958) et pour ce genre en particulier (Ledoyer, 1968). La première opte pour des zones à sédiments fins alors que la seconde colonise des zones à sédiments plus grossiers.

Nous observons cependant que les juvéniles et les adultes jeunes de *P. trispinosus* cohabitent avec *P. monacanthus* dans la zone B, d'avril à octobre. La non-coexistence stable des deux espèces proches occupant la même niche, ou comme le montrent McArthur *et al.* (1967), la limite de ressemblance entre deux espèces coexistantes doit être ici affinée au niveau de l'unité biologique (U.B.).

En reprenant les définitions de Wittaker *et al.* (1973) sur les concepts de niche, habitat, et écotpe, nous envisagerons deux types d'hypothèses. Tout d'abord si les jeunes de *P. trispinosus* et les *P. Monacanthus* occupent le même habitat, leurs niches ne seraient pas identiques : c'est-à-dire leurs relations avec les facteurs biotiques, par exemple, leurs différences de taille leur feraient utiliser des proies différentes, comme cela a été montré chez un autre prédateur épibenthique de ces fonds (Villiers, 1979).

La croissance des *P. trispinosus* et les modifications trophiques qui lui sont liées, provoqueraient un rapprochement de leur niche vers celle de l'autre espèce, entraînant une compétition plus active et leur déplacement vers leur zone principale (A) (Fig. 5).

Ou bien, si leurs écotopes (niche + habitat) sont proches, l'existence d'un niveau de ressource trophique élevé à un moment donné, peut autoriser une distribution sympatrique, le passage à une distribution allopatrique serait provoqué par une diminution des ressources trophiques, comme le montre Thorp chez des crevettes du genre *Palaemonetes* (Thorp, 1976).

Une telle hypothèse n'est pas contredite par les connaissances que nous pouvons avoir sur les cycles d'abondance de la matière organique et des populations méiobenthiques des zones considérées (Bodiou et Delille, en préparation).

En conclusion, nous devons envisager plusieurs types de relations entre ces espèces, leurs unités biologiques. Une exclusion stricte entre *P. bispinosus* et les deux autres espèces : celle-ci ne se retrouve que dans la zone D de vase sableuse et dans la zone C des SPBC, à - 20 m, en l'absence de *P. monacanthus*.

Une relation d'exclusion assez stricte entre *P. monacanthus* et *P. trispinosus* qui occupent en continu respectivement la zone B et A, avec le cas particulier des jeunes *P. trispinosus* que l'on trouve aussi dans la zone B donc avec *P. monacanthus*. Ce dernier point soulève le problème du rapport dans cette zone de ces deux populations, et dans l'état actuel de nos connaissances, seules des hypothèses peuvent être avancées.

Enfin, le recrutement des juvéniles des deux espèces des hauts niveaux est décrit et tout particulièrement

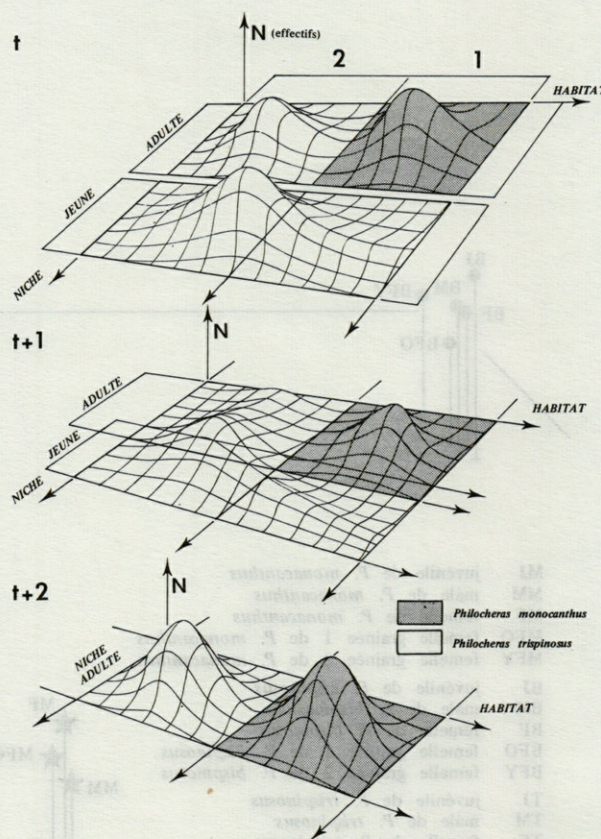


Fig. 5. — Représentation théorique de l'hypothèse de compétition interspécifique en fonction de la croissance de l'espèce *P. trispinosus*.

Theoretical representation of the hypothesis of interspecific competition as a function of growth in the species *P. trispinosus*.

celui de *P. trispinosus*, d'avril à octobre, avec une diminution de celui-ci au mois de juillet.

BIBLIOGRAPHIE

- AMOUROUX J.M., 1974. Etude des peuplements infralittoraux de la côte du Roussillon. III. Variations spatiales et saisonnières. *Vie Milieu*, **24** (2B) : 321-354.
- BENZECRI J.-P. et col., 1973. L'analyse des données. II. L'analyse des correspondances. Dunod Edit. : 619 p.
- BLANC F. & A. LAUREC, 1976. De l'heuristique au thaumaturgique en traitement des données dans l'écologie marine. *Cah. ORSTOM*, sér. Océanogr., **14** : 101-107.
- 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.
- HOLTHUIS L.B., 1961. Report on a collection of Crustacea Decapoda and Stomatopoda from Turkey and Balkans. *Zool. Verh., Leiden*, **47** : 1-67.
- LABAT J.-P., 1974. Présence de *Philocheras monacanthus* (Holthuis) (Crustacea, Decapoda) dans la baie de Banyuls-sur-Mer (Pyrénées-Orientales). *Vie Milieu*, **24** (3A) : 519-522.

- LEBART L. & J.-P. FENELON, 1975. Statistique et informatique appliquées. 3^e édition. Dunod Edit., 439 p.
- LEDOYER M., 1968. Ecologie de la faune vagile des biotopes méditerranéens accessibles en scaphandre autonome (IV) Synthèse de l'étude écologique. *Rec. Trav. Stn. Mar. Endoume*, **44** (60) : 125-295.
- MCARTHUR R.M. & R. LEVINS, 1967. The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. *Amer. natur.*, **101** (921) : 377-385.
- PICART J., 1965. Recherches qualitatives sur les biocénoses marines des substrats meubles dragables dans la région marseillaise. *Rec. Trav. Stn. Mar. Endoume*, **52** (36) : 1-160.
- THORP J.-H., 1976. Interference competition as a mechanism of coexistence between two sympatric species of the grass shrimp *Palaemonetes* (Decapoda, Palaemonidae). *J. Exp. mar. Ecol.*, **25** : 19-35.
- VILLIERS L., 1979. Contribution à l'étude de la nutrition et de ses aspects énergétiques chez les formes juvéniles de *Del-tentosteus quadrimaculatus* (Valenciennes) (Pisces : Gobiidae). Thèse de 3^e cycle, Univ. P. et M. Curie, 175 p.
- WHITTAKER R.-H., LEVIN & R.B. ROOT, 1973. Niche, habitat and ecotope. *Amer. natur.*, **107** (955) : 921-338.
- WILLIAMS A.B., 1958. Substrates as a factor in shrimp distribution. *Limnology and Oceanography*, **3** (3) : 283-290.
- ZARIQUIEY ALVAREZ R., 1968. Crustaceos Decapodos Ibericos. *Investigacion pesq.*, **32** : 1-510.

Accepté le 21 décembre 1980

REMARQUES D'ORDRE BIOGÉOGRAPHIQUE ET ÉCOLOGIQUE SUR L'AVIFAUNE MÉDITERRANÉENNE (*)

Philippe LEBRETON et Jean-Paul LEDANT

Centre Ornithologique Rhône-Alpes,
Université Lyon I, 69622 Villeurbanne Cedex

MÉDITERRANÉE
AVIFAUNE
BIOGÉOGRAPHIE
ÉCOLOGIE

RÉSUMÉ. — Une étude de la distribution de 294 espèces aviennes nidificatrices dans six terres (Maghreb, Espagne, France, Italie, Grèce, Turquie) et six îles (Baléares, Corse, Sardaigne, Sicile, Crète et Chypre) du biome méditerranéen montre que les terres comptent en moyenne 200 espèces, les îles 108 espèces seulement; 43 espèces sont présentes sur l'ensemble du domaine considéré. Une relation linéaire existe entre le nombre d'espèces aviennes et le logarithme de la surface considérée (de 5 000 à 500 000 km²). L'analyse multivariée permet d'apprécier les affinités des douze entités territoriales et fait ressortir l'importance de deux gradients, l'un longitudinal (du Maghreb à la Turquie), l'autre insulaire/continental (de Chypre à la Turquie); la péninsule italienne constitue le centre de gravité de cette distribution. Les Fauvettes du genre *Sylvia* permettent une bonne analyse du biome, mais l'on peut s'adresser aussi à des groupes sédentaires (Pics, Perdrix, Alouettes, Mésanges et Sittelles...) pour mieux caractériser chacun des territoires. Une large discussion est présentée, relative au phénomène d'insularité qui retentit sur la distribution des types fauniques, les spectres écologiques et systématiques, les restrictions spécifiques et les élargissements de distribution, les aptitudes migratoires et les biomasses, bref, l'ensemble des caractères définissant les « stratégies insulaires » au sein du biome méditerranéen.

MEDITERRANEAN AREA
AVIFAUNA
BIOGEOGRAPHY
ECOLOGY

ABSTRACT. — A study of the distribution of 294 species of breeding birds in six mainland areas (Maghreb, Spain, France, Italy, Greece, Turkey) and six islands (Balearic Islands, Corsica, Sardinia, Sicilia, Crete, Cyprus) of the Mediterranean biome, shows that the mainland numbers 200 species on an average, the island 108 species only; 43 species occur on the whole of the studied area. There is a linear relationship between the number of bird species and the logarithm of the area concerned (from 5000 to 500 000 sq.km.). The multivariate analysis not only enables us to appreciate the affinities between the twelve territorial entities, but it also emphasizes the importance of two gradients, one longitudinal (from the Maghreb to Turkey), the other insular vs. continental (from Cyprus to Turkey); the Italian peninsula forms the centre of gravity of this distribution. The warblers of the genus *Sylvia* allow a good analysis of the biome, but one can also turn to sedentary groups (Woodpeckers, partridges, larks, tits, nuthatches...) in order to understand each of the territories better. A general discussion is presented, dealing with the phenomenon of insularity which bears upon the distribution of faunal types, ecological and systematic spectra, specific restrictions and extensions of distribution, migratory aptitudes and biomasses, in short, the whole of the characteristics defining "insular strategies" within the Mediterranean biome.

(*) Version révisée de la communication présentée lors du Séminaire international sur l'Avifaune algérienne, tenu en juin 1979 à El Harrach (Algérie).

I. INTRODUCTION

En 1959 se tenait à Banyuls, sous l'égide du C.N.R.S., un Colloque international consacré au peuplement animal des îles de la Méditerranée et au problème de l'insularité. Fait symptomatique, aucune communication ne fut présentée concernant les oiseaux, groupe systématique alors peu étudié en Europe méridionale. Vingt ans plus tard, la situation a heureusement évolué, l'ornithologie ayant définitivement acquis droit de cité parmi les disciplines naturalistes.

Le présent travail est donc un essai d'utilisation de nos connaissances avifaunistiques actuelles pour une meilleure compréhension biogéographique et écologique de la région méditerranéenne. De celle-ci, diverses définitions ont été données : pour le géographe, il s'agit étymologiquement parlant, des terres entourant, ou situées dans une mer elle-même placée... au milieu des terres; pour le climatologue, l'aire méditerranéenne est soumise en été à une sécheresse accusée, par la conjonction d'un maximum thermique et d'un minimum pluviométrique; pour le botaniste, la végétation méditerranéenne est constituée de plantes sclérophylles (feuillus ou résineux : olivier, chêne vert, genévrier de Phénicie, pin d'Alep...), au feuillage persistant et/ou aromatique, témoignant d'une véritable accommodation biochimique à la sécheresse. De même le zoologiste peut faire appel à diverses espèces – ou groupes d'espèces – indicatrices, l'intégration de ces diverses données, d'ordre abiotique ou biotique, permettant seule d'aboutir pleinement à la notion de *biome méditerranéen*.

II. PARTIE EXPÉRIMENTALE

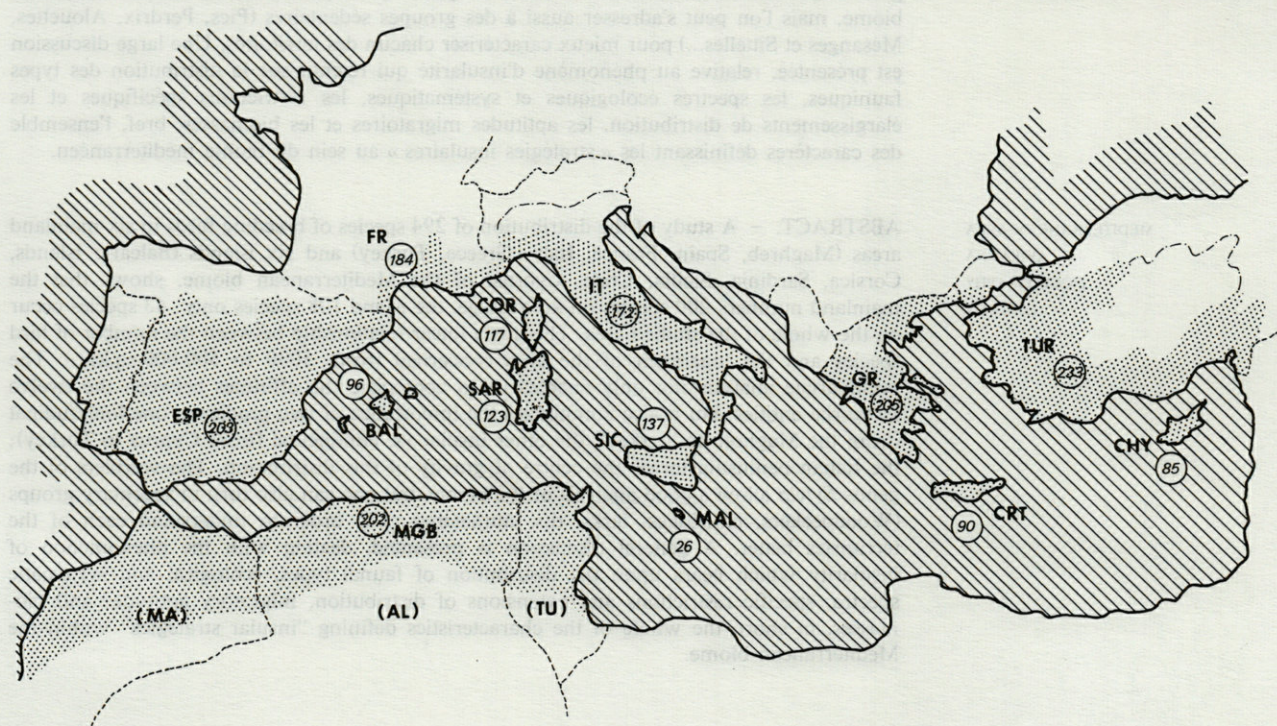
1. Domaine d'étude

La délimitation du biome méditerranéen a été faite en s'adressant aux données classiques des bioclimatologues et phytogéographes (Emberger, 1971; Gaussen, 1968; Ozenda, 1979). Les surfaces aquatiques sont de l'ordre de 3 millions de km², les surfaces terrestres (îles comprises) occupant 1,8 millions de km² environ. Le tableau I et la carte résument diverses variables relatives aux 12 secteurs méditerranéens retenus pour notre étude. Les valeurs présentées et les listes avifaunistiques ne concernent évidemment que la fraction méditerranéenne des pays envisagés (carte). On constate l'importance prise par les îles et par les péninsules. Compte tenu de leur faible surface, les îles de Malte et de Port-Cros ne sont envisagées qu'à titre complémentaire.

2. Matrice de données

Bien que nos connaissances puissent être encore localement améliorées, on peut penser que nous disposons déjà d'un inventaire qualitatif relativement satisfaisant de l'avifaune des grands secteurs méditerranéens, îles comprises.

Ainsi Blondel et Frochot (1976) estiment-ils que « la précision des chiffres est de l'ordre de 5%... en l'état actuel de nos connaissances sur la distribution des Oiseaux nicheurs de France ». Nous pensons même que la



Région méditerranéenne; les chiffres donnent le nombre d'espèces d'oiseaux dans chaque secteur.

Map of the mediterranean area with the number of bird species in each territory.

Tabl. I. — Paramètres généraux des secteurs méditerranéens étudiés.

Geographical data about the Mediterranean area.

	Espagne	France	Italie	Grèce	Turquie	Maghreb	Baléares	Corse	Sardaigne	Sicile	Crète	Chypre	Malte	Port-Cros
Surface A (km ²)	300 000	50 000	200 000	110 000	450 000	580 000	5 010	8 720	24 100	25 700	8 330	9 250	316	7
Ville-type	Valence	Marseille	Naples	Athènes	Smyrne	Alger	Palma	Ajaccio	Cagliari	Palerme	Héraklion	Kyrénia	Valletta	Port-Cros
<i>t</i> ⁰ C janvier	10,4	5,5	8,5	9,3	8,6	10,3	10,1	7,7	9,3	11,9	12,2	12,5	12,3	—
<i>t</i> ⁰ C estivale	24,4	23,3	23,8	27,6	27,6	25,1	24,5	22,2	24,4	25,6	26,5	27,6	26,0	—
Pmm annuelle	464	546	922	402	695	691	447	672	432	512	426	534	640	—
Pmm juillet	8	11	16	6	3	2	5	10	3	2	1	1	2	—
Longitude moyenne (°Est)	- 3	5	13	28	32	0	3	9	9	14	25	33	14,5	6,4
Latitude moyenne (°Nord)	39	43	42	38	38	34	39	42,3	40	37,5	35,3	35,3	35,9	43,0
Point culminant (m)	3478	3046	2914	2917	3726	4165	1445	2710	1834	3340	2456	1953	—	—
Densité humaine (habitants/km ²)	67	100	170	70	50	52	101	32	62	190	55	68	1000	—
Nombre d'espèces aviennes S	203	184	172	205	233	202	96	117	123	137	90	85	26	25
Ordonnées factorielles (unités arbitraires)	F 1	- 5,3	+ 0,9	- 1,2	+ 37,6	+ 86,9	+ 1,9	- 57,2	- 56,5	- 46,0	- 27,9	- 33,8	- 30,6	—
	F' 1	+ 25,5	+ 14,5	- 4,0	+ 14,0	+ 44,0	+ 52,5	- 52,5	- 54,5	- 42,0	- 22,0	- 60,0	- 69,5	—
	F 2	- 48,9	- 19,1	+ 5,9	+ 18,5	+ 25,4	- 71,5	+ 18,3	+ 21,4	+ 14,6	+ 4,5	+ 52,2	+ 68,0	—
	F' 2	- 31,0	- 13,0	+ 4,0	+ 39,5	+ 80,0	- 49,0	- 27,0	- 24,5	- 22,0	- 15,5	+ 14,0	+ 27,5	—
	F 3	- 2,0	+ 48,3	+ 50,4	+ 18,4	- 17,3	- 51,3	- 11,4	+ 13,7	- 2,9	+ 16,9	- 41,1	- 60,3	—

précision est ici meilleure que 5% ; dans le cas de la Corse, par exemple, trois sources indépendantes appuient cet optimisme ; Blondel et Frochot notent 119 espèces nicheuses ; la compilation de l'Atlas des Oiseaux nicheurs de France (Yeatman, 1976) donne 121 espèces (nicheurs « certains » + « probables ») ; notre propre compilation nous a conduits à adopter la valeur de 117 espèces. Même si les mêmes espèces ne figurent pas dans cette imprécision de $\pm 2\%$, il n'en demeure pas moins que nous disposons dès à présent d'une matrice de données dont *aucun* autre groupe animal, voire végétal, n'offre l'équivalent.

Comme document de base, nous avons choisi le « Field Guide » de Heinzel *et al.* (1972), seul ouvrage de terrain ayant l'avantage d'une couverture homogène des connaissances ; ses données ont été recoupées et complétées le cas échéant grâce aux traités de Heim de Balsac (1936), Heim de Balsac et Mayaud (1962), Etchecopar et Hue (1964), Yeatman (1976), et aux travaux de Besson (1975), Le Grand (1978), Sultana *et al.* (1975). Nous avons également fait appel aux données, parfois inédites d'observateurs locaux (notamment M. Thevenot, pour le Maroc) ou nos propres observations (Maghreb, Crète, Corse...). La liste des Oiseaux nicheurs de Malte nous a été aimablement communiquée et commentée par J. Sultana, Président de la Société Ornithologique de Malte ; nous devons celle des Oiseaux de Port-Cros à J. Blondel et D. Dubray, Laboratoire de Systématique et d'Ecologie méditerranéennes, Montpellier. La nomenclature française ici utilisée est conforme à celle du Guide de Peterson *et al.* (1967) où figurent également le nom scientifique latin et le nom vernaculaire en plusieurs langues étrangères. L'appellation « Goéland leucophaea », *Larus cachinans*, désigne le Goéland argenté méditerranéen (*Larus argentatus michaelisii*), élevé au rang d'es-

pèce autonome (cf. Devillers, 1977, *Gerfaut*, 67 : 171-200). La Sittelle kabyle est *Sitta ledanti* Vieilliard, 1976.

3. Catégories biologiques

En ce qui concerne les *types fauniques* nous avons adopté, en les regroupant, les catégories de Voous (1960) :

Ubiquiste : Cosmopolite + Paléarctique + Holarctique + Vieux monde + Paléo-Montagnard + Paléo-Xéro-Montagnard + Paléo-Xérique + Arctique.

Allogène : Asiatique + Ethiopien + Indo-Africain + Européo-Turkestanien + Européen.

Méditerranéen s.l. : Méditerranéen s.s. + Turkesto-Méditerranéen + Mongolo-Thibétain + Sarmatique.

Pour les *catégories écologiques*, nous avons distingué : les Oiseaux de mer (ex. : Goéland leucophaea ou Puffin des Anglais), les Oiseaux d'eau douce (ex. : Canard colvert ou Martin-Pêcheur), les Oiseaux saxicoles (ex. : Merle bleu ou Grand Corbeau), les Oiseaux stepiques (ex. : Alouette calandrelle ou Grande Outarde), les Oiseaux « buissonniers », inféodés aux strates buissonnantes et arbustives (cas du maquis et/ou de la garrigue) (ex. : Fauvette mélanocéphale ou Perdrix chukar); les Oiseaux forestiers (ex. : Pic épeiche ou Pinson des arbres). Dans la rubrique « Mixtes et indéterminés » s'inscrivent des espèces à biotopes multiples, ou particuliers (ex. : Faucon crécerelle, Moineau domestique, Grand Cormoran, Bergeronnette grise).

Migrateurs et sédentaires : ces deux catégories extrêmes, respectivement cotées 0 et 1 (0,5 pour les cas intermédiaires ou douteux), sont à l'origine de l'*Indice de Sédentarité* des diverses espèces constituant une avi-

faune. Nous avons utilisé à cet effet les cartes de Heinzel *et al.* (1972) qui, concernant plus l'espèce que les individus, donnent certainement une image sous-estimée du phénomène. De même la biomasse moyenne d'un peuplement est la moyenne arithmétique des biomasses individuelles des espèces constitutives, tirées des ouvrages généraux de Geroudet (1946-78). *L'indice d'Amplitude Géographique* s'exprime en considérant le nombre de secteurs (en absolu, ici 12, ou en pourcentage) occupés par une espèce; pour une avifaune comprenant n espèces, la moyenne est calculée et exprimée en pourcentage. Un indice élevé correspond à des espèces ou à des peuplements « généralistes », ou ubiquistes, un indice faible à des espèces localisées. Le tableau II rassemble les divers paramètres biologiques des secteurs envisagés.

4. Traitement des données

Les coefficients d'affinité ont été calculés selon Sørensen : $J\% = 100 (2c/a + b)$, où c est le nombre d'espèces en commun entre deux secteurs possédant respectivement a et b espèces.

Les écarts-types, coefficients de corrélation, droites de régression, épreuves de sécurité... ont été calculés par les formules usuelles. Les calculs d'analyse factorielle des

correspondances ont été effectués au Centre de Calcul Interuniversitaire de Lyon/Saint-Etienne, à partir de programmes du Laboratoire de Biométrie de l'Université de Lyon-I, que nous remercions ici de son obligeance.

III. LISTES ET RICHESSES SPÉCIFIQUES

Le nombre d'espèces (aviennes) est un indicateur de la richesse des biocénoses et, via la notion de niche écologique, de la diversité des milieux eux-mêmes.

1. Modes de distribution

La région méditerranéenne en son ensemble abrite un total de 294 espèces aviennes nidificatrices, différemment représentées dans les 6 « terres » et les 6 principales îles. L'examen de la matrice 12×294 , trop volumineuse pour être reproduite ici, montre que :

— Sur ces 294 espèces, 43 sont présentes dans l'ensemble des 12 secteurs. Se trouvent ici confondus des ubiquistes notoires, également présents dans le biome médio-européen (Grèbe castagneux, Faucon crécerelle,

Tabl. II. — Paramètres avifaunistiques des secteurs méditerranéens étudiés.
Avifaunistic data about the Mediterranean area.

	Méditerranée	Espagne	France	Italie	Grèce	Turquie	Maghreb	Moyenne des terres	Baléares	Corse	Sardaigne	Sicile	Cyète	Cypr	Moyenne des îles	Malte	Port-Croix
Nombre d'espèces aviennes S	294	203	184	172	205	233	202	200 ± 21	96	117	123	137	90	85	108 ± 21	26	25
Biomasse $\bar{B}_i$ (g)	561	476	280	260	488	569	618	538* (± 13%)	411	311	461	393	421	379	396 (± 13%)	152	159
Types fauniques (%)																	
Ubiquistes	48,9	54,7	57,6	58,1	56,1	52,8	50,5	55,0 ± 2,9	49,0	57,3	55,3	57,7	47,8	49,4	52,8 ± 4,5	35	52
dont paléarctiques	22,6	24,7	27,2	28,5	27,3	24,5	21,3	25,6 ± 2,6	23,9	28,1	24,4	27,7	23,3	23,5	25,1 ± 2,2	4	28
Allogènes	33,8	24,4	27,2	26,7	25,7	29,4	28,5	27,0 ± 1,8	27,4	22,2	23,1	24,8	25,6	27,4	25,1 ± 2,2	31	20
dont	—	—	9,2 ⁽¹⁾	—	—	4,9 ⁽²⁾	3,9 ⁽³⁾	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Méditerranéens s.l.	19,9	19,4	14,1	13,9	12,4	17,0	19,0	16,0 ± 2,9	21,6	18,9	20,0	16,1	24,4	23,2	20,7 ± 3,0	27	16
dont Médit. s. s.	10,9	8,9	5,9	5,7	7,8	6,8	9,9	7,5 ± 1,7	10,4	10,2	8,9	6,6	11,1	10,6	9,6 ± 1,7	12	12
Types écologiques (%)																	
Oiseaux de mer	5,1	4,9	3,3	3,5	4,4	3,5	4,5	4,0 ± 0,7	7,3	6,8	6,5	3,6	4,5	4,7	5,6 ± 1,5	15	12
Oiseaux d'eau douce	22,9	22,7	21,2	19,8	21,5	23,2	21,3	21,6 ± 1,2	14,6	16,2	17,9	21,2	13,3	11,8	15,8 ± 3,4	8	0
Oiseaux saxicoles	10,2	11,8	12,0	11,6	11,2	10,3	12,4	11,6 ± 0,7	10,4	9,4	14,6	12,4	15,6	16,5	13,2 ± 2,9	8	16
Oiseaux steppiques	12,0	7,9	8,7	8,7	7,8	12,0	11,9	9,5 ± 1,9	11,9	7,7	8,1	8,0	11,1	5,9	8,8 ± 2,3	15	36
Oiseaux buissonniers	13,0	11,3	12,0	9,3	11,2	12,4	12,4	11,4 ± 1,2	12,4	13,7	11,4	10,9	17,8	15,3	13,6 ± 2,6	12	0
Oiseaux forestiers	18,2	21,2	25,0	28,5	23,4	18,0	17,3	22,2 ± 4,3	18,8	24,8	19,5	23,4	12,2	17,6	19,4 ± 4,5	19	24
Mixtes ou indéterminés	18,8	20,4	17,4	17,0	20,5	20,5	20,3	19,3 ± 1,7	25,0	21,4	21,9	23,4	25,6	28,2	24,3 ± 2,5	23	12
Types systématiques (%)																	
Passereaux	47,6	47,3	53,3	56,3	49,3	49,8	44,1	50,0 ± 4,3	50,0	57,3	49,6	54,0	58,9	51,8	53,6 ± 3,9	69	64
Alaudidés	3,1	3,4	2,4	2,9	2,9	3,4	4,0	3,2 ± 0,6	5,2	2,6	3,3	3,6	3,3	4,7	3,8 ± 1,0	3,8	0
Sylviidés	9,2	8,9	9,8	11,0	8,3	8,2	8,4	9,1 ± 1,1	10,4	11,1	8,1	10,2	12,2	8,2	10,0 ± 1,6	19,2	16,0
Rapaces diurnes	10,9	11,3	8,7	9,9	12,2	10,7	13,4	11,0 ± 1,7	12,5	11,1	13,0	11,7	11,1	10,6	11,7 ± 0,9	7,7	12,0
Rapaces nocturnes	2,0	3,0	3,3	3,4	2,9	2,1	3,0	3,0 ± 0,5	4,2	2,6	2,4	4,4	3,3	3,5	3,4 ± 0,8	3,9	4,0
Gallinacés	3,1	1,5	2,2	1,7	1,5	1,7	2,0	1,8 ± 0,3	2,0	0,9	1,6	1,5	2,2	2,4	1,8 ± 0,5	4	0
Picidés	2,7	2,5	2,7	4,1	2,9	3,0	2,0	2,9 ± 0,7	1,0	1,7	2,4	2,9	0	0	1,3 ± 1,2	0	0
Indice de sédentarité	0,509	0,507	0,495	0,506	0,485	0,468	0,525	0,498 ± 0,020	0,458	0,504	0,524	0,525	0,456	0,482	0,492 ± 0,031	0,64	0,68
Indice d'amplitude géographique	0,525	0,666	0,695	0,726	0,655	0,588	0,646	0,663 ± 0,047	0,860	0,821	0,817	0,803	0,847	0,817	0,828 ± 0,021	0,917	0,912

* France et Italie exceptées

Les valeurs particulièrement significatives sont imprimées en italique.

(1) allogènes européens - (2) allogènes asiatiques - (3) allogènes éthiopiens

Pigeon ramier, Coucou gris, Martinet noir, Hirondelle de fenêtre, Mésange charbonnière, Pinson des arbres, Verdier, Grand Corbeau...) et des espèces caractéristiques (absolument ou relativement parlant) du biome méditerranéen en son ensemble; la liste se réduit alors à quelques oiseaux : Aigle de Bonelli, Alouette calandrelle, Cisticole; Merle bleu et Goéland leucophaea (les 4 dernières espèces présentes à Malte); En situation intermédiaire, certaines espèces se rencontrent également en Europe moyenne, voire nordique, mais avec un « centre de gravité » incontestablement méridional : Hibou Petit-Duc, Guêpier, Bouscarle; Rollier, Huppe.

Mais les Oiseaux présents dans 11, ou même 10 secteurs (6 terres + 5 ou 4 îles) doivent être aussi envisagés, l'absence d'une (ou de deux) île(s) pouvant être de signification biogéographique restreinte, voire même n'être qu'une lacune de nos connaissances. On peut citer ainsi le Puffin cendré (absent de Chypre, mais présent à Malte et à Port-Cros), le Faucon crécerellette (absent de Corse et des Baléares), le Pipit rousseline (absent de Chypre), la Fauvette passerinette (absente des Baléares et de Chypre, mais présente à Port-Cros), le Merle de roches (absent de Crète), le Moineau souldie (absent de Crète et de Chypre); la Fauvette mélanocéphale ne manque qu'à Chypre (elle est présente à Malte et à Port-Cros), mais la Fauvette de Chypre est évidemment vicariante, que certains auteurs considèrent d'ailleurs comme une sous-espèce de la première (Etchecopar et Hue, 1964).

— Inversement, 35 espèces d'Oiseaux ne sont ici connues que d'un seul secteur (terre le plus souvent), et 30 ne le sont que de deux secteurs. Dans la première catégorie, le secteur le plus original est la Turquie avec pas moins de 20 espèces particulières (Grande Aigrette, Cygne tuberculé, Sarcelle d'hiver, Faucon sacre, Grue cendrée, Guifette leucoptère, *Prinia gracile*, Fauvette épervière, Traquet isabelle, Sittelle de Krüper, Bruant cendré, Martin roselin...), suivie par le Maghreb avec 11 espèces (Autour chanteur, Pintade de Numidie, Sterne caspienne, Martinet à croupion blanc, Téléphone tchagra, Rubiette de Moussier, Sittelle kabyle...). A l'Espagne ne revient que la Pie bleue, à la Corse le Grand Gravelot et la Sittelle corse. Parmi les Oiseaux peuplant deux secteurs, on peut citer : le Cormoran pygmée, l'Oie cendrée, le Pygargue, l'Épervier à pieds courts, l'Aigle pomarin, le Vanneau éperonné, la Mouette mélanocéphale, le Pic syriaque, la Fauvette babillarde, la Mésange lugubre, la Sittelle de Neumayer, le Corbeau freux (Grèce et Turquie); le Turnix, l'Engoulevent à collier roux, la Foulque à crête et le Martinet cafre (Espagne et Maghreb); le Flamant rose et le Goéland railleur (Espagne et France); le Bulbul des jardins et le Bouvreuil à ailes roses (Maghreb et Turquie)... En général, il s'agit d'espèces en limite de distribution; ainsi les zones périphériques se trouvent-elles enrichies par un véritable « effet de lisière » — le cas de la Turquie est particulièrement flagrant —.

D'un autre point de vue, la figure 1 résume et traduit la répartition de toutes les espèces dans les diverses

catégories de présence (de 1 à 12 secteurs); généralistes et spécialistes s'égalent sensiblement (20 et 22% respectivement), et la courbe présente une concavité centrale analogue à celle observée dans les relevés de végétation (Guinochet, 1973).

2. Relations aire/espèces

Si nous considérons le nombre d'espèces présentes dans chaque secteur (carte, Tabl. II), il est assez évident que cette richesse augmente avec la surface considérée, celle-là moins rapidement que celle-ci. Mais le problème se complique de celui de l'insularité (cf. § V-5), d'autant que la plus petite des terres, la France (50 000 km²) est plus grande que la plus grande des îles, la Sicile (25 700 km²).

On peut éprouver tout d'abord une relation du type $S = a \log A + b$ (où S est le nombre d'espèces et A la surface; fig. 2 en haut). La relation linéaire est valable

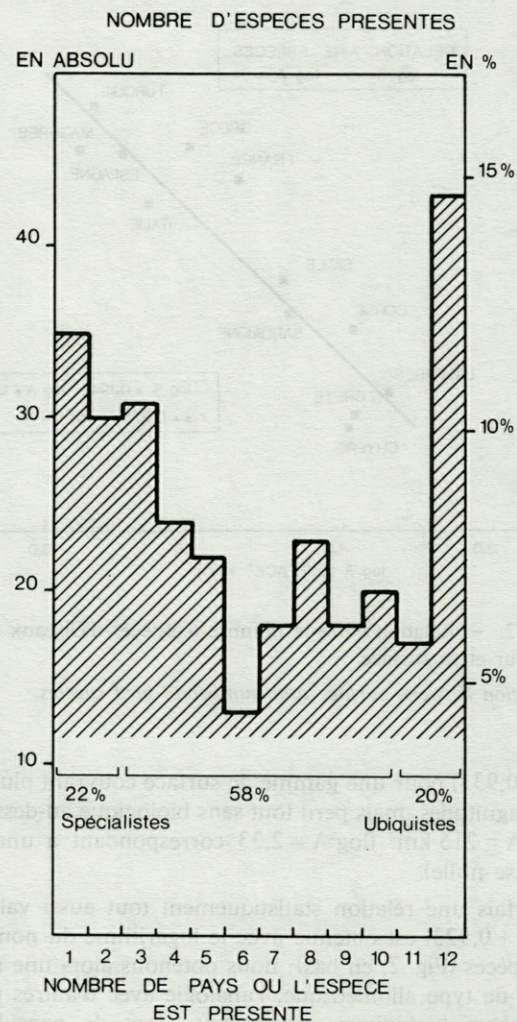


Fig. 1. — Histogramme de fréquence des espèces dans l'aire méditerranéenne;

Frequencies of the bird species within the Mediterranean area.

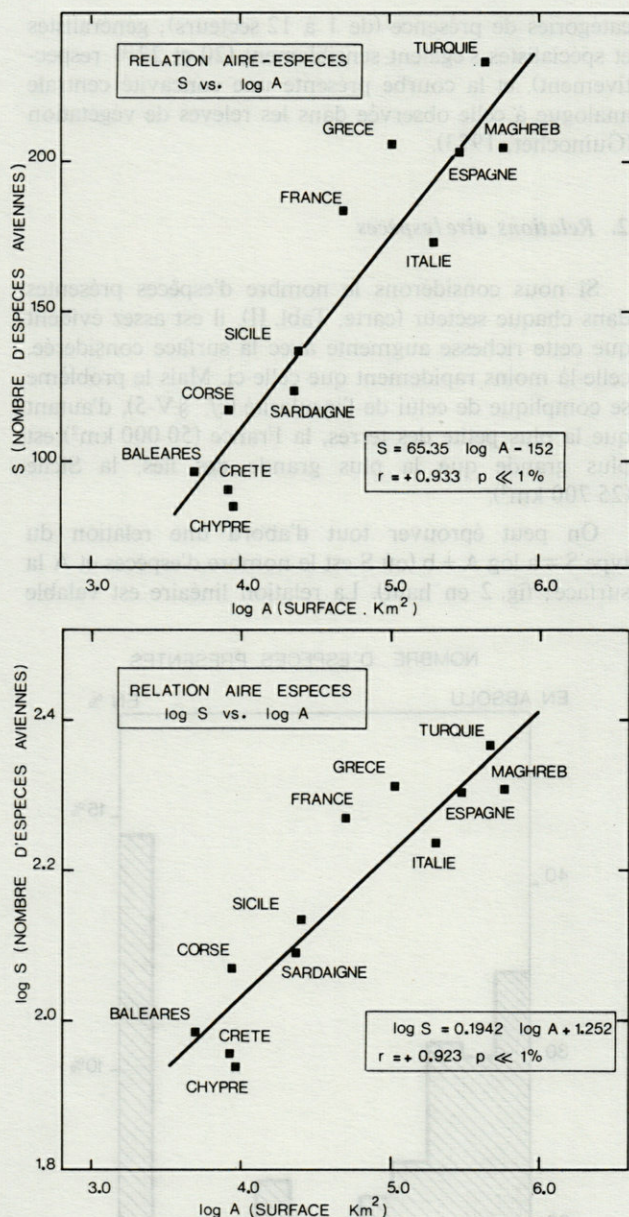


Fig. 2. — Relation entre le nombre d'espèces d'Oiseaux d'un secteur et sa surface.

Relation between surface and number of bird species.

($r = 0.933$) pour une gamme de surface couvrant plus de 2 magnitudes, mais perd tout sens biologique au-dessous de $A = 215 \text{ km}^2$ ($\log A = 2.33$ correspondant à une richesse nulle).

Mais une relation statistiquement tout aussi valable ($r = +0.923$) est obtenue avec le logarithme du nombre d'espèces (Fig. 2, en bas); nous obtenons alors une relation de type allométrique, l'analogie avec d'autres phénomènes biologiques permettant alors de considérer l'avifaune comme un « organe » du milieu.

Dans le premier cas, on peut encore dire que multiplier la surface par 10 fait augmenter de 65 environ le

nombre d'espèces; dans le second, la même opération se traduit par une multiplication du nombre d'espèces par 1,56 (les deux relations sont équivalentes aux deux points particuliers S/A : 101,6 espèces/7 730 km² et 202,3 espèces/267 500 km²).

L'extrapolation vers Malte, située nettement en dehors du champ d'application (26 espèces; 316 km²), permet-elle de choisir entre les 2 relations? Dans le premier cas, Malte « devrait » abriter 11 espèces; l'écart effectif est donc de 15 espèces, soit 58% par excès. Dans le second, l'extrapolation laisserait attendre 55 espèces; l'écart est donc de 29 espèces, soit 116% par défaut. Admettons pour l'instant que la vérité se situe entre les deux formulations, en signalant d'ailleurs qu'une telle incertitude est loin de se limiter à notre cas particulier: Williamson (1975) citant Dony signale que sur 80 cas relevés dans la littérature (concernant des végétaux), « il est raisonnable de dire que la relation $\log S$ vs. $\log A$ est linéaire dans 47 cas...; toutefois 12 études ne fournissent pas une ligne droite dans ce type de représentation, mais en produisent une dans la relation S vs. $\log A$ »; les 21 autres cas ne conduisent pas à des conclusions claires.

Quoi qu'il en soit, le tableau III montre que les écarts par rapport à la moyenne sont aisément reconnus dans les deux cas. Parmi les secteurs déficitaires, des explications très différentes concernent:

- l'Italie, où jouent sans doute à la fois une pression humaine ancienne et sévère, l'absence de grandes zones humides et le caractère péninsulaire;
- le Maghreb qui, adossé au Sahara, se comporte en un sens comme une île à l'égard du continent africain (la faiblesse des influences d'Afrique noire au Maghreb est connue; cf. Snow, 1978); ce caractère pseudo-insu-

Tabl. III. — Ecart (%) entre la valeur observée et les valeurs calculées du nombre d'espèces aviennes des divers secteurs méditerranéens.

The number of bird species: deviation between experimental and predicted values.

Secteur	S observé	$\Delta S(\%)$	
		calculé $S = a \log A + b$	calculé $\log S = c \log A + d$
Espagne	203	206 : - 1,4	207 : - 2
France	184	155 : + 16	146 : + 21
Italie	172	194 : - 13	191 : - 11
Grèce	205	177 : + 14	170 : + 20
Turquie	233	217 : + 7	224 : + 4
Maghreb	202	224 : - 11	235 : - 16
Baléares	96	94 : + 2	93 : + 3
Corse	117	105 : + 10	104 : + 11
Sardaigne	123	134 : - 9	127 : - 3
Sicile	137	136 : + 0,8	128 : - 6
Crète	90	104 : - 16	103 : - 14
Chypre	85	107 : - 26	105 : - 24
Malte	26	11 : + 58	55 : - 116

laire devient manifeste en considérant des groupes comme les Gallinacés ou les Pics (voir ci-dessous à propos de la Corse et Tabl. IV);

— pour la Crète, l'isolement géographique est assez évident, mais le cas de Chypre est plus surprenant, vu la relative proximité de la Turquie. Ce secteur est sans doute le moins connu de tous, mais l'étude des faunes démontre que Chypre ne comporte que très peu d'Oiseaux asiatiques, malgré sa faible distance (80 km) au continent.

Pour les secteurs excédentaires, le cas de la France méditerranéenne continentale est le plus net, mais la richesse observée est très certainement due à la Camargue (sur 7 espèces présentes dans toutes les terres sauf l'Italie, 6 sont aquatiques). Signalons ici l'existence d'une enclave pseudo-méditerranéenne sur la côte atlantique française moyenne où, bénéficiant de températures hivernales clémentes et d'un ensoleillement annuel supérieur à 2 000 heures, se rencontrent des espèces comme le Chêne vert, le Goéland leucophaea, le Moineau soulie, l'Alouette calandrelle et la Fauvette pitchou (Yeatman, 1974, 1976). Comme la France, la Grèce continentale joint la mer à la montagne et y ajoute quelques éléments orientaux : Epervier à pieds courts, Aigle pomarin, Vanneau éperonné, Mouette mélanocéphale, Pic syriaque, Pie-Grièche masquée, Hypolaïs des oliviers, Fauvette de Rüppel, Mésange lugubre, Sittelle de Neumayer, Bruant mélanocéphale (cf. Turquie).

IV. AFFINITÉS AVIFAUNISTIQUES

1. Parentés avifaunistiques

Pour apprécier le degré de parenté avifaunistique des divers secteurs méditerranéens étudiés, nous avons utilisé conjointement l'Analyse Factorielle des Correspondances et les coefficients d'affinité selon Sørensen. Dans le cas présent, les axes F_1 et F_2 de l'analyse des correspondances portent respectivement 23,2 et 18,0% de l'information, avec des corrélations canoniques relativement élevées (0,422 et 0,373), et proches (ce qui légitime la rotation diagonale en F'_1 - F'_2 ; voir ci-dessous); quant à F_3 , porteur de 15,4% de l'information (corrélation canonique égale à 0,365), sa prise en considération amène à traiter au total plus de 56% de l'information globale de la matrice de données. La figure 3 représente les plans factoriels F_1 - F_2 , en bas, après rotation d'axes permettant de mieux saisir le déterminisme géographique des corrélations.

On note ainsi la proximité du Maghreb et de l'Espagne, de la Grèce et de la Turquie, de la Sicile et de l'Italie; la position de la France entre l'Espagne et l'Italie, celle de la Sardaigne entre la Corse et la Sicile, tous faits géographiquement logiques. On remarquera aussi la position graphique très centrale de l'Italie.

Sans y attacher de signification anthropocentriste (car les phénomènes en cause sont largement antérieurs à

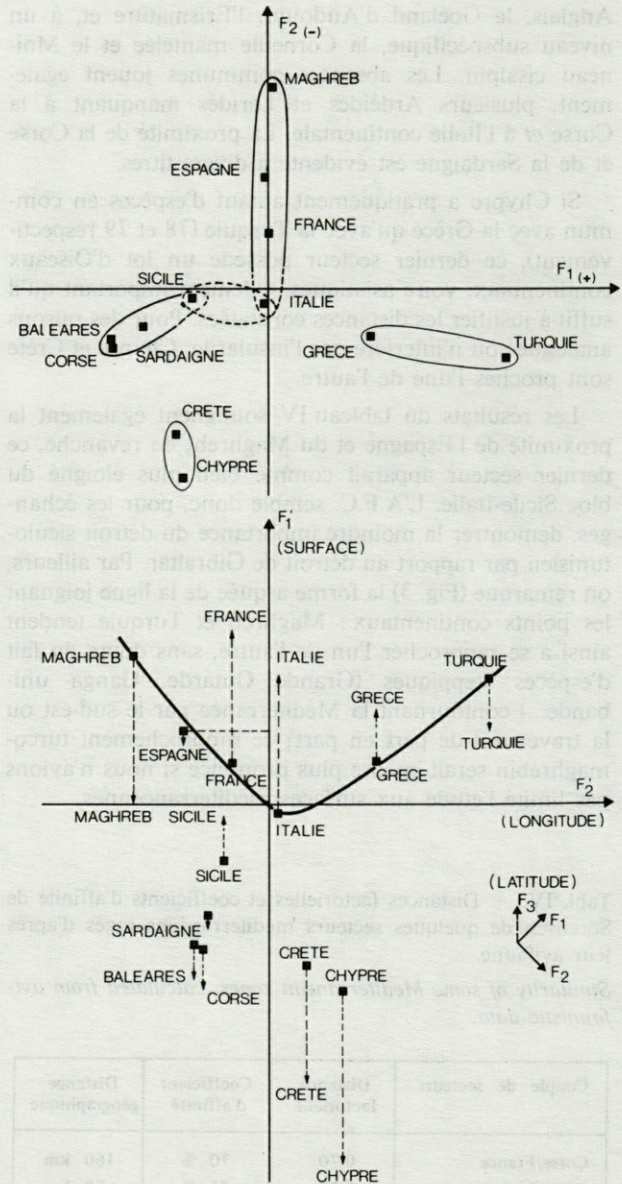


Fig. 3. — Analyse factorielle des correspondances : plan F_1 - F_2 en haut; après rotation des axes, en bas.

Factorial analysis of correspondence.

nos civilisations...), il est possible de discuter plus particulièrement de deux situations :

- celle de la Corse avifaunistiquement plus proche de l'Italie que de la France continentale, ce qui va d'ailleurs dans le sens de la distance géographique réelle;
- celle de Chypre qui, géographiquement bien plus proche de la Turquie que de la Grèce, semble avifaunistiquement plus éloignée de la première que de la seconde.

La Corse et la France continentale n'ont en commun qu'une espèce absente de l'Italie : la Perdrix rouge, alors que l'on rencontre en Corse *et* en Italie : le Puffin des

Anglais, le Goéland d'Audouin, l'Eristature et, à un niveau subsppécifique, la Corneille mantelée et le Moineau cisalpin. Les absences communes jouent également, plusieurs Ardéidés et Laridés manquant à la Corse et à l'Italie continentale. La proximité de la Corse et de la Sardaigne est évidente à divers titres.

Si Chypre a pratiquement autant d'espèces en commun avec la Grèce qu'avec la Turquie (78 et 79 respectivement), ce dernier secteur possède un lot d'Oiseaux continentaux, voire asiatiques, tellement important qu'il suffit à justifier les distances constatées. Pour des raisons analogues où n'interfère pas l'insularité, Chypre et Crète sont proches l'une de l'autre.

Les résultats du tableau IV soulignent également la proximité de l'Espagne et du Maghreb; en revanche, ce dernier secteur apparaît comme bien plus éloigné du bloc Sicile-Italie. L'A.F.C. semble donc, pour les échanges, démontrer la moindre importance du détroit siculo-tunisien par rapport au détroit de Gibraltar. Par ailleurs, on remarque (Fig. 3) la forme arquée de la ligne joignant les points continentaux : Maghreb et Turquie tendent ainsi à se rapprocher l'un de l'autre, sans doute du fait d'espèces steppiques (Grande Outarde, Ganga uni-bande...) contournant la Méditerranée par le sud-est ou la traversant de part en part; ce rapprochement turco-maghrébin serait encore plus prononcé si nous n'avions pas limité l'étude aux surfaces méditerranéennes.

Tabl. IV. - Distances factorielles et coefficients d'affinité de Sørensen de quelques secteurs méditerranéens jugés d'après leur avifaune.

Similarity of some Mediterranean zones, calculated from avifaunistic data.

Couple de secteurs	Distance factorielle	Coefficient d'affinité	Distance géographique
Corse/France	0,70	70 %	160 km
Corse/Italie	0,57	75 %	80 km
Chypre/Grèce	0,79	54 %	800 km
Chypre/Turquie	1,23	50 %	80 km
Maghreb/Espagne	0,32	87 %	15 km
Maghreb/Sicile	0,82	74 %	140 km
Corse/Sardaigne	0,13	84 %	15 km
Chypre/Crète	0,16	70 %	800 km

2. Types fauniques

Afin de mieux interpréter ces affinités, l'on peut également faire appel à la notion de type faunique de Voous (Tabl. II). Les proportions des divers types varient peu, ce qui signifie que la Méditerranée est de composition faunistique relativement homogène; on peut néanmoins remarquer ce qui suit :

- la proportion des ubiquistes est élevée : la moitié des espèces (notamment du type paléarctique avec le quart des espèces; c'est le type faunique le mieux représenté en Méditerranée). Ainsi, bien que le biome méditerranéen présente une incontestable originalité *actuelle* (de déterminisme essentiellement climatique), son avifaune est historiquement reliée à celle des grandes terres boréales.

- les types allogènes pèsent pour un quart à un tiers (selon le mode de calcul : Méditerranée en son ensemble, ou moyenne des secteurs). Ainsi la Méditerranée est également une région-carrefour entre Europe (moyenne), Asie et Afrique.

- enfin les types méditerranéens - au sens large - contribuent pour près de 20 % à l'ensemble, le type méditerranéen - au sens strict - à près de 10 %. C'est ici que peuvent être saisis quelques traits décisifs entre divers secteurs : i) de toutes les terres, la France et l'Italie sont les moins méditerranéennes, ce qui peut relever de leur situation en latitude; ii) l'Espagne et le Maghreb sont les secteurs terrestres les plus méditerranéens; iii) les îles sont relativement plus méditerranéennes que les terres, avec 20,7 contre 16,0 % des espèces pour les terres (risque statistique au test de Student : environ 3 %; iv) parmi les îles, la Sicile est la moins méditerranéenne; v) enfin, l'avifaune insulaire est d'autant plus méditerranéenne qu'elle est constituée de peu d'espèces, c'est-à-dire que la surface de l'île est plus petite (Fig. 4).

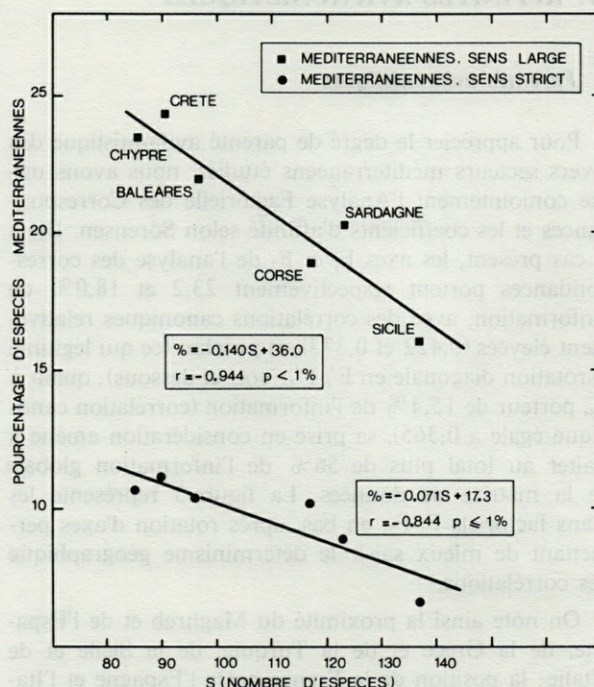


Fig. 4. - Pourcentage d'espèces méditerranéennes dans les différents secteurs en fonction du nombre d'espèces de ces secteurs.

Proportion of the Mediterranean bird species.

3. Paramètres structurants

L'A.F.C. permet de rechercher et de hiérarchiser les paramètres structurants de l'avifaune méditerranéenne (Fig. 3, en bas). Ainsi F'_1 oppose les îles aux terres; une relation linéaire parfaitement satisfaisante ($r = +0,969$; Fig. 5 A) lie en effet l'ordonnée selon F'_1 et le nombre d'espèces, lui-même en relation avec la surface et le caractère d'insularité. D'ailleurs, aux deux extrémités de l'axe figurent, d'une part une cinquantaine d'espèces présentes seulement dans les 4 plus grandes terres, d'autre part 3 espèces strictement insulaires (dont la Sittelle corse).

F'_2 apparaît comme le reflet de la longitude: de l'Espagne à Chypre, une relation linéaire parfaitement satisfaisante ($r = +0,901$; Fig. 5 B) lie l'ordonnée selon F'_2 à la longitude Est moyenne des secteurs. Aux deux extrémités de l'axe F'_2 se trouvent, d'une part une quarantaine d'espèces aviennes présentes seulement dans les 4 secteurs les plus orientaux (Turquie + Chypre + Crète + Grèce), d'autre part une vingtaine d'espèces rencontrées seulement dans les 6 secteurs occidentaux (Maghreb + Espagne + les 4 îles de Méditerranée occidentale).

Enfin, il n'est jusqu'à F_3 qui n'exprime une relation linéaire avec un paramètre de milieu: la latitude Nord ($r = +0,863$; Fig. 5 C). Aux deux bouts de l'échelle se rencontrent, d'une part des Oiseaux plutôt septentrionaux (Fauvette des jardins, Pouillot siffleur, Bruant jaune, Grimpereau des bois...), de l'autre des espèces méridionales (Francolin, Martinet à croupion blanc, Téléphone tchagra, Rubiette de Moussier, Sittelle kabyle...).

Un nouveau traitement par A.F.C. a été effectué sur une matrice réduite à 57 espèces, toutes sédentaires: Pics, Alouettes, Mésanges, Sittelles et Grimpereaux, Bruants, Corvidés. Malgré cette simplification, le poids, les corrélations et les significations des axes factoriels ne subissent pas de gros changements; F_3 reste encore révélateur de la latitude, mais la corrélation est plus lâche que pour la matrice de 294 espèces ($r = 0,575$, soit p de peu inférieur à 5%).

Quant aux Oiseaux, un examen dans le plan factoriel $F'_1 - F'_2$ (matrice 294 espèces) permet également de mieux saisir leurs distances, voire leurs relations au sein d'un genre ou d'une famille, par exemple. Ainsi dans le genre *Alectoris*, la gamba - occidentale - est à l'opposé de la chukar - orientale; près de la première se situe la Perdrix rouge, tandis que la Perdrix bartavelle occupe une position centrale. En ce qui concerne les Sittelles, on peut distinguer trois pôles respectivement occupés par la Sittelle kabyle, la Sittelle corse, et les Sittelles de Krüper et de Neumayer; au centre, la Sittelle torchepot, médio-européenne.

Si nous rappelons que F_3 a valeur d'indice latitudinal, nous pouvons ordonner comme suit les Fauvettes du genre *Sylvia*: Fauvette des jardins, F. pitchou et F. à tête noire, F. passerinette, F. mélanocéphale, F. orphée, F. à lunettes (F. babillarde), F. sarde (F. grisette), F. de

Chypre, F. épervière, F. de Rüppel. De même, chez les Alouettes, groupe essentiellement sédentaire, avec la séquence: Alouette des champs, A. calandre, A. lulu et calandrelle, Cochevis huppé, A. haussecol, A. calandre orientale, Cochevis de Thékla, A. pispolette.

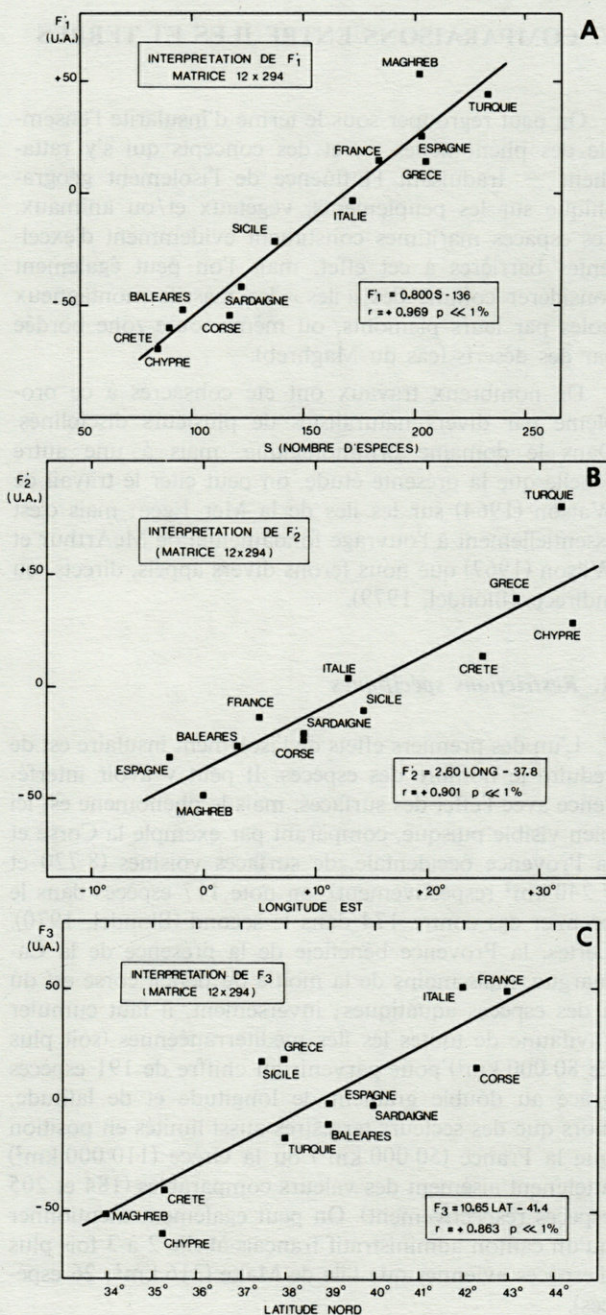


Fig. 5. — A, relation entre le 1^{er} facteur de l'A.F.C. (après rotation des axes) et le nombre d'espèces des secteurs; B, relation entre le 2^e facteur de l'A.F.C. (après rotation des axes) et la longitude est des secteurs; C, relation entre le 3^e facteur de l'A.F.C. et la latitude nord des secteurs.

A, relation between F.A.C. and number of bird species; B, relation between F.A.C. and longitude; C, relation between F.A.C. and latitude.

Pour les Sylviidés, l'Indice d'Amplitude Géographique est relativement faible : 54 %, comparé à celui des Alaudidés : 58 %, des Turdidés et des Fringillidés : 60 % (écarts-types 31 à 39 %).

V. COMPARAISONS ENTRE ÎLES ET TERRES

On peut regrouper sous le terme d'insularité l'ensemble des phénomènes – et des concepts qui s'y rattachent – traduisant l'influence de l'isolement géographique sur les peuplements, végétaux et/ou animaux. Les espaces maritimes constituent évidemment d'excellentes barrières à cet effet, mais l'on peut également considérer comme des « îles » les massifs montagneux isolés par leurs piémonts, ou même toute zone bordée par des déserts (cas du Maghreb).

De nombreux travaux ont été consacrés à ce problème par divers naturalistes de plusieurs disciplines. Dans le domaine ornithologique, mais à une autre échelle que la présente étude, on peut citer le travail de Watson (1964) sur les îles de la Mer Egée; mais c'est essentiellement à l'ouvrage fondamental de McArthur et Wilson (1967) que nous ferons divers appels, directs, ou indirects (Blondel, 1979).

1. Restrictions spécifiques

L'un des premiers effets de l'isolement insulaire est de réduire le nombre des espèces. Il peut y avoir interférence avec l'effet des surfaces, mais le phénomène est ici bien visible puisque, comparant par exemple la Corse et la Provence occidentale, de surfaces voisines (8 720 et 7 240 km² respectivement), on note 117 espèces dans le premier cas contre 174 dans le second (Blondel, 1970). Certes, la Provence bénéficie de la présence de la Camargue, mais moins de la moitié du déficit corse est dû à des espèces aquatiques; inversement, il faut cumuler l'avifaune de toutes les îles méditerranéennes (soit plus de 80 000 km²) pour parvenir au chiffre de 191 espèces grâce au double gradient de longitude et de latitude, alors que des secteurs terrestres aussi limités en position que la France (50 000 km²) ou la Grèce (110 000 km²) atteignent aisément des valeurs comparables (184 et 205 espèces respectivement). On peut également mentionner qu'un canton administratif français abrite 2 à 3 fois plus d'espèces aviennes que l'île de Malte (316 km²; 26 espèces).

L'examen de certains groupes aviens permet de confirmer le fait. Ainsi, en étudiant les couples de secteurs France/Corse et Grèce/Crète, nous constatons une nette restriction d'espèces au sein de familles sédentaires : Gallinacés, Rapaces nocturnes, Pics et Corvidés (Tabl. V). Blondel (1979) fait remarquer que cette restriction porte en priorité sur les grosses espèces : « Quelques exemples relatifs à l'avifaune corse : chez les Gallinacés, l'espèce la plus grosse est la Perdrix rouge (450 g), alors

que sur le continent nous trouvons la Bartavelle (700 g); le Tétraz-lyre (1 250 g); chez les Strigiformes, l'espèce la plus grosse est la Chouette effraie (350 g), mais il manque la Chouette hulotte (500 g), et le Hibou Grand-Duc (2 kg); chez les Pics, le plus gros représentant de la famille est le Pic épeiche (76 g), mais il manque le Pic vert (160 g) et le Pic noir (280 g) ». Nous reviendrons ci-dessous sur ce problème des biomasses.

Toutefois, afin de ne point confondre effets des surfaces et de l'insularité, une comparaison plus fine s'impose, la proportion des principaux groupes systématiques étant exprimée *en proportion* du nombre d'espèces total de chaque avifaune (Tabl. II). L'examen de ce spectre systématique amène aux remarques suivantes : i) la proportion des Passereaux insulaires est un peu plus élevée que celle des Passereaux terrestres (53,6 contre 50,0 %); la différence n'est pas statistiquement assurée (écart réduit 1,38 seulement au test t de Student, pour 10 degrés de liberté), mais semble biologiquement plausible : d'une part en effet la biomasse insulaire moyenne est significativement inférieure à la biomasse terrestre (voir ci-dessous), d'autre part l'extrapolation vers les petites îles (Malte et Port-Cros) nous montre un net accroissement de la proportion des Passereaux ($67 \pm 3\%$); ii) il n'y a qu'une tendance des îles à posséder proportionnellement plus de Sylviidés que les terres, mais le cas de Malte et de Port Cros permet d'envisager la réalité du fait comme pour l'ensemble des Passereaux. iii) La proportion des Rapaces, diurnes comme nocturnes, est remarquablement constante au contraire (11 et 3 % respectivement; même les petites îles se conforment à la règle), ce qui laisse entendre que la proportion des prédateurs au sein des biocénoses relève d'une profonde organisation structurale (cf. notion de pyramide alimentaire); iv) de prime abord, la proportion des Gallinacés semble suivre la même loi (1,8 % des espèces dans les terres comme dans les îles); cependant, si nous faisons abstraction du seul Gallinacé migrateur, la Caille, on note un appauvrissement significatif des îles par rapport aux terres ($0,82 \pm 0,44\%$ contre $1,26 \pm 0,27\%$; écart réduit égal à 1,91, soit un risque statistique de l'ordre de 5 %); Malte et Port-Cros sont dépourvus de Gallinacés sédentaires; v) il y a une différence significative entre les proportions terrestres et insulaires des Pics (écart réduit égal à 2,58, risque voisin de 3 %).

2. Amplitude biogéographique

Cet appauvrissement insulaire est lui-même à l'origine d'un autre phénomène, celui de l'élargissement des niches écologiques. En effet, si nous admettons que les espèces se partagent – en se les disputant – l'espace et les milieux, le biotope d'une espèce donnée ne peut que se restreindre sous la pression croissante de concurrents plus nombreux : la cohabitation d'un nombre élevé d'espèces entraîne donc spécialisation; inversement, tout appauvrissement spécifique doit s'accompagner d'un certain « relâchement », écologique ou géographique suivant l'échelle considérée.

Ainsi, Geroudet (1978) signale que « dans les îles grecques, la Chukar vit depuis le niveau de la mer jusqu'aux sommets (2 640 m en Crète) »; de même au Maroc, où la Gambia se rencontre « près de la mer » et « s'élève à plus de 3 000 m dans les escarpements et les éboulis de l'Atlas », et occupe donc les niches de la Perdrix rouge et de la Bartavelle. En Corse, l'omniprésence du Gobemouche gris (Lebreton, 1973), tient sans doute à l'absence des Rougequeues, tandis que l'ubiquité de la Mésange charbonnière et de la Fauvette mélanocéphale en Crète, doit certainement beaucoup à l'absence, ou à la rareté respective des Mésanges noire, huppée et nonnette, et des Fauvettes à tête noire, à lunettes et grisette.

La notion d'amplitude géographique (cf. § II.3) peut être étendue à un groupe d'espèces et, de là, au milieu abritant ce groupe d'espèces; c'est, à une autre échelle, une notion comparable à l'amplitude d'habitat (Blondel et Frochot, 1976). En ce qui concerne les secteurs méditerranéens, il est flagrant que l'amplitude des îles est supérieure à celle des terres (83 contre 66%; p nettement inférieur à 1%); Malte et Port Cros viennent confirmer la relation (Tabl. II). Bien plus, les divers points représentatifs (Méditerranée comprise, Malte et Port-Cros exclus) s'alignent de manière très satisfaisante (Fig. 6, haut) en fonction du nombre d'espèces, l'extrapolation linéaire au point « 1 espèce » coïncidant pratiquement avec la valeur 100% de l'Indice d'Amplitude Géographique (ce qui signifie que la dernière espèce à pouvoir peupler la plus petite île doit présenter, fort logiquement, le plus large caractère d'ubiquité).

Ainsi, de même que l'un des effets de l'insularité est « d'élargir l'amplitude d'habitat des espèces » (Blondel et Frochot, *loc. cit.*), de même la restriction des surfaces accompagnant ici le passage des terres aux îles se traduit-elle par la persistance d'une avifaune plus généraliste (Fig. 1).

3. Spectre écologique

L'examen des diverses catégories écologiques (Tabl. II) permet d'avancer les conclusions suivantes (variables, rappelons-le, en valeurs relatives et non absolues):

- les îles (sauf la Sicile) ont significativement plus d'espèces d'Oiseaux de mer que les terres ($t = 2,16$; p voisin de 5%); cause en est un rapport périmètre côtier/surface plus élevé pour les premières, et le fait que la mer n'est pas une barrière biogéographique pour ces espèces;

- les îles (sauf la Sicile encore) ont significativement moins d'espèces d'Oiseaux d'eau douce que les terres ($t = 3,60$; p inférieur à 1%); cause en est sans doute l'exiguïté des îles empêchant l'existence d'un large réseau hydrographique et de grands deltas. On constate de plus que la plupart des Oiseaux d'eau douce présents dans les îles sont parmi les plus tolérants envers la surface du biotope (Poule d'eau, Grèbe castagneux);

- corrélativement, s'il existe ainsi une certaine compensation mer/eau douce au sein de l'ensemble des

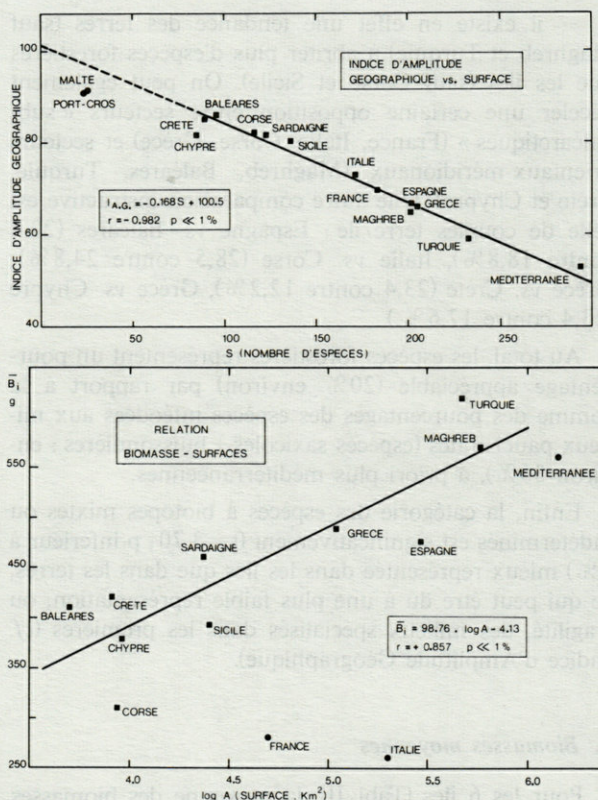


Fig. 6. — Relation entre l'Indice d'amplitude géographique et le nombre d'espèces de chaque secteur (en haut). Relation entre la surface des secteurs et la biomasse moyenne des oiseaux des secteurs (en bas).

Relation between the "Index of geographical amplitude" and number of bird species (above). Relation between biomass of birds and surface of the territories (below).

Oiseaux aquatiques en général, les terres tendent encore à l'emporter ($t = 2,47$; p voisin de 4%) sur les îles (Sicile exceptée), Chypre et Crète tout particulièrement. Malte et Port-Cros confirment en les amplifiant ces diverses conclusions. Au total, notons la part importante prise en moyenne par les Oiseaux d'eau dans la région méditerranéenne (le quart des espèces).

En ce qui concerne les autres catégories écologiques, essentiellement terrestres, les différences sont moins accusées, et non assurées statistiquement; seules peuvent être faites quelques remarques visant certains secteurs particuliers:

- Crète et Chypre sont plus riches en espèces saxicoles (influence des falaises maritimes?);

- si ce n'est pour Malte et Port-Cros ($25 \pm 10\%$), les Oiseaux steppiques ne sont pas plus nombreux dans les îles que dans les terres;

- Crète et Chypre ont proportionnellement plus d'espèces « buissonnières » que les autres îles et que les terres; comme nous noterons la tendance inverse en ce qui concerne les oiseaux forestiers, il doit s'agir là d'un effet de balance entre milieux secondaires (dégradés) et climatiques;

– il existe en effet une tendance des terres (sauf Maghreb et Turquie) à abriter plus d'espèces forestières que les îles (sauf Corse et Sicile). On peut également déceler une certaine opposition entre secteurs « sub-paléarctiques » (France, Italie, Corse, Grèce) et secteurs orientaux-méridionaux (Maghreb, Baléares, Turquie, Crète et Chypre). Une autre comparaison instructive est celle de couples terre/île : Espagne vs. Baléares (20,4 contre 18,8 %), Italie vs. Corse (28,5 contre 24,8 %), Grèce vs. Crète (23,4 contre 12,2 %), Grèce vs. Chypre (23,4 contre 17,6 %).

Au total, les espèces forestières représentent un pourcentage appréciable (20 % environ) par rapport à la somme des pourcentages des espèces inféodées aux milieux paucistrates (espèces saxicoles + buissonnières : environ 35 %), à priori plus méditerranéennes.

Enfin, la catégorie des espèces à biotopes mixtes ou indéterminés est significativement ($t = 3,70$; p inférieur à 1 %) mieux représentée dans les îles que dans les terres, ce qui peut être dû à une plus faible représentation, ou fragilité, des milieux spécialisés dans les premières (cf. Indice d'Amplitude Géographique).

4. Biomasses moyennes

Pour les 6 îles (Tabl. II), la moyenne des biomasses des diverses espèces est égale à 396 g, avec un coefficient de variation faible (13 %); pour les terres par contre, on doit distinguer le cas de la France et de l'Italie d'une part (270 ± 10 g), celui des 4 autres terres de l'autre (moyennes 538 g, coeff. variation 13 %). En ce qui concerne la France et l'Italie dont la relative richesse en Passereaux a déjà été signalée, les biomasses remarquablement faibles, inférieures mêmes à celles de chacune des grandes îles, sont dues à l'absence des grosses espèces suivantes : Cormorans (2 espèces), Spatule, Cigognes (2 espèces), Balbuzard, Gypaète, Vautours (2 espèces), Aigle impérial, Grande Outarde...; certaines de ces espèces ne sont d'ailleurs pas absentes de certaines îles : chaque île abrite ainsi au moins un Vautour ou le Gypaète, dont le poids est de 6-7 kg (la paléontologie nous apprend même que Malte a abrité un Vautour (*Gyps melitensis*) au Pléistocène moyen (Mourer-Chauvire, 1975)). Ce déficit franco-italien en grosses espèces, plus vulnérables à divers titres, ne peut manquer d'être mis en relation avec le fait qu'il s'agit là de pays de vieille civilisation, densément peuplés, de haut niveau de vie, où les sites ont été intensément exploités et où la pression cynégétique est la plus forte d'Europe; il n'est pas inintéressant de remarquer que la grande île présentant la plus faible biomasse (311 g) est la Corse, biogéographiquement qualifiable de franco-italienne. Nous avons là un constat sévère de l'impact de l'homme sur la faune, et une confirmation de ce que l'essentiel des biocénoses méditerranéennes est mieux représenté au Maghreb, ou en Grèce, qu'il ne l'est actuellement dans les terres latines !

Ces deux cas mis à part, il existe une différence hautement significative ($p < 1\%$) entre la biomasse insu-

laire moyenne, et celle des 4 terres les plus riches; bien plus, une relation linéaire parfaitement satisfaisante ($r = 0,857$; Fig. 6, bas) existe entre la biomasse moyenne et le logarithme de la surface du secteur considéré. [La relation demeure tout aussi valable en incluant la Méditerranée en son ensemble ($r = +0,864$), ou Malte ($r = +0,920$ et $0,915$, sans ou avec la Méditerranée), ou Malte et Port-Cros ($r = +0,924$); elle existe encore bien qu'un peu plus lâche (r compris entre $0,810$ et $0,873$) en remplaçant le logarithme de la surface par le nombre d'espèces]. Cette diminution de taille est une conséquence classiquement décrite du phénomène d'insularité : dans le même cadre méditerranéen, mais à l'échelle des formations végétales, Blondel (1979) rapporte ainsi « que les Oiseaux sont en moyenne plus petits sur l'île (la Corse) que sur le continent (la Provence)... pour l'ensemble des stades considérés collectivement ».

Ce déficit en grosses espèces des îles par rapport aux continents peut avoir plusieurs causes, dont certaines évoquées ci-dessus : restriction des biotopes, en nature et en surface (il s'agit généralement d'Oiseaux à grand territoire et plus ou moins grégaires : Outardes, Vautours, Hérons...); pauvreté des espèces migrant en vol plané, gênées par les étendues marines (Cigognes, Percnoptère); probabilité d'extinction plus élevée et moindres capacités de (re) peuplement (voir ci-dessous). Il est donc possible de dire que les îles (ainsi que la France et, surtout, l'Italie) ont une avifaune relevant plutôt d'une stratégie démographique « r » (Blondel, 1979), liée à un environnement naturellement plus simple (cas des îles) ou artificiellement simplifié, ou instable (cas de l'Italie et de la France). Au contraire, les 4 terres les plus riches (Maghreb, Espagne, Grèce et Turquie) comportent des milieux plus complexes et (pour l'instant) plus stables et, de ce fait, possèdent une avifaune de taille moyenne plus importante, relevant plutôt d'une stratégie de type « K ».

5. Loi de Darlington

Un autre problème est ici de déterminer la relation existant entre la surface d'une île et la richesse de son avifaune, problème connexe de celui traité au § III - 2. Le propos n'est pas seulement formel, mais sous-tend l'idée d'un modèle de peuplement : on conçoit ainsi que la probabilité d'extinction locale d'une espèce augmente lorsque diminue la taille d'une île; mais cette éventualité n'est pas la même pour une petite et une grosse espèce, pour une espèce sociale et pour une espèce territoriale, pour une espèce sédentaire et pour une espèce migratrice... Inversement, les processus de (re)colonisation dépendent non seulement de l'espèce (généraliste ou spécialiste, plus ou moins prolifique, etc...) mais aussi du milieu : l'île est-elle proche ou non d'autres secteurs, insulaires et/ou continentaux ? Les biotopes y sont-ils divers et respectés ?

Quantifiées, de telles considérations ont ainsi conduit, entre autres formes d'expression, à la « Loi de Darlington » (McArthur et Wilson, 1967, chapitres 2 et 3), exprimée par la relation allométrique : $S = C.A.^Z$, « où z

est un paramètre qui varie peu d'un taxon à un autre ou, pour un même taxon, dans des parties différentes du monde ». La plupart des z s'inscrivent entre 0,20 et 0,35, encadrant ainsi la valeur théorique de Darlington : 0,30 ($= \log_{10} 2$, ce qui signifie que le nombre d'espèces double lorsque décuple la surface). En ce qui concerne les 7 îles (dont Malte) méditerranéennes ici étudiées, la valeur z obtenue est égale à 0,366, la relation $S = 0,535 \cdot A^{0,366}$ ayant sous la forme linéaire bilogarithmique (Fig. 7) un coefficient de corrélation égal à +0,965. [Mais on ne peut écarter formellement une relation comme $S = 53,6 \log A - 108,9$ ($r = 0,946$) (cf. § III-2)].

Pour l'avifaune de l'archipel des Sept-Iles (Bretagne), étudiée par Penicaud (1977), l'exposant z est égal à 0,30 ($r = +0,955$); il monte à la valeur 0,33 ($r = +0,884$) pour l'ensemble des Iles britanniques, de surfaces plus comparables à celles des îles ici étudiées.

Dans cet esprit, il peut être intéressant de rechercher si îles et terres ont des proportions de migrateurs différentes, la mobilité des espèces pouvant déterminer leur capacité de colonisation. Pour l'ensemble de l'avifaune méditerranéenne, l'Indice de Sédentarité est pratiquement égal à 0,50, avec peu de variations d'un secteur à un autre (Tabl. II); on peut néanmoins déceler les tendances suivantes :

- un certain gradient terres/îles de sédentarité décroissante (Grèce/Crète : 0,485/0,456; Espagne/Baléares : 0,507/0,458; Malte et Port-Cros caricaturent le propos), alors que l'influence maritime, qui tamponne les climats, devrait favoriser la sédentarité insulaire; si la

remarque est exacte, elle renforcerait donc à contrario l'idée que la richesse relative des îles en migrateurs s'explique par une meilleure aptitude à la colonisation;

- un certain gradient Nord/Sud de sédentarité croissante (France ou Grèce/Maghreb : 0,49/0,52), mais « l'ellipse » méditerranéenne est bien moins haute que large (1 200 et 4 000 km environ);

- un certain gradient Ouest/Est de sédentarité décroissante (Espagne et Maghreb/Grèce et Turquie : 0,52/0,48; Corse, Sardaigne et Sicile/ Crète et Chypre : 0,52/0,47), révélant un certain gradient océanité/continentalité.

La prise en compte des individus ou des populations, et non des espèces, permettrait peut-être d'affiner ces remarques (cf. partie expérimentale), mais elle semble impossible en l'état actuel de nos connaissances sur la migration en Méditerranée, orientale du moins.

VI. DISCUSSION GÉNÉRALE

La « Méditerranéité »

L'avifaune méditerranéenne compte 294 espèces nidificatrices, dont la moitié de Passereaux, 11% de Rapaces diurnes, 9% de Sylviidés, etc.; elle se rattache pour l'essentiel à l'Ancien Monde boréal, le type faunique paléarctique prédominant, fournissant à lui seul le quart des espèces, alors que le type méditerranéen en constitue 20 (ou 10)% environ au sens large (ou restreint) du qualificatif. La participation des types éthiopien et asiatique reste faible : 3 à 4% seulement.

Alors qu'il existe une proportion égale ($21 \pm 1\%$) d'espèces aviennes à répartition méditerranéenne large et restreinte - ces dernières peuplant surtout la Turquie et le Maghreb - , certains Oiseaux apparaissent particulièrement représentatifs du biome, à l'instar de l'olivier ou du chêne-vert : Goéland leucophaea, Alouette calandrelle, Cisticole des joncs, Merle bleu, Fauvette mélanocéphale... Le nombre en est relativement faible si on le compare à celui des espèces végétales homologues, ou même à celui de certains taxons animaux (Reptiles, Insectes...); mais n'oublions pas que le concept de méditerranéité est d'ordre fondamentalement xéro-thermique, contrainte à laquelle échappe partiellement l'avifaune, homéotherme et mobile.

L'analyse multivariée permet d'apprécier les affinités faunistiques des divers secteurs étudiés. Certains résultats respectent la logique géographique (rapprochements Corse/Italie, Grèce/Crète, Espagne/Maghreb...), d'autres non (Chypre est plus « proche » de la Grèce que de la Turquie). Pour l'ornithologue, deux traits paraissent essentiels en Méditerranée : l'opposition terres/îles (difficilement dissociable il est vrai de l'effet des surfaces) et l'existence d'un gradient de longitude. La latitude ne joue qu'au troisième ordre, en raison de l'aplatissement de l'ellipse méditerranéenne et du pouvoir-tampon thermique des masses maritimes. Quant à l'altitude, elle ne

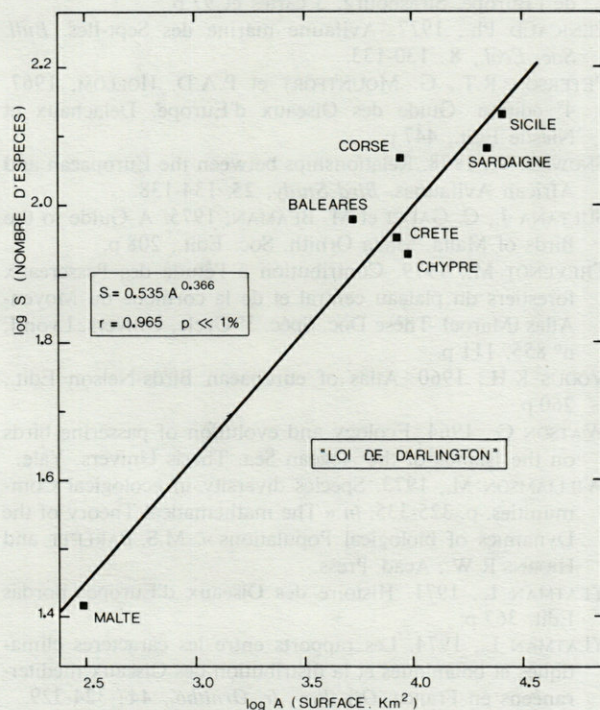


Fig. 7. - Relation entre le nombre d'espèces et la surface des secteurs (loi de Darlington).

The "Darlington rule".

semble pas tenir ici de rôle différentiel (la plus petite île, les Baléares, culmine déjà à 1445 m).

L'insularité

Une comparaison entre terres et îles, notamment pour des couples géographiquement apparentés, permet de dégager quelques traits constituant le syndrome d'insularité :

- à surface égale, les îles abritent moins d'espèces nidificatrices que les terres, et suivent en ce qui concerne la loi bi-logarithmique de Darlington;

- les îles accueillent des espèces à plus large amplitude géographique que les terres;

- la biomasse moyenne de l'avifaune insulaire est inférieure (ici de près de 30 %) à la biomasse continentale (France et Italie font exception sous l'influence de l'homme); Blondel (1979) reconnaît également ces deux traits caractéristiques en accordant aux « petits généralistes » de meilleures aptitudes insulaires;

- d'un point de vue faunique, les îles sont plus méditerranéennes que les terres, et le sont d'autant plus qu'elles sont de surface plus faible. On peut donc dire qu'une certaine convergence existe entre les deux concepts de méditerranéité et d'insularité;

- plus riches que les terres en Oiseaux de mer, les îles le sont moins en espèces d'Oiseaux d'eau douce, les seconds l'emportant globalement sur les premiers;

- certains groupes systématiques semblent étrangers au phénomène d'insularité (Rapaces diurnes, Alaudidés...), mais d'autres - sédentaires - subissent une nette restriction spécifique (Picidés, Gallinacés);

- la Sicile est « la moins insulaire des îles » alors que l'Italie et le Maghreb présentent des traits respectifs de pén-insularité et de pseudo-insularité. La faible taille de l'île de Malte lui permet parfois de servir de témoin pour juger de tendances notées au niveau des 6 grandes îles étudiées (ex. : plus forte sédentarité de l'avifaune, enrichissement en Passereaux...).

L'ensemble de ces caractères révélés au niveau de l'avifaune mériterait d'être étudié chez d'autres groupes animaux, car il traduit très certainement, d'un point de vue évolutif et adaptatif, ce que l'on peut considérer comme une *stratégie insulaire des peuplements* au sein des écosystèmes.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Mc ARTHUR R.H. et E.O. WILSON, 1967. The Theory of Islands Biogeography. Princeton Univers. Press, 203 p.
- BESSON J., 1975. Nos connaissances actuelles sur l'avifaune de Port-Cros. *Trav. sci. Parc nation. Port-Cros*, 1.
- BLONDEL J., 1970. Biogéographie des oiseaux nicheurs en Provence occidentale, du Mont-Ventoux à la Méditerranée. *Ois. Rev. fr. Ornith.*, 40 : 1-47.
- BLONDEL J., 1979. Biogéographie et Ecologie. Synthèse sur la structure, la dynamique et l'évolution des peuplements de Vertébrés terrestres. Masson Edit., 173 p.
- BLONDEL J. et B. FROCHOT, 1976. Caractères généraux de l'avifaune corse. *Bull. Soc. Sci. Nat. Hist. Corse*, 619/620 : 63-74.
- BLONDEL J. et R. HUC, 1978. Atlas des Oiseaux nicheurs de France, et biogéographie écologique. *Alauda*, 46 : 107-129.
- C.N.R.S. (*Auct. plur.*), 1961. Le peuplement des îles Méditerranéennes et le problème de l'insularité. Colloque intern. n° 94, Banyuls, 1959. C.N.R.S. Edit., 347 p.
- EMBERGER L., 1971. Articles divers repris in « Travaux de Botaniques et d'Ecologie ». Masson Edit., 520 p.
- ETCHECOPAR R.D. et F. HUE, 1964. Les Oiseaux du Nord de l'Afrique. Boubée Edit., 606 p.
- GAUSSEN H., 1968. Le climat Méditerranéen. *Encyclopaedia Universalis*, 10 : 745-748.
- GEROUDET P., 1946-1978. La Vie des Oiseaux. Delachaux et Niestlé Edit., 8 tomes.
- GUINOCHET M., 1973. Phytosociologie. Masson Edit., 227 p.
- HEIM de BALSAC H., 1936. Biogéographie des mammifères et des oiseaux du nord de l'Afrique. Lechevalier et Duculot Edit., 446 p.
- HEIM de BALSAC H. et N. MAYAUD, 1962. Les Oiseaux du Nord-Ouest de l'Afrique. Lechevalier Edit., 487 p.
- HEINZEL H., R. FITTER et J. PARSLow, 1972. Oiseaux d'Europe, d'Afrique du Nord et du Moyen-Orient. Delachaux et Niestlé Edit., 320 p.
- LEBRETON Ph., 1973. Notules d'ornithologie corse. *Ois. Rev. fr. Ornith.*, 43 : 340-341.
- LE GRAND G., 1978. Recherches sur l'Ecologie des peuplements d'oiseaux nicheurs du Massif des Maures. Thèse Doct. Spéc. 3^e Cycle, Univers. Marseille.
- MOURER-CHAUVIRE C., 1975. Faunes d'oiseaux du Pléistocène en France. *Geobios*, 8 : 333-452.
- OZENDA P., A. NOIRFALISE, R. TOMASELLI et W. TRAUTMANN, 1979. Carte de la Végétation des Etats membres du Conseil de l'Europe, Strasbourg, 3 cartes et 97 p.
- PENICAUD Ph., 1977. Avifaune marine des Sept-Iles. *Bull. Soc. Ecol.*, 8 : 130-133.
- PETERSON R.T., G. MOUNTFORT et P.A.D. HOLLom, 1967. 4^e édition. Guide des Oiseaux d'Europe. Delachaux et Niestlé Edit., 447 p.
- SNOW D.W., 1978. Relationships between the European and African Avifaunas. *Bird Study*, 25, 134-138.
- SULTANA J., C. GAUCI et M. BEAMAN, 1975. A Guide to the Birds of Malta. Malta Ornith. Soc. Edit., 208 p.
- THEVENOT M., 1979. Contribution à l'étude des Passereaux forestiers du plateau central et de la corniche du Moyen-Atlas (Maroc). Thèse Doc. Spéc. 3^e Cycle, Univers. Lyon I, n° 855, 111 p.
- VOOUS K.H., 1960. Atlas of european Birds-Nelson Edit., 260 p.
- WATSON G., 1964. Ecology and evolution of passerine birds on the Islands of the Aegean Sea. Thesis Univers. Yale.
- WILLIAMSON M., 1973. Species diversity in ecological Communities, p. 325-335, in « The mathematical Theory of the Dynamics of biological Populations ». M.S. BARLETT and HIORNS R.W., Acad. Press.
- YEATMAN L., 1971. Histoire des Oiseaux d'Europe. Bordas Edit. 367 p.
- YEATMAN L., 1974. Les rapports entre les caractères climatiques et botaniques et la distribution des Oiseaux méditerranéens en France. *Ois. Rev. fr. Ornith.*, 44 : 324-329.
- YEATMAN L., 1976. Atlas des Oiseaux nicheurs en France. *Soc. Ornith. Fr.* Edit., 282 p.

GASTÉROPODES OPISTHOBRANCHES MÉSOPSAMMIQUES DU SKAGERRAK (Suède Occidentale) Distribution et dynamique de population

Claude POIZAT

Kristineberg Zoological Station,
S. 45034 Fiskebäckskil,
Sweden Laboratoire de Biologie Marine,
Faculté des Sciences et Techniques
Saint-Jérôme, 13397 Marseille Cédex 13, France

A la mémoire du Professeur Bertil SWEDMARK

OPISTHOBRANCHES MÉSOPSAMMIQUES
DISTRIBUTION
MIGRATIONS
SKAGERRAK

RÉSUMÉ. — 7 espèces d'Opisthobranches mésopsammiques ont été capturées en Suède occidentales : *Microhedyle glandulifera* (abondant); *Hedylopsis spiculifera* (peu abondant); *H. brambelli* (rare); *Philineglossa helgolandica* (très abondant); *Philine* sp. (rare); *Embletonia pulchra* (abondant) et *Pseudovermis* sp. (très rare). Leur distribution horizontale et bathymétrique de même que leur signification écologique ont pu être précisées. C'est ainsi que *M. glandulifera*, *H. spiculifera*, *P. helgolandica* et *E. pulchra* sont qualifiés d'espèces gravellocoles, la première s'accommodant toutefois d'un substrat moins grossier que les trois autres et la dernière recherchant plutôt des graviers de forme tabulaire « flottant » à la surface du sédiment. Les variations d'effectifs à l'interface eau de mer-sédiment des 4 espèces dominantes, à court, moyen et long terme, sont interprétées par des phénomènes de migrations verticales s'exerçant au sein des substrats et par des migrations horizontales d'un biotope vers un autre. Ces migrations permettent aux animaux de se maintenir en permanence dans des conditions optimales d'agitation et d'oxygénation du milieu interstitiel, celles-ci dépendant de la bathymétrie du biotope et du degré d'enfoncement des animaux au sein du substrat.

MÉSOPSAMMIC OPISTHOBRANCHES
DISTRIBUTION
MIGRATIONS
SKAGERRAK

ABSTRACT. — Seven species of mesopsammic Opisthobranch Gastropods have been collected in the Skagerrak, on the western coast of Sweden, in the vicinity of the Kristineberg Zoological Station, Fiskebäckskil : *Microhedyle glandulifera* (abundant), *Hedylopsis spiculifera* (not very abundant); *H. brambelli* (uncommon); *Philineglossa helgolandica* (very abundant); *Philine* sp. (sporadic occurrence); *Embletonia pulchra* (abundant) and *Pseudovermis* sp. (uncommon). Their horizontal and bathymetric distribution have been studied and the four dominant species *M. glandulifera*, *H. spiculifera*, *P. helgolandica* and *E. pulchra* have been classified as "gravel dwelling species", the first one preferring less coarse substrates than the 3 others, and the last one preferring rather flat shaped granules scattered on the surface of the sea-bottom, than a given size of particles. The numeric variations of the four dominant species at the top layer of the substrates are explained in terms of vertical migrations phenomena inside the sediment beds with horizontal migrations from one biotope to another. By means of these migrations, the animals can permanently stay inside a favourable oxygenation and hydrodynamic conditions range which mainly depends on the bathymetry of the biotope and the level of the animals under the sediment-water interface.

INTRODUCTION

Très peu de données écologiques concernent les Gastéropodes Opisthobranches mésopsammiques. En particulier, les renseignements sur leur répartition dans les sédiments, leur signification écologique, leurs migrations, leur cycle saisonnier, etc. sont exceptionnels, une grande place ayant au contraire été consacrée à leur étude taxonomique, jusqu'à ces dernières années. C'est dans ce contexte qu'ont été abordées les investigations dans le Skagerrak où sont analysées et interprétées successivement : la distribution horizontale des Opisthobranches mésopsammiques, leur distribution bathymétrique et leurs variations à court, moyen et long terme. Comme je l'ai montré dans le golfe de Marseille (1978), le manque d'informations tenait à une raison majeure : la très grande pauvreté de l'effectif de ces Mollusques au sein du mésopsammon où ils représentent au mieux 1,50% du total. Cet effectif dérisoire rend bien difficile toute approche statistique pourtant indispensable dans les études de dynamique des populations, à moins de renoncer aux techniques de prélèvement (carottiers, benes) utilisées normalement pour les études quantitatives des groupes méiobenthiques dominants (Nématodes, Copépodes, Polychètes) et de se contenter d'engins (dragues) moins précis, mais qui récoltent des volumes sableux considérables (plus de 50 à 80 dm³), dans lesquels la quantité d'Opisthobranches capturés est suffisante. Mais il faut alors disposer de procédés spécialement adaptés, permettant de traiter rapidement ces volumineux échantillons pour en retirer le mésopsammon vivant, condition nécessaire pour pouvoir reconnaître et isoler les Opisthobranches. A la lumière de l'expérience acquise en Méditerranée, des procédures bien élaborées de prélèvement, d'échantillonnage et de concentration du mésopsammon ont été mises en œuvre dans le Skagerrak, lors de 3 séjours en Suède occidentale : en août 1973 ; en mai-juin-juillet 1974 et 1975. Ces procédures m'ont permis de résoudre les difficultés technologiques d'une telle étude et de compléter les données déjà acquises dans le golfe de Marseille.

MÉTHODOLOGIE ET PRÉLÈVEMENTS

1. Stations de prélèvement

Les récoltes ont été effectuées dans 17 stations de substrat meuble, à proximité de Kristineberg, sur la côte occidentale de la Suède (Fig. 1).

1.1. *Ile Bonden*. Les 5 stations exploitées sont échelonnées le long d'un talus sédimentaire alimenté en débris de coquilles par une moulière accrochée à la roche littorale (Fig. 2 c). Les profondeurs de ces stations sont successivement : 5, 10, 15, 20 et 27 mètres.

1.2. *Ile Gunnarskär*. Deux stations à 12 et 14 m de profondeur, dans la passe comprise entre l'île et un petit îlot situé à l'Est. Gunnarskär représente la « localité type » du Gastéropode Opisthobranch Acochlidacea *Hedylopsis brambelli* Swedmark, 1968 b.

1.3. *Ile Hamnerö*. Trois stations (août 1973) par 6 et 8 m de profondeur (Hamnerö Hamnen) et 20 m de profondeur (Hamnerö Sund), (Poizat et Vicente, 1977).

1.4. *Ile Hällö*. Une station par 6 m de fond à l'abri d'une petite crique, sur une tache de sable moyen bordée par des Laminaires, avec le Chordé *Branchiostoma lanceolatum* (Amphioxus)

1.5. *Plage de Bökevik*. Une station située au large de la plage par 2,5 m de fond (Bölevik A) et quatre autres échelonnées d'Est en Ouest, sous 0,25 m d'eau, en bordure immédiate du rivage (juin-juillet 1974).

1.6. *Klubban*. Une seule station, par 2 m de fond (juin 1974).

2. Echantillonnage des Opisthobranches mésopsammiques

Les prélèvements sont opérés pour la plupart, à l'aide d'une drague de type Charcot (Lamotte et Bourlière, 1971, p. 192) qui récolte en principe le sédiment sur une épaisseur d'environ 10 cm. Quelques prélèvements ont été opérés à l'aide d'une drague Ockelman (*id.*, p. 247) qui ne réalise qu'un écrémage très superficiel du substrat. L'utilisation simultanée de ces 2 engins, permet, par comparaison des données respectivement obtenues, de préciser la position des animaux au sein des substrats sédimentaires.

Les stations Bökevik B, C, D et E ont été exploitées à la pelle.

Le contenu des dragues est recueilli dans de grandes cuvettes. Il est immédiatement subdivisé en sous-échantillons en le transférant par quartage dans des seaux de dm³ que l'on remplit jusqu'à ras bord. Au terme de cette opération, chaque récipient renferme un sous-échantillon représentatif de l'échantillon total. Les stations principales (Bonden, Gunnarskär) ont été étudiées en utilisant la totalité du contenu de la drague dépassant la plupart du temps 50 dm³ (5 sous-échantillons). Pour les autres stations, un ou deux sous-échantillons seulement sont conservés, mais tous les résultats sont exprimés en fonction d'un volume sédimentaire de 50 dm³ qui correspond au « volume minimum » défini par Picard (1965) pour ses recherches qualitatives sur les biocoénoses marines de substrats meubles. Une telle présentation des résultats a l'avantage de permettre des comparaisons directes macrobenthos/méiobenthos.

Les données exposées dans ce travail sont établies à partir de l'analyse de 148 prélèvements (sous-échantillons) soit un volume total de 1 480 dm³ de sédiment recueilli en 1973 (18 prélèvements), en 1974 (71 prélèvements) et enfin en 1975 (59 prélèvements).

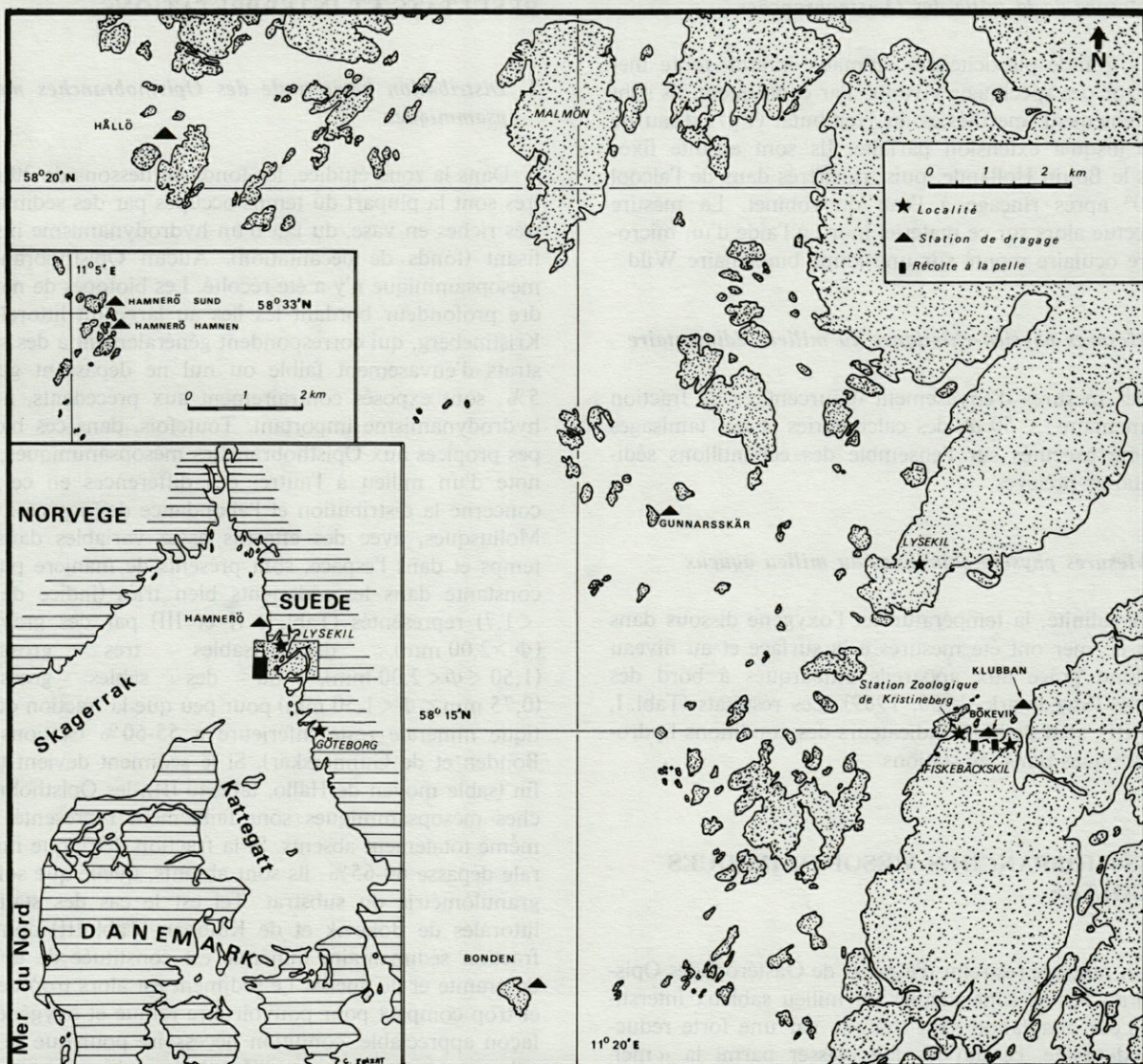


Fig. 1. — Carte des stations.
Position of stations.

3. Séparation des Opisthobranches mésopsammiques du sédiment et détermination de leur « abondance » et de leur « dominance »

Les prélèvements sont stockés en chambre froide (6 °C) jusqu'au moment de leur traitement. Exception faite pour les échantillons de 1973 traités par la « Deterioration Technique » (Hulings and Gray, 1971, p. 27) tous les autres sont soumis à la technique de Uhlig (Uhlig *et al.*, 1973) spécialement adaptée (Poizat, 1975) au traitement d'importants volumes sédimentaires. Ce procédé permet de séparer du sédiment le mésopsammon bien vivant qui se concentre, par ses propres mouvements, dans des cristallisoires remplis d'eau de mer.

Les Opisthobranches sont alors recherchés, à l'aide d'une loupe binoculaire, dans ces culots de mésopsammon préalablement colorés au rouge neutre et transférés dans des petites boîtes de Pétri à fond blanc. Les Mollusques récupérés ainsi sont déterminés spécifiquement *in vivo* et comptés. Cette opération aboutit à affecter à chaque espèce une valeur d'abondance et un indice de dominance selon les définitions de Picard (1965, p. 7) : « l'Abondance est le nombre d'individus vivants de chaque espèce par rapport à un volume déterminé de sédiment; la Dominance est le pourcentage que représentent les individus vivants d'une espèce par rapport à la totalité des individus vivants de toutes les espèces du prélèvement ».

4. Mesure de la taille des Opisthobranches

La grande plasticité des animaux interdit toute mesure sur des spécimens vivants. Par conséquent, ils sont préalablement anesthésiés au Nembutal (1 g/l d'eau de mer) jusqu'à extension parfaite. Ils sont ensuite fixés dans le Bouin Hollande, puis transférés dans de l'alcool à 70° après rinçage à l'eau du robinet. La mesure s'effectue alors sur ce matériel mort, à l'aide d'un microscope oculaire monté sur une loupe binoculaire Wild.

5. Mesures physico-chimiques du milieu sédimentaire

Des mesures d'envasement (pourcentage de fraction sédimentaire $< 50 \mu$), des calcimétries et des tamisages ont été exécutés sur l'ensemble des échantillons sédimentaires prélevés.

6. Mesures physico-chimiques du milieu aqueux

La salinité, la température et l'oxygène dissous dans l'eau de mer ont été mesurés à la surface et au niveau du fond grâce aux appareils embarqués à bord des navires (Swedmark, 1966, 1969). Ces résultats (Tabl. I, II et III), sont de bons indicateurs des conditions hydrodynamiques dans les stations.

OPISTHOBRANCHES MÉSOPSAMMIQUES RÉCOLTÉS

Un nombre restreint d'espèces de Gastéropodes Opisthobranches se sont adaptés au milieu sableux interstitiel. Leur adaptation s'est traduite par une forte réduction de taille, ce qui les fait classer parmi la « méi-faune ». Ils sont en outre dotés d'une forte déformabilité qui les place parmi la « soft fauna » (Hulings and Gray, 1971, p. 1) par opposition à la « hard fauna » dont les représentants sont peu ou non déformables ou peu contractiles grâce à leur cuticule ou à leur coquille.

Au total, 7 espèces d'Opisthobranches mésopsammiques ont pu être capturées au cours des 3 missions effectuées à Kristineberg (Tabl. I, II et III); ce sont : *Microhedyle glandulifera* (Kowalevsky, 1901 (abondant); *Hedylopsis spiculifera* Kowalevsky, 1901 (peu abondant); *H. bramelli* Swedmark, 1968 b (rare); *Philinoglossa helgolandica* Hertling, 1932 (très abondant); *Philine* sp. (rare); *Embletonia pulchra* Alder et Hancock, 1844 (abondant); et enfin, *Pseudovermis* sp. (très rare).

RÉSULTATS ET INTERPRÉTATIONS

1. Distribution horizontale des Opisthobranches mésopsammiques

Dans la zone étudiée, les fonds en dessous de 30 mètres sont la plupart du temps occupés par des sédiments très riches en vase, du fait d'un hydrodynamisme insuffisant (fonds de décantation). Aucun Opisthobranché mésopsammique n'y a été récolté. Les biotopes de moindre profondeur bordant les îles au large du littoral de Kristineberg, qui correspondent généralement à des substrats d'envasement faible ou nul ne dépassant guère 5 %, sont exposés contrairement aux précédents, à un hydrodynamisme important. Toutefois, dans ces biotopes propices aux Opisthobranches mésopsammiques, on note d'un milieu à l'autre, des différences en ce qui concerne la distribution et l'abondance des espèces. Ces Mollusques, avec des effectifs assez variables dans le temps et dans l'espace, sont présents de manière plutôt constante dans les sédiments bien triés (indice de tri $< 1,7$) représentés (Tabl. I, II et III) par des graviers ($\Phi > 2,00$ mm), des sables très grossiers ($1,50 < \Phi < 2,00$ mm), ou des sables grossiers ($0,75 \text{ mm} < \Phi < 1,50$ mm) pour peu que la fraction détritique minérale reste inférieure à 55-60 % (stations de Bonden et de Gunnarskär). Si le sédiment devient trop fin (sable moyen de Hällö, tableau III), les Opisthobranches mésopsammiques sont faiblement représentés ou même totalement absents. Si la fraction détritique minérale dépasse 60-65 %, ils sont absents, quelle que soit la granulométrie du substrat. Tel est le cas des stations littorales de Bökevik et de Klubban (Tabl. III) dont la fraction sédimentaire minérale est constituée de débris de granite et de gneiss. Le sédiment est alors trop dense et trop compact pour pouvoir être remué et oxygéné de façon appréciable, condition nécessaire pour que se développe un peuplement d'Opisthobranches mésopsammiques. Sur de tels fonds, qui se comportent vis-à-vis des facteurs hydrodynamiques d'ailleurs très amortis ici, comme de véritables substrats durs où vivent de nombreuses Gibbules, un voile gélatineux de diatomées et de bactéries crée un obstacle supplémentaire aux remaniements et à l'oxygénation du milieu sédimentaire. Le substrat reste par conséquent très hétérogène (indice de tri supérieur à 2 ou même à 3, Tabl. III), ce qui restreint davantage l'espace interstitiel, les petites particules colmatant les cavités entre les plus grandes.

2. Distribution bathymétrique des Opisthobranches mésopsammiques. Recherche du milieu le plus favorable à chaque espèce. Signification écologique des espèces

2.1. Distribution de l'effectif total dans quelques stations

L'abondance moyenne (Am/50 dm³ sable) des Opisthobranches mésopsammiques (Tabl. IV) le long du talus sédimentaire de l'île Bonden (Fig. 2c) accuse une augmentation régulière en allant de la surface vers la

Tabl. I. - Sédimentologie, hydrologie et abondance (A/50 dm³ sable) des Opisthobranches mésopsammiques, stations A, B et C à l'île Bonden, aux diverses dates de prélèvement (date avec astérisque - dragage Ockelman).

Sedimentology, hydrology and abundance (A/50 dm³ sand) of mesopsammic opisthobranchs at stations A, B and C of Bonden Island for different sampling dates (Ockelman dredging indicated by asterisk).

Station (Profondeur)		A (5 m)							B (10 m)							C (15 m)							
Date		1974		1975					1974		1975				1973	1974				1975			
		02/07	24/07	27/05	03/06	18/06	02/07	10/07	02/07	24/07	03/06	18/06	02/07	10/07	15/08	11/06	*11/06	02/07	24/07	03/06	18/06	02/07	10/07
SEDIMENTOLOGIE																							
Envasement (%)		3.80	3.00	0.96	0.61	0	1.92	0	6.2	3.8	1.12	0	1.28	2.54	1.20	3.30	2.30	1.90	5.60	0.06	2.40	2.38	2.41
Calcimétrie (%)		97.50	98.10	98.06	94.10	93.81	99.61	99.18	97.10	96.90	94.95	98.69	99.33	98.32	94.20	90.00	97.75	84.10	96.40	94.04	92.80	95.21	94.21
Détritique minéral (%)		2.50	1.90	1.94	5.90	6.19	0.39	0.82	2.90	3.10	5.05	1.31	0.67	1.68	5.80	10.00	2.25	15.90	3.60	5.93	7.20	4.79	5.19
Paramètres granulométrique	Q1 (mm)	1.050	0.850	0.900	1.350	1.400	1.800	1.700	0.720	0.880	1.000	1.150	1.250	1.200	0.245	0.625	0.930	0.840	0.950	1.300	0.540	1.600	1.350
	Q2 (mm)	1.940	1.800	1.750	2.300	2.250	3.000	2.600	1.420	1.500	1.650	1.950	2.050	2.200	0.300	0.955	1.445	1.240	1.750	2.000	0.900	2.550	2.200
	Q3 (mm)	2.950	2.800	2.900	3.400	3.250	4.300	3.600	2.450	2.400	2.500	3.000	3.050	3.300	0.370	1.650	2.300	2.050	2.650	3.150	1.600	3.450	3.200
	Mode (mm)	2.250	2.250	3.150	3.550	3.150	3.550	3.550	1.420	2.250	1.800	2.800	2.800	2.800	0.275	0.900	1.150	0.900	2.500	3.550	0.890	3.150	3.150
Indice de tri So = $\sqrt{Q3/Q1}$		1.67	1.82	1.80	1.59	1.52	1.55	1.46	1.84	1.65	1.58	1.62	1.56	1.66	1.51	1.61	1.58	1.56	1.67	1.56	1.72	1.47	1.54
HYDROLOGIE																							
Température de surface (°C)		17.9	15.0	13.0	11.4	12.1	16.5	17.8	17.9	15.1	11.4	12.1	16.5	17.8	18.5	14.5	14.5	17.9	15.0	11.4	12.1	16.5	17.8
Température de fond (°C)		16.0	15.1	13.0	11.4	12.0	16.4	17.7	14.0	15.1	11.4	12.0	14.4	17.05	16.0	12.5	12.5	13.2	14.5	11.4	12.1	14.0	14.05
Salinité de surface (°/oo)		—	29.8	—	—	—	—	—	26.9	29.8	—	—	—	—	24.75	27.0	27.0	—	—	—	—	—	—
Salinité de fond (°/oo)		27.6	30.0	25.4	23.0	28.5	27.5	23.6	31.1	30.0	23.5	28.5	30.0	25.4	32.25	34.14	34.14	33.40	30.80	24.30	28.70	30.50	29.50
Oxygène dissous de fond (ppm)		8.8	8.4	—	14.8	—	—	—	9.0	8.5	14.8	—	—	—	—	—	—	9.0	8.5	14.90	—	—	—
OPISTHOBRANCHES MESOPSAMMIQUES																							
A / 50 dm ³ Sable	<i>Hedylopsis spiculifera</i>	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	4	20	20	4	0	4	0	0
	<i>Microhedyle glandulifera</i>	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	45	53	154	0	0	9	0	0
	<i>Philineglossa helgolandica</i>	0	0	0	3	3	0	0	16	24	186	3	6	0	0	15	26	488	2	0	117	6	0
	<i>Philine</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	2	9	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	1	0	0
	<i>Pseudovermis</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	<i>Embletonia pulchra</i>	9	12	0	30	24	6	6	44	36	36	6	0	0	0	0	0	4	2	0	0	0	0
Abondance totale / 50 dm ³ sable		9	14	0	33	27	6	6	64	69	222	9	6	0	0	64	99	666	12	0	131	6	0

Tabl. II. – Sédimentologie, hydrologie et abondance (A/50 dm³ sable) des Opisthobranches mésopsammiques, stations D et E à l'île Bonden, aux diverses dates de prélèvement (date avec astérisque – dragage Ockelman).

Sedimentology, hydrology and abundance (A/50 dm³ sans) of mesopsammic opisthobranchs at stations D and E of Bonden Island for different sampling dates (Ockelman dredging indicated by asterisk).

Station (Profondeur)		D (20 m)							E (25-27 m)											
Date		1973	1974	1975				1973	1974				1975							
		16.08	24.07	27.05	03.06	18.06	02.07	10.07	16/08	10/05	*11/06	02.07	24/07	27/05	03/06	18/06	02/07	10/07	*10/07	
SEDIMENTOLOGIE																				
Envasement (%)		3.35	2.30	0.44	0.40	1.09	0.78	0	3.93	1.90	0.30	1.75	0.40	0	0	0	0	0	0	
	Calcimétrie (%)	75.30	92.00	95.28	97.47	93.66	96.93	90.62	97.17	96.25	97.70	86.10	86.70	97.07	97.55	96.53	97.76	83.77	90.89	
	Détritique minéral (%)	24.70	8.00	4.72	2.53	6.34	3.07	9.38	2.83	3.75	2.30	13.90	13.30	2.93	2.45	3.47	2.24	16.23	9.11	
	Paramètres granulométriques	Q1 (mm)	0.345	0.600	1.050	1.300	0.600	0.700	0.630	0.653	0.690	1.600	0.555	2.200	0.660	0.920	0.770	0.680	1.275	1.300
		Q2 (mm)	0.482	0.900	1.750	2.000	0.900	1.100	1.000	1.143	0.885	2.250	0.790	3.000	0.820	1.300	0.970	0.880	1.900	1.825
		Q3 (mm)	0.915	1.440	2.800	2.900	1.600	1.900	1.800	1.750	1.185	2.900	1.250	3.900	1.025	1.800	1.300	1.150	2.750	2.500
Mode (mm)		0.450	0.900	1.400	3.550	0.710	1.000	0.890	0.900	0.900	2.250	0.750	3.500	0.800	1.400	0.890	0.800	2.000	1.800	
Indice de tri So = $\sqrt{Q3/Q1}$	1.62	1.55	1.63	1.49	1.63	1.65	1.69	1.58	1.31	1.35	1.51	1.33	1.25	1.40	1.30	1.30	1.47	1.39		
HYDROLOGIE																				
Température de surface (°C)		18.5	15.0	13.0	11.4	12.1	16.5	17.8	18.5	9.3	14.5	16.5	15.0	13.0	11.4	12.1	16.5	17.8	17.8	
	Température de fond (°C)	15.4	13.5	10.6	10.4	12.0	13.5	13.2	14.9	9.0	11.0	11.8	14.0	10.0	9.8	11.8	12.2	12.0	12.0	
	Salinité de surface (°/oo)	—	—	—	—	—	—	—	—	24.0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
	Salinité de fond (°/oo)	—	—	—	28.5	28.8	30.5	30.5	—	34.8	—	33.2	32.0	34.1	31.0	30.0	30.8	31.0	31.0	
	Oxygène dissous de fond (ppm)	—	—	—	14.9	—	—	—	—	—	—	9.0	8.0	0	14.5	—	—	—	—	
	OPISTHOBRANCHES MESOPSAMMIQUES																			
A /50 dm³ Sable	<i>Hedylopsis spiculifera</i>	0	6	24	0	4	0	0	15	5	35	2	8	3	39	9	6	3	20	
	<i>Microhedyle glandulifera</i>	0	6	8	6	1	0	30	0	153	5	277	0	324	309	276	84	0	70	
	<i>Philinoglossa helgolandica</i>	0	2	42	6	16	6	18	0	221	5	266	0	213	414	186	258	3	100	
	<i>Philine</i> sp.	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	—	0	0	
	<i>Pseudovermis</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	—	0	0	
	<i>Embletonia pulchra</i>	8	2	0	0	0	0	0	3	0	105	3	130	0	0	0	—	9	40	
Abondance totale / 50 dm³ sable		8	18	74	12	21	6	48	18	379	150	549	138	540	762	471	348	15	230	

Tabl. III. – Sédimentologie, hydrologie et abondance (A/50 dm³ de sable) des Opisthobranches mésopsammiques dans quelques stations du Skagerrak aux diverses dates de prélèvement (date avec astérisque – prélèvement à la pelle).

Sedimentology, hydrology and abundance (A/50 dm³ sand) of mesopsammic opisthobranchs at some stations in the Skagerrak for different sampling dates (shovel sample indicated by asterisk).

	GUNNARSKÄR A (14 m)						GUNNARSKÄR B (12 m)				HAMNERÖ A(6m) . B(8m) . C(20m)			HALLÖ (6m)			BÖKEVIK A(2.50m)B(0.25m)C(0.25m)D(0.25m)E(0.25m)					KLUBBAN (2m)	
Date	1973	1974		1975			1974			1975	1973			1973	1974	1975	1974					1974	
	23/08	10/07	26/07	03/06	18/06	02/07	01/07	10/07	26/07	22/05	16/08	16/08	16/08	16/08	25/06	03/06	27/06	*23/07	*23/07	*23/07	*23/07	27/06	
SEDIMENTOLOGIE																							
Envasement (%) Calcimétrie (%) Détritque minéral (%) Paramètres granulométriques Indice de tri So = $\sqrt{Q3/Q1}$	5.9	3.9	1.9	2.06	1.48	0	3.8	5.3	2.5	0.38	2.0	4.3	1.2	2.15	0.3	0	1.3	0.2	0.1	1.6	1.2	0.3	
	94.8	89.25	85.60	92.61	90.59	84.70	91.40	85.75	85.50	89.07	95.50	84.60	48.75	86.10	36.40	43.24	32.20	12.10	10.80	33.30	53.20	12.10	
	5.2	10.75	14.40	7.39	9.41	15.30	8.60	14.25	14.50	10.93	4.50	15.40	51.25	13.90	63.60	56.76	66.80	87.90	89.20	66.70	46.80	87.90	
	Q1 (mm)	0.600	0.615	1.120	0.680	0.630	0.980	0.910	0.580	0.720	1.175	0.830	0.295	1.130	0.297	0.255	0.250	0.370	0.820	0.860	0.215	0.420	0.300
	Q2 (mm)	0.950	1.050	1.620	1.200	1.050	1.500	1.450	1.000	1.090	1.850	1.360	0.415	1.850	0.397	0.315	0.310	1.850	1.100	1.180	0.680	0.580	1.400
	Q3 (mm)	1.680	1.850	2.250	1.900	1.900	2.400	2.250	1.850	1.900	2.850	2.250	0.680	2.800	0.540	0.390	0.390	3.150	1.940	1.800	1.360	1.100	2.900
Mode	0.900	1.100	1.400	1.400	0.890	1.400	1.400	0.700	0.900	1.400	1.400	0.450	2.525	0.425	0.280	0.280	2.800	0.900	0.900	0.900	0.450	0.280	
	1.67	1.74	1.41	1.67	1.74	1.72	1.57	1.80	1.62	1.56	1.65	1.91	1.58	1.34	1.23	1.25	2.92	1.54	1.45	2.51	1.61	3.11	
HYDROLOGIE																							
Température de fond (°C) Salinité de fond (°/oo) Oxygène dissous de fond (ppm)	—	15.5	16.5	11.5	11.9	12.7	—	15.4	16.5	12.0	—	—	—	—	15.0	11.4	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	16.0	
	—	33.73	27.75	25.50	30.00	30.00	34.25	30.70	27.75	21.05	—	—	—	—	27.10	24.2	27.9	27.8	27.8	27.8	27.8	27.9	
	—	8.2	—	15.80	—	—	—	8.2	—	—	—	—	—	—	8.4	15.2	9.2	—	—	—	—	9.2	
OPISTHOBRANCHES MESOPSAMMIQUES																							
A / 50 dm ³ sable	Hedylopsis spiculifera	0	59	0	0	0	6	1	0	1	0	0	45	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	Hedylopsis brambelli	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	Microhedyle glandulifera	0	3	0	0	0	15	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	
	Philinoglossa helgolandica	0	17	6	252	29	6	7	0	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	Philine sp.	0	0	0	0	0	3	0	1	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	Embletonia pulchra	0	152	12	18	6	3	111	164	0	0	1030	70	40	0	0	0	0	0	0	0	0	
Abondance totale / 50 dm ³ sable	0	233	18	270	35	12	132	173	0	8	1030	70	90	0	0	3	0	0	0	0	0	0	

Tabl. IV. – Abondance totale (At), abondance moyenne (Am/50 dm³ de sable) et dominance moyenne (Dm %) des Opisthobranches mésopsammiques capturés en 1973, 1974 et 1975, A, B, C, D et E à l'île Bonden.
Total abundance (At) mean abundance (Am/50 dm³ sand) and mean dominance (Dm %) of mesopsammic opisthobranchs captured in 1973, 1974 and 1975 at stations A, B, C, D and E of Bonden Island.

Station (profondeur en m) Nombre de prélèvements (N)	A (5 m) 7		B (10 m) 6		C (15 m) 9		D (20 m) 7		E (27 m) 11	
	At	Dm%	At	Dm%	At	Dm%	At	Dm%	At	Dm%
Espèces et leur numéro sur fig. 2										
<i>Hedylopsis spiculifera</i> (1)	0	0	2	0.54	75	6.58	34	17.44	180	3.92
<i>Microhedyle glandulifera</i> (2)	2	2.10	0	0	358	31.43	51	26.15	1969	42.78
<i>Philineglossa helgolandica</i> (3)	6	6.32	235	63.52	695	61.08	90	46.15	2153	46.78
<i>Philine</i> sp. (4)	0	0	11	2.97	5	0.44	2	1.03	0	0
<i>Pseudovermis</i> sp. (5)	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0.02
<i>Embletonia pulchra</i> (6)	87	91.58	122	32.97	6	0.53	18	9.23	299	6.50
ΣAt	95	—	370	—	1139	—	195	—	4602	—
Am/50 dm ³ sable (ΣAt/N)	13.6	—	61.7	—	126.6	—	27.8	—	418.4	—

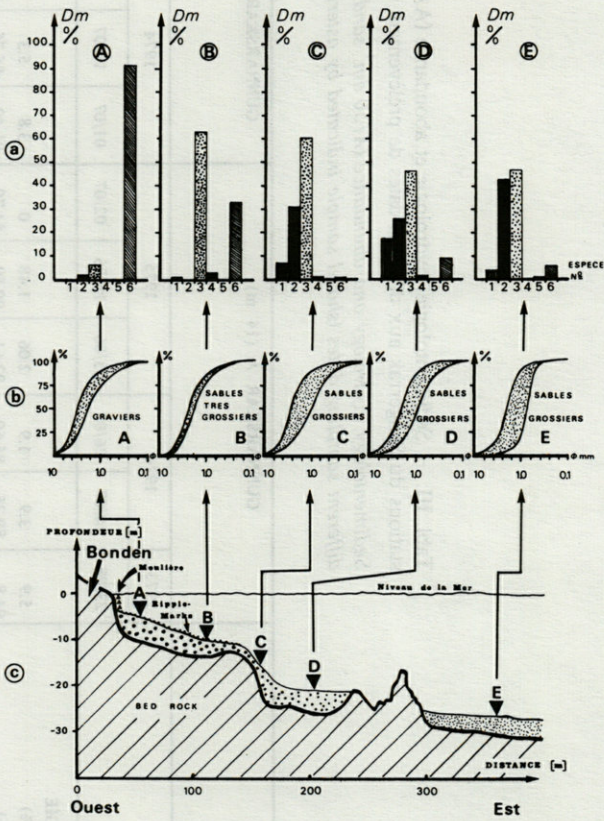
profondeur : 13,6 individus à la station A ; 61,7 en B ; 126,6 en C et 418,4 en E. Seule, la station D (– 20 m), avec 27,8 individus/50 dm³ de sable ne s'intègre pas dans ce gradient, à cause peut-être de turbulences à proximité de la saillie du fond rocheux interrompant le talus. Sans doute, faut-il voir dans un tel gradient, la recherche par les Opisthobranches mésopsammiques, d'un hydrodynamisme optimal, fonction directe de la bathymétrie, entre les fonds superficiels lessivés à l'excès et les fonds de décantation en dessous de 30 mètres, insuffisamment ou non remaniés.

2.2. Abondance, dominance et vitalité des espèces et leur signification écologique

Seules, les 4 espèces dominantes : *Hedylopsis spiculifera*, *Microhedyle glandulifera*, *Philineglossa helgolandica* et *Embletonia pulchra*, sont considérées ici. L'augmentation de la profondeur des stations le long du talus sablo-graveleux de l'île Bonden, se traduit par un affinement continu du substrat sédimentaire (Fig. 2 b). J'ai tenté de rechercher si ce gradient granulométrique pou-

vait influencer à la fois sur l'effectif des Opisthobranches mésopsammiques et sur la longueur maximale (L. max.) atteinte par les spécimens. Cet indice « L. max. », mesuré sur les histogrammes de fréquence établis pour chaque espèce (Fig. 3) peut représenter l'état de vitalité des animaux selon le principe suivant : L. max. est d'autant plus élevé que la longévité donc la vitalité des Gastéropodes sont plus fortes et qu'en conséquence, le milieu leur est plus favorable. Ces Opisthobranches mésopsammiques n'ayant pas de prédateurs connus, leur

Fig. 2. – (a) Dominance moyenne (Dm%) de *Hedylopsis spiculifera* (1), *Microhedyle glandulifera* (2), *Philineglossa helgolandica* (3), *Philine* sp. (4), *Pseudovermis* sp. (5), et *Embletonia pulchra* (6) récoltés en 1973, 1974 et 1975, stations A (– 5 m), B (– 10 m), C (– 15 m), D (– 20 m) et E (– 27 m) à l'île Bonden. (b) Granulométrie des sédiments dans les stations A, B, C, D et E. (c) Coupe W-E du talus sédimentaire de l'île Bonden.



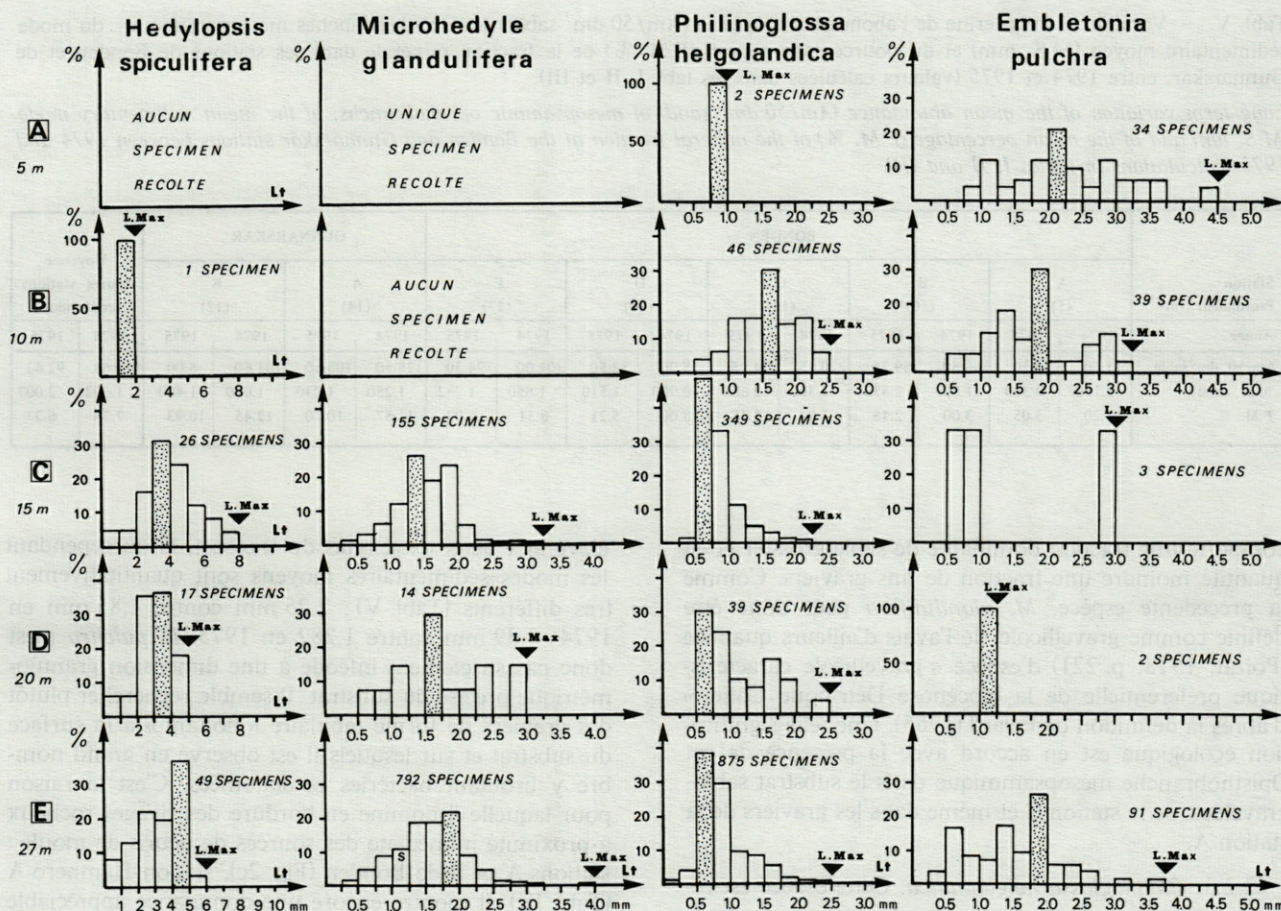


Fig. 3. — Longueur totale (Lt) des spécimens des 4 Opisthobranches mésopsammiques dominants capturés en août 1973, en mai-juin-juillet 1974, 1975, Stations A, B, C, D et E de l'île Bonden (L. max. : longueur maximale; S : Spermatophore).

Total lengths (Lt) of specimens in the four dominant mesopsammic opisthobranch species captured in August 1973, May-June-July 1974 and 1975, stations A, B, C, D and E of Bonden Island (L. max = maximum length; S = spermatophor).

longévité réelle peu différente de la longévité potentielle, ne dépend en principe que des seules conditions de milieu. En théorie, un milieu donné sera d'autant plus favorable à une espèce que celle-ci y atteindra une longueur maximale plus importante et que son effectif y sera plus grand.

2.2.1. *Hedylopsis spiculifera*. Cette espèce est absente de la station superficielle A (Tabl. IV, Fig. 2 a). A la station B, elle semble en maintien précaire avec une abondance totale $At=2$ et une dominance moyenne $Dm=0,54\%$, alors que l'unique spécimen mesuré est de faible longueur avec $L. max. < 2$ mm (Fig. 3). En aval, l'évolution de l'indice $L. max.$ épouse sensiblement la variation du mode sédimentaire moyen observée en 1974 (Tableau V) : il y a en particulier une décroissance entre C et D suivie d'une nouvelle augmentation en E. De dominance élevée (17,44%) en D par suite de l'effacement plus accentué des autres espèces mésopsammiques, *H. spiculifera* n'y semble pas en milieu très favorable ($L. max. < 5$ mm). Au contraire, sa vitalité paraît forte en C ($L. max. = 8$ mm) en dépit d'un effectif

moyen ($At=75$) et d'une dominance moyenne modeste ($Dm=6,58\%$). Sa vitalité est un peu moins bonne en E ($L. max. = 6$ mm) malgré un effectif fort ($At=180$).

En définitive, cette espèce semble très dépendante de la granulométrie du substrat. Elle paraît rechercher un sédiment grossier avec une fraction gravier importante (comme à la station C) et peut, de ce fait, être qualifiée d'espèce gravellicole.

2.2.2. *Microhedyle glandulifera*. Cette espèce récoltée une seule fois à la station A (Tabl. IV, Fig. 2a) est absente en B mais présente en C, D et E. Entre les stations C et D il y a diminution concomitante du mode sédimentaire moyen mesuré en 1974 (Tabl. V), de l'abondance totale At (Tabl. IV), de la dominance moyenne $Dm\%$ (Tabl. IV, Fig. 2a) et de l'indice de vitalité $L. max.$ (Fig. 3), suivie d'une augmentation de tous ces facteurs en E. Pour cette espèce, il y a coïncidence d'une vitalité maximale ($L. max. = 4$ mm) et d'un fort effectif ($At=1969$) à la station E qui représente par conséquent le milieu le plus favorable. Dans ce biotope, le substrat

Tabl. V. — Variation à long terme de l'abondance moyenne (Am/50 dm³ sable) des Opisthobranches mésopsammiques, du mode sédimentaire moyen (M.S. mm) et du pourcentage moyen (F.M. %) de la fraction minérale dans les stations de Bonden et de Gunnarskär, entre 1974 et 1975 (valeurs calculées dans les tabl. I, II et III).

Long term variation of the mean abundance (Am/50 dm³ sand) of mesopsammic opisthobranchs, of the mean sedimentary mode (M.S. mm) and of the mean percentage (F.M. %) of the mineral fraction at the Bonden and Gunnarskär stations between 1974 and 1975 (calculations in tables I, II and III).

Station Profondeur (m)	BONDEN										GUNNARSKÄR				Moyenne toutes stations confondues	
	A (5)		B (10)		C (15)		D (20)		E (27)		A (14)		B (12)			
	Année	1974	1975	1974	1975	1974	1975	1974	1975	1974	1975	1974	1975	1974	1975	
Am/50 dm ³ sable	11.50	14.50	66.60	59.25	210.25	34.25	18.00	32.50	304.00	394.30	125.50	105.60	101.60	8.00	119.63	92.62
M.S. (mm)	2.250	3.390	1.835	2.550	1.362	2.685	0.900	1.510	1.850	1.282	1.250	1.230	1.000	1.400	1.492	2.007
F.M. %	2.20	3.05	3.00	2.18	7.94	5.78	8.00	5.21	8.31	6.07	12.57	10.70	12.45	10.93	7.78	6.27

comporte une fraction dominante de sable grossier et en quantité moindre une fraction de fins graviers. Comme la précédente espèce, *M. glandulifera* peut donc être définie comme gravellicole. Je l'avais d'ailleurs qualifiée (Poizat, 1978, p. 221) d'espèce « gravellicole caractéristique préférentielle de la biocénose Détritique Côtier » d'après la définition de Picard (1965). Une telle signification écologique est en accord avec la présence de cet Opisthobranchie mésopsammique dans le substrat sablo-graveleux de la station C et même dans les graviers de la station A.

2.2.3. *Philineglossa helgolandica*. Cette espèce est remarquable par sa présence à toutes les stations du transect. Mais elle apparaît en condition précaire en A où son abondance totale (At = 6) et sa dominance moyenne (Dm = 6,32%) sont faibles (Tabl. IV, Fig. 2a) et où sa longueur reste modeste avec L. max. < 1 mm (Fig. 3). Dans les stations en aval de A, *P. helgolandica* affiche un effectif croissant avec la bathymétrie, sauf en D (Tabl. IV). Sa dominance moyenne est très forte en B et C (Tabl. IV, Fig. 2a); sensiblement moindre en D et E alors que l'indice L. max. est stabilisé à la valeur 2,5 mm, sauf en C où l'on note 2,25 mm (Fig. 3). La vitalité de cette espèce est donc très bonne dans tous les substrats pour peu que les fractions sable grossier et fin gravier soient présentes en quantité dominante. Cet Opisthobranchie mésopsammique est donc typiquement gravellicole.

2.2.4. *Embletonia pulchra*. Cette espèce n'est abondante qu'en A et B avec une abondance totale At = 87 et 122 (Tabl. IV) et à la station E où At = 299. Mais sa dominance moyenne Dm (Tabl. IV, Fig. 2a) est maximale en A et décroît vers B et C, reprenant quelque importance en D (Dm = 9,23%) et E (Dm = 6,50%). *E. pulchra* apparaît en vitalité maximale à la station A (L. max. = 4,5 mm) et sa vitalité est encore bonne en E où L. max. = 3,75 mm et également en B où L. max. = 3,25 mm (Fig. 3). Il y a en définitive coïncidence d'un fort effectif et d'un indice de vitalité L. max.

élevé aux deux extrémités du transect, là où cependant les modes sédimentaires moyens sont quantitativement très différents (Tabl. V): 2,25 mm contre 1,85 mm en 1974; 3,39 mm contre 1,282 en 1975. *E. pulchra* n'est donc pas strictement inféodé à une dimension granulométrique précise du substrat. Il semble rechercher plutôt des graviers de forme tabulaire « flottant » à la surface du substrat et sur lesquels il est observé en grand nombre y broutant bactéries et diatomées. C'est la raison pour laquelle il domine en bordure des rivages rocheux à proximité immédiate des sources de débris de moule : stations A et B de Bonden (Fig. 2c), station Hamnerö A (Tabl. III). Il montre encore une dominance appréciable à proximité des sources de graviers dans les stations D et E de Bonden (Fig. 2c) de part et d'autre d'une saillie du « bed-rock » interrompant le talus sédimentaire et d'où se détachent des débris tabulaires de micaschistes.

Dans le golfe de Marseille, j'avais affecté à ces quatre espèces gravellicoles une signification écologique plus précise, d'après la méthode de Picard (1965) :

— *H. spiculifera* et *P. helgolandica* : « caractéristiques préférentielles de la biocénose des Sables Grossiers et Fins Graviers sous l'influence de Courants de Fond ».

— *M. glandulifera* : « caractéristique préférentielle de la biocénose du Détritique Côtier ». Une telle signification écologique est en accord avec la présence de cet Opisthobranchie dans le substrat sablo-graveleux de la station C et même dans les graviers de la station A.

— *E. pulchra* : « gravellicole de surface du sédiment, liée aux Herbiers de Posidonies ou aux sédiments qui en dépendent ». On pourrait préciser, au vu des données recueillies ici, qu'*E. pulchra* est en définitive lié aux zones littorales productrices de graviers de forme tabulaire et d'origine biogène (Moules accrochées à la roche littorale, grosses coquilles de Mollusques vivant dans les Herbiers) ou détritique (érosion par les vagues de micaschistes littoraux).

3. Variations à court et à moyen terme de l'abondance des Opisthobranches mésopsammiques. Corrélation avec les facteurs météorologiques et hydrodynamiques

3.1. Transect de l'île Bonden

Dans l'intervalle du 27 mai au 10 juillet 1975, les conditions météorologiques ont été assez variables. Après une période prolongée de beau temps, en mai 1975, de très forts vents, des pluies et même quelques précipitations neigeuses ont amené une diminution sensible de la température des eaux de surface pendant la première quinzaine du mois de juin (Fig. 4a). La forte agitation des eaux de surface, a produit corrélativement, particulièrement dans les petits fonds (stations A et B), une élévation progressive du gradient granulométrique des substrats (Fig. 4b) et une légère diminution en A de leur teneur en CaCO_3 (Fig. 4c) par sédimentation de fragments de roches littorales (micaschistes) arrachés par les vagues. Simultanément, au niveau des fonds inférieurs à -15 m (stations C, D et E), l'apport des fractions sableuses moyennes et fines provenant de l'amont, s'est marqué dans les substrats par un affinement relatif de ceux-ci (Fig. 4b). Après le 18 juin, par suite d'un retour du beau temps, la température des eaux de surface a augmenté de nouveau et a atteint des valeurs supérieures à $+18^\circ\text{C}$ (Fig. 4a), tandis que l'hydrodynamisme s'est progressivement amorti. Dans ce contexte météorologique et hydrodynamique, les peuplements d'Opisthobranches mésopsammiques ont réagi diversement dans les stations en fonction de leur bathymétrie.

3.1.1. *Stations de faible profondeur (A et B).* Ici, les Opisthobranches se sont montrés très sensibles aux fluctuations hydrodynamiques et thermiques du milieu. Le stock très modeste d'Opisthobranches, au maximum le 3 juin 1975 (Fig. 4d) décroît rapidement à partir du 18 juin, par suite, semble-t-il, du réchauffement rapide de l'eau de surface qui, par contrecoup, entraîne un appauvrissement du milieu interstitiel en oxygène dissous; cette évolution provoque, soit une mortalité élevée des organismes (*E. pulchra*), soit, ce qui est le plus vraisemblable (pour *P. helgolandica*) leur déplacement horizontal vers des zones plus oxygénées en aval.

3.1.2. *Station C (-15 m).* Dans ce milieu, coïncidant avec un notable affinement du sédiment (Fig. 4b), le stock d'Opisthobranches passe par un maximum le 18 juin 1975 (Fig. 4d), soit 15 jours après la station B moins profonde. Ce décalage du pic maximal des stocks en B et C, constitués tous deux essentiellement par *P. helgolandica*, confirme le phénomène de migration horizontale à moyen terme, envisagé pour cette espèce dans les stations A et B. Cette observation met en évidence une forte capacité de déplacement pour une espèce déjà décrite comme très mobile et rapide grâce à sa petite taille et à sa grande extensibilité. Ainsi, les *Philineglossa* migreraient vers l'aval, des stations A et B vers la station C, pour échapper à l'élévation rapide de la température en A et B, beaucoup plus faible en C (Fig. 4a). De telles migrations horizontales ne sont pas rares dans les mi-

lieux intertidaux (Renaud-Debyser, 1963). Elles constituent ici en revanche une nouveauté, car elles sont le fait d'organismes jusqu'alors mal connus du fait de leur extrême dispersion au sein du mésopsammon et parce qu'elles s'exercent dans des biotopes immergés de façon permanente dont l'étude directe est difficile.

3.1.3. *Station D (-20 m).* A cette profondeur, la dégradation des conditions météorologiques le 3 juin 1975 s'enregistre à moyen terme dans le sédiment, par une augmentation de la taille des grains (Fig. 4b) et par une diminution du stock d'Opisthobranches (Fig. 4d), sans doute par enfouissement dans le substrat (migrations verticales descendantes). Ultérieurement, l'hydrodynamisme diminuant, le sédiment s'affine et le stock d'Opisthobranches accuse une petite poussée le 18 juin 1975 suivie d'un pic important le 10 juillet, par re-concentration à la surface du substrat (migrations verticales ascendantes à moyen terme).

3.1.4. *Station E (-27 m).* Dans ce biotope, il semble, après le 2 juillet 1975, intervenir un courant de fond latéral de direction Nord-Sud (pénétration d'eaux atlantiques dans le Skagerrak), intermittent, mais assez puissant, se manifestant par une diminution de la température des eaux de fond sur les stations D et E (Fig. 4a), et même provoquant une augmentation de la taille des particules sédimentaires (Fig. 4b) et apportant une forte fraction détritique minérale qui conduit à une diminution relative de la teneur en CaCO_3 (Fig. 4c). Il s'en suit un appauvrissement du stock d'Opisthobranches le 10 juillet 1975 (Fig. 4d), vraisemblablement par enfouissement des organismes au sein du sédiment par migrations verticales descendantes. Toutefois (Tabl. II), un dragage Ockelman quelques heures seulement après le dragage Charcot du 10 juillet 1975, a montré un effectif d'Opisthobranches revenu à un niveau important, dans le film tout à fait superficiel du substrat : 230 individus/50 dm^3 sable. Cette observation illustre la rapidité et la fréquence des migrations verticales à court terme des Opisthobranches mésopsammiques, ce qui leur permet à tout moment de se placer dans des conditions optimales d'agitation et d'oxygénation du substrat, sans risquer d'être entraînés par les courants, en dehors de leur biotope, éventualité qui pourrait avoir les plus graves conséquences quant à la pérennité de ces espèces produisant peu de gamètes (Swedmark, 1959, 1964 et 1968a). De telles migrations verticales à court terme sont déjà décrites dans le méiobenthos de la zone intertidale, certaines étant reliées à des variations thermiques (Perkins, 1958; Renaud-Debyser, 1963; Gray, 1965); d'autres aux mouvements de la marée (Boaden, 1968; Boaden et Platt, 1971) ou à des variations de salinité dues à des fortes pluies (Bush, 1966).

3.2. Île Gunnarskär (station A : -14 m).

Une évolution identique à celle observée à l'île Bonden dans la station C, est relevée à Gunnarskär. L'augmentation des températures de surface entre le 3 juin et le 2 juillet 1975 (Tabl. III), se traduit par un appauvrisse-

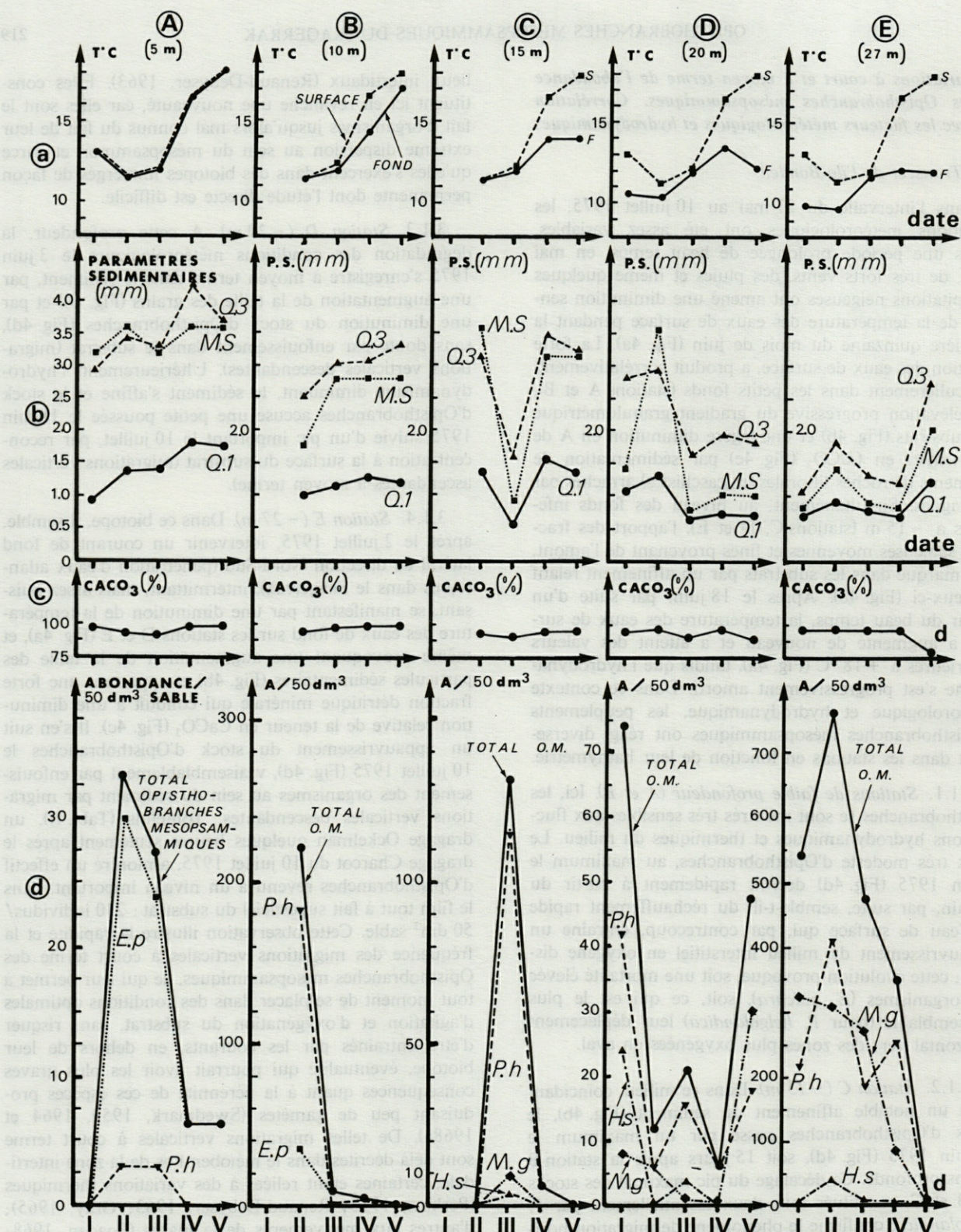


Fig. 4. — Variation à moyen terme : (a) des températures de fond (F) et de surface (S); (b) des paramètres sédimentaires Q_3 ; Mode Sédimentaire : M.S., Q_1 ; (c) de la teneur en CaCO_3 du sédiment; (d) de l'abondance des Opisthobranches mésopsammiques : O.M.; *Embletonia pulchra* : E.p.; *Philinoglossa helgolandica* : P.h.; *Microhedyle glandulifera* : M.g.; *Hedylopsis spiculifera* : H.s., stations A, B, C, D et E à l'île Bonden, aux dates I : 27.05.75; II : 3.06.75; III : 18.06.75; IV : 2.07.75; V : 10.07.75.

Medium term variation of (a) bottom (F) and surface (S) temperatures; (b) sediment parameters Q_3 , sedimentary mode : M.S., Q_1 ; (c) CaCO_3 content of the sediment; (d) abundance of mesopsammic opisthobranchs : O.M.; *Embletonia pulchra* : E.p.; *Philinoglossa helgolandica* : P.h.; *Microhedyle glandulifera* : M.g.; *Hedylopsis spiculifera* : H.s., at stations A, B, C, D and E of Bonden Island for dates : I : 27.05.75; II : 3.06.75; III : 18.06.75; IV : 2.07.75; V : 10.07.75.

ment du stock des Opisthobranchez mésopsammiques représenté essentiellement par *Philinoglossa helgolandica* et qui passe de 270 individus le 3 juin 1975 à 35 le 18 juin et à 12 le 2 juillet. Cette évolution à moyen terme correspond sans aucun doute dans cette station de faible profondeur à des déplacements horizontaux de l'amont vers l'aval, vers des biotopes moins exposés à cette hausse thermique.

4. Variations à long terme des Opisthobranchez mésopsammiques

4.1. Variation de l'effectif total

Il semblait intéressant de comparer les données concernant 7 stations exploitées consécutivement en 1974 et en 1975 pendant la même période (mai-juin-juillet) et de surcroît avec des procédés identiques (dragues, technique de Uhlig). Tout d'abord (Tabl. V), si l'on considère les résultats pour les 7 stations confondues, on constate globalement un net affaiblissement du stock d'Opisthobranchez mésopsammiques qui passent de 119,63 individus en 1974 à 92,62 en 1975. Cet appauvrissement est concomitant d'une augmentation de la taille des particules sableuses, le mode sédimentaire moyen passant de 1,492 mm à 2,007 mm, ce qui implique une augmentation de l'hydrodynamisme marin. L'affaiblissement relatif de la fraction minérale des sédiments, qui passe de 7,78 % à 6,27 %, peut également s'expliquer en terme d'hydrodynamisme : celui-ci, plus vif en 1975, a entraîné à la longue dans le substrat davantage de débris de moules mortes plus fragiles, que de débris de roche littorale, ce qui a provoqué une dilution de la fraction minérale.

Les résultats analysés station par station (Tabl. V) montrent que ce sont surtout les petits fonds jusqu'à 15 mètres qui ont le plus fortement enregistré cet accroissement de l'hydrodynamisme entre 1974 et 1975 : augmentation considérable du mode sédimentaire des stations A, B et C à l'île Bonden et, corrélativement, appauvrissement sensible de l'effectif des Opisthobranchez mésopsammiques. Les 2 stations peu profondes de

Gunnarskär affichent sensiblement la même tendance. Par contre, dans les stations plus profondes de l'île Bonden, en dessous de 20 mètres, l'élévation de taille des particules sableuses est moindre à la station D et même, il y a diminution globale à la station E. Dans ces deux stations, le stock des Opisthobranchez est en progression entre 1974 et 1975. L'ensemble de ces données qui mettent en relief une diminution d'effectif dans les biotopes superficiels alors qu'il y a augmentation dans ceux qui sont plus profonds, ne peut s'expliquer que par des migrations horizontales très lentes, échelonnées sur plusieurs mois mais de grande amplitude. Ces déplacements perpendiculaires à la ligne de rivage, s'exerçant dans ce cas précis de l'amont vers l'aval, permettent aux Opisthobranchez mésopsammiques d'évacuer progressivement les biotopes superficiels dès que le degré de remaniements hydrodynamiques du substrat a dépassé un certain seuil, et de se réfugier dans des milieux plus profonds, là où les facteurs hydrodynamiques sont suffisamment amortis. Le mouvement inverse peut se concevoir, pour peu que l'hydrodynamisme régional diminue d'intensité, en fonction d'un cycle pluri-annuel qu'il reste à préciser. De telles fluctuations à long terme des Opisthobranchez expliquent très bien la quasi-absence, sans doute temporaire, de *Hedylopsis brambelli*, y compris dans sa « localité type », Gunnarskär (Swedmark, 1968b), où seulement 2 jeunes ont été capturés le 10 juillet 1974 (Tabl. III) en dépit des nombreux et volumineux prélèvements accomplis.

4.2. Variations espèce par espèce et interprétation en fonction de leur signification écologique et de la variation du mode sédimentaire moyen.

L'hydrodynamisme marin plus élevé en mai-juin-juillet 1975 qu'en mai-juin-juillet 1974 a amené une augmentation générale du gradient granulométrique des substrats (Tabl. VI). C'est ainsi qu'à l'île Bonden, toutes stations confondues, le mode sédimentaire moyen est passé de 1,639 mm en 1974 à 2,283 mm en 1975. Les 4 Opisthobranchez mésopsammiques dominants n'ont pas réagi de la même façon à cette évolution à long terme des conditions de milieu.

Tabl. VI. — Variation à long terme de l'abondance moyenne (Am/50 dm³ sable) des 4 espèces dominantes d'Opisthobranchez mésopsammiques et du mode sédimentaire moyen (mm) dans les 5 stations du transect à l'île Bonden, entre 1974 et 1975 (valeurs calculées dans les tableaux I et III).

Long term variation of the mean abundance (Am/50 dm³ sand) of the 4 dominant mesopsammiic opisthobranch species and of the mean sedimentary mode (mm) at the 5 stations of the Bonden Island between 1974 and 1975 (calculations in table I and IV).

Station Profondeur (m)	A (5)		B (10)		C (15)		D (20)		E (27)		Moyenne toutes stations confondues	
Année	1974	1975	1974	1975	1974	1975	1974	1975	1974	1975	1974	1975
Mode sédimentaire moyen (mm)	2.250	3.390	1.835	2.550	1.362	2.685	0.900	1.510	1.850	1.282	1.639	2.283
<i>Hedylopsis spiculifera</i>	0	0	1	0	12	1	6	5.6	12.5	13.3	6.30	3.98
Am / <i>Microhedyle glandulifera</i>	1	0	0	0	63	2.25	6	9	108.75	177.17	35.75	37.68
50 dm ³ <i>Philinoglossa helgolandica</i>	0	1.2	20	48.75	132.75	30.75	2	17.6	123.00	195.67	55.55	58.79
<i>Embletonia pulchra</i>	10.5	13.2	40	10.50	1.5	0	2	0	59.5	8.17	22.70	6.37

4.2.1. *Microhedyle glandulifera*. Il n'a pas été globalement affecté, son effectif total récolté le long du transect à l'île Bonden étant resté stable : Am/50 dm³ sable = 35,75 en 1974 contre 37,68 en 1975. Mais il semble y avoir eu réduction de la zone occupée par cette espèce qui s'est concentrée dans les stations profondes du talus sédimentaire aux dépens des stations superficielles. C'est ainsi que l'abondance moyenne a diminué à la station C de 63 individus en 1974 à 2,25 en 1975 tandis qu'elle augmentait de façon concomitante à la station E, passant de 108,75 en 1974 à 177,17 en 1975.

4.2.2. *Philinoglossa helgolandica*. Il affiche une évolution strictement identique (Tabl. VI). Le stock total d'animaux récoltés le long du talus reste stable avec 55,55 individus en 1974 contre 58,79 en 1975. Mais on note comme pour *M. glandulifera* un affaiblissement de l'abondance moyenne à la station C où Am/50 dm³ sable passe de 132,75 en 1974 à 30,75 en 1975 alors qu'une nette augmentation est enregistrée en E où Am/50 dm³ sable passe de 123 en 1974 à 195,67 en 1975. Il y a incontestablement eu déplacement du centre de gravité des peuplements de ces 2 espèces, de l'amont vers l'aval entre 1974 et 1975, du fait de l'augmentation de l'hydrodynamisme marin régional. Cette migration horizontale très lente des 2 espèces gravellicoles, *M. glandulifera* et *P. helgolandica* s'est accomplie apparemment sans problème, puisque globalement, le sédiment du talus en subissant une élévation du gradient granulométrique, est devenu très favorable dans les stations d'accueil en aval.

4.2.3. *Hedylopsis spiculifera*. Il accuse pour sa part (Tabl. VI) une nette diminution d'effectif entre 1974 (Am/50 dm³ sable = 6,30) et 1975 (Am = 3,98). Cette espèce comme les 2 précédentes a immigré dans les stations en aval du talus sédimentaire de l'île Bonden, mais ne paraît pas y avoir trouvé des conditions optimales de vie, puisque la diminution d'effectif en B, C et D n'est pas compensée par la très modeste augmentation relevée en E où Am passe de 12,5 en 1974 à 13,3 en 1975. *H. spiculifera*, espèce gravellicole, fuyant comme les 2 précédentes, l'agitation devenue excessive en 1975 dans les stations superficielles, a trouvé en aval un substrat insuffisamment grossier eu égard à ses exigences écologiques : il végète donc avec un effectif faible et un indice de vitalité modeste L. max. qui ne dépasse pas 6 mm (Fig. 3).

4.2.4. *Embletonia pulchra*. L'augmentation de l'hydrodynamisme régional entre 1974 et 1975 se traduit par une considérable décroissance de l'effectif total (Tabl. VI) qui passe de 22,70 en 1974 à 6,37 en 1975. La baisse générale de l'abondance moyenne dans les stations B, C, D et surtout E n'est pas compensée par la trop modeste augmentation en A où Am passe de 10,5 en 1974 à 13,2 en 1975. Le surcroît d'agitation du milieu marin, modérément bénéfique pour cette espèce à la station A, a en contrepartie déplacé vers l'aval des particules sédimentaires moyennes et fines, expliquant la décroissance du gradient granulométrique en E (mode

sédimentaire passant de 1,850 mm à 1,282). Ces particules allochtones ont vraisemblablement enseveli du même coup les graviers de forme plus ou moins tabulaire flottant habituellement sur le substrat et que cette espèce « gravellicole de surface du sédiment » recherche comme support, ce qui, bien entendu lui a été préjudiciable.

CONCLUSIONS

Les Gastéropodes Opisthobranches mésopsammiques récoltés dans le Skagerrak, en Suède occidentale, sont réferables à 7 espèces seulement : *Microhedyle glandulifera* (abondant); *Hedylopsis spiculifera* (peu abondant); *Hedylopsis brambelli* (rare); *Philinoglossa helgolandica* (très abondant); *Philine* sp. (rare); *Embletonia pulchra* (abondant) et *Pseudovermis* sp. (très rare).

Ces espèces ont été capturées en totalité dans des milieux peu ou non envasés, entre la surface et - 30 mètres, profondeur au-delà de laquelle dans cette région les sédiments trop riches en vase (>15-20%) sont défavorables aux Opisthobranches mésopsammiques. Les 4 espèces dominantes *M. glandulifera*, *H. spiculifera*, *P. helgolandica* et *E. pulchra* sont gravellicoles, la première paraissant s'accommoder de substrats moins grossier que les trois autres, alors que la dernière recherche plutôt les gros graviers plus ou moins tabulaires qui « flottent » à la surface des sédiments et sur lesquels elle se tient en grand nombre. *E. pulchra* prolifère surtout en bordure de rivage, dans les petits fonds, alors que les autres espèces sont distribuées essentiellement dans des biotopes relativement plus profonds.

L'effectif de ces Opisthobranches est extrêmement sensible aux variations de l'hydrodynamisme et de la température de l'eau. Ces animaux en effet, effectuent de façon permanente à l'interface eau-sédiment, des migrations qui leur permettent de se maintenir dans des conditions optimales d'agitation et d'oxygénation du milieu sableux. Lorsque l'hydrodynamisme s'accroît, les Opisthobranches se concentrent, par migrations verticales descendantes, dans la profondeur du substrat, pour se soustraire aux lessivages excessifs qui risqueraient de les entraîner hors du biotope. Inversement, lorsque l'agitation du milieu décroît et que par conséquent le substrat s'appauvrit en oxygène dissous, les animaux migrent progressivement vers l'interface eau-sédiment (migrations verticales ascendantes) où ils se concentrent parfois en grand nombre. De telles migrations verticales à court terme se produisent à très haute fréquence en quelques heures, chaque fois que l'état de la mer change. A moyen terme, des migrations horizontales étalées sur plusieurs jours, sont observées en relation avec les variations de température de l'eau donc de l'oxygène dissous : l'élévation de la température de l'eau dans les biotopes superficiels provoque le déplacement des Opisthobranches mésopsammiques vers des milieux plus profonds donc plus frais et plus riches en oxygène.

A long terme enfin, des migrations horizontales étalées sur plusieurs mois et de forte amplitude, sont accomplies par les Opisthobranchez mésopsammiques, en relation avec des changements cycliques annuels des facteurs météorologiques et hydrodynamiques : l'augmentation de l'hydrodynamisme régional d'une année à l'autre, se traduit par un déplacement horizontal de l'ensemble du peuplement d'Opisthobranchez, ceux-ci évacuant les fonds superficiels lessivés à l'excès pour se réfugier plus bas dans des biotopes où l'hydrodynamisme est suffisamment amorti.

REMERCIEMENTS. Ce travail doit beaucoup au Professeur Bertil Swedmark qui m'a apporté jusqu'au bout, malgré sa terrible maladie, une aide matérielle efficace lors de mes trois séjours à la Station Zoologique de Kristineberg. Le Dr. Eveline Marcus a bien voulu critiquer ce manuscrit ; je la remercie bien affectueusement pour ses corrections et ses suggestions. Je n'oublie pas les hommes d'équipage des navires et le personnel technique et administratif de la Station. J'exprime ma sincère gratitude aux Responsables de l'Institut Suédois qui ont bien voulu m'accorder des bourses d'étude.

RÉFÉRENCES CITÉES

- BOADEN P.J.S., 1968. Water movement, a dominant factor in interstitial ecology. *Sarsia*, Norvège, **34** : 125-136.
- BOADEN P.J.S. & H.M. PLATT, 1971. Daily migration patterns in an intertidal meiobenthic community. *Thalassia jugosl.*, **7** (1) : 1-12.
- BUSH L.F., 1966. Distribution of sand fauna in beaches at Miami, Florida. *Bull. mar. Sci.*, **16** : 58-75.
- GRAY J.S., 1965. The behaviour of *Protodrilus symbioticus* Giard, in temperature gradients. *J. an. Ecol.*, **34** : 455-461.
- HULINGS N.C. & J.S. GRAY, 1971. A manual for the study of Meiofauna. *Smithson. Contr. Zool.*, **78** : 1-84.
- LAMOTTE M. & F. BOURLIERE, 1971. Problèmes d'écologie : l'échantillonnage des peuplements animaux des milieux aquatiques. Paris, Masson : 294 pp.
- PERKINS E.J., 1958. Microbenthos of the shore at Whitstable, Kent. *Nature*, London, **181** : 791.
- PICARD J., 1965. Recherches qualitatives sur les biocoenoses marines de substrats meubles dragables de la région marseillaise. *Rec. Trav. St. mar. Endoume*, **52** (Bull. 36) : 1-160.
- POIZAT C., 1975. Technique de concentration des Gastéropodes opisthobranchez mésopsammiques en vue d'études quantitatives. *Cah. Biol. mar.*, **16** : 475-481.
- POIZAT C., 1978. Gastéropodes mésopsammiques de fonds sableux du golfe de Marseille : écologie et reproduction. *Thèse Doctorat d'Etat Marseille* (17 juin 1978) : 301 pp., 84 fig., 17 pl. photo.
- POIZAT C. & N. VICENTE, 1977. Données préliminaires sur l'écologie et la biologie de quelques Gastéropodes opisthobranchez du Skagerrak (Suède occidentale). *Bull. Mus. Hist. nat.*, (sér. 3), **439**, (Ecol. gén., 34) : 3-18.
- RENAUD-DEBYSER, J., 1963. Recherches écologiques sur la faune interstitielle des sables. Bassin d'Arcachon, île de Bimini, Bahamas. *Vie Milieu*, Suppl. **15**, Paris, Hermann : 157 pp.
- SWEDMARK B., 1959. On the biology of sexual reproduction of the interstitial fauna of marine sand. *15th int. Congr. Zool.*, Sect. IV, Paper **5** : 1-3.
- SWEDMARK B., 1964. The interstitial fauna of marine sand. *Biol. Rev.*, **39** : 1-42.
- SWEDMARK B., 1966. La Station Zoologique de Kristineberg. *Cah. Biol. mar.*, **7** : 101-106.
- SWEDMARK B., 1968 a. The biology of interstitial molluscs. *Symp. Zool. Soc. London & Malac. Soc.*, **22** : 136-150.
- SWEDMARK B., 1968 b. Deux espèces nouvelles d'Acochlidiacées (Mollusques Opisthobranchez) de la faune interstitielle marine. *Cah. Biol. mar.*, **9** : 175-186.
- SWEDMARK B., 1969. Kristineberg Zoological Station. *The Royal Swedish Academy of Sciences*, 6 pp.
- UHLIG G., H. THIEL & J.S. GRAY, 1973. The quantitative separation of meiofauna. A comparison of methods. *Helgol. wiss. Meeresunters.*, **25** : 173-195.

Accepté le 30 octobre 1979

PRÉSENCE DE *PHORONIS PSAMMOPHILA* CORI (PHORONIDA, LOPHOPHORATA) DANS LES ENVIRONS DE BANYULS

C.C. EMIG

Station Marine d'Endoume,
rue de la Batterie des Lions, 13007 Marseille

PHORONIDIENS
ÉCOLOGIE
DISTRIBUTION
SYSTÉMATIQUE

RÉSUMÉ. — *Phoronis psammophila* a été récoltée pour la première fois dans les environs de Banyuls (France) dans la communauté à *Spisula subtruncata*, vers 12 à 15 m de profondeur. Les caractères taxonomiques et l'écologie sont brièvement décrits.

PHORONIDA
ECOLOGY
DISTRIBUTION
SYSTEMATICS

ABSTRACT. — *Phoronis psammophila* has been recorded at first time from the vicinity of Banyuls (France) in the *Spisula subtruncata* community, in 12-15 m deep. Taxonomic characters and ecological aspects are briefly described.

Phoronis psammophila Cori, 1889, a été découverte en février 1980 par M. Bhaud dans la baie des Elmes, dans la communauté des sables fins à *Spisula subtruncata*, définie par Guille (1970). Cette espèce est bien connue et a fait l'objet de nombreux travaux (cf. Emig, 1971, 1973, 1979, 1981). Sa répartition géographique permet de la considérer comme une espèce cosmopolite, et sa distribution bathymétrique s'étend de la zone intertidale à environ 25 m.

Trois localités ont été prospectées au cours du mois de juin 1980, entre 10 et 25 m. Cet intervalle correspond à celui des sables fins à *Spisula subtruncata*, entre des sables à *Amphioxus* et des sables vaseux circalittoraux. La densité de *P. psammophila* est très faible (Fig. 1) et la répartition de cette espèce sur le fond est en petits agrégats, très clairsemés, de 3 à 5 individus en général, à une profondeur de 12 à 15 m environ. Les tubes de *P. psammophila* peuvent atteindre une longueur d'une quinzaine de centimètres.

Guille (1970) considère ces fonds comme type de la communauté à *Spisula subtruncata*; la faune y est rela-

tivement pauvre en espèces et en individus, et la quasi-totalité des espèces sont des sabulicoles eurythermes, ce que confirme la présence et la répartition de *P. psammophila*. L'étalement en profondeur et en distance à la côte de cette communauté est la conséquence de l'action d'une puissante houle de E-SE (Guille et Soyer, 1970). Il est très probable que *P. psammophila* possède une répartition bien plus large le long de la côte catalane française, puisque Guille (1970) signale la communauté à *Spisula subtruncata* dans le centre de toutes les baies de la côte rocheuse, généralement de 4 à 25 m de profondeur, et au large de la grande plage du Roussillon, entre 10 et 20 m.

P. psammophila se situe bien dans son biotope préférentiel dans la communauté à *Spisula subtruncata*; celle-ci est en effet référentielle selon Guille (1970) à la biocénose des sables fins bien calibrés dans laquelle *P. psammophila* peut exploser numériquement (jusqu'à 18 000 individus par mètre carré : Emig, 1973). Cette espèce a aussi été signalée dans des communautés à *Venus*, à *Albra alba*, à *Macoma baltica*, dans la biocénose des sables vaseux en mode calme.

P. psammophila est une espèce suspensivore, enfoncée verticalement dans le sédiment, dans un tube rigide formé de grains de sable (Fig. 1). Le lophophore est en forme de fer à cheval, avec de nombreux grains pigmentaires blancs; sa coloration peut varier généralement du vert-jaune au blanc; le nombre de tentacules atteint 110 et leur longueur 2,5 mm. La paire de néphridies est à un

seul entonnoir, avec une branche descendante courte et une branche ascendante qui s'ouvre par le néphridiopore sur la papille anale sous l'anus. La fibre nerveuse est unique, près de l'attache du mésentère latéral gauche. Les formules musculaires ont été établies sur 69 individus :

$$\begin{array}{l} \text{la formule générale est [28-41]} \quad \begin{array}{c|c} 9-14 & 9-13 \\ \hline 5-10 & 5-7 \end{array} \\ \\ \text{et la formule moyenne } 37 = \begin{array}{c|c} 12 & 12 \\ \hline 7 & 6 \end{array} \end{array}$$

La distribution du nombre total de muscles longitudinaux pour les individus examinés a été représentée sur la figure 2. Les gonades sont en cours de développement, *P. psammophila* est une espèce dioïque : chez cinq individus, nous avons observé des ovocytes; deux autres individus possédaient des gonades mâles et le lophophore de l'un d'eux possédait des organes lophophoraux. Ces observations suggèrent que nos récoltes ont eu lieu au tout début de la période de reproduction de cette espèce dans la région de Banyuls.

La larve de *P. psammophila*, *Actinotrocha sabatieri*, n'a pas encore été récoltée dans le plancton de la région de Banyuls. Par contre, celle de *Phoronis muelleri*, *Actinotrocha branchiata*, y est connue (communication personnelle de M. Bhaud) alors que l'adulte reste inconnu. Néanmoins, *P. muelleri*, espèce cosmopolite, est généralement inféodée aux communautés à *Amphiura* (cf. Emig, 1973, 1981). C'est donc au large de la côte catalane française dans des fonds envasés occupés par la communauté à *Amphiura filiformis*, entre 30 et 90 m, qu'il convient de rechercher cette espèce.

Rappelons qu'une autre espèce, *Phoronis ovalis*, a été décrite par Théodor (1964), mais n'a pu être retrouvée au cours de dragages effectués dans la même station près du Cap Béar (Emig, 1969).

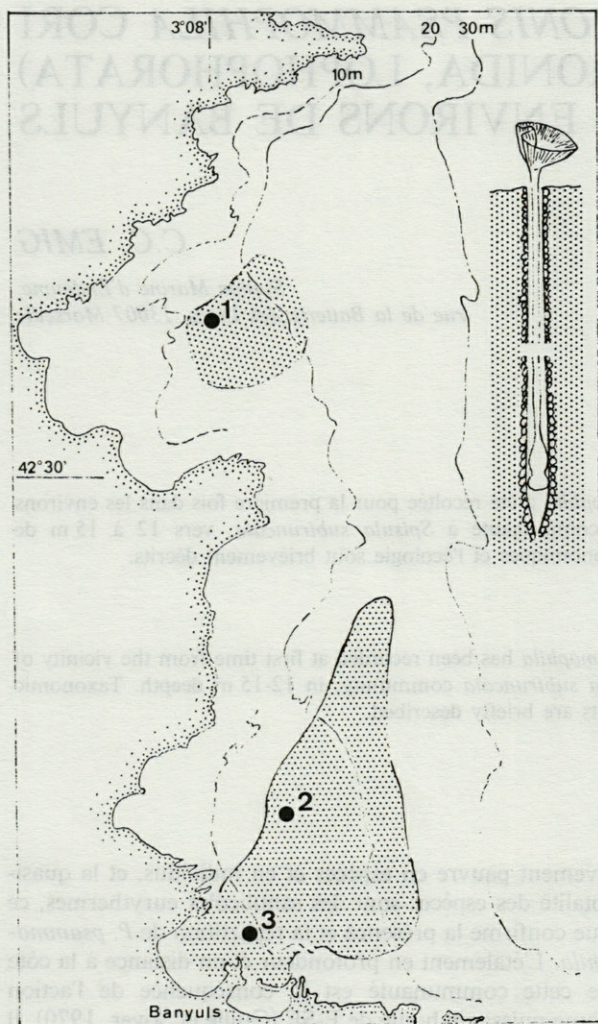


Fig. 1. — Localisation des stations où *Phoronis psammophila* a été récoltée. Fond de carte d'après Guille (1970) : sont délimités les fonds de la communauté à *Spisula subtruncata*, dont les sédiments ont une teneur en sables fins (40-200 μ de 50 à 80 %, moins de 5 % en argile (particules inférieures à 40 μ), et en sables moyens (200 μ à 2 mm). Densité estimée par mètre carré de *P. psammophila* : station 1, 10-15; station 2, 5-10; station 3, rares. Coupe d'un tube avec l'animal en place dans le sédiment.

Localities at which *Phoronis psammophila* has been found. The map is from Guille (1970) : are indicated the bottoms in which occurs *Spisula subtruncata*. The sediments contain 50-80 % fine and sand (particles 40-200 μ m) less than 5 % clay (particles < 40 μ m) and coarse sand (200 μ m-2 mm). The density per sq. meter of *P. psammophila* : st. 1, 10-15; st. 2, 5-10, st. 3, rare. Diagram of the position of *P. psammophila*, embedded vertically in soft substratum.

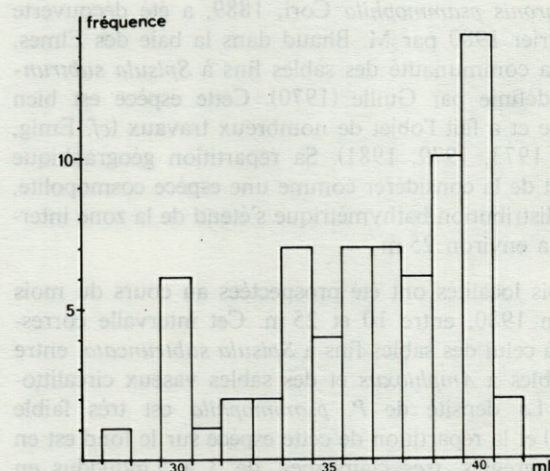


Fig. 2. — Histogramme de dispersion du nombre total de muscles longitudinaux (ml) pour les récoltes effectuées les 18 et 19 juin 1980.

Frequency diagram of the number of longitudinal muscles (ml) of samples recorded on 18-19 June 1980.

BIBLIOGRAPHIE

- EMIG C.C., 1969. Considérations sur la systématique des phoronidiens. VIII. *Phoronis pallida* (Schneider) Silén, 1952. IX. *Phoronis ovalis* Wright, 1856. *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat.*, **41**: 1531-1542.
- EMIG C.C., 1971. Taxonomie et systématique des Phoronidiens. *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat. Zool.*, **8**: 469-568.
- EMIG, C.C., 1973. Ecologie des Phoronidiens. *Bull. Ecol.*, **4** (4): 339-364.
- EMIG C.C., 1979. British and other phoronids. Synopses of the British fauna, n° 13, Ed. D.M. Kermack et R.S.K. Barnes, London Academic Press : 57 p.
- EMIG C.C., 1981. Biology of Phoronida. *Adv. Mar. Biol.* (sous presse).
- 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): 137-148.
- THÉODOR J., 1964. *Phoronis ovalis* Wright, phoronidien récolté pour la première fois en Méditerranée. *Vie Milieu*, **15**: 807-808.

Accepté le 29 juillet 1980

LE SYSTÈME KARSTIQUE DU BAGET.
IX. LA COMMUNAUTÉ DES HARPACTICIDES

Richesse spécifique,
diversité et structures d'abondances
des échantillons de dérive
au niveau du ruissellement de surface

R. ROUCH

Laboratoire Souterrain,
CNRS - Moulis - 09200 Saint-Girons

DÉRIVE
HARPACTICOIDES
STRUCTURES D'ABONDANCES
DIVERSITÉ

RÉSUMÉ. - 16 échantillons de dérive ont été récoltés entre novembre 1975 et mai 1978 dans un ruisseau temporaire de surface qui alimente le karst noyé du système du Baget (Ariège, France). Ces échantillons sont caractérisés par la constance de leur richesse spécifique; au contraire, les fréquences relatives des espèces sont très variables dans le temps, dépendant notamment de facteurs climatiques et, à un degré moindre, de l'importance du ruissellement. Malgré leur hétérogénéité, ces échantillons montrent une diversité et des structures d'abondances relativement stables dans le temps qui prouvent l'existence d'une nomocénose au niveau de l'aire d'alimentation de ce système. Ces résultats sont discutés dans le cadre d'une définition rationnelle de l'écosystème karstique.

ABSTRACT. - From november 1975 to may 1978, 16 drift samples have been gathered from an intermittent stream which supplies the saturated zone of the Baget karstic system (Ariège, France). These samples are characterized by a constant species richness; on the contrary, the proportions of each species change with time, depending mainly on climatic factors, and secondarily on the quantity of runoff. Despite that heterogeneity, diversity and abundance distributions of these samples are very stable. These results are discussed in search of rational definition of the karstic ecosystem.

La présence de nombreuses espèces d'Harpacticides d'origine épigée au sein des eaux souterraines du système karstique du Baget (Rouch et Bonnet, 1976 a et b, 1977) conduisait à étudier les modalités selon lesquelles ces Copépodes envahissent la zone noyée de cet aquifère karstique. Le ruissellement de surface joue un rôle fondamental dans ces apports vers la profondeur (Rouch, 1979). En effet, il prend naissance sur des zones imperméables et non karstifiées de l'aire d'alimentation du système où les eaux superficielles déterminent de nombreux habitats pour les espèces aquatiques épigées, au contraire des zones karstifiées. Après de forts épisodes

pluvieux, le ruissellement croît notablement et, après avoir lessivé les biotopes de surface, entraîne par le biais d'une perte massive, un important matériel exogène vers la profondeur.

La dérive des Harpacticides, au sein de ce ruissellement temporaire, diffère sensiblement de celle qui a été observée dans les cours d'eau pérennes. Il s'agit d'un phénomène structuré qui, par son déroulement, rappelle ceux mis en évidence pour les transports solides dans les eaux continentales. Sur le Baget, 7 à 14 millions d'individus seraient ainsi introduits à l'intérieur du karst lors de chaque cycle hydrologique.

Le présent travail, qui fait suite à l'étude des modalités de cette dérive, traite plus particulièrement des caractéristiques des échantillons récoltés, tant du point de vue de leur composition que de leur structure.

I. DONNÉES UTILISÉES

Nous ne reviendrons pas ici sur les techniques de récolte employées, ni sur les valeurs de la densité de dérive et de la dérive totale observées au niveau de la station P₃ située 200 m en amont de la perte de La Peyrère; elles ont été déjà indiquées (Rouch, 1979). Seules figurent donc (Tabl. I), les listes d'effectifs correspondant aux 14 crues étudiées dans ce précédent travail (numérotées alors comme ici de 3 à 16), auxquelles ont été ajoutés les résultats relatifs à deux crues (la 1 et la 2) pour lesquelles les données sur le volume filtré faisaient défaut. Ces listes représentent donc un résultat global puisqu'elles donnent, espèce par espèce, les effectifs cumulés des différents échantillons prélevés au cours d'une même crue. Ainsi la liste concernant la crue 3 correspond à la somme de cinq échantillons du 15 mars 1976 et de 7 échantillons du 16 mars 1976 (le nombre d'individus capturés pour chacun de ces 12 prélèvements est indiqué in Rouch, 1979).

De ce fait, la taille des effectifs de ces 16 échantillons est extrêmement variable puisqu'elle dépend à la fois des densités de dérive observées (1 individu par m³ pour la plus faible, 133 individus par m³ pour la plus élevée), de la durée des prélèvements et de leur nombre selon que la crue a été suivie pendant un ou plusieurs jours.

II. RICHESSE SPÉCIFIQUE DES ÉCHANTILLONS

Le matériel de dérive comprend 19 espèces d'Harpacticides, d'origine fort différente, puisque les unes sont hypogées et les autres épigées.

a) Espèces hypogées

Elles sont au nombre de 6 : *Nitocrella subterranea*, *Nitocrella gracilis*, *Elaphoidella coiffaiti*, *Elaphoidella bouilloni*, *Ceuthonectes gallicus* et *Moraria catalana*. Parmi les huit espèces hypogées mises en évidence sur le système de Baget, seules deux d'entre elles font défaut, *Antrocamptus catherinae* et *Nitocrella delayi*.

Ces espèces hypogées ont vraisemblablement pour origine l'aquifère épikarstique drainé par la Source de Gers; celle-ci alimente un petit ruisseau qui, au niveau de La Hille (carte in Rouch, 1979), rejoint en période de crue les écoulements issus de Lachein et de Cayssau pour former un tronç commun qui se perd au niveau de la perte de La Peyrère.

Au total, ces espèces hypogées ne représentent qu'une faible partie du transit global observé en amont de la perte puisqu'elles ne constituent que 1,69% des individus capturés.

Elles participent pour moins de 2% dans la dérive de 10 crues sur 16, et entre 2 et 3,5% pour 4 autres. Seules les crues 1 et 4 (6,34% et 7,85%) indiquent que leur présence peut être non négligeable.

Tabl. I. — Liste des effectifs des crues 1 à 16.

List of the standing crop of the floods 1 to 16.

Crues	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	Total
Espèces	19/11 1975	14-15/02 1976	15-16/03 1976	07/04 1976	23-24/04 1976	28-30/04 1976	11-14/05 1976	18/10 1976	03-04/12 1976	12-15/04 1977	18-19/04 1977	04-06/05 1977	29-30/06 1977	03-04/02 1978	30-31/03 1978	02-03/05 1978	
<i>N. subterranea</i>	10	1	1	1	10	5	9	2	2	5	3	5	16	5	3	4	82
<i>N. gracilis</i>					1		1										2
<i>E. coiffaiti</i>		2	11	4	2	9	4	2	1	7	8	3	2	12		1	68
<i>E. bouilloni</i>	2		1		1	1	3	2		1		2		7	4		24
<i>C. gallicus</i>	3	1	6	1	6	5	2	3	2	7		1	11	8	4	4	64
<i>M. catalana</i>	17	13	22	131	10	16	7	6	18	18	5	5	2	92	18	12	392
Total	32 6,34%	17 2,63%	41 2,55%	137 7,85%	30 1,77%	36 1,41%	26 1,08%	15 3,13%	23 2,47%	38 1,24%	16 0,73%	16 0,76%	31 1,02%	124 1,30%	29 1,16%	21 0,89%	632 1,69%
<i>L. echinatus</i>	86	120	55	11	521	426	162	13	166	380	43	127	57	1847	261	136	4411
<i>B. zschokkei</i>	174	245	1052	805	635	818	1208	25	165	1010	895	509	1408	3560	1005	1033	14547
<i>B. pygmaeus</i>	64	78	146	228	203	650	596	14	51	528	201	434	872	1382	721	839	7007
<i>B. minutus</i>	4	5	4	6	28	51	46	2	11	8	6	5	50	166	22	10	424
<i>B. typhlops</i>	31	9	19	16	49	111	55	36	14	51	15	41	123	142	105	135	952
<i>A. crassa</i>	24	2	2	3	57	32	18	12	9	18	6	29	25	53	25	11	326
<i>M. poppei</i>	8	4	3	9	43	54	36	15	29	74	11	55	49	147	51	32	620
<i>M. varica</i>	24	17	91	369	74	199	125	60	45	376	454	267	164	521	117	83	2986
<i>M. pectinata</i>							2				1			11			16
<i>P. schmeili</i>	2		1	2	3	3		1	1	1		1	2	5	4		26
<i>E. richardi</i>	23	11	20	17	17	51	18	174	94	270	354	513	227	190	39	21	2039
<i>M. vejvodskyi</i>	27	138	167	139	128	107	96	95	317	290	162	89	3	1353	99	12	3122
<i>P. vigueri</i>	5		2	3	1	11	3	17	4	4	8	10	7	16	7	6	104
Total	472 93,65%	629 97,36%	1562 97,44%	1608 92,14%	1659 98,22%	2515 98,58%	2363 98,91%	464 96,86%	906 97,52%	3012 98,75%	2156 99,26%	2080 99,23%	2987 98,97%	9393 98,69%	2456 98,83%	2318 99,10%	36580 98,30%

b) *Espèces épigées*

Elles sont au nombre de 13 : *Bryocampus (L.) echinatus*, *Bryocampus zschokkei*, *Bryocampus pygmaeus*, *Bryocampus minutus*, *Bryocampus typhlops*, *Attheyella crassa*, *Moraria poppei*, *Moraria varica*, *Moraria pectinata*, *Paracampus schmeili*, *Epactophanes richardi*, *Maraenobiotus vej dovskiy* et *Phyllognathopus viguieri* et représentent 98,30 % du matériel de dérive capturé.

Ce sont là les 13 espèces qui ont été dénombrées au niveau des différents exutoires du système situés en aval de la perte de la Peyrère (Rouch et Bonnet, 1976 a et b, 1977).

III. CONSTANCE DES ESPÈCES

La quasi-totalité de la dérive étant assurée par des espèces épigées issues de biotopes subaériens, seules ces dernières seront prises désormais en considération.

Parmi les 13 espèces dénombrées en P₃, 10 sont présentes dans tous les échantillons bien qu'existent parmi elles des formes toujours peu abondantes comme *B. minutus*, *A. crassa* et *P. poppei* qui constituent, le plus souvent, moins de 2 % du transit observé lors de chaque crue. *P. viguieri*, récolté lors de 15 crues sur 16, dépasse à deux reprises seulement 1 % du matériel capturé. *Paracampus schmeili*, présent dans 12 crues sur 16, demeure toujours inférieur à 0,5 % du total des individus dénombrés. Ces deux espèces peuvent néanmoins être considérées comme constantes.

Seule *Moraria pectinata* est vraiment rare puisqu'elle n'apparaît que dans 25 % des échantillons et que, dans ces cas-là, elle demeure toujours très peu abondante. Au total, trois crues ont fourni les 13 espèces, 10 crues 12 espèces, 2 crues 11 espèces et une crue 10 espèces seulement.

Dans le tableau II ont été rassemblés, pour chaque crue, le débit maximal ainsi que le nombre d'individus et d'espèces capturés. On peut constater (Fig. 1) qu'il n'existe pas de bonne corrélation entre la richesse en espèces et la taille des échantillons ou l'importance du

ruissellement. Quelle que soit l'ampleur de la crue, le nombre d'espèces récoltées est pratiquement constant dès lors que la taille des échantillons est de l'ordre de 500 individus. Bien que les densités de dérive observées (Rouch, 1979) soient très variables d'un jour à l'autre, d'une crue à l'autre, elles ne jouent donc aucun rôle dans la richesse observée.

Ainsi, quelles que soient les modalités qui l'affectent, le ruissellement de surface étudié est caractérisé par la constance de l'information qu'il fournit sur le plan taxinomique.

IV. AFFINITÉS ENTRE LES DIFFÉRENTS ÉCHANTILLONS

Alors que les échantillons recueillis traduisent une grande uniformité taxinomique, il n'en est pas de même en ce qui concerne la fréquence relative des différentes espèces qui les composent; en effet, le pourcentage de certaines d'entre elles varie largement dans le temps.

On peut distinguer globalement les espèces qui demeurent toujours peu abondantes (*B. minutus*, *B. typhlops*, *A. crassa*, *M. poppei*, *P. viguieri*, *M. pectinata*, *P. schmeili*) de celles qui, à un moment ou à un autre, représentent un fort pourcentage du matériel de dérive : *L. echinatus* (0,68 à 31,40 %), *B. zschokkei* (5,38 à 67,34 %), *B. pygmaeus* (3,10 à 36,19 %), *M. varica* (2,70 à 22,94 %), *E. richardi* (0,76 à 37,50 %) et *M. vej dovskiy* (0,10 à 34,98 %).

Afin de caractériser les principales tendances manifestées par ces 16 échantillons, une analyse des correspondances (réalisée au Laboratoire de Statistique de l'Université Paul-Sabatier à Toulouse) a été réalisée à partir des données du tableau I relatives aux espèces épigées.

Les deux premiers facteurs rendent compte de 70,2 % de l'inertie totale du nuage. Les crues qui contribuent le plus à cette inertie sont la 8 (11,6 % de l'inertie), la 11 (10,2 %), la 12 (13,7 %), la 14 (10,8 %) et, à un degré moindre, la 5 (7,1 %), la 9 (8,3 %) et la 16 (7,1 %).

Tabl. II. — Débit maximal des crues étudiées; nombres d'individus et d'espèces capturés.
Maximal flow of the floods studied; number of individuals and species collected.

Crues	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
QP ₃ _{1/s} max	165	165	195	26	335	390	315	74	510	335	47	390	350	1000 (+)	295	165
nb. ind.	472	629	1562	1608	1659	2515	2363	464	906	3012	2156	2080	2987	9393	2456	2318
nb. sp.	12	10	12	12	12	13	11	12	12	13	12	12	12	13	12	11

Les espèces les plus influentes sont, dans l'ordre, *E. richardi* (28,5% de l'inertie du nuage), *M. vej dovskiyi* (16,9%), *L. echinatus* (16,4%), *M. varica* (10,6%) et *B. pygmaeus* (10,3%).

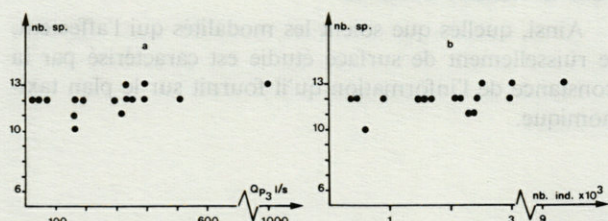


Fig. 1. — a : Nombre d'espèces capturées en fonction des débits du ruissellement de surface. b : Nombre d'espèces capturées en fonction de la taille des échantillons.

The number of species captured as a function of : a) the runoff at the surface. b) the sample size.

Dans le plan $F_1 F_2$, l'axe I est essentiellement déterminé par *E. richardi* et *M. varica* dont les contributions relatives à la détermination de cet axe représentent

67,4% et 12,7%, et par les crues 8, 11 et 12 dont les contributions respectives sont de 22%, 20% et 29,6%. L'axe II est déterminé par *B. pygmaeus* (20,5%), par *L. echinatus* (26,2%) et par *M. vej dovskiyi* (43,3%) ainsi que par les crues 9 (23,5%), 14 (21,3%), 16 (15,6%) et 13 (18,1%).

La figure 2 indique clairement cette organisation. Il existe trois noyaux assez bien individualisés : celui des crues riches à la fois en *E. richardi* et *M. varica* (crues 8, 11, 12), celui formé par les crues 9, 14 et 2 où abondent *L. echinatus* et *M. vej dovskiyi* et celui, enfin, composé des crues 13 et 16 où la pauvreté en *L. echinatus* et *M. vej dovskiyi* s'accompagne d'un fort pourcentage de *B. pygmaeus*.

Entre ces trois noyaux, et à proximité du centre de gravité, on retrouve les crues 1, 3, 4, 5, 6, 7, 10 et 15.

E. richardi ne représente qu'une faible partie du transit lors des crues étudiées pendant les cycles 1976 et 1978. Il en est pratiquement de même pour *M. varica*, si l'on excepte la crue 4. En revanche, pendant le cycle 1977, ces deux espèces sont le plus souvent abondantes, notamment *E. richardi*. L'axe I a donc pour effet de séparer les crues 8, 11 et 12 qui diffèrent sensiblement de toutes les autres par la fréquence élevée de ces deux

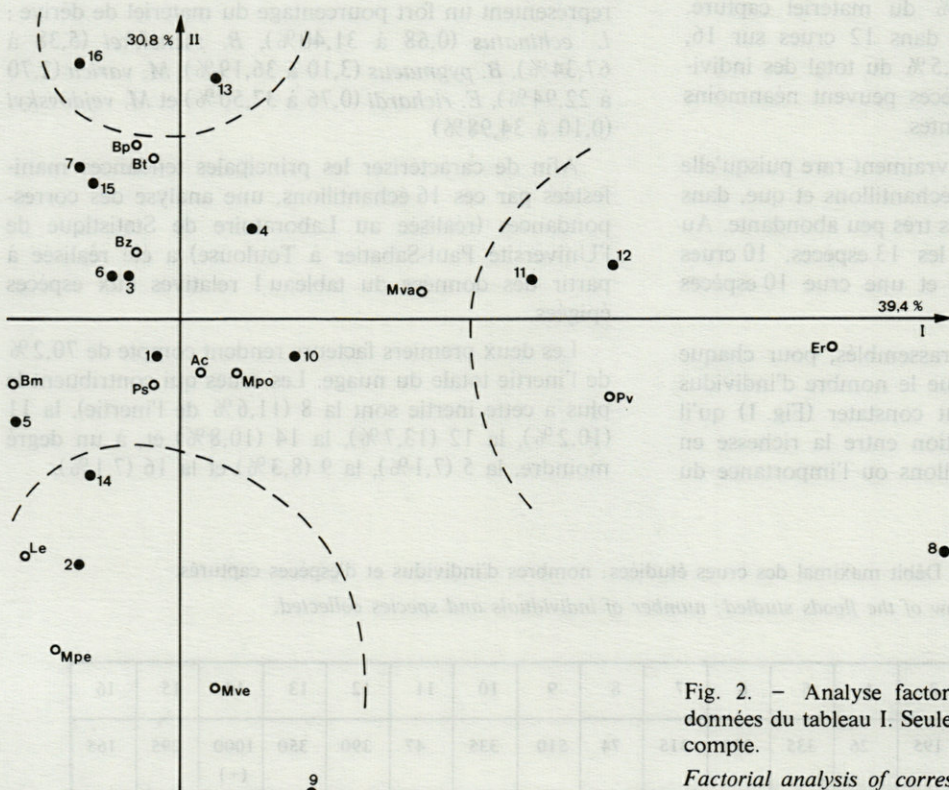


Fig. 2. — Analyse factorielle des correspondances sur les données du tableau I. Seules les espèces épi gées sont prises en compte.

Factorial analysis of correspondences from data presented in table I. Only the epigeous species have been considered.

espèces. Ce phénomène est d'autant plus curieux qu'il affecte aussi bien des crues de faible débit (la 8 et la 11 avec $Q_{\max} < 100 \text{ l/s}$) que des crues à fort débit (la 12 avec $Q_{\max} > 300 \text{ l/s}$). En outre, il semble indépendant des saisons puisque la crue 8 a lieu en octobre 1976, la 11 en avril 1977 et la 12 en mai 1977.

Les crues 9, 10 et 13 qui appartiennent également au cycle 1977 possèdent un pourcentage relativement élevé en *E. richardi*; de ce fait, elles apparaissent dans la partie droite de la figure de même que la 4 (cycle 1976) très riche en *M. varica*.

Cependant, ces quatre dernières crues, comme celles des cycles 1976 et 1978 sont essentiellement décrites par l'axe II qui oppose, comme on l'a vu, les échantillons riches en *M. vej dovskyi* et *L. echinatus* d'une part (crues 9, 2 et 14) et ceux abondamment pourvus en *B. pygmaeus* d'autre part (crues 13 et 16).

Les crues 9, 2 et 14 sont hivernales (décembre et février) alors que les crues 16 et 13 datent de la fin du printemps ou du début de l'été (mai et juin).

Il semble donc que l'on puisse interpréter le facteur II de cette analyse comme un facteur temporel qui rendrait compte du développement cyclique de certaines espèces.

Ceci est particulièrement net pour *M. vej dovskyi*, toujours rare en mai (crues 7, 12 et 16) et en juin (crue 13), alors qu'il est au contraire très abondant en hiver et notamment en décembre et février (crues 2, 9 et 14).

L. echinatus suit une évolution comparable avec des pourcentages qui, lors de chaque cycle, décroissent notablement en mai et en juin alors qu'ils sont relativement élevés en hiver.

Les crues 1, 3, 4, 5, 6, 7, 10 et 15 sont situées entre ces deux pôles de l'axe II. La 1 (novembre) la 5 et la 10 (avril), possèdent un faible pourcentage de *M. vej dovskyi* mais des valeurs élevées de *L. echinatus* d'où leur affinité avec des crues hivernales. La 7 (mai) et la 15 (fin mars) présentent au contraire des % élevés de *B. pygmaeus* qui permettent de les rattacher au groupe des crues de printemps.

La 3 (mars) avec un faible effectif de *L. echinatus*, la 4 (avril) avec un fort pourcentage de *B. pygmaeus* montrent également un caractère intermédiaire entre les crues d'hiver et celles de la fin du printemps.

Les crues de mars et d'avril témoignent donc de variations assez grandes, certaines affichant encore des tendances hivernales, d'autres, au contraire, des tendances déjà printanières.

La structure générale du nuage est ainsi assez complexe et traduit l'hétérogénéité des divers échantillons. Si un cycle se distingue nettement des deux autres par la présence de deux espèces habituellement peu abondantes, l'ensemble des crues peut toutefois être classé par

rapport à deux pôles, l'un caractérisant l'époque hivernale avec *M. vej dovskyi*, l'autre la fin du printemps et le début de l'été avec *B. pygmaeus* : ainsi, si l'on suit la chronologie des crues du premier cycle (1, 2, 3, 4, 5, 6, 7), celle du deuxième (8, 9, 10, 11, 12, 13) et celle du troisième (14, 15, 16) toutes passent de la partie inférieure à la partie supérieure de la figure.

Toutefois, l'évolution de certaines espèces parmi celles qui sont abondantes, demeure difficile à interpréter.

Il en est ainsi de *B. zschokkei* dont la contribution sur les deux premiers axes de l'analyse n'est pas très importante. C'est l'espèce de loin la plus abondante de la dérive et ses fluctuations ne paraissent pas avoir une origine cyclique.

L. echinatus, s'il est toujours peu abondant en mai-juin au contraire des mois de décembre et février, est lui aussi soumis à des fluctuations au début du printemps que l'on ne peut attribuer à un cycle éventuel.

Ces variations brusques sont particulièrement nettes lors des crues du mois d'avril 1976.

La crue 4 a lieu le 7 avril. Alors que le pourcentage de *L. echinatus* y est très faible et celui de *M. vej dovskyi* en régression, celui de *B. pygmaeus* augmente notablement, ce qui indique une tendance printanière.

Or la crue 5 (23-24 avril) qui lui succède, est caractérisée par une recrudescence de *L. echinatus* et une stagnation de *B. pygmaeus*. Avec la crue 6 qui survient quelques jours plus tard, *L. echinatus* demeure abondant, même si l'on note un accroissement de *B. pygmaeus*. Ces trois crues ne traduisent donc pas une évolution continue de certaines espèces ce qui conduit à rechercher ailleurs que dans des facteurs cycliques les causes éventuelles de ces changements brutaux.

Du point de vue des écoulements, la crue 4 diffère par ses faibles débits ($Q < 100 \text{ l/s}$) de la 5 et de la 6 ($Q > 300 \text{ l/s}$). Or toutes les crues dont le débit est inférieur à 100 l/s (3, 4, 8 et 11) ont en commun d'avoir de très faibles effectifs de *L. echinatus*. De même, les deux crues où *M. varica* a été la plus abondante, si elles ont lieu en avril, correspondent également à des crues de faible débit.

Il semblerait donc que la fréquence de certaines espèces soit également sous la dépendance du ruissellement qui, ayant pour origine trois zones bien différenciées, et selon l'ampleur des débits qui l'affectent, peut modifier sensiblement l'information recueillie en P_3 .

Au total, entre les deux pôles bien marqués par la reproduction cyclique de certaines espèces et où l'importance du ruissellement ne jouerait que fort peu, il existe une période de transition située au début du printemps dont l'hétérogénéité des réponses pourrait dépendre à la fois de la nature de ce ruissellement et de l'instabilité du peuplement entre formes estivales et hivernales.

V. DIVERSITÉ SPÉCIFIQUE

Les valeurs de l'indice de diversité de Shannon Weaver H' (Tabl. III) sont le plus souvent, comprises entre 2,1 et 2,7. Trois crues font exception : la 3 (1,686), la 4 (1,995) et la 16 (1,980). L'équitabilité J' ($H'/\log_2 S$) varie entre 0,600 et 0,770 dans le premier cas et entre 0,470 et 0,570 dans le second. La liaison entre ces deux paramètres (Fig. 3), est excellente (le coefficient de corrélation $r = 0,980$ pour 14 dl), résultat qui rejoint notamment ceux exprimés par Dessier (1979) et Boucher (1979).

En revanche, la relation entre H' et $\log_2 S$ est mauvaise (Fig. 3). Les valeurs de la diversité observées dépendent donc beaucoup plus des relations d'abondance entre les espèces que du nombre de celles-ci, résultat que les deux auteurs précités, pour du zooplancton marin d'une part, pour des nématodes des sables fins infralittoraux d'autre part, ont également signalé.

En ce sens, la dominance D_2 , définie comme la proportion que représentent les 2 espèces les plus abondantes d'un échantillon, permet, comme le remarque Dessier (*loc. cit.*), de bien apprécier la diversité spécifique (Fig. 3) : en effet, le coefficient de corrélation entre H' et D_2 pour les 16 crues étudiées est égal à $-0,900$. Ajoutons enfin que la taille des échantillons (Fig. 3) exprimée par $(\log N)^2$ ne paraît guère influencer sur les valeurs de H' .

Au cours des crues du premier cycle (1 à 7) H' semble suivre une certaine évolution : les crues hivernales (1,2) présentent un indice élevé ; celui-ci décroît ensuite vers la fin de mars et le début d'avril pour croître à nouveau à la fin d'avril et au début de mai. La crue 7 montre ensuite un léger abaissement de H' . Ces résultats paraissent confortés par ceux du second cycle où, aussi bien en octobre et en novembre qu'en avril et en mai, on retrouve des indices élevés, la crue 13 à la fin de juin traduisant une légère baisse. Cependant, en 1978, la crue 15 (fin mars) possède un H' beaucoup plus fort que celui des crues 3 et 4, une diminution de H' n'apparaissant qu'au début de mai.

Afin de mettre en évidence des différences éventuelles entre les indices de diversité hivernaux et printaniers, le test de Mann-Withney (*in* Snedecor et Cochran, 1971) a été utilisé en considérant d'une part les 6 crues hivernales (1, 2, 3, 8, 9 et 14) et, d'autre part, les 10 crues printanières (4, 5, 6, 7, 10, 12, 13, 15 et 16). La valeur T_2 obtenue (42) étant supérieure à celle du seuil de T à 5% (32) on ne peut rejeter l'hypothèse d'identité des deux distributions. Ainsi la variabilité de H' ne semble pas obéir à des effets amples et saisonniers. Tout au plus peut-on envisager que, entre les crues d'hiver et celles de printemps, il existe une courte période, variable dans le temps, pendant laquelle les indices de diversité diminuent traduisant peut être une période de réajustement. En effet, les crues 3, 4 et 16 offrent des indices de

Tabl. III. — Valeurs de l'indice de diversité de Shannon-Weaver H' , de l'équitabilité J' , de la dominance D_2 , des constantes de Motomura (m) et de Preston (m'), des coefficients de corrélation (r) et du χ^2 pour les 16 échantillons étudiés.

Values of Shannon-Weaver's diversity index H' , equitability J' , dominance D_2 , Motomura (m) and Preston (m') constants, coefficient of correlation (r) and χ^2 for the sixteen samples studied.

Crues	H'	J'	D_2	Motomura			Preston		
				m	r	χ^2	m'	r'	2
1	2,774	0,774	55,08	0,700	0,972	31,2	0,206	0,982	16,4
2	2,298	0,692	60,89	0,577	0,984	36,1	0,121	0,975	79
3	1,686	0,470	78,04	0,549	0,982	336,4	0,074	0,978	113,9
4	1,995	0,556	73,01	0,576	0,966	97,3	0,088	0,960	99,1
5	2,369	0,661	69,68	0,609	0,953	133,8	0,104	0,970	187,4
6	2,629	0,710	58,36	0,626	0,972	117,8	0,104	0,979	306,1
7	2,122	0,613	76,34	0,613	0,968	250,2	0,124	0,983	99,6
8	2,715	0,757	57,97	0,681	0,946	30,4	0,173	0,965	9,9
9	2,655	0,741	53,31	0,630	0,981	30,7	0,123	0,986	82,1
10	2,679	0,724	51,06	0,557	0,976	1052,8	0,069	0,968	1873
11	2,311	0,645	62,56	0,557	0,982	98,9	0,078	0,977	335,6
12	2,687	0,750	49,13	0,589	0,969	322,6	0,094	0,971	724,9
13	2,132	0,595	76,33	0,572	0,982	188,7	0,084	0,987	190,3
14	2,510	0,678	57,56	0,592	0,983	683,6	0,084	0,983	1796,9
15	2,359	0,658	70,27	0,632	0,983	149,5	0,124	0,991	139
16	1,980	0,572	80,75	0,594	0,969	332,5	0,115	0,964	382,1

dominance D_2 parmi les plus élevés (78,04 % ; 73,01 % et 80,75 %) qui montrent que 1 ou 2 espèces constituent, à ce moment là, l'essentiel de la communauté. Les crues 7 et 13 dont l'indice D_2 est également élevé, se situent, au contraire des crues 3, 4 et 16, après le pic de diversité printanier.

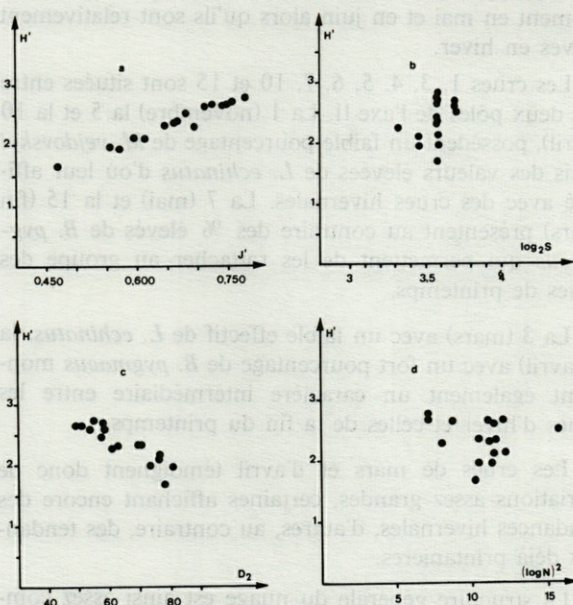


Fig. 3. — a : Relation entre H' et J' . b : relation entre H' et $\log_2 S$. c : relation entre H' et D_2 . d : relation entre H' et $(\log N)^2$.

The relationships between : a) H' and J' . b) H' and $\log_2 S$. c) H' and D_2 . d) H' and $(\log N)^2$.

VI. DISTRIBUTIONS D'ABONDANCE

Comme le remarque Daget (1976) si l'indice de diversité permet de « caractériser globalement par un seul nombre... la structure du peuplement » la connaissance précise de cette structure nécessite « l'emploi, pour représenter celle-ci, d'un modèle mathématique approprié » (p. 29).

Parmi les modèles proposés ceux de Motomura (*in* Inagaki, 1967) de Preston (1948) et de Mac-Arthur (1957-1960) ont été les plus fréquemment utilisés.

Ils ont été ajustés sur des peuplements très divers, tant terrestres (voir notamment Cancela da Fonseca, 1969; Daget et Lecordier, 1970 et 1971; Lecordier, 1975; Girard et Lecordier, 1978) qu'aquatiques, en milieu marin, saumâtre ou d'eau douce (avec, parmi les travaux récents, ceux de Levêque, 1972; Iltis, 1974; Devaux, 1976; Daget, *loc. cit.*; Frontier, 1976 et 1977; Ferraris, 1978; Dessier, 1979).

Dans ce travail, seuls deux modèles ont été testés, celui de Motomura et celui de Preston selon la méthodologie proposée par Daget (1976); le modèle de Mac-Arthur (broken-stick) est en général mal ajusté aux données et, souvent, il est considéré comme une distribution de référence lors de l'étude de l'équitabilité.

a) Modèles utilisés

1. Le modèle log-linéaire de Motomura

Dans ce modèle, les effectifs des différentes espèces d'une communauté se distribuent suivant une progression géométrique de raison m , ce paramètre étant considéré comme une constante pour le milieu envisagé (constante de Motomura). Graphiquement, si l'on porte en ordonnées les logarithmes des effectifs et en abscisses le rang des espèces de la plus abondante à la plus rare, on obtient une droite dont m correspond à l'anti-logarithme de la pente.

Afin d'obtenir la précision la meilleure possible, l'équation de la droite de régression de $\log q_i$ en i (selon la terminologie proposée par Daget) est recherchée de façon à connaître d'une part, le coefficient de corrélation linéaire et d'autre part les valeurs théoriques des effectifs si la loi était rigoureusement vérifiée. Ainsi est-il possible, sur les figures, de comparer les effectifs réels avec la droite d'ajustement la meilleure.

Les résultats relatifs à m et au coefficient de corrélation pour les 16 échantillons étudiés sont rassemblés dans le tableau III. En outre, une représentation graphique est donnée sur les figures 4 et 5.

Les valeurs de m sont comprises entre 0,549 et 0,700, la moyenne s'établissant à 0,603 (écart-type = 0,011). Les coefficients de corrélation varient de 0,946 à 0,984.

2. Le modèle log-normal de Preston

Dans ce modèle, les logarithmes des effectifs sont distribués au hasard autour de leur moyenne. Si, comme pour le modèle de Motomura, on trace le graphique en $\log q_i$ et i , les points sont disposés non plus le long d'une droite mais sur une courbe intégrale de Gauss.

Ce type de distribution log-normale est défini par 3 paramètres, le nombre d'espèces, la moyenne des effectifs et l'écart-type σ . La constante de Preston $m' = 1/\sigma^2$ (σ étant exprimé en logarithme de base 2) est considérée comme une constante du milieu.

Après transformation des données, les courbes intégrales de Gauss peuvent être transformées en droites de probits dont l'équation permet de calculer les effectifs théoriques en accord avec une loi log-normale. En outre, il est possible de calculer le coefficient de corrélation linéaire r caractérisant la régression entre $\log q_i$ et les probits des rangs.

Les résultats concernant m' et les coefficients de corrélation des 16 échantillons recueillis sont indiqués dans le tableau III (Fig. 4 et 5).

m' varie entre 0,069 et 0,206, la moyenne étant égale à 0,110 et l'écart type à 0,037. Les coefficients de corrélation sont compris entre les deux valeurs extrêmes 0,964 et 0,991.

b) Ajustement aux modèles proposés

L'examen des figures montre que les courbes intégrales de Gauss sont très faiblement incurvées par rapport aux droites de Motomura; de ce fait, il est difficile de choisir, sur le plan graphique, quel est le modèle le plus approprié.

1. Le coefficient de corrélation

Si l'on considère la règle proposée par Inagaki (1967) pour le modèle de Motomura, lorsque $0,95 < r < 0,98$ l'ajustement est approximatif, entre 0,98 et 0,99 cet ajustement est satisfaisant, au-delà de 0,99 il est rigoureux. Une seule crue, la 8, est caractérisée par un $r < 0,95$; 8 d'entre elles possèdent un $0,95 < r < 0,98$; 7 crues enfin offrent un $0,98 < r < 0,99$.

Les échantillons de dérive prélevés en P_3 peuvent donc être considérés comme s'ajustant bien à un modèle de Motomura.

Cependant les valeurs des coefficients de corrélation du modèle de Preston sont supérieures à celles du modèle log-linéaire dans 9 cas sur 16 (crues 1, 5, 6, 7, 8, 9, 12, 13 et 15). En fait, cette amélioration demeure toujours de faible importance: en effet, lorsque le modèle de Motomura n'est qu'approximativement vérifié, celui de Preston n'apporte pas des résultats bien meilleurs.

2. Le test de χ^2

Ce test a été utilisé, non pas en terme de probabilité (les valeurs de χ^2 sont trop élevées) mais en terme de

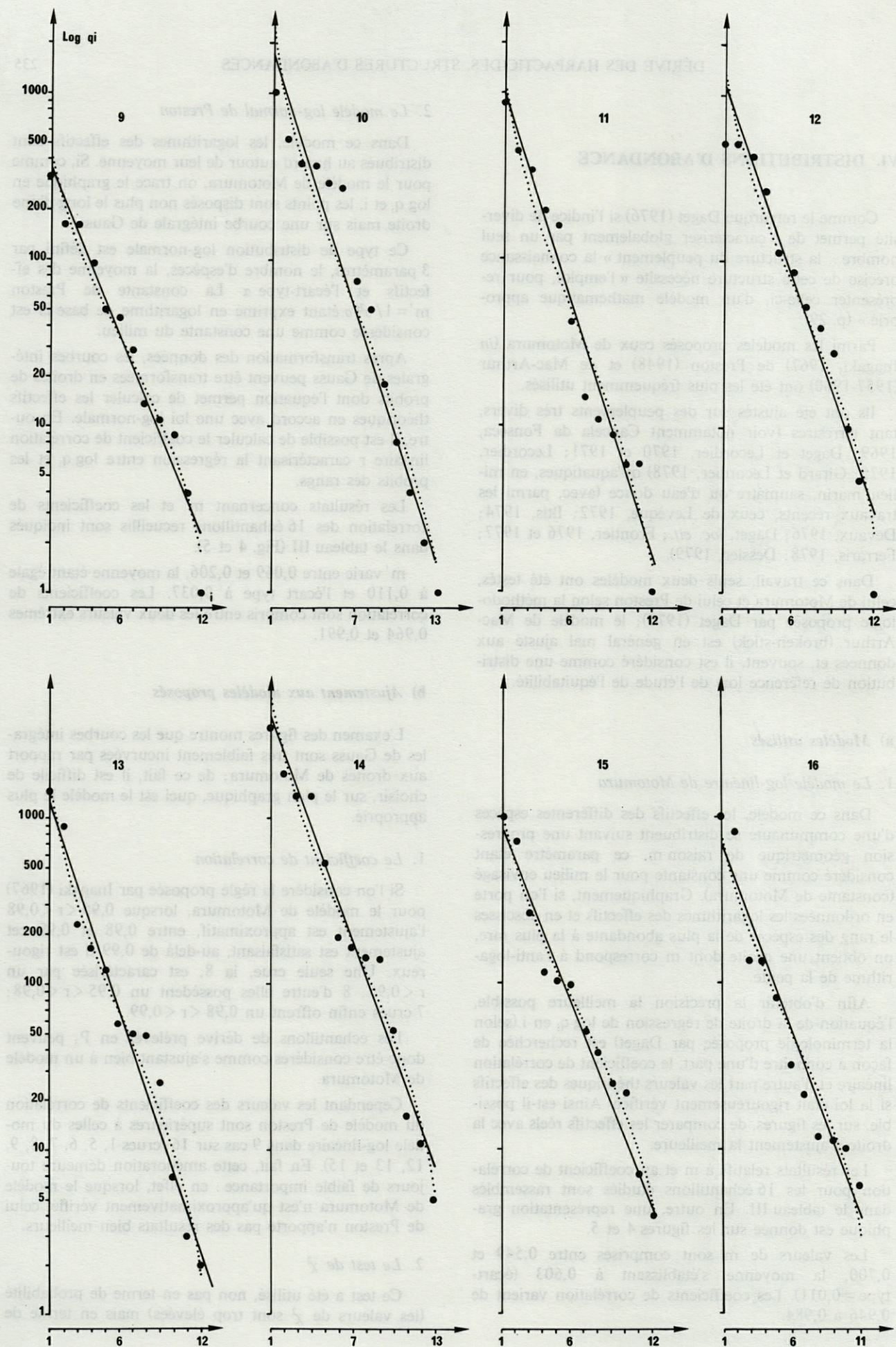


Fig. 4. — Droites de Motomura (modèle log-linéaire) et courbes intégrales de Gauss (modèle log-normal) pour les échantillons 1 à 8.
 Motomura line (log-linear) and integral curve of Gauss (log-normal) for the samples 1 to 8.

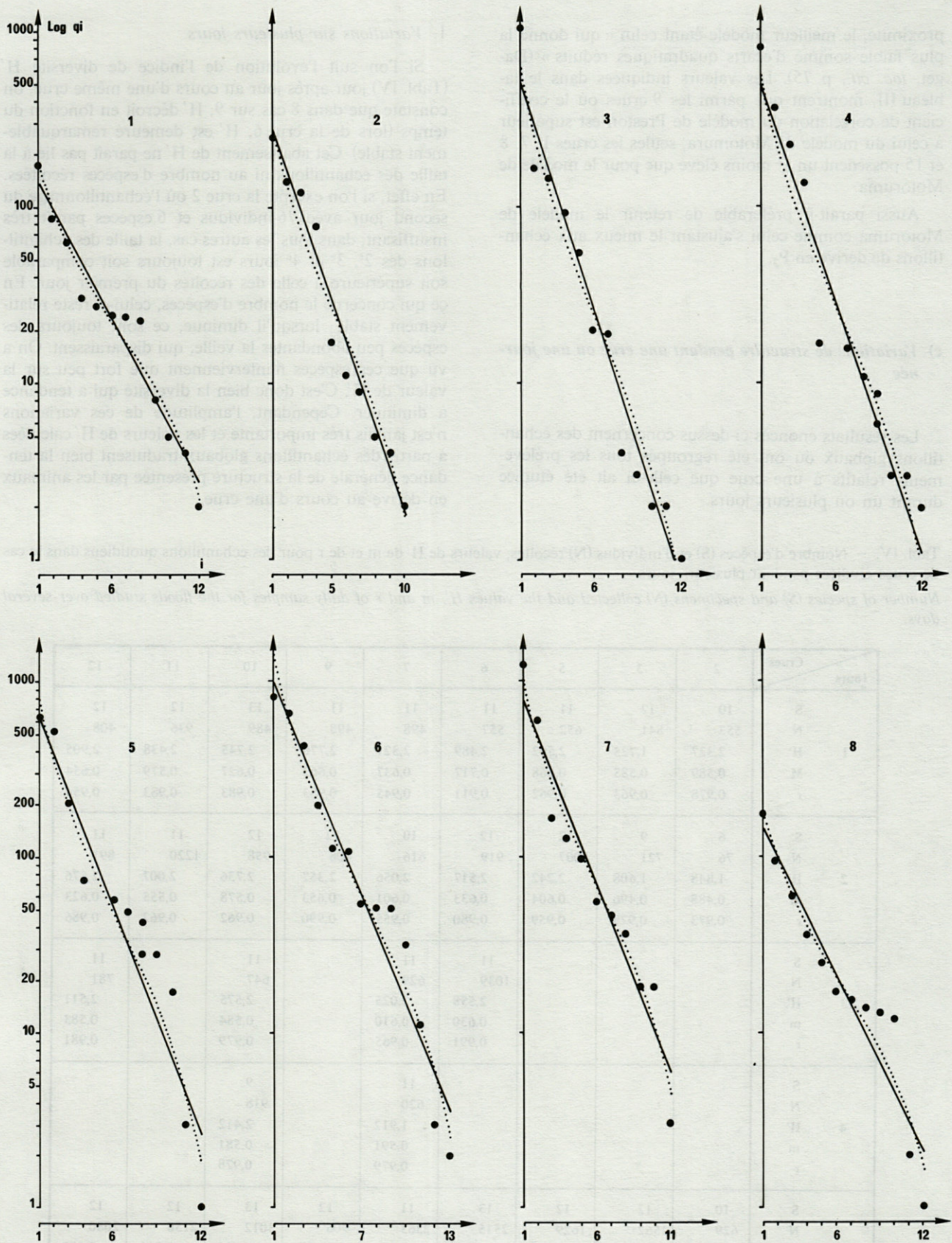


Fig. 5. — Droites de Motomura (modèle log-linéaire) et courbes intégrales de Gauss (modèle log-normal) pour les échantillons 9 à 16. Motomura line (log-linear) and integral curve of Gauss (log-normal) for the samples 9 to 16.

proximité, le meilleur modèle étant celui « qui donne la plus faible somme d'écarts quadratiques réduits » (Daget, *loc. cit.*, p. 75). Les valeurs indiquées dans le tableau III, montrent que parmi les 9 crues où le coefficient de corrélation du modèle de Preston est supérieur à celui du modèle de Motomura, seules les crues 1, 7, 8 et 15 possèdent un χ^2 moins élevé que pour le modèle de Motomura.

Aussi paraît-il préférable de retenir le modèle de Motomura comme celui s'ajustant le mieux aux échantillons de dérive en P_3 .

c) Variations de structure pendant une crue ou une journée

Les résultats énoncés ci-dessus concernent des échantillons globaux où ont été regroupés tous les prélèvements relatifs à une crue que celle-ci ait été étudiée durant un ou plusieurs jours.

1. Variations sur plusieurs jours

Si l'on suit l'évolution de l'indice de diversité H' (Tabl. IV) jour après jour au cours d'une même crue, on constate que dans 8 cas sur 9, H' décroît en fonction du temps (lors de la crue 6, H' est demeuré remarquablement stable). Cet abaissement de H' ne paraît pas lié à la taille des échantillons ni au nombre d'espèces récoltées. En effet, si l'on excepte la crue 2 où l'échantillonnage du second jour avec 76 individus et 6 espèces paraît très insuffisant, dans tous les autres cas, la taille des échantillons des 2^e, 3^e et 4^e jours est toujours soit comparable soit supérieure à celle des récoltes du premier jour. En ce qui concerne le nombre d'espèces, celui-ci reste relativement stable; lorsqu'il diminue, ce sont toujours des espèces peu abondantes la veille, qui disparaissent. On a vu que ces espèces n'interviennent que fort peu sur la valeur de H' . C'est donc bien la diversité qui a tendance à diminuer. Cependant, l'amplitude de ces variations n'est jamais très importante et les valeurs de H' calculées à partir des échantillons globaux traduisent bien la tendance générale de la structure présentée par les animaux en dérive au cours d'une crue.

Tabl. IV. — Nombre d'espèces (S) et d'individus (N) récoltés, valeurs de H' de m et de r pour des échantillons quotidiens dans le cas de crues étudiées pendant plusieurs jours.

Number of species (S) and specimens (N) collected and the values H' , m and r of daily samples for the floods studied over several days.

Crues		2	3	5	6	7	9	10	11	12
Jours										
1	S	10	12	11	11	11	11	13	12	12
	N	553	841	652	557	498	498	489	936	408
	H'	2,327	1,725	2,502	2,489	2,321	2,770	2,745	2,438	2,905
	m	0,589	0,585	0,668	0,717	0,637	0,662	0,627	0,579	0,654
	r	0,978	0,963	0,962	0,911	0,945	0,983	0,983	0,983	0,954
2	S	6	9	12	12	10	12	12	11	11
	N	76	721	1007	919	616	408	958	1220	891
	H'	1,848	1,608	2,242	2,517	2,056	2,357	2,736	2,007	2,676
	m	0,488	0,496	0,604	0,633	0,601	0,653	0,578	0,555	0,623
	r	0,973	0,979	0,959	0,980	0,955	0,990	0,962	0,962	0,986
3	S				11	11		11		11
	N				1039	629		647		781
	H'				2,558	2,025		2,575		2,511
	m				0,630	0,610		0,584		0,583
	r				0,991	0,965		0,979		0,981
4	S					11		9		
	N					620		918		
	H'					1,912		2,412		
	m					0,591		0,581		
	r					0,979		0,978		
Total	S	10	12	12	13	11	12	13	12	12
	N	629	1562	1629	2515	2363	906	3012	2156	2080
	H'	2,298	1,686	2,369	2,629	2,122	2,655	2,679	2,311	2,687
	m	0,577	0,550	0,610	0,625	0,614	0,630	0,557	0,557	0,589
	r	0,984	0,982	0,953	0,972	0,968	0,981	0,976	0,982	0,969

La constante de Motomura m (Tabl. IV) suit la même évolution. Cependant, contrairement à H' , la valeur de m pour l'échantillon global peut être inférieure à la valeur la plus faible observée pour les prélèvements partiels (crues 6, 9 et 10).

Dans le même temps, le coefficient de corrélation r subit des fluctuations très diverses puisqu'il peut soit diminuer (crue 11), soit augmenter (crues 6, 7, 12) ou demeurer pratiquement stationnaire (crues 2, 3, 5, 9 et 10); en fait seule la crue 6 montre une amélioration très nette de l'ajustement au fil des jours.

2. Les variations au cours d'une journée

La plupart des échantillons récoltés pendant une journée ne se prêtent guère à une analyse horaire en raison de la faible taille de chacun d'entre eux (voir Rouch, 1979). Lors de la crue 14 cependant, les fortes densités de dérive qui existaient ont permis de réaliser 24 prélèvements dont la taille varie de 238 individus pour le plus petit à 668 pour le plus grand. 9 espèces au minimum (2 échantillons) 13 au maximum (1 échantillon) ont été capturées (Tabl. V).

H' évolue entre les deux valeurs extrêmes 2,351 et 2,627 ($\bar{H}' = 2,471$, $s = 0,069$) ce qui traduit une grande stabilité de la diversité au cours de la période étudiée. Le H' calculé à partir de la somme des 24 prélèvements est égal à 2,510 : il est conforme aux valeurs des différents échantillons.

23 des 24 prélèvements peuvent être ajustés au modèle de Motomura avec des valeurs de $r > 0,950$ (dont 14 de façon satisfaisante puisque leur $r > 0,980$). m varie de 0,569 à 0,654, sa valeur moyenne étant égale à 0,625 ($s = 0,019$). L'échantillon global s'ajuste de façon satisfaisante au modèle de Motomura ($r = 0,983$) avec une valeur de $m = 0,592$. Il montre donc une diversité légèrement inférieure à la moyenne.

En conclusion, on peut admettre que les caractéristiques des échantillons globaux sont conformes aux ten-

dances générales qu'expriment les prélèvements partiels. Tout au plus peut-on penser que les valeurs de la diversité sont légèrement sous-estimées par rapport à celles du premier jour de crue.

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Sur le système du Baget, la dérive des Harpacticides par ruissellement telle qu'elle apparaît quelques dizaines de mètres en amont de la perte de La Peyrière, présente une série de traits caractéristiques.

1. Les espèces épigées qui participent à cette dérive, au nombre de 13, sont celles-là mêmes qui ont été récoltées au niveau des différents exutoires de ce système (Rouch et Bonnet, 1976 a et b, 1977).

2. Leur présence est pratiquement constante dans tous les échantillons collectés quelles que soient les saisons et l'importance des crues.

3. Sur le plan de l'abondance relative de leurs espèces constitutives, ces échantillons font preuve d'une évidente hétérogénéité qui peut être reliée aux facteurs climatiques. Il existe en effet une nette opposition entre crues hivernales et crues printanières dont les formes dominantes sont différentes. Entre ces deux pôles, les échantillons de dérive montrent une certaine variabilité qui pourrait être due non seulement à l'importance du ruissellement mais aussi aux réajustements de la communauté à la fin de l'hiver. En outre, trois crues sur seize sont caractérisées par la dominance d'espèces habituellement peu abondantes.

4. Malgré cette hétérogénéité, les échantillons collectés présentent une structure qui varie relativement peu comme en témoignent les diverses valeurs de l'indice de diversité H' dont la moyenne est égale à 2,36.

5. Ces échantillons peuvent être ajustés à un modèle de Motomura, dont la valeur moyenne de m est égale à 0,603.

Tabl. V. — Nombre d'individus (N) et d'espèces (S) récoltés, valeurs de H' de m et de r pour des échantillons horaires dans le cas d'une crue étudiée pendant 24 heures (crue 14).

Number of species (S) and specimens (N) collected and the values H' , m and r of hourly samples for the flood studied during 24 hours.

Heures	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
N	300	668	498	578	530	530	563	478	455	380	375	380
S	10	10	12	10	13	12	11	12	9	12	12	10
H'	2,459	2,351	2,532	2,461	2,441	2,608	2,507	2,627	2,522	2,446	2,478	2,367
m	0,654	0,615	0,616	0,623	0,618	0,619	0,647	0,630	0,633	0,619	0,605	0,628
r	0,977	0,970	0,988	0,978	0,975	0,985	0,978	0,981	0,980	0,988	0,984	0,970
Heures	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
N	348	331	301	327	346	325	305	296	309	248	284	238
S	10	10	12	11	10	12	11	9	10	11	12	11
H'	2,473	2,393	2,549	2,516	2,464	2,458	2,442	2,385	2,385	2,462	2,509	2,471
m	0,605	0,642	0,646	0,648	0,643	0,625	0,601	0,615	0,569	0,638	0,631	0,621
r	0,976	0,943	0,987	0,961	0,959	0,982	0,991	0,985	0,989	0,986	0,986	0,995

6. Dans un certain nombre de cas, on a pu vérifier que les valeurs de H' et de m calculées pour les effectifs globaux étaient conformes aux informations apportées par des observations plus ponctuelles que celles-ci soient réalisées à l'échelle de l'heure ou de la journée.

Le fait que les échantillons collectés soient caractérisés par une composition taxinomique déterminée et par un type d'organisation qui se répète dans le temps montre que le peuplement de la partie subaérienne du bassin hydrogéologique du Baget peut être assimilé à une nomocénose (Daget, Lecordier, Levêque, 1972). C'est pourquoi, et en reprenant sur un autre plan la proposition de Daget (1976, p. 71), on peut penser que le fait de définir une nomocénose constitue la preuve *a posteriori* que les échantillons collectés appartiennent à une entité fonctionnelle sur le plan écologique.

Il est intéressant de noter que l'hétérogénéité manifestée par ces échantillons n'a qu'une influence limitée sur les caractéristiques intrinsèques de la nomocénose dont on a souligné qu'elle demeure stable au niveau de sa composition taxinomique, de sa diversité et de ses distributions d'abondances. On retrouve ici l'illustration d'un autre point de vue développé par Daget (1976) selon lequel « les espèces constitutives peuvent changer de rang... sans que la nomocénose change pour autant ».

L'ensemble de ces résultats paraît important quant à la définition de l'écosystème karstique. L'étude des Harpacticides expulsés aux différents exutoires du système du Baget avait conduit à reconnaître (Rouch, 1977) qu'il existait à ce niveau d'échelle une organisation du peuplement qui témoignait de l'adéquation entre la notion d'écosystème karstique et celle de système karstique tel qu'il est défini par les hydrogéologues (Mangin, 1975). Ainsi l'écosystème karstique comprend deux ensembles bien distincts, l'un subaérien qui correspond à l'impluvium (au sens large) ou aire d'alimentation et l'autre souterrain représenté par l'aquifère proprement dit chargé de drainer les eaux de l'aire d'alimentation. Or les échanges entre ces deux composantes sont sous la dépendance des mécanismes hydrologiques qui règlent le fonctionnement du système. Sur celui du Baget, où 33 % de l'impluvium (Mangin, 1975) est représenté par des terrains non karstifiés, les habitats aquatiques superficiels et les phénomènes de ruissellement sont largement développés. Le ruissellement, en raison des pertes massives dont il est le siège, constitue une des voies d'échange les plus directes entre l'impluvium et l'aquifère. En revanche, dans un système karstique dont l'aire d'alimentation n'est constituée que par des terrains karstifiés, les habitats aquatiques subaériens, de même que le ruissellement, sont très limités : la seule voie d'échange avec l'extérieur réside dans le phénomène d'infiltration, toujours plus diffus et au niveau duquel les possibilités de transit paraissent qualitativement moins importantes parce que moins focalisées.

Comme on a essayé de le montrer dans ce travail, le peuplement par les Harpacticides de l'aire d'alimentation du Baget correspond à une nomocénose, donc à un ensemble hiérarchisé de fonctions caractéristiques de

cette partie du système. Le ruissellement y est abondant et transmet directement vers la profondeur un signal d'entrée parfaitement structuré. Ce phénomène apparaît clairement sur le plan taxinomique où il existe une identité parfaite entre le signal d'entrée et celui de la sortie (il n'est question, ici, que des espèces d'origine épigée). En revanche que deviennent, dans le milieu souterrain, les structures d'abondances caractérisant les formes épigées et qui correspondent aux potentialités du monde de la surface ? Sachant l'hétérogénéité de ce signal d'entrée — les espèces dominantes varient dans le temps — quelles sont les réponses du système ? Telles sont les questions qui seront abordées ultérieurement.

REMERCIEMENTS. — Ce travail n'aurait pu être réalisé sans l'aide précieuse sur le terrain et au Laboratoire souterrain de Madame A. Descouens et de A. Mangin. Je remercie bien vivement J. Daget et C. Lecordier, Muséum National d'Histoire Naturelle, pour les nombreux renseignements qu'ils m'ont fournis sur les structures des nomocénoses, ainsi que A. Carlier et A. Croquette du Laboratoire de Statistique de l'Université Paul-Sabatier à Toulouse pour l'aide qu'ils m'ont apportée dans l'étude des données par l'analyse factorielle des correspondances.

LITTÉRATURE CITÉE

- BOUCHER G., 1979. Les Nématodes libres des sables infralittoraux. Thèse Doct. es Sciences, Univ. Paris-Sud, Orsay, 236 p.
- CANCELA DA FONSECA J.P., 1969. L'outil statistique en biologie du sol. V. Indices de diversité spécifique. *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, 6 : 1-30.
- DAGET J., 1976. Les modèles mathématiques en écologie. Masson, Paris, 172 p.
- DAGET J. et C. LECORDIER, 1970. Structure d'un peuplement de Carabiques dans la savane de Lamto (Côte-d'Ivoire). *Bull. IFAN*, 23 : 425-435.
- DAGET J. et C. LECORDIER, 1971. Variabilité et structure des peuplements de Carabiques (Col.) au pied des palmiers rôniers dans une savane préforestière (Lamto, Côte-d'Ivoire). *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, 8 : 471-489.
- DAGET J., C. LECORDIER et C. LEVÊQUE, 1972. Notion de Nomocénose : ses applications en Ecologie. *Bull. Soc. Ecol.*, 3 : 448-462.
- DESSIER A., 1979. Ecologie dynamique des peuplements zooplanctoniques côtiers et plus particulièrement des Copépodes, du sud du golfe de Guinée (Côtes du Congo, du Gabon et de l'Angola). Thèse Doc. es Sciences, Univ. P. et M. Curie Paris VI.
- DEVAUX J., 1976. Dynamique des populations phytoplanctoniques dans deux lacs du massif central français. Thèse Doct. es Sciences, extrait des *Annales de la Station Biologique de Besse-en-Chandesse*, 10, 185 p.
- FERRARIS J., 1978. Signification et choix des modèles de distribution d'abondance des communautés plurispécifiques. Mémoire d'Ingénieur, Univ. Sci. et Techn. du Languedoc, Montpellier, 82 p.

- FRONTIER S., 1976. Utilisation des diagrammes rang-fréquence dans l'analyse des écosystèmes. *J. Rech. Oceanogr.*, **1**: 35-48.
- FRONTIER S., 1977. Réflexions pour une théorie des écosystèmes. *Bull. Ecol.* **8**: 445-464.
- GIRARD C. et C. LECORDIER, 1978. Quelques nomocénoses de Séricines (Col. Méléonithidae) dans la Savane de Lamto (Basse Côte-d'Ivoire). *Annls. Soc. ent. Fr.*, **14**: 73-86.
- ILTIS, A., 1974. Phytoplancton des eaux natronées du Kanem (Tchad). VII. Structure des peuplements. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, **8**: 51-76.
- INAGAKI H., 1967. Mise au point de la loi de Motomura et essai d'une écologie évolutive. *Vie Milieu*, **18**: 153-166.
- LECORDIER C., 1975. Les peuplements de Carabiques (Coléoptères) dans la Savane de Lamto (Côte-d'Ivoire). Thèse Doc. Univ. P. et M. Curie, Paris VI, 234 p.
- LEVÊQUE C., 1972. Mollusques benthiques du lac Tchad : écologie, étude des peuplements et estimation des biomasses; *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, **6**: 263-284.
- MAC-ARTHUR R., 1957. On the relative abundance of bird species. *Proc. Nat. Acad. Sc.*, **43**: 293-295.
- MAC-ARTHUR R., 1960. On the relative abundance of species. *Amer. Nat.*, **94**: 25-36.
- MANGIN A., 1975. Contribution à l'étude hydrodynamique des aquifères karstiques. *Ann. Spéléol.*, **30**: 21-124.
- PRESTON F., 1948. The commonness and rarity of species. *Ecology*, **29**: 254-283.
- ROUCH R., 1977. Considérations sur l'écosystème karstique. *C.R. Acad. Sci. Paris*, **284**: 1101-1103.
- ROUCH R., 1979. Le système karstique du Baget. VIII. La communauté des Harpacticides. Les apports au sein du système par dérive catastrophique. *Annls. Limnol.*, **15**: 243-274.
- ROUCH R. et L. BONNET, 1976 a. Le système karstique du Baget. IV. Premières données sur la structure et l'organisation de la communauté des Harpacticides. *Ann. Spéléol.*, **31**: 27-41.
- ROUCH R. et L. BONNET, 1976 b. Le système karstique du Baget. V. La communauté des Harpacticides. Sur la constance du peuplement. *Ann. Spéléol.*, **31**: 43-53.
- ROUCH R. et L. BONNET, 1977. Le système karstique du Baget. VI. La communauté des Harpacticides. Signification des échantillons récoltés lors des crues au niveau de deux exutoires du système. *Annls. Limnol.*, **13**: 227-249.
- SNEDECOR G.W. et W.G. COCHRAN, 1971. Méthodes statistiques. Association de coordination technique agricole, Paris. 649 p.

Accepté le 4 janvier 1980

QUELQUES ASPECTS DE LA FIXATION DE *CIONA INTESTINALIS* (L.) - TUNICATA

Angelo TURSI

Institut de Zoologie et Anatomie comparée,
Université de Bari, Italie

« FOULING »
ASCIDIACEA
FIXATION

RÉSUMÉ. — Une étude a été effectuée sur 8 489 exemplaires de *Ciona intestinalis* fixés sur des panneaux d'abeste restés immergés dans la Mar Piccolo de Taranto, pendant des périodes différentes (1 mois, 3 mois, 6 mois et 1 an). Des indications sur la période au cours de laquelle la fixation est maximale sont données, et nous discutons du choix des larves en fonction de la position des panneaux (verticaux, horizontaux et obliques), de l'exposition à la lumière et d'une aire préférentielle sur la surface du panneau (bord ou centre). Ces analyses ont mis en évidence que les surfaces préférées par *Ciona intestinalis* sont surtout les surfaces obliques à l'ombre. Des indications sur les dimensions, la maturité sexuelle, les espèces co-présentes, l'épibiose et le gréganisme sont données dans ce travail.

FOULING
ASCIDIACEA
FIXATION

ABSTRACT. — In the present work, the authors analyses settling phenomena of *Ciona intestinalis* (L.). This Ascidian has been found in very large numbers (8489 specimens) on asbestos-cement panels immersed in Mar Piccolo of Taranto at various intervals (monthly, quarterly, half-yearly and yearly panels) during a period of one year (1976). Information is given about the period of maximum growth and choice made by the larvae in relation to the inclination of the substrate (vertical, oblique and horizontal panels), with exposure to light and to a preferential position within the area of the panels (edges or surface). These analyses have made possible to ascertain that the shaded oblique surfaces have been preferred by *Ciona intestinalis* while, as regards the position, the results are considered individually. Further phenomena have been analysed: sexual maturity, size, companion species, epibiosis and gregariousness.

INTRODUCTION

La connaissance des modalités de la fixation de *Ciona intestinalis* (L.) sur des substrats artificiels immergés en mer, revêt une importance considérable surtout si l'on tient compte du rôle que joue cette espèce dans les phénomènes de « fouling ».

Parmi les espèces rencontrées le plus fréquemment fixées sur les structures artificielles (quais, coques de navires, etc.) *Ciona intestinalis* est toujours présente en quantités importantes, aussi bien en Méditerranée (Gherardi, 1973; Gherardi, Lepore, 1974; Elroy, Komarovsky, 1961; Montanari, Relini, 1970), qu'ailleurs (Kelly, 1974; Millar, 1952, 1969, 1971; Yamaguchi, 1970).

Ciona intestinalis qui était extrêmement abondante dans de nombreux ports, semble actuellement régresser, voire disparaître. On comprend pour ces motifs, l'intérêt de l'étude des phénomènes de fixation de cette espèce répandue dans toutes les mers.

Dans le présent travail, figurent des données qui ressortent de l'observation de 8 489 exemplaires de *Ciona intestinalis* fixés en une année sur des plaques d'amiante-ciment (asbeste), immergées en mer.

Ces indications correspondent à plusieurs aspects de la fixation, tels que : le choix du substrat en fonction de l'inclinaison et de l'exposition à la lumière; la position préférentielle sur la surface du panneau, les espèces accompagnatrices, etc. Des données sur les dimensions, la maturité sexuelle et sur quelques autres phénomènes

observés sur les mêmes individus de *Ciona intestinalis* sont exposées.

Dans un travail précédent (Scalera Liaci, Tursi, Sciscioli, 1977) des études sur les rapports entre la reproduction et la fixation de cette espèce ont été décrites. Des informations sur les phénomènes de fixation au cours des années précédentes (1974) sont publiées par ailleurs (Tursi, Gherardi, Lepore, 1974; Tursi, Gherardi, Lepore, Chiappa, 1976; Tursi, Lepore, Gherardi, 1977).

Le problème de la fixation des larves de *Ciona intestinalis* sur des substrats artificiels a été déjà analysé par Dybern (1963, 1965) dans divers milieux et selon une méthodologie différente.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

L'étude expérimentale a été effectuée à Taranto (Italie du Sud) dans la Mar Piccolo, plus précisément au

lieu-dit « Buffoluto », situé dans le second bassin. Les caractéristiques de ce milieu ont été publiées par ailleurs (Tursi, Gherardi, Lepore, Chiappa, 1976).

La station de Buffoluto a été choisie pour cette étude, car déjà utilisée les années précédentes, elle s'était révélée idéale pour ce genre de travail, compte tenu de la présence d'un grand nombre de larves d'Ascidies. De plus, à certaines périodes, se constituent des « faciès à Ascidies » sur les structures artificielles; ces faciès non stables, disparaissent rapidement.

Trois structures, portant chacune 4 panneaux ont été immergées à une profondeur de 2 m sous un pont, parallèlement à sa face sud afin de créer une différence de luminosité entre les faces dirigées vers la mer et celles orientées vers une zone plus à l'ombre située sous le pont (Fig. 1). Dans la 1^{ère} structure, les panneaux avaient été disposés verticalement, dans la 2^e en oblique (315°) et dans la 3^e horizontalement. Sur chaque structure un

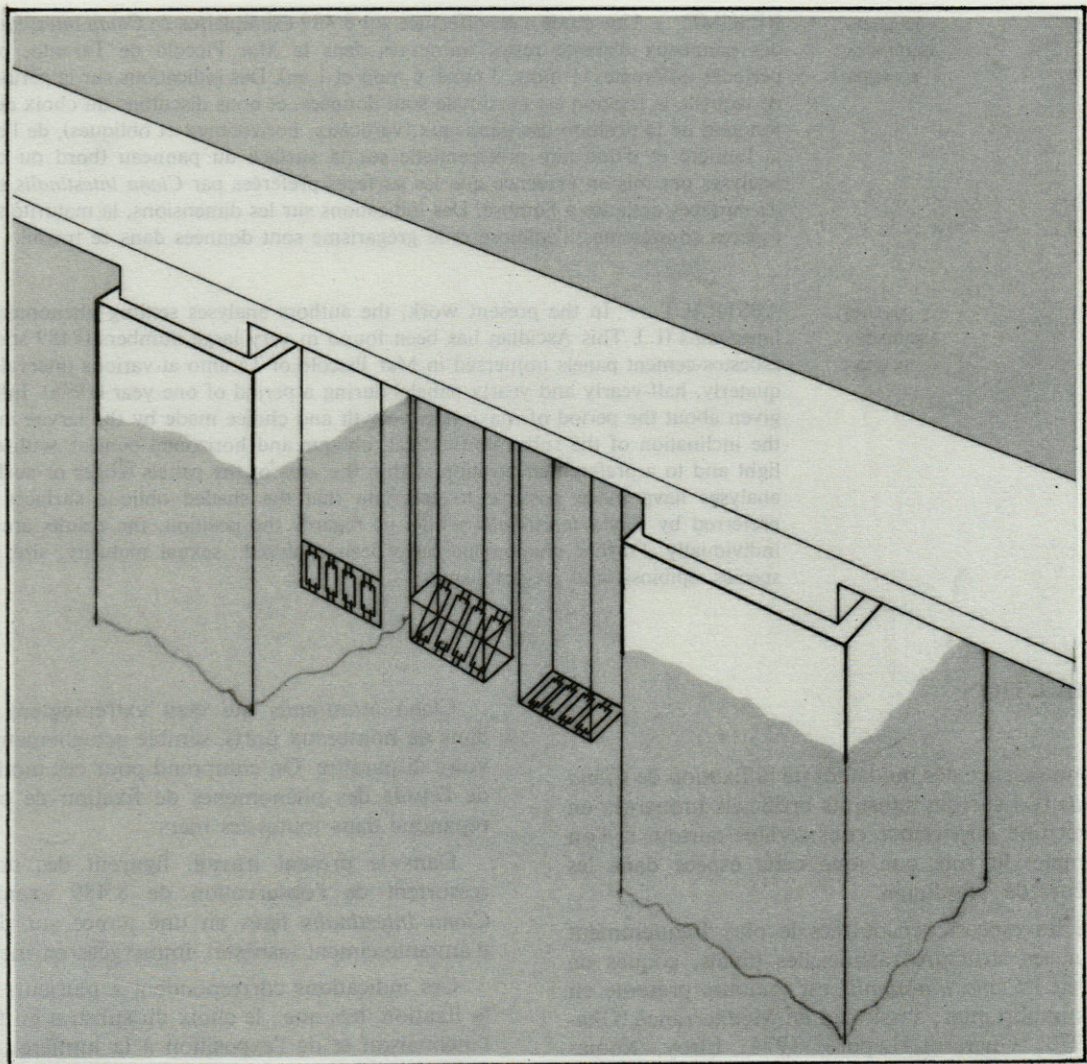


Fig. 1. — Disposition des panneaux sous le pont.
Disposition of the panels under the bridge.

panneau était changé tous les mois, un autre tous les trois mois, le troisième tous les six mois et le dernier séjournait une année complète.

L'expérience durant un an, un ensemble de 19 panneaux par structure a été immergé (12 mensuels, 4 trimestriels, 2 semestriels et 1 annuel). On aurait dû obtenir en tout 57 panneaux (19×3), en réalité 56 ont été utilisés : le second panneau semestriel de la structure horizontale ayant été perdu à cause de la houle.

L'expérience a débuté le 1^{er} juin 1975 et s'est terminée fin mai 1976.

Chaque panneau, après prélèvement, a été fixé au formol neutre à 4% ; au laboratoire il a été photographié, pesé et analysé.

Dans le cas particulier de *Ciona intestinalis*, chaque individu était avant tout localisé sur le panneau au moyen d'un système de coordonnées 10×10 , puis on analysait ses caractéristiques (longueur, maturité sexuelle, nombre d'exemplaires de son espèce situés à son contact, espèces différentes situées à son contact, degré d'épibiose, etc.). Tous ces paramètres étaient reportés et mémorisés sur carte perforée.

Les analyses successives ont été effectuées au moyen d'un ordinateur IBM 370/158.

FIXATION EN FONCTION DE L'EXPOSITION ET DE L'INCLINAISON DU SUBSTRAT

Le nombre et la répartition des individus de *Ciona intestinalis* sont répertoriés dans le tableau I. Celui-ci montre la distribution des individus en fonction des facteurs inclinaison et exposition. Dans la composition de ce tableau, nous n'avons pas tenu compte des données relatives aux panneaux vertical et oblique du semestre hiver-été, le panneau horizontal ayant été perdu. Nous ne tiendrons compte que de 8 149 spécimens.

Afin de vérifier l'existence de différences significatives de fixation de *Ciona intestinalis* en fonction de l'exposition et de l'inclinaison, nous avons testé au moyen du χ^2 , l'hypothèse d'équidistribution des individus sur les différentes faces des panneaux regroupés compte tenu des facteurs testés (lumière et inclinaison).

Les valeurs obtenues sont les suivantes :

- facteur inclinaison : 2 d.d.l. : $\chi^2 = 3158$
- facteur exposition : 1 d.d.l. : $\chi^2 = 6886$

Il existe donc des différences hautement significatives dans la fixation de cette Ascidie sur les panneaux, ce qui signifie que l'inclinaison et l'exposition jouent un rôle déterminant dans la fixation des individus.

Tabl. I. — Nombre d'individus de *Ciona intestinalis* fixés sur les panneaux.
Number of individuals of *Ciona intestinalis* settled on the experimental panels.

Panneaux	Mensuels												Trimestriels				Semestriels		Ann.	Total
	Juin 75	Juil. 75	Août 75	Sept. 75	Oct. 75	Nov. 75	Déc. 75	Janv. 76	Févr. 76	Mars 76	Avril 76	Mai 76	Été 75	Aut. 75	Hiv. 75	Print. 76	Été 75	Hiv. 75		
Vertical Lumière	7	—	4	—	—	—	—	1	—	—	—	—	158	—	—	—	—	—	—	170
Vertical Ombre	183	—	—	—	—	—	—	—	—	5	—	—	336	—	20	118	55	21	—	738
Horizontal Lumière	—	7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	15	3	—	—	—	—	—	25
Horizontal Ombre	186	98	701	—	—	—	—	—	—	—	—	—	339	—	580	366	—	—	2	2272
Oblique Lumière	120	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	8	—	4	—	38	—	170
Oblique Ombre	600	15	62	—	203	—	—	—	—	2756	—	—	384	—	407	406	—	281	—	5114
Total	1096	120	767	—	203	—	—	1	—	2761	—	—	1232	11	1007	894	55	340	2	8489

Tabl. II. — Pourcentage des individus présents sur les panneaux en fonction de l'inclinaison et de l'exposition.
Percentage of individuals present on the panels, in function of the inclinaison and exposition.

Inclinaison	Exposition		Total
	Lumière	Ombre	
Vertical	2,1	8,8	10,9
Horizontal	0,3	27,9	28,2
Oblique	1,6	59,3	60,9
Total	4,0	96,0	100,0

Si l'on observe attentivement les données, on constate que seuls les panneaux obliques ont permis la fixation d'environ 61 % des *Ciona intestinalis* et que l'ensemble des faces à l'ombre a recueilli 96 % des spécimens.

En ce qui concerne la prédominance de la fixation sur les faces à l'ombre des panneaux horizontaux vis-à-vis de la quantité de lumière, nous pensons que la sciaphilie de la larve est la cause du phénomène.

Leung Tack Kit (1975-76) pense que l'installation sur une face inférieure d'une structure horizontale permet aux Ascidies à corps mou et en particulier *Ciona intestinalis*, une meilleure extension de la tunique; Montanari et Relini (1975) mettent en relation la fixation plus abondante sur les faces inférieures et l'existence d'une gouttelette lipidique dans la larve (Berrill, 1950). Cette gouttelette aurait tendance à faire monter la larve en surface. Au contraire, nous pensons que la cause principale du phénomène est une « fuite à la lumière » de la larve *Ciona intestinalis* qui lui fait rechercher la zone d'ombre située sous ou derrière le panneau. D'ailleurs, en population naturelle, il est possible de rencontrer cette Ascidie avec les siphons dirigés vers le haut, surtout parmi les rochers en mode légèrement battu. Nous devons en déduire que, s'il existe, le géotropisme positif de *Ciona intestinalis* adulte, n'influence pas fortement la sélection opérée par la larve.

PÉRIODES DE FIXATION DE *CIONA INTestinalis*

Au cours de la période expérimentale de ce travail, la fixation de *Ciona intestinalis* s'est produite de la même façon qu'au cours des périodes précédentes déjà décrites (Scalera Liaci, Tursi, Sciscioli, 1977). En effet, c'est surtout en été que s'est produite la plus forte fixation de cette espèce, comme les années précédentes (Tabl. I, Fig. 2).

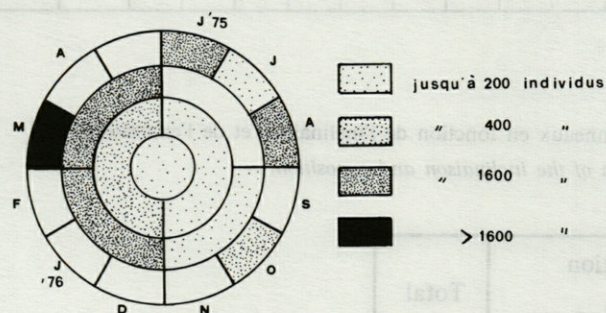


Fig. 2. — Distribution des exemplaires de *Ciona intestinalis* sur les différents types de panneaux (du bord au centre respectivement panneaux mensuels, trimestriels, semestriels et annuels).

Distribution of the specimens of Ciona intestinalis on the different kinds of panels (from the edge to center, monthly, quarterly, half-yearly and yearly panels respectively).

Sur les panneaux mensuels, *Ciona intestinalis* s'est surtout fixée au cours des mois de juin, juillet et août : d'importantes fixations que l'on peut considérer comme exceptionnelles se sont produites en octobre (203 sur le panneau oblique) et en mars (2 756 sur le panneau oblique).

Sur les panneaux trimestriels, la fixation s'est poursuivie toute l'année mais avec une forte diminution en automne (octobre à décembre).

Sur les panneaux semestriels les individus de *Ciona intestinalis* se sont fixés en plus grand nombre pendant la période de janvier à mai. La pauvreté relative des panneaux immergés de juin à décembre peut être due au fait que beaucoup d'exemplaires qui s'étaient fixés au début de l'été ont accompli leur cycle et se sont détachés en automne.

En ce qui concerne les panneaux annuels sur lesquels nous n'avons trouvé que très peu d'exemplaires, nous pensons que l'explication de cette pauvreté est à rechercher dans la dynamique du phénomène de colonisation observé au cours de cette expérimentation.

Le point de départ de cette étude a coïncidé avec la période de fixation maximale (juin). Au bout de quelques semaines, les panneaux annuels étaient complètement recouverts de *Ciona intestinalis* ainsi que tous les autres (observation personnelle effectuée en plongée). Après quelques mois (fin automne – début hiver), les *Ciona intestinalis* qui s'étaient fixées en juin avaient disparu, faisant place aux larves de *Mytilus galloprovincialis*. Cette espèce s'est répandue au cours de l'hiver et du printemps, jusqu'à recouvrir complètement les panneaux annuels en mai 1976, date à laquelle ils ont été prélevés. A cette même époque a redémarré une nouvelle période de reproduction et de fixation d'une nouvelle génération de *Ciona intestinalis* qui n'a pas eu le temps de se fixer au-dessus des moules, les panneaux ayant été enlevés.

Nous pensons que le début de la période d'immersion d'un substrat vierge conditionne d'une manière considérable les phénomènes de colonisation au moins pour un cycle annuel. Ensuite, la situation tend à se normaliser et à s'uniformiser.

PROBLÈME DE LA POSITION SUR LES PANNEAUX

Dans cette expérimentation, nous avons cherché à déterminer si la larve se fixait au hasard sur le panneau de 600 cm² ou si elle s'installait plutôt au bord ou au centre.

Pour ce faire, nous avons d'abord considéré la totalité des exemplaires fixés sur tous les panneaux (8 489). Une réduction du nombre des exemplaires pris en compte, a été rendue nécessaire pour les raisons suivantes : l'installation de *Ciona intestinalis* n'ayant pas été uniforme au cours de la durée de l'expérience, nous avons dû élimi-

ner les panneaux sur lesquels ne s'étaient fixés que très peu d'individus; puisque la fixation est typiquement sciaphile, nous n'avons retenu que les surfaces à l'ombre.

Pour ces motifs, l'analyse a été conduite sur un total de 7 820 individus fixés sur 23 faces.

La position de chaque individu sur le panneau a été relevée selon un système de coordonnées 10×10 . Postérieurement, il a été réduit à 5×5 pour simplifier les calculs. A partir de cette carte de répartition de 5×5 , nous avons testé l'hypothèse de l'équidistribution de tous les individus présents en utilisant le χ^2 (avec 24 degrés de liberté). Pour faire une analyse plus fine, le χ^2 a été décomposé en trois composantes: la première relative à l'hypothèse d'équidistribution sur les lignes horizontales (χ^2 avec 4 d.d.l.), la seconde relative à l'hypothèse d'équidistribution sur les colonnes verticales (χ^2 avec 4 d.d.l.) et la troisième relative à l'hypothèse de non interaction entre les lignes et les colonnes (χ^2 avec 16 d.d.l.).

Considérant qu'un certain nombre de faces était en situation expérimentale analogue, nous avons pensé à réunir les faces mensuelles, trimestrielles et semestrielles en maintenant distincts les panneaux aux diverses inclinaisons (Tabl. III, IV et V). Les χ^2 calculés sont presque

toujours significatifs, notamment dans l'observation de la distribution des individus sur les faces où ils semblent se ramasser dans la partie centrale.

Plusieurs hypothèses peuvent être avancées pour expliquer ce phénomène; avant tout il faut rappeler que les faces à l'ombre sont plus favorables à la fixation de *Ciona intestinalis* que les faces exposées à la lumière, qui sont de plus dirigées vers le sud d'où viennent les vents dominants (Sirocco) et les plus fortes houles.

Première hypothèse

Les larves s'étant fixées sur la face à l'ombre des panneaux d'une manière homogène, l'hydrodynamisme ferait se détacher les exemplaires situés le plus au bord des panneaux. Cela se vérifierait surtout sur les panneaux horizontaux ou obliques, tandis que pour les panneaux verticaux (surtout trimestriels et semestriels) on se trouve dans une situation opposée à celle que l'on avait déjà remarquée au cours d'un travail précédent (Tursi, Gherardi, Lepore, Chieppa, 1976) sur une population de *Ciona intestinalis* moins nombreuse (1761 exemplaires) installée sur les panneaux verticaux. Il ne nous est pas possible, pour l'instant, de donner l'explication de ce phénomène.

Tabl. III. — Valeurs de χ^2 relatives aux faces verticales.

Values of χ^2 for the vertical faces.

Facteurs	Panneaux		
	Mensuels (2 faces : N = 188)	Trimestriels (3 faces : N = 484)	Trimestriels (2 faces : N = 76)
Lignes	7,42 n. s. (8 d.d.l.)	44,84 > 32,91 = $\chi^2_{0.001}$ (12 d.d.l.)	49,67 > 26,13 = $\chi^2_{0.001}$ (8 d.d.l.)
Colonnes	17,95 > 15,5 = $\chi^2_{0.001}$ (8 d.d.l.)	51,33 > 32,91 = $\chi^2_{0.001}$ (12 d.d.l.)	64,41 > 26,13 = $\chi^2_{0.001}$ (8 d.d.l.)
Interaction Lignes x colonnes	37,72 n. s. (32 d.d.l.)	95,54 > 84,04 = $\chi^2_{0.001}$ (48 d.d.l.)	159,49 > 62,49 = $\chi^2_{0.001}$ (32 d.d.l.)
Total	63,09 n. s. (48 d.d.l.)	191,71 > 114,84 = $\chi^2_{0.001}$ (72 d.d.l.)	273,57 > 84,04 = $\chi^2_{0.001}$ (48 d.d.l.)

Tabl. IV. — Valeurs de χ^2 relatives aux faces horizontales.

Values of χ^2 for the horizontales.

Facteurs	Panneaux	
	Mensuels (3 faces : N = 983)	Trimestriels (3 faces : N = 1285)
Lignes	91,24 > 32,91 = $\chi^2_{0.001}$ (12 d.d.l.)	231,72 > 32,91 = $\chi^2_{0.001}$ (12 d.d.l.)
Colonnes	21,63 > 21,03 = $\chi^2_{0.05}$ (12 d.d.l.)	103,46 > 32,91 = $\chi^2_{0.001}$ (12 d.d.l.)
Interaction Lignes x colonnes	117,78 > 84,04 = $\chi^2_{0.001}$ (48 d.d.l.)	71,92 > 67,51 = $\chi^2_{0.05}$ (48 d.d.l.)
Total	230,62 > 114,84 = $\chi^2_{0.001}$ (72 d.d.l.)	407,10 > 114,84 = $\chi^2_{0.001}$ (72 d.d.l.)

Tabl. V. — Valeurs de χ^2 relatives aux faces obliques.
Values of χ^2 for the oblique faces.

Facteurs	Panneaux		
	Mensuels (5 faces : N = 3636)	Trimestriels (3 faces : N = 1201)	Semestriels (1 face : N = 281)
Lignes	855,25 > 45,32 = $\chi^2_{0.001}$ (20 d.d.l.)	379,70 > 32,91 = $\chi^2_{0.001}$ (12 d.d.l.)	5,21 n.s. (4 d.d.l.)
Colonnes	836,16 > 45,32 = $\chi^2_{0.001}$ (20 d.d.l.)	139,98 > 32,91 = $\chi^2_{0.001}$ (12 d.d.l.)	12,65 > 9,49 = $\chi^2_{0.001}$ (4 d.d.l.)
Interactions Lignes x colonnes	501,58 > 124,84 = $\chi^2_{0.001}$ (80 d.d.l.)	129,34 > 84,04 = $\chi^2_{0.001}$ (48 d.d.l.)	73,65 > 39,25 = $\chi^2_{0.001}$ (16 d.d.l.)
Total	2192,99 > 173,60 = $\chi^2_{0.001}$ (120 d.d.l.)	649,02 > 114,84 = $\chi^2_{0.001}$ (72 d.d.l.)	91,51 > 51,20 = $\chi^2_{0.001}$ (24 d.d.l.)

Seconde hypothèse

Les larves ayant une forte sciaphilie, rechercheraient pour leur fixation les parties les plus à l'ombre des panneaux ce qui correspond au centre. Après saturation complète de cette zone par les larves, elles se fixeraient au bord des panneaux par le jeu de la compétition spatiale, mais en densité nettement inférieure à celle du centre.

Il est possible que les deux phénomènes se conjuguent pour aboutir à la répartition constatée, en se renforçant l'un l'autre.

GRÉGARISME

Pour chaque exemplaire examiné, le nombre d'individus de la même espèce fixés à son contact est noté (Tabl. VI).

Tabl. VI. — Distribution des individus de *Ciona intestinalis* fixés sur les panneaux à inclinaison différente et à périodicité variable en fonction du phénomène de grégarisme.

Distribution of individuals of *Ciona intestinalis* fixed on the panels of different inclinaison and periodicity, in function of the gregariousness phenomenon.

	Amplitude des groupes	Vertical	Vertical	Horizontal	Horizontal	Oblique	Oblique	Total
		Lumière	Ombre	Lumière	Ombre	Lumière	Ombre	
MENSUELS	1	12	163	7	312	—	26	520
	2	—	22	—	193	—	46	261
	3	—	3	—	172	—	22	197
	4	—	—	—	124	—	32	156
	5	—	—	—	45	—	25	70
	> 5	—	—	—	139	120	3485	3744
TRIMESTRIELS	1	—	23	10	12	5	20	70
	2	4	38	8	27	4	34	115
	3	6	57	—	72	3	60	198
	4	8	4	—	444	—	64	520
	5	140	340	—	90	—	110	680
	> 5	—	12	—	640	—	909	1561
SEMESTRIELS	1	—	14	—	—	1	10	25
	2	—	14	—	—	2	28	44
	3	—	6	—	—	6	27	39
	4	—	20	—	—	12	24	56
	5	—	10	—	—	5	40	55
	> 5	—	12	—	—	12	152	176
ANNUELS	1	—	—	—	2	—	—	2
	2	—	—	—	—	—	—	—
	3	—	—	—	—	—	—	—
	4	—	—	—	—	—	—	—
	5	—	—	—	—	—	—	—
	> 5	—	—	—	—	—	—	—
Total		170	738	25	2272	170	5114	8489

L'examen de ces données, montre que les larves de *Ciona intestinalis* se fixent, dans un premier temps, d'une manière casuelle sur la totalité de la surface disponible en la recouvrant d'une manière plus ou moins uniforme.

Sur les panneaux mensuels 520 exemplaires ont été trouvés isolés. Par contre, au moment où l'on observe une très forte fixation de larves, ces dernières s'attachent également sur la surface à leur disposition d'une manière casuelle, mais en recouvrant la totalité de la surface disponible. Ceci provoque la formation de gros amas de *Ciona intestinalis* (3 485 exemplaires sur les faces à l'ombre des panneaux mensuels obliques).

La tendance à recouvrir d'une manière de plus en plus massive le substrat par les larves de *Ciona intestinalis* se confirme en observant les données trimestrielles, où l'accroissement des amas est encore plus marqué : la plus longue période d'immersion favorise en effet la fixation d'un plus grand nombre de larves et la population devient de plus en plus compacte.

En outre, avec le temps, les dimensions des exemplaires augmentent; ainsi de nombreux individus qui avaient pu se fixer séparément, se trouvent maintenant réunis.

En ce qui concerne les panneaux semestriels et annuels de cette expérimentation, nous ne pouvons pas confirmer ces observations compte tenu du faible nombre d'individus présents. Cependant, dans un travail précédent (Tursi, Gherardi, Lepore, Chieppa, 1976), nous avions déjà observé ce phénomène sur des panneaux semestriels et annuels.

ESPÈCES ACCOMPAGNATRICES

Au cours de ce travail nous avons cherché à déterminer quelles sont les espèces qui se fixent en même temps que *Ciona intestinalis* et qui constituent l'association au sein de laquelle cette espèce domine (Tabl. VII).

Parmi les espèces qui sont associées à *Ciona intestinalis* se place au premier rang l'Annélide Serpulidae *Hydroides elegans* qui est présente auprès de 52% des

Tabl. VII. — Fréquence (exprimée en %) relative à chaque type d'orientation des panneaux, avec laquelle chaque espèce a été trouvée au contact de *Ciona intestinalis*.

Frequency (in %) related to each kind of orientation of the panels with which each species have been found in contact with *Ciona intestinalis*.

ESPECE	Lumière	Ombre	Lumière	Ombre	Lumière	Ombre	Total
<i>Enteromorpha intestinalis</i>	0,59	—	4,00	—	—	—	0,02
<i>Bugula neritina</i>	77,06	56,37	28,00	49,56	17,65	7,53	24,68
<i>Bugula stolonifera</i>	—	—	—	1,06	—	0,45	0,55
<i>Cryptosula pallasiana</i>	23,53	5,42	—	1,58	—	0,74	1,81
<i>Schizoporella errata</i>	45,88	12,47	—	4,45	0,59	—	3,20
<i>Schizoporella longirostris</i>	—	11,65	—	8,01	—	—	3,16
<i>Hydroides elegans</i>	98,24	95,80	80,00	87,85	72,94	27,32	52,04
<i>Hydroides dianthus</i>	2,94	—	4,00	—	—	—	0,07
<i>Vermilopsis infundibulum</i>	—	0,41	—	—	—	—	0,04
<i>Spirorbis</i> sp.	—	12,47	—	7,70	—	0,14	3,23
<i>Mytilus galloprovincialis</i>	—	4,88	—	20,64	7,06	3,95	8,47
<i>Anomia ephippium</i>	—	—	—	0,22	—	—	0,06
<i>Balanus eburneus</i>	14,71	14,36	8,00	4,93	11,76	5,06	6,17
<i>Balanus amphitrite</i>	15,29	13,01	20,00	6,51	11,18	6,82	7,57
<i>Balanus perforatus</i>	—	1,49	—	0,97	—	1,54	1,32
<i>Anfipodi tubicoli</i>	0,59	7,99	28,00	4,36	36,47	6,67	6,70
<i>Clavelina lepadiformis</i>	2,35	11,25	24,00	3,65	9,41	10,38	8,52
<i>Ascidella aspersa</i>	—	1,22	—	2,55	—	—	0,79
<i>Ascidella mentula</i>	—	—	4,00	—	0,59	—	0,02
<i>Ciona intestinalis</i>	92,94	72,49	32,00	97,54	96,47	98,79	95,81
<i>Styela plicata</i>	4,71	23,85	—	0,40	—	0,23	2,41
<i>Styela partita</i>	—	—	—	1,10	0,59	—	0,31
<i>Microcosmus savigny</i>	—	2,03	—	—	—	—	0,18
N ind. <i>Ciona intestinalis</i>	170	738	25	2272	170	5114	8489

exemplaires de *Ciona intestinalis* puis le Bryozoaire *Bugula neritina* (25%), l'Ascidie *Clavelina lepadiformis* (9%), la Moule *Mytilus galloprovincialis* (8%) et enfin les Balanes *Balanus amphitrite* et *Balanus eburneus* (respectivement 8 et 6%).

MATURITÉ SEXUELLE ET TAILLE

Nous avons examiné l'état des gonoductes des 8 489 individus afin de déterminer leur état de maturité sexuelle.

En ce qui concerne les panneaux mensuels, nous avons observé que seuls les exemplaires qui s'étaient fixés en juin ont pu atteindre leur maturité sexuelle. Sur les panneaux trimestriels seuls les individus fixés en été ou au printemps sont devenus adultes. Tous les exemplaires des panneaux semestriels étaient adultes. Les deux seuls individus trouvés sur les panneaux annuels étaient immatures.

Le problème de la maturité sexuelle a été envisagé en considérant la taille des animaux afin de déterminer les longueurs moyennes et minimales des individus en reproduction.

En regardant les dimensions (x en mm) on observe que la variance des groupes analysés n'est pas constante mais que son augmentation est proportionnelle à l'augmentation de la moyenne. En outre, les distributions présentent une sensible asymétrie positive. Ceci nous a conduit à penser que les distributions sont lognormales. Pourtant nous avons opéré la transformation logarithmique ($z = \log x$) des valeurs observées en obtenant des variances presque constantes (Tableaux VIII et IX). En observant ces valeurs, les distributions étant lognormales, on peut supposer que la croissance est de type exponentiel.

Les dimensions minimales des *Ciona intestinalis* adultes sont d'environ 15 mm. Ceci confirme ce qui avait été dit dans un précédent travail (Tursi, Gherardi, Lepore, Chieppa, 1979), c'est-à-dire que cette espèce peut se reproduire à une taille réduite alors que les dimensions maximales de *Ciona intestinalis* peuvent dépasser 20 cm.

Il faut remarquer que *Ciona intestinalis* présente plusieurs générations au cours de l'année. Après quelques mois d'immersion il est possible en effet de rencontrer sur un même panneau des individus provenant de plusieurs générations. En ce qui concerne les générations de *Ciona intestinalis* de la Mar Piccolo de Taranto, nous avons observé le déroulement suivant :

En juin prend place la première génération à croissance très rapide, plus rapide qu'en juillet et août. Les immatures de fin juin, juillet et août, peuvent être ceux nés des adultes observés fin juin (donc déjà la 2^e génération). La 1^{re} génération a complètement disparu en automne (panneaux semestriels). Au cours de l'été, après le « bloom » de juin, le bilan entre les individus matures et immatures est normal, car les individus matures sont restés, tandis que les immatures sont dus à la 2^e génération à croissance lente.

Au cours des mois de septembre et novembre il n'y a aucune fixation contrairement au mois d'octobre. Cette génération peut être due soit à la fin de la 1^{re} génération

Tabl. VIII. — Nombre des individus, moyenne et déviation standard, des dimensions des individus immatures (transformations logarithmiques).

Number of individuals, average and standard deviation of the logarithmic transform of the dimension of the immature individuals.

	Mensuels							Trimestriels				
	Juin	Juil.	Août	Oct.	Janv.	Mars	Total	Été	Aut.	Hiv.	Print	Total
N	190	120	763	203	1	2761	4038	517	1	1007	144	1669
m (z)	0.80	1.14	1.20	0.45	0.78	0.59	0.73	1.85	1.00	1.04	1.52	1.33
x = 10 ^m (z)	6.37	13.75	15.88	2.82	6.00	3.90	5.32	71.47	10.00	10.98	33.15	21.57
S (z)	0.23	0.25	0.25	0.17	0.00	0.17	0.32	0.08	0.00	0.35	0.23	0.47

Tabl. IX. — Nombre des individus, moyenne et déviation standard de la transformation logarithmique des dimensions des individus immatures.

Number of individuals, average and standard deviation of the logarithmic transform of the dimension of the mature individuals.

	Mensuels		Trimestriels			Semestriels	
	Juin	Août	Été	Aut.	Print.	Été Aut.	Hiv. Print.
N	906	4	712	10	749	55	340
m (z)	1.98	1.37	1.93	1.58	1.71	1.59	1.76
x = 10 ^m (z)	94.24	23.40	85.14	37.72	50.84	38.90	57.47
S (z)	0.16	0.26	0.13	0.17	0.19	0.08	0.16

soit, plus probablement, à la 2^e génération qui se reproduit à une taille plus petite.

En hiver, on n'observe aucune fixation sur les panneaux vierges tandis que sur les panneaux de trois mois, on constate une fixation importante d'individus immatures et de petite taille. Ces individus sont, sans doute, les individus de la 2^e génération.

Au printemps, la fixation reprend sur les vieux panneaux plutôt que sur les vierges et on trouve, à la fin de cette saison, un nombre plus grand d'individus matures que d'immatures. Ces individus appartiennent à la 2^e génération ou, plus probablement, sont les premiers de la génération de juin suivant (donc 3^e ou 1^{re} de l'année suivante).

ÉPIBIOSE

Nous avons analysé les phénomènes d'épibiose de *Ciona intestinalis*. Pour chaque exemplaire nous avons relevé le degré d'épibiose (0 sur le panneau, 1 sur un animal fixé sur le panneau, 2..., etc.).

Dans le tableau X, nous avons reporté en pourcentage la distribution des 8 489 exemplaires examinés (4 948 mensuels, 3 144 trimestriels, 385 semestriels, 2 annuels) divisés selon la durée d'immersion du panneau.

Tabl. X. — Pourcentage des individus de *Ciona intestinalis* en fonction de leur degré d'épibiose.

Percentage of individuals of Ciona intestinalis in function of their degree of epibiosis.

Type de panneaux	Degré d'épibiose			Total
	0	1	2	
Mensuels	71.94	28.05	—	100.00
Trimestriels	54.07	45.93	—	100.00
Semestriels	83.80	13.92	2.28	100.00
Annuels	—	100.00	—	100.00
Total	65.86	34.03	0.10	100.00

Comme on peut le constater, 66 % des exemplaires étaient fixés directement sur le panneau (degré 0) et 34 % fixés sur un autre animal (degré 1), généralement un Serpulide. 0,10 % seulement présente un degré supérieur d'épibiose.

En réalité, *Ciona intestinalis* ne montre pas de préférence marquée pour un type d'épibiose.

CONCLUSIONS

Ciona intestinalis n'est pas une espèce caractérisant une association stable. Nous trouvons en effet des populations de *Ciona intestinalis* soit sur des panneaux vierges immergés seulement un mois (ou moins), soit sur des panneaux annuels avec un substrat biologique déjà consolidé et plus stable (à *Mytilus galloprovincialis*, par exemple).

Les variations numériques observées sur les populations de *Ciona intestinalis* fixées sur les panneaux, dépendent de la période initiale de l'expérimentation. Les décrochements successifs et la mortalité des individus sont un facteur important pour l'avenir des associations de *Ciona intestinalis*. Cela détermine évidemment des différences dans la composition finale des associations après un an d'immersion des substrats, selon que la période initiale coïncide avec le maximum de fixation des *Ciona intestinalis* (mois d'été, ainsi que dans cette expérimentation) ou avec le minimum (mois d'hiver).

Dans le premier cas en effet, les individus qui se fixent immédiatement sur les panneaux annuels se détacheront en automne et laisseront la place à d'autres espèces à croissance plus lente telles que *Mytilus*. Si *vice versa* l'expérience débute en hiver, la population de *Ciona intestinalis* se fixera surtout en été et en automne; ainsi, sur les Moules, nous trouverons après un an, un grand nombre d'exemplaires de *Ciona intestinalis*.

Nous avons observé que la préférence pour la face inférieure des panneaux horizontaux est surtout liée à la sciaphilie de *Ciona intestinalis* plutôt qu'à une nécessité de croître les siphons dirigés vers le bas (il suffit d'observer des populations naturelles pour s'en convaincre). En ce qui concerne la position, nous avons observé que les individus se sont fixés préférentiellement au centre des panneaux plutôt qu'au bord. Nous avons émis deux hypothèses : la première envisageant une fixation homogène initiale et l'action ultérieure de l'hydrodynamisme, l'autre faisant appel à un choix de la larve.

Parmi les espèces qui se fixent en compagnie de *Ciona intestinalis*, les Serpulides sont les plus abondantes. En outre, par l'analyse des dimensions et de la maturité sexuelle des exemplaires examinés, nous avons mis en évidence que les possibilités de reproduction de *Ciona intestinalis* sont surtout liées aux conditions ambiantes plutôt qu'à la taille des individus. Ceci conditionne les très fortes fixations qui s'effectuent pendant quelques mois de l'année, la population potentielle à même de se reproduire étant toujours importante.

Enfin, sur la base des données obtenues, nous avons mis en évidence 2 ou 3 générations de *Ciona intestinalis* observées dans la Mar Piccolo de Taranto durant l'année étudiée.

En 1961, les chercheurs israéliens Elroi et Komarovsky avaient choisi *Ciona intestinalis* pour une étude expérimentale de la production de cellulose et de vanadium. L'énorme capacité de reproduction et de croissance de cette espèce pourrait servir de base à une production autre qu'expérimentale.

Nous remercions le Prof. C. Monniot du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris pour son aide au moment de la rédaction de ce travail.

BIBLIOGRAPHIE

- BERRIL N.J., 1950. The Tunicata, with an account of the british species. *R. soc. Health J.*, 1-354.
- DYBERN B.I., 1963. Biotope choice in *Ciona intestinalis* (L.). Influence of light. *Zool. Bidr. Upps.*, **35**: 589-602.
- DYBERN B.I., 1965. The life cycle of *Ciona intestinalis* (L.) f. *typica* in relation to environmental. *Oikos*, **16**: 109-131.
- ELROY D., B. KOMAROVSKY, 1961. On the possible use of the fouling Ascidian *Ciona intestinalis* as a source of vanadium, cellulose and other products. *Proc. Tech. Pap. gen. Fish. Coun. Mediterr.*, **6**: 261-267.
- GHERARDI M., 1973. Ricerche sulle comunità fouling del Mar Piccolo di Taranto. *Atti III Simp. Naz. Conserv. Nat., Bari*, **1**: 55-73.
- GHERARDI M. et E. LEPORE, 1974. Insediamenti stagionali delle popolazioni fouling del Mar Piccolo di Taranto. *Atti IV Simp. Naz. Conserv. Nat., Bari*: 235-258.
- KELLY D.L., 1974. Aspects of the reproductive ecology of three solitary Ascidians: *Ciona intestinalis* (L.), *Styela plicata* (Les.), and *Styela clava* (H.) from Southern California. *Téthys*: 1-51.
- LEUNG TACK KIT D., 1975 (1976). Etude qualitative et quantitative des salissures biologiques des plaques expérimentales immergées en pleine eau. 5. Les Ascidies. *Téthys*, **7** (2-3): 223-234.
- MILLAR R.H., 1952. The annual growth and reproductive cycle in four Ascidians. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, **31**: 41-60.
- MILLAR R.H., 1969. Ascidians of European waters. Catalogue of main marine fouling organisms. *O.C.D.E.*, **4**, 1-34.
- MILLAR R.H., 1971. Les Ascidies en tant que salissures. In: Les perforants, les champignons et les salissures du bois en milieu marin. *O.C.D.E.*, **9**: 203-214.
- MONTANARI M., G. RELINI, 1970. Fouling di zone inquinate, osservazioni sul porto di Genova. Idroidi e Ascidiacei. *Publ. Staz. zool. Napoli*, **38** (2), 34-54.
- MONTANARI M., G. RELINI, 1975. Incidenza degli Ascidiacei nel fouling ligure. *Publ. Staz. zool. Napoli*, **39**: Suppl. 86-104.
- SCALERA LIACI L., A. TURSI, M. SCISCIOLI, 1977. Relazione fra insediamento e riproduzione di *Ciona intestinalis* (L.). *Mem. Biol. Mar. Oceanogr.*, **VII** (5/6): 61-74.
- TURSI A., M. GHERARDI, E. LEPORE, 1974. Andamento stagionale di alcuni Ascidiacei nel Mar Piccolo di Taranto: dati preliminari. *Mem. Biol. Mar. Oceanogr.*, N.S., **4** (4, 5, 6): 421-434.
- TURSI A., E. LEPORE, M. GHERARDI, 1977. Relazione fra inclinazione del substrato ed insediamento degli organismi bentonici. *Atti. IX Congr. Naz. S.I.B.M., Ischia*: 439-450.
- TURSI, M. GHERARDI, E. LEPORE, M. CHIEPPA, 1976. Settlement and growth of Ascidians on experimental panels in two harbours of Southern Italy. *Proc. IVth Int. Congr. Marine Corros, Fouling, 14-18 juin 1976, Antibes - Juanes-Pins (France)*: 535-543.
- YAMAGUCHI M., 1970. Spawning periodicity and settling time in Ascidians *Ciona intestinalis* and *Styela plicata*. *Rec. Oceanogr. Works Jap.*, **10** (2): 147-155.

Accepté le 6 juin 1979

GLUGEA ATHERINAE BERREBI, 1979, MICROSPORIDIE PARASITE DE L'ATHÉRINE ATHERINA BOYERI RISSO, 1810, DES ÉTANGS CÔTIERS MÉDITERRANÉENS

Evolution saisonnière et répartition géographique

Patrick BERREBI et Georges BOUIX

Laboratoire d'Ichthyologie et de Parasitologie Générale,
Université des Sciences et Techniques, Place Eugène Bataillon,
34060 Montpellier Cédex (France)

GLUGEA ATHERINAE
ATHERINA BOYERI
MICROSPORIDIA
POISSONS

RÉSUMÉ. — Une Microsporidie, récemment décrite, *Glugea atherinae* Berrebi, 1979, parasite un Poisson dans les lagunes côtières du Languedoc et de Provence, *Atherina boyeri* Risso, 1810. Le cycle saisonnier du parasite est établi. La répartition géographique de la maladie semble limitée. Plusieurs explications abordant la physiologie, l'écologie et l'éthologie de l'hôte et du parasite, basées sur l'observation et l'expérimentation, sont proposées pour expliquer cette répartition.

GLUGEA ATHERINAE
ATHERINA BOYERI
MICROSPORIDIA
PISCES

ABSTRACT. — A new Microsporidia, *Glugea atherinae* Berrebi, 1979, parasites a fish in the Languedoc and Provence coastal lagoons, *Atherina boyeri* Risso, 1810. The parasite's seasonal cycle is established. The geographic distribution of the disease seems limited. Several explanations are presented considering the physiology, the ecology and the ethology of both host and parasite, based on observations and experimentations.

INTRODUCTION

La microsporidiose de *Atherina boyeri* Risso, 1810 (Osteichthyen, Téléostéen) est provoquée par un Protozoaire *Glugea atherinae* Berrebi, 1979 (Microspora Sprague, 1977). Les aspects statistiques, portant sur près de 4 000 Poissons, ainsi que les modalités de ce parasitisme ont déjà été exposés (Berrebi et Bouix, 1978). Un article traitant du cycle et de la diagnose de la Microsporidie est sous presse (Berrebi, 1979).

I. MATÉRIEL BIOLOGIQUE

1. Le milieu

Le milieu naturel dans lequel la microsporidiose a été étudiée est constitué par la série de lagunes côtières du littoral méditerranéen français, depuis la frontière espagnole jusqu'à la frontière italienne. Le parasite a également été recherché en Corse et en Tunisie.

Les étangs languedociens sont caractérisés, à quelques exceptions près, par une faible profondeur et une superficie limitée; leur salinité est en général nettement inférieure à celle de la mer, les divers paramètres étant extrêmement variables (Petit, 1953). La température suit celle de l'air et peut dépasser 30 °C en été. La salinité passe d'une valeur presque nulle (grandes pluies d'automne) à des valeurs proches de celle de la mer (évaporation estivale). Le pH varie notablement avec les apports divers en eau, et en particulier, lors des phénomènes d'eutrophisation estivaux nommés « Malaigue » (Guelorget et Michel, 1976). Enfin, suivant les fluctuations des paramètres abiotiques, la flore et la faune de ces milieux subissent des variations considérables.

Cependant, certains points de prélèvement présentent des particularités intéressantes :

– Le Bassin de Thau (Fig. 1, 4), l'étang de Berre (Fig. 1, 19) et l'étang d'Urbino (Fig. 1, 21), ont un « régime marin » en ce sens que leur salinité est comparable à celle de la mer et que les conditions de température et

de salinité sont beaucoup moins sensibles aux variations climatiques.

– Le Canal du Rhône à Sète ainsi que le Grau de l'étang de Mauguio au niveau de Carnon sont des voies d'échanges entre les étangs et la mer. Les lots qui y sont prélevés étant toujours en déplacement d'un point à l'autre, les résultats doivent être manipulés avec prudence.

– Le Rhône Mort (Fig. 1, 16) est un bras mort, pouvant atteindre plusieurs mètres de profondeur, relié à la mer par des vannes servant à la pénétration de l'eau dans les Salins du Midi de la région d'Aigues-Mortes. C'est un milieu fermé par intermittence, où les variations de salinité sont tout à fait imprévisibles.

– L'étang du Vaccarès (Fig. 1, 17) est de type classique dans sa partie sud. Cependant, la zone nord (la seule prospectée) a une eau plus douce du fait des apports des eaux continentales.

– L'étang de l'Olivier (Fig. 1, 20) enfin, est un cas exceptionnel. Son eau est presque douce, il est en rap-

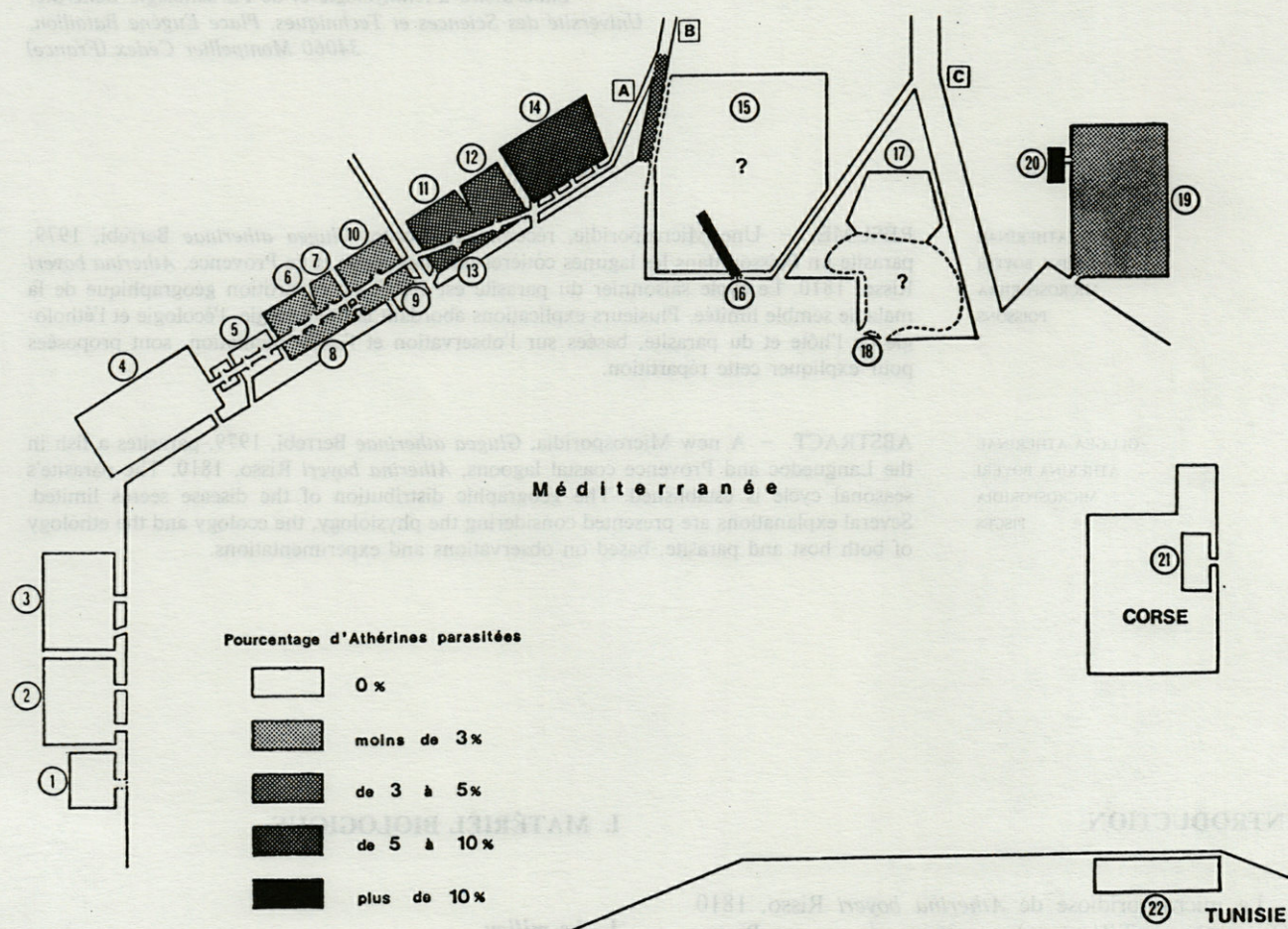


Fig. 1. – Répartition géographique et intensité de la microsporidiose. 1, Canet; 2, Leucate; 3, Bages; 4, Thau; 5, Ingril; 6, Vic; 7, Moures; 8, Pierre Blanche; 9, Prévost; 10, Arnel; 11, Méjean; 12, Pérols; 13, Grec; 14, Mauguio; 15, Petite Camargue; 16, Rhône mort; 17, Vaccarès; 18, Camargue; 19, Berre; 20, Olivier; 21, Urbino; 22, Tunis; A, canal du Rhône à Sète; B, Grande Roubine; C, Rhône.

Distribution and intensity of microsporidiosis lagoons and localities.

port avec l'étang de Berre par un canal très étroit. Bien que le courant y soit souvent rapide, le volume d'eau échangée reste faible.

Un point important à préciser est la communication des différents étangs entre eux, ainsi qu'avec les cours d'eau et la mer. La figure 1 montre que le Canal du Rhône à Sète relie la plupart des étangs. Ces derniers s'approvisionnent en eau douce par divers cours d'eau et en eau marine par les « graus » généralement ouverts toute l'année. Dans ce complexe, le canal joue un rôle très variable selon les conditions climatiques et les marées.

2. L'hôte

Dans ce milieu fractionné, une seule espèce d'Athérine évolue toute l'année : *Atherina boyeri* Risso, 1810, appelée « Jol » en Languedoc et en Provence, « Joyeux » en Roussillon. Cette espèce est extrêmement euryhaline. On la trouve en eau douce, par exemple dans l'étang de l'Olivier, en mer et aussi dans les salins de Corse où la salinité atteint 77 ‰. Se nourrissant essentiellement de plancton en mer, cette Athérine préfère les petits Crustacés benthiques en étang peu profond (Isopodes, Amphipodes). Elle peut être aisément déterminée par les caractères suivants : moins de 50 écailles sur la ligne latérale ; - ectoptérogéode denté ; - prémaxillaire ne pénétrant pas entre les orbites oculaires ; - 13 cm de longueur standard au maximum.

Une autre espèce, *Atherina hepsetus* Linné, 1758, nommée à Sète « Siouclet » ou « Jol de mer », est essentiellement marine. Quelques rares pénétrations saisonnières ont cependant été constatées dans le bassin de Thau, l'étang de Berre, l'étang d'Urbino.

3. Le parasite

Seule, *Atherina boyeri* s'est révélée porteuse de la Microsporidie. La microsporidiose provoque l'apparition de deux types de kystes ou xénomes :

- xénomes de petite taille (0,2 mm de diamètre), nombreux (jusqu'à plusieurs centaines), blancs, exclusivement situés dans le chorion conjonctif qui relie la musculature à l'épithélium du tube digestif ;
- xénomes volumineux (souvent entre 3 et 5 mm de diamètre et jusqu'à 13 mm) parfois pigmentés, généralement implantés dans le tissu adipeux de la cavité générale, et quelquefois dans des organes adjacents (vesie gazeuse, péritoine, testicule...).

La microsporidiose ne semble pas avoir de rôle pathogène important. De nombreuses investigations ont montré que le parasite n'avait pas d'action sensible sur la composition protéique du sang, n'influait pas les diverses enzymes du tube digestif, ne provoquait pas de réaction anticorps-antigène notable. Il semble cependant que le parasite ait une action sur les défenses naturelles du Poisson : au cours d'une bactériose expérimentale

(septicémie généralisée, affection fréquente en élevage), les Poissons parasités se sont montrés plus sensibles et leur pourcentage parmi les individus morts était plus élevé que dans la population totale (Berrebi, 1978).

Cette inocuité partielle peut être expliquée par la paroi conjonctive qui entoure le xénome et qui l'isole du reste de l'organisme. Ce xénome n'est autre qu'une cellule hôte unique, hypertrophiée sous l'action du parasite. Ce dernier se multiplie activement, avec formation de très nombreuses spores caractéristiques. Le cycle est très probablement monoxène et les spores sont infectieuses quand elles sont libérées dans l'eau, après la mort de l'hôte. Cependant, il s'est avéré que de nombreuses espèces d'animaux pouvaient absorber ces spores sans contracter la maladie (expérimentalement observé chez de nombreuses espèces de Poissons, et sur des Gammares). Ceci permet d'envisager l'existence d'hôtes transporteurs neutres faisant suivre au parasite les chemins complexes des différentes chaînes alimentaires. La figure 2 résume le cycle biologique de la microsporidiose. Notons que chez *Glugea stephani* (Hagenmüller, 1899), des infestations expérimentales avec l'intermédiaire de crevettes et de *Corophium* ont été effectuées (Olson, 1976).

II. ÉVOLUTION SAISONNIÈRE

Il a déjà été démontré (Berrebi et Bouix, 1978) que les xénomes de la cavité générale évoluent de la consistance liquide à la consistance solide. Ce phénomène s'accompagne d'une diminution du diamètre (élimination de la composante liquide du xénome) et d'une pigmentation noire.

Le tableau I montre, pour une même station (ici, l'étang de Mauguio) le pourcentage total de parasitisme ainsi que la proportion de xénomes jeunes (à contenu liquide appelés « xénomes laitieux ») et de xénomes âgés (à contenu solide appelés « xénomes crayeux »), durant

Tabl. I. - Taux de parasitisme par xénomes de la cavité générale dans l'étang de Mauguio durant l'année 1977.

Percentage of parasitism by general cavity xenomas in the Mauguio Lagoon, during 1977.

Date de la pêche	Nombre total de poissons disséqués	% total de parasitisme	% de xénomes «laitieux»	% de xénomes «crayeux»
Janvier	95	8,5	2	6,5
Février	100	8	2	6
Mars	82	7,5	1,5	6
Avril	100	5	3	2
Mai	0	—	—	—
Juin	81	0	0	0
Juillet	0	—	—	—
Août	200	1,5	1	0,5
Septembre	200	3,5	2,5	1
Octobre	200	3,5	3	0,5
Novembre	100	2	1	1
Décembre	90	2	1	1

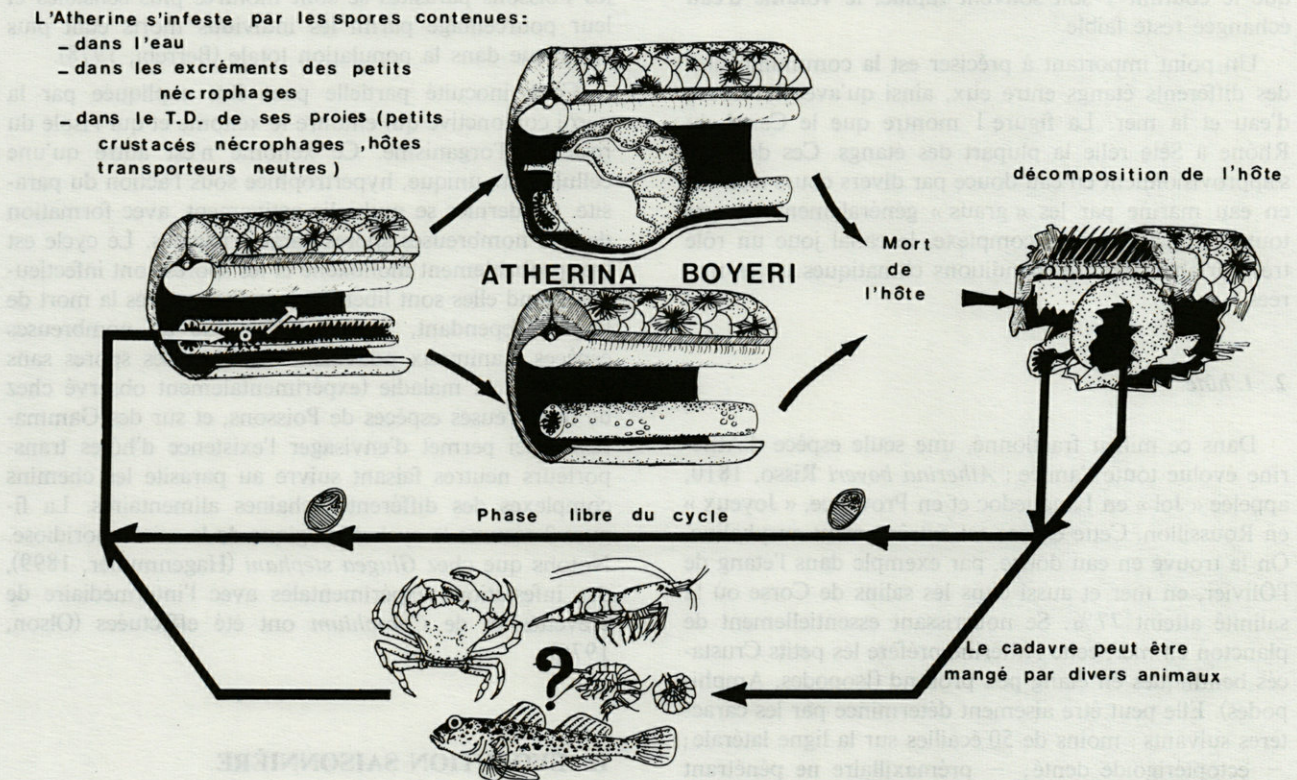


Fig. 2. - Cycle parasitaire de *Glugea atherinae*.
Life cycle of *Glugea atherinae*.

l'année 1977. La figure 3 permet de subdiviser l'année en trois parties : la première va de janvier à avril, la seconde de mai à août, la troisième de septembre à décembre. Pour plus de clarté, elles seront respectivement nommées hiver-printemps, été, automne-hiver.

- *En automne-hiver* : c'est le début du cycle; le parasitisme total croît très lentement. Le pourcentage de xénomes âgés est sensiblement nul, le pourcentage de xénomes jeunes suit le pourcentage total. Il s'agit donc là d'une période de contamination. Les xénomes naissant sont tous de type laiteux. Les quelques xénomes de type crayeux sont des résidus de l'année précédente.

- *En hiver-printemps* : cette période est caractérisée par la stagnation du pourcentage de xénomes jeunes et par l'augmentation très forte des xénomes âgés. Ceci montre que la contamination a fortement diminué et que les xénomes déjà installés vieillissent (durcissement du contenu).

- *En été* : le pourcentage total est très bas, et va jusqu'à s'annuler. Ce phénomène peut s'expliquer par les migrations de poissons ou par leur mort. Cependant ce point n'est pas réellement éclairci. Durant l'été, le phénomène d'eutrophisation connu sous le nom de « Malaïgue » survient fréquemment (Guelorget et Michel, 1976). La quantité d'oxygène dissous diminue jusqu'à devenir nulle. Les conditions de vie des Poissons

sont progressivement plus difficiles et peuvent se terminer par la fuite ou la mort des diverses populations. Ce manque d'oxygène, en dehors des crises graves, permet cependant aux Atherines de survivre, mais les pêcheurs en ramènent beaucoup moins. C'est à ce moment que le pourcentage de parasitisme est très faible. On peut penser que les individus parasités, affaiblis, ne survivent pas à ces conditions ou du moins qu'ils quittent les étangs.

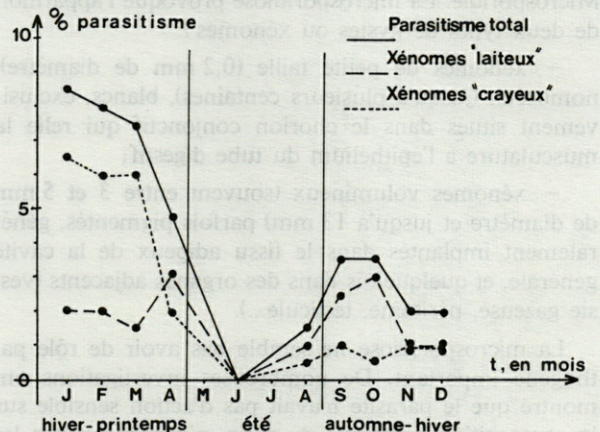


Fig. 3. - Courbe annuelle de parasitisme par xénomes dans la cavité générale, à l'étang de Manguio.

Annual curves of the percentage of general cavity xenomas in the Manguio lagoon.

En conclusion, le cycle saisonnier peut se diviser en trois grandes périodes :

- contamination à la fin de l'été et en début d'automne correspondant à une augmentation progressive des xénomes de type laiteux;
- vieillissement des xénomes en fin d'hiver et au printemps;
- diminution très nette du parasitisme en été.

Les microsporidioses de Poissons ont rarement été étudiées sous cet aspect. Seul *Glugea hertwigii* (Weissenberg, 1911) parasitant *Osmerus eperlanus mordax* au Canada a fait l'objet de recherches comparables (Delisle, 1969; Delisle, 1972; Chen et Powel, 1972). Delisle note, en 1972, un taux de parasitisme de 55 % en janvier et de 75 % en mai-juin. De fortes mortalités surviennent en mai. D'après des mesures statistiques, l'auteur conclut que de juin à août a lieu une invasion primaire (augmentation du nombre d'individus atteints). Puis d'août à septembre, survient une invasion secondaire (augmentation du nombre de kystes par individu). Chen et Powel (1972) découvrent que le cycle saisonnier est différent pour chaque sexe. Chez les Poissons mâles, l'infection diminue pendant et après la période de reproduction, augmente en été jusqu'en novembre, et diminue de nouveau en hiver. Chez les Poissons femelles, on note la même courbe, mais retardée de 3 mois, ce qui porte le maximum de parasitisme 2 mois avant la période de reproduction. On peut en conclure que l'infection sévit surtout au pic d'activité gonadique, entre novembre et février, c'est-à-dire durant l'hiver-printemps. Ici donc, tout comme pour *Glugea atherinae*, on peut très rapidement décrire le cycle de cette façon : minimum à la saison chaude, maximum en hiver, ce maximum ne dépassant guère la période de reproduction (avril à juillet chez *Atherina boyeri* en étang).

III. TAUX D'INFESTATION - RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE

Atherina boyeri a fait l'objet de près de 80 prélèvements en France (dont la Corse) et en Tunisie. Le taux de parasitisme obtenu varie selon le lieu et la période de pêche. Le tableau II exprime les résultats obtenus sur 3 733 Poissons disséqués entre septembre 1976 et mars 1978, ceci aux 17 points de prélèvements décrits au début de ce travail. Un classement de ces 17 étangs et cours d'eau prospectés est basé sur le pourcentage mensuel moyen maximum observé au cours du cycle annuel :

- le groupe 1 correspond à un pourcentage de 0 %,
- le groupe 2 correspond à un pourcentage maximum compris entre 0 et 3 %,
- le groupe 3 correspond à un pourcentage maximum compris entre 3 et 5 %,
- le groupe 4 correspond à un pourcentage maximum compris entre 5 et 10 %,

- le groupe 5 correspond à un pourcentage maximum supérieur à 10 %.

La figure 1 est une représentation schématique des différents étangs et cours d'eau ainsi que de leurs communications. Le classement y est représenté par une ponctuation plus ou moins dense. Il ressort clairement que la zone « Mauguio - Rhône Mort » est le foyer de la Microsporidiose puisque le pourcentage décroît régulièrement à l'est et à l'ouest. Les quelques exceptions sont les suivantes :

a) *Le Rhône Mort* (Fig. 1, 16) : le parasitisme y atteint le niveau de 16,5 % en septembre et novembre 1977. Ce chiffre peut s'expliquer par l'isolement de cet étang vis-à-vis de la mer. Le cycle y serait très favorisé.

b) *Le Vaccarès* (Fig. 1, 17) : n'a pas été entièrement prospecté. Seule sa partie Nord à faible salinité (6 %) a fait l'objet de prélèvements et la Microsporidiose n'a pas été trouvée. Mais ce résultat ne doit pas être extrapolé au sud de l'étang ainsi qu'aux étangs de « Petite Camargue » (Fig. 1, 15).

c) *L'étang de l'Olivier* (Fig. 1, 20) : le parasitisme y atteint le chiffre record de 21 % en mai 1977. Ceci est en rapport avec un isolement de type écologique : en effet sa salinité quasiment nulle ainsi que des communications limitées avec l'étang de Berre rendent certainement difficiles les déplacements d'Athérines entre les deux plans d'eau.

Dans le domaine des Microsporidies de Poissons, rares sont les publications traitant de leur répartition géographique. Les auteurs se contentent généralement de signaler la station dans laquelle les Poissons infectés ont été pêchés. Notons cependant l'article de Delisle et Veilleux (1969) : les nombreux bassins hydrographiques de l'est du Canada ont été prospectés. Trois parmi les quatre plus peuplés en *Osmerus eperlanus mordax*, étaient atteints par la Microsporidiose *Glugea hertwigii*. Seuls 11 des 128 plans d'eau à Eperlans contenaient le parasite.

Les particularités de la distribution de *Glugea atherinae* ainsi que quelques considérations très générales permettent d'élaborer quelques hypothèses afin d'expliquer l'état actuel de la microsporidiose de l'Athérine et sa distribution.

IV. ESSAI D'INTERPRÉTATION DE LA RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE DE GLUGEA ATHERINAE

La répartition géographique actuelle de *Glugea atherinae* semble strictement limitée, à l'est par l'étang de Berre (Fig. 1, 19), à l'ouest par l'étang de Vic (Fig. 1, 6). Cette distribution peut s'expliquer par l'analyse de plusieurs facteurs :

- différences physiologiques des Athérines hôtes habitant les diverses zones;

Tabl. II. — Provenance détaillée des 3733 *Atherina boyeri* disséquées. Station n° 1 = étang de Canet; n° 2 = étang de Bages; n° 3 = bassin de Thau; n° 4 = canal du Rhône à Sète au niveau de l'étang d'Ingril; n° 5 = étang de Vic; n° 6 = étang de Moures; n° 7 = étang de Prévost; n° 8 = étang du Grec; n° 9 = étang de Mauguio; n° 10 = Grau de l'étang de Mauguio au niveau de Carnon; n° 11 = canal du Rhône à Sète au niveau de l'étang de Mauguio; n° 12 = Rhône-Mort de Saint Roman; n° 13 = étang du Vaccarès; n° 14 = étang de Berre; n° 15 = étang de l'Olivier; n° 16 = étang d'Urbino (Corse); n° 17 = étang de Tunis (Tunisie). Les chiffres indiqués correspondent au pourcentage de parasitisme suivi, entre parenthèses, du nombre total d'individus disséqués.

Origin of the 3733 *Atherina boyeri* dissected : Localities Numbers indicate the percentage of parasitism, numbers in parenthesis represent individuals examined.

N° St.	1976				1977												1978		
	Sept.	Oct.	Nov.	Déc.	Janv.	Fév.	Mars	Avril	Mai	Juin	Juil.	Août	Sept.	Oct.	Nov.	Déc.	Janv.	Fév.	Mars
1	—	0 (100)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2	—	—	0 (90)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
3	—	0 (147)	0 (7)	—	0 (41)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
4	—	0 (100)	—	—	0 (19)	—	—	—	—	—	—	—	0 (42)	—	—	—	—	—	—
5	—	—	—	—	2 (54)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
6	—	0 (19)	—	3 (100)	—	—	2 (50)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
7	—	—	—	1,5 (79)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
8	—	13,5 (15)	—	—	—	—	4,5 (43)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
9	12,25 (29)	7,25 (138)	7,5 (80)	5 (80)	10,5 (95)	9 (100)	7,5 (82)	5 (100)	—	0 (81)	—	2 (200)	3,5 (200)	3,5 (200)	2 (100)	2,25 (90)	5 (100)	10 (100)	5,5 (18)
10	7,5 (77)	—	6 (16)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2 (53)	7,5 (40)	—	—	—	—	—
11	7,7 (104)	—	—	—	—	2,5 (88)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
12	—	—	13 (200)	0 (17)	7 (100)	—	—	—	—	—	—	—	16,5 (6)	—	16,5 (55)	—	—	—	—
13	—	—	—	—	0 (69)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
14	—	—	—	—	—	—	—	—	2 (100)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
15	—	—	—	—	—	—	—	—	21 (100)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
16	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0 (13)	—	—	—	—	—	—	—	—
17	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0 (100)	—	—	—

- facteurs écologiques s'opposant au déroulement du cycle de la Microsporidie dans certains étangs;
- éthologie des Athérines hôtes rendant impossible le passage des spores d'une zone contaminée vers une zone vierge.

1. Etude des différences physiologiques entre les populations d'hôtes

Pour déceler ces différences, un enzymogramme détaillé a été établi pour 4 lots d'environ 50 Athérines. Chaque lot est issu des stations suivantes :

— Bassin de Thau (Fig. 1, 4) et canal du Rhône à Sète au niveau de l'étang d'Ingril (Fig. 1, 5) où la microsporidiose est absente.

— Etang de Méjean (Fig. 1, 11) et étang de Mauguio (Fig. 1, 14) où la microsporidiose est présente.

Technique utilisée

Les extraits enzymatiques sont préparés à partir d'une tranche de Poisson obtenue en sectionnant le tronc, d'une part au niveau du cœur, d'autre part à mi-chemin entre l'ouïe et l'anus. Le fragment obtenu, débarrassé du tube digestif, comprend donc essentiellement le foie, le rein antérieur, et les muscles qui les enveloppent. Broyé en présence de tampon (0,01 M Tris, 1 mM EDTA), l'échantillon est centrifugé à 30 000 g durant 20 minutes. Le surnageant est ensuite conservé à -70 °C. L'électrophorèse des extraits est effectuée sur gel d'amidon à 12%. La révélation enzymatique, opérée après migration, est obtenue par des réactions colorées spécifiques de chaque enzyme. Le détail de ces méthodes est exposé par Davidian-Britton (1978).

Résultats et conclusion

11 enzymes ont été étudiées. 17 loci sont apparus parmi lesquels 7 étaient polymorphes. Cependant 3 seu-

lement ont été retenus, leur lecture étant suffisamment sûre :

- une Phosphoglucomutase (PGM) présentant les 3 allèles 80, 100 et 120.
- une Phosphoglucoisomérase (PGI) ici la Pgi-1 présentant les 5 allèles 75, 90, 100, 110 et 120.
- une Glutamate oxaloacetate transaminase (GOT) ici la Got 1 présentant les allèles 80 et 100.

Le tableau III montre les résultats obtenus pour chaque station et pour chaque enzyme.

Tabl. III. – Fréquences alléliques des loci : Pgm, Pgi-1 et Got-1 dans les quatre localités étudiées (nombre d'échantillons analysés entre parenthèses).

Allele frequencies at the Pgm, Pgi-1 and Got-1 loci in the four localities studied (number samples in parenthesis).

Locus	Allèles	Thau	Peyrade	Mejean	Mauguio
Pgm	120	(57) 0,03	(54) 0,04	(56) 0,06	(54) 0,02
	100	0,95	0,96	0,94	0,97
	80	0,02	0,00	0,00	0,01
Pgi-1	120	(49) 0,15	(50) 0,14	(49) 0,13	(51) 0,19
	110	0,11	0,25	0,20	0,19
	100	0,67	0,55	0,64	0,56
	90	0,06	0,05	0,02	0,03
	75	0,01	0,01	0,01	0,03
Got-1	100	(59) 0,27	(57) 0,20	(76) 0,24	(58) 0,21
	80	0,73	0,80	0,76	0,79

Les résultats ont ensuite subi le test χ^2 (Maxwell, 1961) de la façon suivante :

- test d'homogénéité globale des 4 stations,
- test comparatif des stations groupées 2 par 2.

Dans tous les cas, les tests se sont avérés négatifs.

Pour un exposé plus détaillé de ces expérimentations génétiques, se reporter à Berrebi et Britton-Davidian (1979).

Plusieurs explications peuvent être avancées :

- les 3 enzymes comparées ne sont pas adéquates pour déceler les divergences génétiques des populations;
- l'état actuel de la répartition géographique de la Microsporidie ne peut être expliqué par des différences physiologiques de l'hôte.

2. Infestations expérimentales

La physiologie de l'hôte est-elle suffisante pour expliquer la répartition de la maladie ? Pour répondre à cette question, des infestations expérimentales ont été tentées.

Technique utilisée

Le Tableau IV résume le protocole utilisé ainsi que les résultats obtenus. A des températures allant de 16° à 21 °C, et à des concentrations en ion Cl^- allant de 0,8 à 20,5 ‰, sept tentatives ont été effectuées à partir de xénomes issus de l'étang de Mauguio (Fig. 1, 14). L'infestation se fait soit par mise en suspension dans l'eau de

Tabl. IV. – Infestations expérimentales sur *Atherina boyeri*.

Experimental transmission of parasite on Atherina boyeri.

N° d'expérience	Mois d'élevage	T°	g/l Cl^-	Type d'inoculation	Type des spores	Origine des poissons	Poissons disséqués entre 0 et 30 j		Poissons disséqués entre 30 et 60 j		Poissons disséqués au delà de 60 j	
							total	atteints	total	atteints	total	atteints
1	9-10-11 1976	19 à 21°	0,8	injection buccale directe. Suspension dans l'eau	issues d'un xénome laiteux de Mauguio	canal du Rhône à Sète, niveau de Carnon	1	0	3	1	0	–
2	2-3-4 1977	18°	4	injection buccale directe et suspension dans l'eau	issues d'un xénome laiteux de Mauguio	canal du Rhône à Sète, niveau de Frontignan-La Peyrade.	5	0	5	2	0	–
3	2-3-4-5 1977	18°	4	"	"	"	12	0	0	–	0	–
4	2-3-4 1977	18°	4	gammarès préalablement mis 3 jours en présence de spores et suspension dans l'eau.	"	"	8	0	0	–	0	–
8	9-10-11 1977	18°	20,5	injection buccale + suspension dans l'eau	"	"	2	0	8	0	0	–
9	11-12 1977 1-2-3 1978	16°	9,0	injection buccale + suspension dans l'eau	issues d'un xénome crayeux conservé 2 mois à 3-4°C	"	0	–	1	0	4	0
10	11-12 1977 1-2 1978	17 à 20°	11	en suspension dans l'eau	issues d'un xénome laiteux de Mauguio	Rhône de Saint-Roman	1	1	–	–	–	–

nombreuses spores, soit par ingestion forcée à l'aide d'une seringue, soit par l'intermédiaire de petits Crustacés (*Gammarus locusta*) préalablement mis en présence de spores, puis donnés en nourriture aux Athérines (vérification faite de la présence de spores dans le Crustacé).

Résultats et conclusions

Sur ces 7 expériences portant sur un effectif de 50 Poissons, 3 ont réussi permettant l'infestation expérimentale de 4 individus. Ceci permet de conclure définitivement que les Poissons des zones vierges sont potentiellement susceptibles de contracter la microsporidiose. Ces résultats, ajoutés à ceux obtenus au premier paragraphe, montrent que l'explication physiologique de la répartition géographique est incomplète puisque potentiellement le parasite pourrait envahir l'étang de Thau. Ce type d'explication est donc insuffisant bien que les expériences prouvent au moins une certaine difficulté d'implantation. Des considérations écologiques plus étendues doivent être également retenues.

3. Considérations écologiques et éthologiques

Le fait que l'infestation expérimentale de Poissons issus des zones sans microsporidiose soit possible en conservant salinité et température du milieu au moment de la pêche, montre que, ponctuellement, les conditions qui y règnent sont favorables. C'est donc l'évolution de ces facteurs dans le temps qui s'opposerait au développement de la maladie. Nous touchons là à des considérations écologiques très difficiles à préciser du fait de leur complexité. Deux indices nous permettent de développer cette explication.

a) La répartition géographique de *Motocya epimerica* Costa

Il s'agit d'un Isopode Cymothoïdae hermaphrodite protandre, parasite de *Atherina boyeri*. Au cours de la phase mâle, le Crustacé se trouve surtout dans la bouche, sur la langue, mais aussi fixé derrière les nageoires (pectorales, pelviennes, dorsales). En phase femelle, l'accroissement de taille s'accompagne d'une migration dans la cavité branchiale. La biologie de ce parasite a été étudiée par Trilles (1969). Le tableau V oppose la répartition géographique de l'Isopode à celle de la Microsporidiose. A une exception près (étang du Vaccarès, Fig. 1, 17, incomplètement prospecté), il est clair que partout où la microsporidiose sévit, l'Isopode se trouve absent ou très rare. Par contre, dans les zones indemnes de microsporidiose, l'Isopode est présent.

La Microsporidiose se trouve, à un moment du cycle, libre dans l'eau ou dans le tube digestif d'un hôte neutre, dans les mêmes conditions que l'Isopode. A ce moment là, les deux parasites sont en contact avec le milieu extérieur et certainement sensibles à certains facteurs écologiques, biotiques ou abiotiques. Il est possible que, durant cette phase libre, les spores perdent leur viru-

lence par contact avec l'eau. On peut supposer également qu'un hôte intermédiaire neutre favorise la contamination et que, dans ces zones, l'intermédiaire soit absent ou se comporte différemment. Quoi qu'il en soit les deux parasites semblent avoir des exigences écologiques diamétralement opposées, aboutissant à ce résultat remarquable : répartitions géographiques strictement complémentaires.

Tabl. V. — Répartitions géographiques comparées de l'Isopode et de la Microsporidiose.

Comparative distribution of Isopoda and Microsporidia.

Stations	Fréquence de l'Isopode	Taux de parasitisme de la Microsporidiose
Canet-Bages	+	0 %
Thau et proches	+++	0 %
Vic-Moures-Prévost	exceptionnel	1,5 à 2,5 %
Grec-Mauguio	exceptionnel	5 à 7 %
Rhône de Saint-Roman	exceptionnel	11 %
Vaccarès	0	0 %
Berre-Olivier	0	2 à 21 %
Urbino	+	0 %

b) Mesures biométriques de l'Athérine

Kiener et Spillmann (1969) se sont livrés à des mesures biométriques nombreuses sur des lots d'Athérines issus de stations diverses. Parmi ces paramètres, il ressort que le nombre de branchiospines est très variable d'une lagune à l'autre. Ainsi, dans la zone indemne de microsporidiose, on note une moyenne de 22,9 branchiospines à l'étang de Canet (Fig. 1, 1), 34,8 au bassin de Thau (Fig. 1, 4). Dans la zone atteinte on en note 25,5 à l'étang de Vic (Fig. 1, 6), 23,8 à l'étang de Mauguio (Fig. 1, 14), 27,9 à l'étang de Berre (Fig. 1, 19), 24,9 à l'étang de l'Olivier (Fig. 1, 20). Or, une de ces mesures (nombre moyen de branchiospines) effectuée en 1965 a été refaite en 1977 par Hervé (1978) à l'étang du Canet. Ce dernier trouve une moyenne de 22 (valeur voisine de 22,9, calculée par Kiener et Spillmann).

Cela tend à montrer que le nombre moyen de branchiospines est caractéristique pour chaque station. Ce caractère dépend des conditions du milieu. Si cette adaptation est indispensable à la survie du Poisson, il est clair qu'une population retournera à son lieu d'origine car un changement entraînerait une baisse de compétitivité. Les déplacements saisonniers des Athérines de l'étang à la mer à l'automne et, en sens inverse, au printemps ne font aucun doute, ils ont été maintes fois observés par les pêcheurs. Ces déplacements « verticaux » peuvent se faire plusieurs fois par an, chaque changement de température les favorisant. Ces migrations expliquent l'extrême difficulté de la lecture des anneaux hivernaux des écailles, car ils sont cachés par de nombreux faux anneaux. Notons enfin, qu'il existe des populations momentanément sédentaires qui passent l'hiver en étang

alors que de nombreuses autres populations regagnent la mer à cette saison.

Les migrations entre la mer et les lagunes mériteraient de longues recherches basées sur le marquage des individus, tel n'est pas notre but. On peut cependant penser qu'un tel comportement migratoire s'oppose à la dissémination de la maladie. Quant aux migrations entre étangs, nous avons vu qu'elles se faisaient essentiellement par le canal du Rhône à Sète. La nature discontinue de ce cours d'eau (courants, salinité, nourriture, température) limite certainement ces déplacements, les réduisant à des trajets très courts, ne permettant pas la dissémination des spores.

V. DISCUSSION ET CONCLUSION

Glugea atherinae est une Microsporidie ne semblant parasiter qu'*Atherina boyeri*, Poisson lagunaire et marin de Méditerranée.

Le cycle saisonnier, basé sur l'évolution morphologique des xénomes a pu être établi et en partie expliqué. La phase d'infestation a lieu en automne-hiver, et se caractérise par une augmentation des xénomes jeunes; la phase de vieillissement des xénomes se situe en hiver-printemps. Une période de diminution importante du parasitisme a été mise en évidence pendant les chaleurs de l'été. Sans l'expliquer totalement, il semble que le manque d'oxygène dans l'eau durant la « Malaigue » est en rapport avec cette diminution. Ce cycle a pu être suivi durant un an et demi.

Cette microsporidiose est remarquablement localisée. Elle sévit de l'étang de Vic à l'est, à l'étang de Berre à l'ouest, autour d'un centre d'activité maximum constitué par l'étang de Mauguio. Le taux de parasitisme décroît progressivement de part et d'autre de cette station. La microsporidiose semble absente en Corse et en Tunisie. Plusieurs explications peuvent être invoquées :

- différences physiologiques de l'hôte : les recherches dans le domaine de la génétique enzymatique de ces Poissons se sont avérées infructueuses mais ne permettent pas d'exclure le facteur physiologique de l'hôte. Pour trancher définitivement cette question, des infestations expérimentales ont été tentées. Des Poissons issus de la zone vierge ont été, à un très faible pourcentage cependant, infestés par des spores issues du foyer de microsporidiose. Ces réussites repoussent totalement l'explication selon laquelle une raison physiologique empêche le développement de la maladie. Cependant, la difficulté de ces expérimentations montre bien l'extrême exigence du parasite, demandant des conditions strictes de milieu.

- conditions écologiques : un autre parasite de l'Atherine semble également très sensible aux paramètres écologiques : *Motocya epimerica*. Cet Isopode présente en effet une répartition géographique diamétralement opposée à celle de la Microsporidie. Rien ne permet pourtant de cerner ces paramètres. Le fait que des

infestations expérimentales soient possibles sur des Poissons issus de zones vierges, en conservant strictement les conditions régnant dans l'eau lors de la pêche, montre que c'est plutôt l'évolution dans le temps et non la valeur ponctuelle de ces paramètres qui est limitative.

- comportement migratoire de l'hôte : bien que peu connues, les migrations « mer-étang » ont lieu au moins une fois par an. Les migrations « étang-étang » sont beaucoup moins connues, mais il est clair que la discontinuité écologique (courants, température, salinité, nourriture) du canal du Rhône à Sète est un obstacle à ce type de déplacement. D'autre part, le nombre moyen de branchiospines des populations hôtes (en rapport avec les habitudes alimentaires et les conditions de milieu) semble caractéristique de chaque étang et stable dans le temps. On peut donc suggérer une certaine fidélité des Athérines à leur région d'origine. Ces quelques considérations éthologiques s'opposent, encore une fois, à la dissémination de la Microsporidie d'un étang à l'autre.

En conclusion, on peut dire que, potentiellement et au moins à certaines périodes, la microsporidiose pourrait s'étendre à tous les étangs (voir infestations expérimentales). Mais le déplacement du parasite d'une zone à l'autre est très difficile : les courants n'emportent jamais passivement des spores d'un étang à l'autre. D'autre part le déplacement migratoire des Athérines se fait essentiellement dans l'axe étang-mer. Cependant, il n'est pas impossible que des spores passent d'une zone à microsporidiose vers une zone « vierge » (le nombre de spores produites est en effet très important : jusqu'à 20.10^9 spores pour un xénome de 13 mm de diamètre). Pour ce cas, ce sont les conditions écologiques qui empêcheraient le cycle. Tous ces facteurs défavorables ajoutés, la maladie ne peut se développer dans certaines zones. Le facteur le plus important cependant semble être lié aux migrations de Poissons. En effet, dans les zones où les migrations sont entravées (le Rhône Mort, par l'action de l'Homme, et l'étang de l'Olivier, du fait des différences de salinité), le parasitisme atteint des taux record. D'autres explications peuvent être fournies. Certaines conditions naturelles auraient récemment changé et la microsporidiose serait actuellement en cours d'extension. On peut aussi supposer qu'une mutation naturelle s'est produite sur une espèce pré-existante provoquant ainsi une nouvelle spécificité parasitaire. Les Athérines côtoient par exemple *Gasterosteus aculeatus* durant les saisons pluvieuses où la salinité s'abaisse dans les étangs. Or ce Poisson est porteur, en d'autres localités, de *Glugea anomala* Moniez, 1887, Microsporidie voisine de *Glugea atherinae*. Certains faits confirment, d'autres infirment ce type d'hypothèse. Ainsi Delisle (1969) décrit une évolution fulgurante de la microsporidiose à *Glugea hertwigii* Weissenberg, 1911 sur l'Eperlan américain. En été 1965, le taux était de 5,5 %. En été 1967, il monte à 47,8 %, et en septembre 1967 à 93,2 %. Ce parasite est donc en cours d'évolution pour des raisons inconnues. Signalons par contre que jamais *Glugea anomala* n'a été trouvée dans les zones prospectées. D'autre part, des infestations croisées de l'Eperlan par *Glugea atherinae* n'ont pas abouti.

En résumé, l'explication la plus probable à la répartition géographique actuelle de ce parasite semble être de nature écologique (due à la très grande exigence du Protozoaire) et éthologique de l'hôte (due aux particularités du milieu).

BIBLIOGRAPHIE

- BERREBI P., 1978. Contribution à l'étude biologique des zones saumâtres du littoral méditerranéen français. Biologie d'une Microsporidie *Glugea atherini* n. sp., parasite de l'Atherine *Atherina boyeri* Risso, 1810 (Poisson, Téléostéen) des étangs côtiers. *Thèse Univ. Sci. Techn. Languedoc*, Montpellier, 1-196.
- BERREBI P., 1979. Etude ultrastructurale de *Glugea atherinae* n. sp., Microsporidie parasite de l'Atherine: *Atherina boyeri* Risso, 1810 (Poisson, Téléostéen) dans les lagunes du Languedoc et de Provence. *Z. Parasitenkd* (sous presse).
- BERREBI P. et G. BOUIX, 1978. Premières observations sur une microsporidiose de l'Atherine des étangs languedociens, *Atherina boyeri* Risso: 1810 (Poissons, Téléostéens). *Ann. Parasitol. hum. comp.*, 53: 1-20.
- BERREBI P. et J. BRITTON-DAVIDIAN, 1979. Enzymatic survey of four populations of *Atherina boyeri* (Teleost.) based on electrophoresis in relation with occurrence of a Microsporidiosis. *J. Fish Biol.* (sous presse).
- CHEN M. et G. POWEL, 1972. Infection of American smelt in lake Ontario and lake Erie, with microsporidian parasite *Glugea hertwigii* (Weissenberg). *Can. J. Zool.*, 50: 1183-1188.
- DAVIDIAN-BRITTON, J. 1978. Premières données sur la structure génétique du complexe d'espèces de *Mus musculus* L. dans le bassin méditerranéen. *Thèse, Univ. Sci. Techn. Languedoc*. Montpellier, 1-72.
- DELISLE C.E., 1969. Bimonthly progress of a non-lethal infection by *Glugea hertwigii* in young-of-the-year smelt *Osmerus eperlanus mordax*. *Can. J. Zool.*, 47: 871-876.
- DELISLE C.E., 1972. Variations mensuelles de *Glugea hertwigii* (Sporozoa, Microsporidia) chez différents tissus et organes de l'Eperlan adulte dulcicole et conséquences de cette infection sur une mortalité massive annuelle de ce Poisson. *Can. J. Zool.*, 50: 1589-1600.
- DELISLE C.E. et C. VEILLEUX, 1969. Répartition géographique de l'Eperlan arc-en-ciel *Osmerus eperlanus mordax* et de *Glugea hertwigii* (Sporozoa, Microsporidia), en eau douce au Québec. *Nat. Can., Ottawa*, 92: 337-358.
- GUELORGET O. et P. MICHEL, 1976. Recherches écologiques sur une lagune saumâtre méditerranéenne: l'étang du Pré-vost (Hérault). I: Le milieu. *Thèse, Univ. Sci. Techn. Languedoc*, Montpellier, 1-95.
- HERVÉ P., 1978. Ichthyofaunes comparées de deux étangs littoraux du Roussillon: Canet-Saint Nazaire et Salses-Leucate. Ecologie générale de diverses espèces de Poissons. *Thèse, Univ. P. et M. Curie, Paris VI*, 1-253.
- KIENER A. et C.J. SPILLMAN, 1969. Contributions à l'étude systématique et écologique des Atherines des côtes françaises. *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat., Sér. A. Zool.*, 60: 33-74.
- MAXWELL A.E., 1961. Analysing qualitative data. London, Methuen et Co, L.T.O., 1-163.
- OLSON R.E., 1976. Laboratory and field studies on *Glugea stephani* (Hagenmuller), a Microsporidian parasite of Pleuronectid flat fishes. *J. Protozool.*, 23: 158-164.
- PETIT G., 1953. Introduction à l'étude écologique des étangs méditerranéens. *Vie Milieu*, 4: 569-604.
- TRILLES J.P., 1969. Recherches sur les Isopodes « Cymothoidae » des côtes françaises. Aperçu général et comparatif sur la biologie et la sexualité de ces Crustacés. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 94: 433-45.

Accepté le 21 juin 1979

ASPECTS DE LA BIOLOGIE DE *LOLIGO VULGARIS* LAM. LIÉS À LA REPRODUCTION

Jean WORMS

Laboratoire d'Hydrobiologie marine
Université des Sciences et Techniques du Languedoc,
Place E.-Bataillon
34060 Montpellier Cédex

CALMAR
CYCLE REPRODUCTIF
RAPPORT GONADO-
SOMATIQUE

RÉSUMÉ. – L'auteur tente de mettre en évidence les grandes lignes du cycle reproductif du Calmar *Loligo vulgaris* (Lam.) du Golfe du Lion. L'analyse des variations mensuelles du Rapport Gonado – Somatique (R.G.S.) permet de mettre en évidence l'existence chez les mâles de deux périodes de dépôt des spermatophores (janvier, février et avril-juin). Pour les femelles, l'évolution du R.G.S. montre que la ponte s'étend sur au moins 5 mois (mars à juillet). Il semble que deux cycles de reproduction, assurés par deux sous-populations différentes, se déroulent à quelques semaines d'intervalle. La relation entre le poids de l'ovaire et la longueur des glandes nidamentaires pourrait représenter un bon indice de maturité.

SQUID
REPRODUCTIVE CYCLE
GONADO SOMATIC
INDEX

ABSTRACT. – The author tries to display the broad outlines of the reproductive cycle of the squid *Loligo vulgaris* (Lam.) from the Golfe du Lion (Méditerranée, France). The analysis of monthly variations of Gonado-Somatic Index allows the existence, among males, of two periods of spermatophors laying (January-February and April-June). For females, the gonado-Somatic Index evolution shows that spawning dwells upon at least five months (March-July). It seems that two reproduction cycles, ensured by two different subpopulations, take place within a few weeks interval. The relation between ovary weight and nidamental glands length could possibly provide a good maturity index.

I. INTRODUCTION

Dans le cadre d'une étude démographique du stock de Calmar, *Loligo vulgaris* Lam., du Golfe du Lion, nous nous sommes penché sur les problèmes de cycle sexuel chez cette espèce.

II. MATÉRIEL ET MÉTHODES

Sur des échantillons prélevés mensuellement à la criée du Grau-du-Roi (Gard, France) entre novembre

1977 et juillet 1978, le poids total, le poids de l'ovaire, la longueur des glandes nidamentaires, le poids total des gonades ont été évalués. En outre, la coloration des glandes nidamentaires accessoires est relevée. Pour les mâles, nous avons seulement relevé le poids total du tractus génital.

Les pesées ont toutes été effectuées sur une balance de précision Sartorius, au 1/100 de gramme.

Nous nous sommes surtout intéressé aux femelles dont le cycle sexuel est plus régulier que celui des mâles et, plus nettement que chez ces derniers, agit sur l'ensemble des fonctions vitales.

III. ÉVOLUTION DU RAPPORT GONADO-SOMATIQUE (R.G.S.)

Le rapport Gonado-Somatique ou R.G.S. est le rapport entre le poids des gonades et le poids total de l'animal :

$$\text{RGS} = \frac{\text{Poids des gonades}}{\text{Poids du corps}} \times 100$$

Il donne une première idée de l'état sexuel d'un individu, mais nous verrons plus loin qu'il faut compléter cette approche pour estimer la maturité de façon plus précise.

III.1. Cas des mâles

III.1.1. *Evolution globale* : le RGS des mâles varie en moyenne de 1.6 à 3.8 (Fig. 1), il reste toujours relativement faible, comparativement aux valeurs observées chez les femelles. Ses variations sont dues essentiellement aux variations de poids de la poche de Needham, lieu où sont stockés les spermatophores. Ni le testicule, ni les glandes spermatophoriques ne subissent de régression après le dépôt des spermatophores sur la membrane buccale de la femelle. Bas en octobre-novembre, le RGS augmente jusqu'en janvier puis subit une légère diminution pour remonter jusqu'en avril. Il semble donc que deux périodes de copulation existent. Au cours de la saison 1977-1978, une première période s'étend entre janvier et février et une deuxième entre avril et juin.

La formation des spermatophores étant un phénomène continu et non cyclique, il est possible qu'un même animal participe aux deux périodes d'accouplement.

III.2. Cas des femelles

III.2.1. *Evolution globale* : la fourchette de variation du RGS chez les femelles est beaucoup plus étendue que chez les mâles puisque la moyenne mensuelle varie de 1.84 à 28.29 (Fig. 2). Il n'est pas rare de rencontrer des femelles dont le poids du tractus génital représente plus du tiers du poids du corps. Ces valeurs, très importantes, sont relativement habituelles chez les Céphalopodes ; ainsi, Fields (1965), signale le cas de quatre femelles de *Loligo opalescens* ayant déposé 446 grammes d'œufs répartis en 85 cordons. Le poids de ces quatre femelles après la ponte n'était que de 245 grammes. Même si on tient compte de l'imbibition des cordons par l'eau de mer après la ponte, on voit que des RGS très élevés ne sont pas exceptionnels chez les Céphalopodes.

La courbe des variations mensuelles du RGS ne présente qu'un seul pic en mars. La diminution du RGS est consécutive à la ponte. Après le dépôt des œufs, il y a régression de l'ovaire, de l'oviducte et de la glande de l'oviducte. Les glandes nidamentaires et nidamentaires accessoires deviennent flaccides.

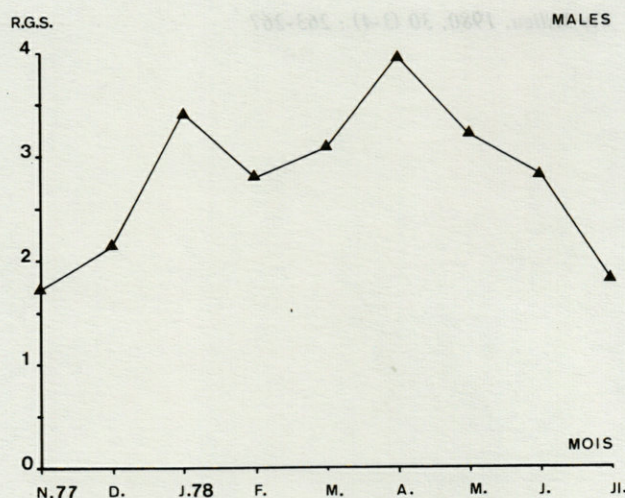


Fig. 1. — Evolution mensuelle du Rapport Gonado-Somatique chez *Loligo vulgaris* mâle du Golfe du Lion pendant une période de 9 mois.

Monthly evolution of the Gonado-Somatic Index for male *loligo vulgaris* from the Golfe du Lion, over a nine month period.

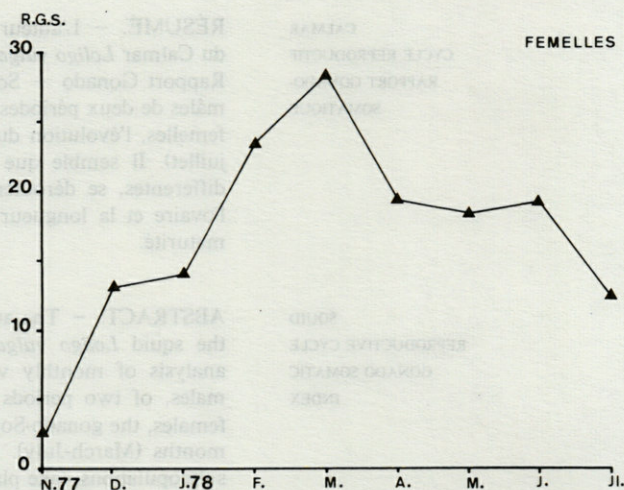


Fig. 2. — Evolution mensuelle du Rapport Gonado-Somatique chez *Loligo vulgaris* femelle du Golfe du Lion, sur une période de 9 mois.

Monthly evolution of the Gonado-Somatic Index for female *Loligo vulgaris* from Golfe du Lion, over a nine month period.

Au cours de la période étudiée, le maximum de ponte a donc eu lieu à partir de mars 1978. En juin, un bon nombre de femelles n'avait pas encore fini de pondre. Au cours de l'année 1977, la ponte s'est terminée plus tôt puisque, d'après nos observations en criée, peu de femelles présentaient encore l'embonpoint caractéristique de pré-ponte au mois de mai. Par ailleurs, les premières pontes ramenées par les chalutiers ne sont apparues que fin mars ou début avril en 1978, alors qu'en 1977, dès le mois de février, les ponts des bateaux étaient couverts de pontes de *Loligo*.

III.2.2. *Evolution par groupe de taille* : l'examen de l'évolution du RGS selon la taille montre que seules les femelles de longueur de manteau dorsal supérieure à 17 cm participent activement à la ponte. Ce sont les plus grandes femelles qui présentent les valeurs de RGS les plus élevées.

On ne peut préciser, au vu de ces quelques données chiffrées, la durée de la ponte pour une femelle. Une femelle de grande taille pouvant déposer jusqu'à 60 cordons (Mangold, 1963), il est probable que cette opération est longue; l'animal devant continuer à assurer sa nourriture normalement, il doit donc, à une période où les disponibilités trophiques sont faibles (période hivernale), consacrer un temps non négligeable à la chasse. La figure 2 montre cependant clairement que la période de ponte pour l'ensemble de la population s'étend sur un minimum de 5 mois.

IV. MATURATION DES GONADES

Il n'est pas besoin de souligner l'importance de l'influence des phénomènes sexuels sur le cycle vital des individus. Elle est particulièrement marquée chez les femelles.

Nombre de facteurs influent sur la maturation des gonades : photopériode, alimentation, température... Les conclusions des auteurs sont parfois contradictoires aussi ne retiendrons nous que deux points qui nous semblent importants. L'étalement de la période de ponte et la grande variété de taille à la ponte suggèrent, comme le pense Van Heukelem (1973), une influence prépondérante de l'âge de la femelle. Enfin et surtout, il est probable que la grande « souplesse physiologique » des Céphalopodes (Boletzky, sous presse) leur permet de s'adapter à des conditions écologiques très variables.

IV.1. *Matériel et méthodes*

Cette étude réalisée sur des échantillons prélevés mensuellement à la criée du Grau-du-Roi a porté sur 232 individus répartis sur 9 mois (novembre 1977 - juillet 1978). La taille des animaux oscille entre 100 et 280 mm de longueur dorsale du manteau.

Une première analyse des 5 paramètres relevés, par l'analyse multivariée (longueur dorsale du manteau (LMD), Poids total (PT), Poids de l'ovaire (POv^o), Poids de l'ensemble du tractus génital (PTG) et longueur des glandes nidamentaires (LGN), nous a permis de dégager trois d'entre eux qui semblent résumer au mieux le phénomène de maturation sexuelle tout en évitant la redondance de l'information. Il s'agit de LMD, POv et LGN.

La recherche d'un coefficient ou indice de maturité n'est pas simple. Il est difficile de trouver un indice permettant de décrire tous les individus sur le plan de la maturité sexuelle. Hayashi (1970) propose d'utiliser dans ce but la relation entre le poids de l'ovaire et le poids de

l'oviducte (y compris la glande de l'oviducte); cette relation évolue de la manière suivante :

POv > POd pour les immatures

POv = POd en période de pré-ponte

POv < POd en période de post-ponte

Cette relation permet de distinguer les animaux non mûrs des animaux matures ayant pondu et dont l'ensemble du tractus génital a régressé. En effet, avant la ponte, l'ovaire est gonflé et occupe toute la partie postérieure de la cavité palléale; des œufs sont déjà engagés dans l'oviducte et la glande de l'oviducte présente son développement maximal. Les glandes nidamentaires, en position antéro-ventrale, sont blanches, volumineuses et recouvrent en grande partie l'estomac et la glande digestive; les glandes accessoires enfin présentent une coloration carmin foncé veiné de blanc crayeux. La femelle, observée extérieurement, présente un embonpoint caractéristique, facilement reconnaissable.

Après la ponte par contre, la femelle présente un aspect flaccide; le diamètre du corps a diminué et le muscle palléal est fin et relâché. Quelques œufs subsistent encore dans l'ovaire ainsi que dans l'oviducte. La glande de l'oviducte ainsi que les glandes nidamentaires sont petites et flasques. La coloration des glandes accessoires est rose piqueté de rouge.

Hayashi (*op. cit.*) a travaillé sur *Todarodes pacificus*, espèce chez laquelle le développement des glandes nidamentaires est, même à maturité, relativement faible. Chez *Loligo* comme chez *Illex* les glandes nidamentaires montrent un développement en taille comme en poids, particulièrement important. Ainsi que le suggèrent Rowe & Mangold (1975), une relation entre le poids de l'ovaire et le poids des glandes nidamentaires pourrait fournir un bon indice de maturité pour *Loligo* comme pour *Illex*.

Durward *et al.* (1977) utilisent le rapport entre la longueur de la glande nidamentaire et celle du manteau pour exprimer quantitativement le stade de maturation des femelles d'*Illex illecebrosus*.

IV.2. *Relation longueur des glandes nidamentaires / poids du tractus génital* (Fig. 3)

L'ajustement d'une courbe sur le nuage de point présente peu d'intérêt; cette représentation nous permet surtout de mettre en évidence le fait que, lorsque les glandes nidamentaires ont atteint leur développement maximal, le poids du tractus génital continue à augmenter. Cette augmentation de poids est due vraisemblablement à l'augmentation du poids de l'ovaire.

IV.3. *Evolution dans le temps du rapport Poids de l'Ovaire / Longueur des glandes nidamentaires* (Fig. 4)

En novembre, les animaux présentent des glandes nidamentaires peu ou pas développées (moins de

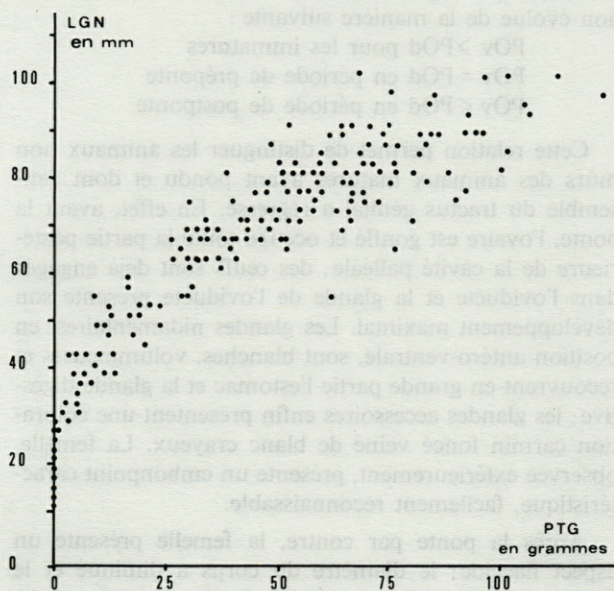


Fig. 3. — Relation-longueur des glandes nidamentaires (LGN)/poids du tractus génital (PTG).

Relation between nidamental glands length (in grams) versus nidamental glands weight (in mm).

35 mm) et un ovaire très petit (moins de 5 grammes). En décembre, apparaissent des animaux mûrs à glandes nidamentaires longues et ovaire bien développé. Les œufs dans l'ovaire sont striés. Une fraction importante des animaux est encore immature. En janvier et février 1978, le nuage de points se déplace vers le haut. La plupart des animaux sont mûrs ou en maturation avancée. En mars, le nuage de points se concentre dans la partie droite du plan et le poids moyen des ovaires diminue légèrement (Tabl. I); le mouvement se confirme et s'amplifie en avril. La ponte a donc commencé. Entre mai et juillet, la taille des glandes nidamentaires reste grande et le poids des ovaires diminue.

Tabl. I. — Evolution mensuelle des trois paramètres utilisés pour l'analyse de maturité des femelles de *Loligo*.

Monthly evolution of the three parameters used for the analysis of the maturity for female *Loligo*.

	Nov.	Déc.	Janvier	Février	Mars	Avril	Mai	Juin	Juillet
LMD mm	154.35	174.76	198.79	204.24	217.24	224.23	211.52	237.5	237.5
LGN mm	25.88	45.38	63.41	66.78	75.63	78.08	71.68	86.57	71.73
POv g	0.82	11.98	22.63	21.73	26.92	24.34	21.77	25.45	20.6
N Nombre d'individus	31	41	33	33	29	26	23	10	6

La relation entre le poids de l'ovaire et la longueur dorsale du manteau présente également un aspect intéressant dont l'interprétation amène les mêmes résultats que précédemment.

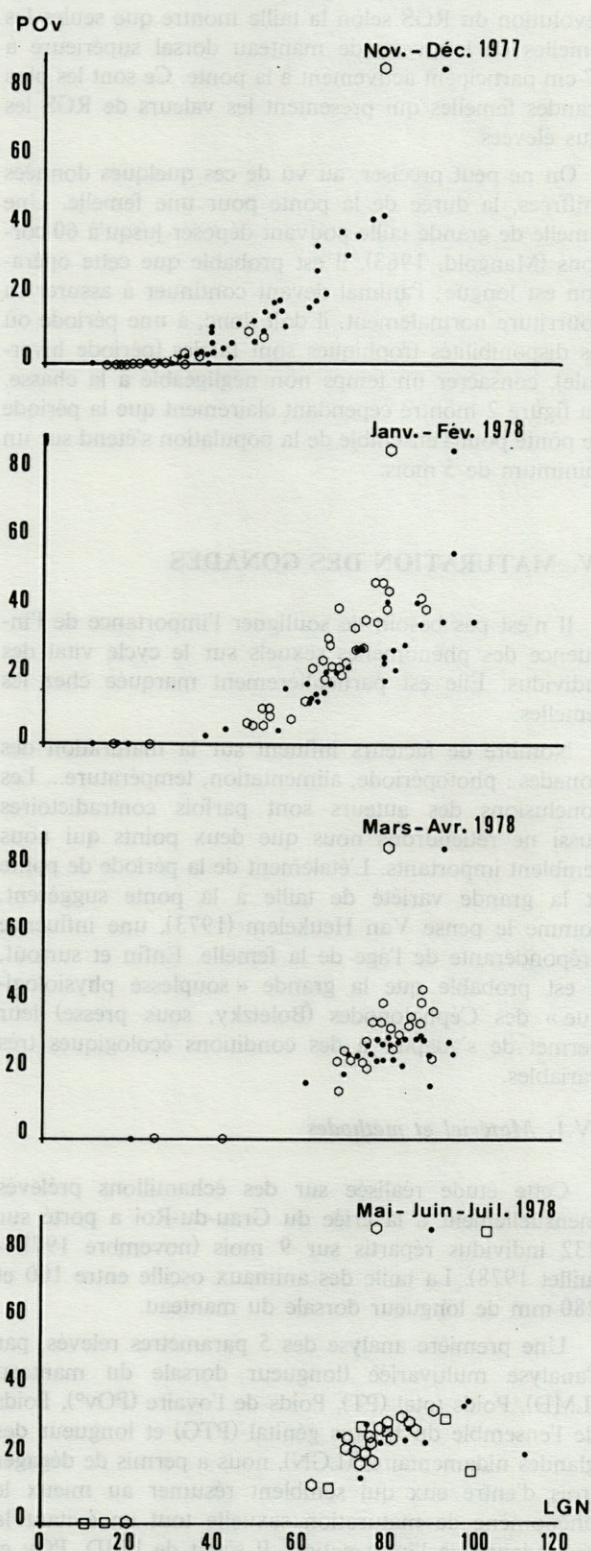


Fig. 4. — Evolution du rapport Poids de l'ovaire (POv)/longueur des glandes nidamentaires (LGN).

Evolution of the ratio ovary weight (in grams) versus nidamental glands length (in mm).

IV. DISCUSSION

L'étude de la maturation sexuelle est un problème difficile étant donné les multiples facteurs qui influent, dans un sens ou dans l'autre, sur le cycle de reproduction. Dans le cas de *Loligo vulgaris*, le problème est d'autant plus complexe que la longueur de la période de ponte rend plus difficile l'interprétation des résultats. De plus, si bien des influences exogènes ou endogènes peuvent modifier le déroulement du cycle sexuel, la mise en route du processus de maturation des gonades a, chez les femelles surtout, des répercussions sur le comportement de l'animal, sa croissance et l'ensemble de ses fonctions vitales.

D'après nos résultats concernant l'évolution du RGS, il apparaît que la période de ponte s'étend sur au moins 5 mois (mars à juillet en 1978). Nous ne possédons aucune donnée sur la durée de la ponte pour une femelle, mais il est peu probable que celle-ci se prolonge sur plusieurs mois. Si on observe la distribution de taille des échantillons de Sète entre novembre 1977 et juin 1978, on assiste dans un premier temps à l'arrivée d'une cohorte d'animaux de grande taille (taille modale 240 mm) qui est peu à peu rejointe par des animaux plus petits (taille modale 180 mm). Il est probable, et l'analyse structurale de la population permet d'appuyer cette thèse (Worms, 1979), que deux cycles de reproduction, assurés par deux sous-populations différentes, se déroulent à quelques semaines d'intervalle. Les femelles les plus âgées pondent d'abord, suivies par des individus plus jeunes. Nombre d'auteurs signalent l'existence de deux cycles de reproduction, ainsi Mesnil (1977), pour *Loligo peale* et *Illex illecebrosus*, Fields (1965) pour *Loligo opalescens*, Holme (1974) pour *Loligo forbesi*.

L'influence des facteurs externes tels que photopériode ou température ne semble pas prépondérante. L'effet du jeûne qui, chez certains octopodidae, accélère la maturation semble encore moins évidente puisqu'on as-

siste au contraire à une accélération des prises de nourriture en période de maturation (Worms, *op. cit.*).

BIBLIOGRAPHIE

- BOLETZKY S.V., 1979. Growth and life-span of *Sepia officinalis* under artificial conditions. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, **25** (sous presse).
- DURWARD A.D., T. AMARATUNGA & R.K. O'DOR, 1977. Maturation index and fecundity for female *Illex illecebrosus* (Le Sueur, 1821). ICNAF Res. Doc. 78/11/1 (Revised).
- FIELDS W.G., 1965. The structure, development, food relations, reproduction and life history of the squid *Loligo opalescens* (Berry). *Fish. Bull., Calif. Fish Game*, **131**: 1-108.
- HAYASHI Y., 1970. Studies on the maturity condition of the common squid. I. A method of expressing maturity condition by numerical values. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, **36** (10): 885-999.
- HOLME N.A., 1974. The biology of *Loligo forbesi* Steenstrup (Mollusca, Cephalopoda) in the Plymouth area. *J. Mar. Biol. Ass. UK.*, **54**: 481-503.
- MANGOLD-WIRZ K., 1963. Biologie des céphalopodes benthiques et nectoniques de la Mer Catalane. *Vie Milieu*, suppl. **13**: 285 pp.
- MESNIL B., 1977. Growth and life cycle of the squids *Loligo pealii* and *Illex illecebrosus*. *Int. Comm. Northwest Atl. Fish. Selected Papers*, **2**: 55-69.
- ROWE V.L. & K. MANGOLD, 1975. The effect of starvation on sexual maturation in *Illex illecebrosus* (Le Sueur) (Cephalopoda, Teuthoidea). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **17**: 157-163.
- VAN HEUKELEM W.F., 1973. Growth and life span of *Octopus cyanea* (Mollusca, Cephalopoda). *J. Zool. Lond.*, **169**: 299-315.
- WORMS J., 1979. L'utilisation des prises commerciales en biologie des pêches. Application à l'étude d'une population de *Loligo vulgaris* (Cephalopoda; Teuthoidea) du Golfe du Lion. *Thèse 3^e Cycle, USTL Montpellier*. 197 pp., 71 fig. + 5 pl. h.-t.

Accepté le 8 octobre 1979

COPÉPODES HARPACTICOÏDES (CRUSTACEA) DES SABLES FINS INFRALITTORAUX DE BANYULS-SUR-MER

II. Variations saisonnières qualitatives du peuplement

Jean-Yves BODIOU

Laboratoire Arago
66650 Banyuls-sur-Mer (France)

VARIATIONS SAISONNIÈRES
HARPACTICOÏDES INFRALITTORAUX

RÉSUMÉ. — Afin de déterminer les variations saisonnières du peuplement de Copépodes harpacticoïdes des sables fins infralittoraux de Banyuls-sur-Mer, la comparaison entre 2 échantillons de populations, un pour l'hiver, un pour l'été, est effectuée en étudiant les variations : des indices de diversité, des coefficients d'affinité biocénotique, des dominances des principales espèces. L'étude des indices de diversité montre une nette augmentation du nombre des espèces à 10 et 15 mètres de profondeur en été. La population reste stable à 20 mètres. Les coefficients d'affinité biocénotique mettent en évidence l'unité du peuplement qui reste homogène au cours de ces variations saisonnières. L'analyse des principales espèces montre que les formes dominantes de l'hiver sont des espèces que l'on peut rencontrer toute l'année. Par contre, les espèces dominantes de l'été se cantonnent plus spécialement aux périodes où l'eau est proche de son maximum annuel de température.

SEASONAL VARIATIONS
INFRALITTORAL HARPACTICOÏDES

ABSTRACT. — In order to determine the seasonal variations of the population of harpacticoïd copepods in the infralittoral fine sands of Banyuls-sur-Mer, 2 groups, one for the winter and one for the summer, are compared by studying the variation of : the diversity values, the biocenotic affinity, the dominance of the most important species. The study of the diversity values shows an increase of the number of species at 10 and 15 meters depth in summer. The population remains stable at 20 meters. The biocenotic affinity numbers show the unity of the population complex which remains homogeneous during the seasonal variations. The analysis of the principal species shows that the dominant forms of the winter are species that we can find all year long. On the other hand the dominant species of the summer are found more particularly during the periods when the water has the highest temperatures.

INTRODUCTION

L'importance des variations saisonnières dans les peuplements de méiofaune a surtout été abordée au niveau des études quantitatives, pour l'ensemble de la méiofaune (Arlt, 1973; Arlt et Holtfreter, 1975; Hulings, 1974; Schmidt, 1968-1969-1972a et b; Nyholm et Olsson, 1973), avec souvent une étude plus poussée au niveau d'un groupe : les Nématodes libres (Tietjen, 1969; Skooldmun et Gerlach, 1971; Warwick et Bucha-

nan, 1971; de Bovée et Soyer, 1974; Juario, 1975; Boucher, 1979; de Bovée, 1981) ou les Copépodes Harpacticoïdes benthiques (Coull, 1970; Dinot, 1972; Harris, 1972a et b; Bodin, 1976; Coull et Vernberg, 1975; Nodot, 1978), ou phytophiles (Hicks, 1977a et b).

Dans un précédent travail (Bodiou, 1975), nous avons présenté la population de Copépodes Harpacticoïdes des Sables Fins Infralittoraux de Banyuls-sur-Mer (Soyer, 1970) à 10, 15 et 20 mètres de profondeur, en soulignant l'individualité faunistique de chaque niveau.

Nous nous proposons maintenant d'étudier le degré d'importance des variations de ce même peuplement entre l'été et l'hiver.

Ces variations seront examinées, dans le cas présent, sur le plan faunistique uniquement : à l'aide des indices de diversité, des coefficients d'affinité biocénotique et des variations de Dominance au niveau spécifique.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Nous avons travaillé sur les prélèvements de 1969-70 portant sur des échantillons de 100 Copépodes pris au hasard et présentés dans la description de la communauté (Bodiu, 1975) (Tabl. I).

Afin de pouvoir comparer les effectifs faunistiques d'hiver et d'été, nous avons étudié 2 séries de 3 prélèvements à chaque point A, B et C en procédant ainsi :

— à chaque station, nous avons retenu la date où l'eau au contact du fond était à sa température minimale, ainsi que celle où l'eau avait atteint son maximum de température. Nous avons ajouté à ces données celles obtenues aux deux prélèvements immédiatement antérieur et postérieur (Tabl. I, prélèvements signalés par *).

On obtient ainsi 6 listes faunistiques (une par saison et par profondeur) établies chacune à partir de 300 Copépodes. En regroupant ces listes 3 par 3, nous obtenons aussi une liste hivernale et une liste estivale pour l'ensemble du peuplement.

C'est à partir de ces données que nous évaluons les variations de populations en fonction des conditions climatiques extrêmes de l'année.

En premier lieu, nous avons utilisé les indices de Diversité de Fisher, Corbett et Williams (1943) et de Shannon et Weaver (1963), ainsi que l'Equitabilité qui se rattache à ce dernier, pour apprécier l'évolution de la structure générale du peuplement en fonction des saisons d'hiver et d'été.

Ensuite, nous avons essayé d'apprécier par une méthode simple, les coefficients d'affinité biocénotique (Sanders, 1960), l'importance des variations qualitatives saisonnières. Le coefficient d'affinité biocénotique permet d'évaluer le degré de similarité qualitative entre les prélèvements effectués et il semble donc possible d'en déduire l'importance des changements faunistiques qui ont pu se produire entre l'hiver et l'été.

Dans un troisième temps, nous avons poussé cette étude au niveau spécifique en comparant les Dominances moyennes de chaque espèce recensée en été et en hiver. Nous pouvons de la sorte voir les préférences climatiques de chaque forme.

RÉSULTATS

1. Indices de Diversité et Equitabilité

L'indice de Diversité α (Fisher, Corbett et Williams) est égal à 17 pour l'ensemble des prélèvements effectués sur l'année (Bodiu, 1975). Pour la totalité des prélèvements à chaque profondeur, $\alpha = 16,35$ à 10 m; 14,51 à 15 m; 14,19 à 20 m.

Dans le cadre de cette étude, les indices α pour les 3 stations regroupées sont de 11,16 en hiver et 14,87 en été ($\neq 3,71$) :

- à 10 m de profondeur, α passe de 8,32 en hiver à 12,93 en été ($\neq 4,61$);
- à 15 m de profondeur, α passe de 6,17 en hiver à 11,57 en été ($\neq 5,4$);
- à 20 m de profondeur, α passe de 10,32 en hiver à 10,37 en été ($\neq 0,05$).

L'indice de Diversité H de Shannon pour les 3 stations regroupées est égal à 4,29 en hiver et 5,09 en été ($\neq 0,80$) :

- à 10 m de profondeur, H passe de 3,90 en hiver à 4,88 en été ($\neq 0,98$);
- à 15 m de profondeur, H passe de 3,67 en hiver à 4,32 en été ($\neq 0,65$);

TABL. I. — Prélèvements effectués au cours du cycle annuel. Les prélèvements utilisés dans le cadre de cette étude sont signalés par *.

Samples taken over the annual cycle. The samples which are used in this study are marked *.

Prélèvements																		
1969																	1970	
Dates	15.01	28.01	20.02	13.03	08.04	02.05	23.05	11.06	26.06	18.07	06.08	27.08	18.09	06.10	28.10	20.11	14.01	04.02
Prof.																		
10 m St.A		A 2*	A 3*	A 4*	A 5	A 6	A 7	A 8	A 9	A 10*	A 11*	A 12*	A 13	A 14	A 15	A 16	A 17	A 18
15 m St.B	B 1	B 2*	B 3*	B 4*	B 5	B 6	B 7	B 8	B 9	B 10*	B 11*	B 12*	B 13	B 14	B 15	B 16	B 17	B 18
20 m St.C	C 1	C 2*	C 3*	C 4*	C 5		C 7	C 8	C 9	C 10*	C 11*	C 12*	C 13	C 14	C 15	C 16	C 17	C 18

- à 20 m de profondeur, H passe de 4,06 en hiver à 4,78 en été ($\neq 0,72$).

L'Équitabilité E pour les 3 stations regroupées est égale à 76 % en hiver et 86 % en été ($\neq 10\%$):

- à 10 m de profondeur E passe de 79 % en hiver à 89 % en été ($\neq 10\%$);
- à 15 m de profondeur E passe de 75 % en hiver à 81 % en été ($\neq 6\%$);
- à 20 m de profondeur E passe de 77 % en hiver à 90 % en été ($\neq 13\%$).

Au vu de ces données, nous constatons immédiatement que l'ensemble des indices augmente en été, ce qui indique la présence d'un large contingent de formes estivales.

2. Coefficients d'affinité biocénotique

La recherche des Coefficients d'affinité biocénotique entre les listes faunistiques étudiées a donné les résultats suivants :

- pour chaque station :
 $A \text{ hiver} \times A \text{ été} = 41,98\%$
 $B \text{ hiver} \times B \text{ été} = 48,37\%$
 $C \text{ hiver} \times C \text{ été} = 36,40\%$
- pour chaque saison :
 $A \text{ hiver} \times B \text{ hiver} = 49,30\%$
 $A \text{ hiver} \times C \text{ hiver} = 34,06\%$
 $B \text{ hiver} \times C \text{ hiver} = 68,39\%$
 $A \text{ été} \times B \text{ été} = 60,16\%$
 $A \text{ été} \times C \text{ été} = 46,88\%$
 $B \text{ été} \times C \text{ été} = 53,50\%$

Nous constatons que les coefficients d'affinité sont plus élevés entre 2 stations voisines à une même saison (AB hiver, BC hiver, AB été, BC été) qu'entre les 2 états faunistiques d'un même point en été et en hiver.

Notons que la plus forte affinité entre stations se situe entre 15 et 20 mètres de profondeur en hiver, mais entre 10 et 15 m en été.

3. Variations qualitatives saisonnières du peuplement

Afin de comparer les compositions faunistiques du peuplement en été et en hiver, nous avons regroupé tableau II l'ensemble des espèces rencontrées au cours de cette étude dans les prélèvements d'été et d'hiver (73 en tout), avec pour chaque espèce sa dominance à chaque saison et la différence entre les deux.

Nous obtenons 2 groupes :

- 41 espèces dont la dominance maximale se situe en été (Tabl. II, colonne E);
- 30 espèces dont la dominance maximale se situe en hiver (Tabl. II, colonne H).

La comparaison de ces 2 effectifs permet de faire les remarques suivantes :

- 1) ce sont les espèces à plus forte affinité estivale qui sont les plus nombreuses;

TABL. II. - Caractéristiques et préférences saisonnières des espèces recensées. Pr : préférence de l'espèce : E pour l'été, H pour l'hiver; Dé : dominance de l'espèce dans la population d'été; Dh : dominance de l'espèce dans la population d'hiver; E+ : différence de la dominance entre l'été et l'hiver pour les espèces à préférence estivale; H+ : différence de la dominance entre l'hiver et l'été pour les espèces à préférence hivernale.

Characteristics and seasonal preferences of the studied species.

ESPECES	Pr	Dé	Dh	E+	H+
<i>Longipedia minor</i>	E	1,02		1,02	
<i>Longipedia weberi</i>	E	0,56		0,56	
<i>Longipedia scotti</i>	H		0,11		0,11
<i>Canuella furcigera</i>	H		1,46		1,46
<i>Ectinosoma normani</i>	E	3,95	2,70	1,25	
<i>Ectinosoma dentatum</i>	E	3,39	0,34	3,05	
<i>Ectinosoma melaniceps</i>	E	0,90		0,90	
<i>Halectinosoma herdmanni</i>	H	9,60	20,70		11,10
<i>Halectinosoma canaliculatum</i>	E	4,52	0,90	3,62	
<i>Halectinosoma diops</i>	E	0,23	0,11	0,12	
<i>Pseudobradia beduina</i>	E	11,86	8,55	3,31	
<i>Pseudobradia fusca</i>	E	2,26	2,25	0,01	
<i>Pseudobradia hirsuta</i>	E	0,56	0,34	0,22	
<i>Pseudobradia similis</i>	E	0,11		0,11	
<i>Pseudobradia elegans</i>		0,34	0,34		
<i>Pseudobradia tenella</i>	H	0,11	0,34		0,23
<i>Pseudobradia soyeri</i>	H		0,22		0,22
<i>Pseudobradia psammophila</i>	E	1,24	0,90	0,34	
<i>Hastigerella leptoderma</i>	H		0,11		0,11
<i>Microsetella</i> sp.	H		0,11		0,11
<i>Euterpina acutifrons</i>	E	0,68	0,22	0,46	
<i>Danielssenia paraperezi</i>	H	0,68	2,92		2,24
<i>Thompsonula hyaenae</i>	H	1,36	2,14		0,78
<i>Harpacticus flexus</i>	E	3,84	0,11	3,73	
<i>Harpacticus nicaensis</i>	E	0,79		0,79	
<i>Tisbe holothuriae</i>	E	2,94		2,94	
<i>Sacodiscus fasciatus</i>	E	0,11		0,11	
<i>Zosime</i> sp.	E	0,11		0,11	
<i>Tachidiella minuta</i>	E	0,68	0,45	0,23	
<i>Porcellidium viride</i>	E	1,47		1,47	
<i>Peltidium sacesphorum</i>	E	0,11		0,11	
<i>Alteutha depressa</i>	H		0,11		0,11
<i>Parathalestris harpactoides</i>	E	1,36		1,36	
<i>Parathalestris dovi</i>	E	0,79		0,79	
<i>Diarthodes drachi</i>	H	0,79	2,25		1,46
<i>Diarthodes minutus</i>	E	0,11		0,11	
<i>Dactylopodia tishboides</i>	E	2,26		2,26	
<i>Dactylopodia vulgaris</i>	E	0,11		0,11	
<i>Paradactylopodia brevicornis</i>	H		0,11		0,11
<i>Pseudotachidius coronatus</i>	H		0,11		0,11
<i>Stenella aemula</i>	H	0,23	0,79		0,56
<i>Stenella (Delavalia) normani</i>	H	1,13	5,62		4,49
<i>Diosaccus tenuicornis</i>	E	0,45		0,45	
<i>Robertsonia propinqua</i>	E	0,11		0,11	
<i>Teissierella salammboi</i>	H	1,81	8,21		6,40
<i>Amphiascus propinquus</i>	E	2,37	0,79	1,58	
<i>Amphiascus tenellus</i>	H	0,45	0,56		0,11
<i>Amphiascus varians</i>	E	9,60	0,45	9,15	
<i>Amphiascus minutus</i>	E	4,97		4,97	
<i>Amphiascopsis cinctus</i>	E	0,90	0,22	0,68	
<i>Amonardia normani</i>	E	0,56		0,56	
<i>Bulbamphius imus</i>	E	0,56	0,11	0,45	
<i>Robertgurneya oligochaeta</i>	H	1,02	5,06		4,04
<i>Haloschizopera conspicua</i>	H	0,90	7,20		6,30
<i>Ameira parvula</i>	E	2,15	0,67	1,48	
<i>Pseudameira</i> sp.	E	0,11		0,11	
<i>Ameiropsis nobilis</i>	E	0,11		0,11	
<i>Interleptomesochra attenuata</i>	H		0,11		0,11
<i>Mesochra pygmaea</i>	E	2,37	2,14	0,23	
<i>Cletodes tenuipes</i>	E	2,49	1,24	1,25	
<i>Cletodes limicola</i>	H	0,68	1,01		0,33
<i>Enhyosoma propinquum</i>	H		0,11		0,11
<i>Tryphoema porca</i>	H	0,11	0,90		0,79
<i>Tryphoema bocqueti</i>	H		0,11		0,11
<i>Stylicletodes numidicus</i>	H	0,11	0,79		0,68
<i>Acrenhyosoma</i> sp.	H		0,11		0,11
<i>Normanella quarta</i>	H	3,28	4,72		1,44
<i>Normanella confuens</i>	H	2,49	8,77		6,28
<i>Normanella mucronata</i>	E	0,11		0,11	
<i>Laophonte elongata</i>	E	0,45		0,45	
<i>Paralaophonte brevirostris</i>	E	0,79		0,79	
<i>Asellopsis hispida</i>	H	0,11	1,91		1,80
<i>Asellopsis dubosqui</i>	H		0,45		0,45

2) en éliminant des 2 groupes les espèces trop peu représentées dont le rôle indicateur peut paraître sujet à caution, nous obtenons 2 listes (été et hiver) composées respectivement de 26 et 16 unités. 14 sur les 26 estivales sont totalement absentes en hiver, soit 54 % ; 2 seulement sur les 16 hivernales sont totalement absentes en été, soit 12,5 % (Tabl. III).

TABL. III. – Classement des espèces estivales et hivernales par ordre décroissant de sélectivité. Les espèces de chaque liste qui sont totalement absentes pendant l'autre saison sont signalées par *.

*Classification of the summer and winter species in the order of decreasing selectivity. The species of each list which are completely absent during the alternative season are marked *.*

ÉTÉ	E+	HIVER	H+
<i>Amphiascus varians</i>	9,15	<i>Halectinosoma herdmanni</i>	11,10
<i>Amphiascus minutus</i>	4,97*	<i>Teissierella salammboi</i>	6,40
<i>Harpacticus flexus</i>	3,73	<i>Haloschizopera conspicua</i>	6,30
<i>Halectinosoma canaliculatum</i>	3,62	<i>Normanella confluens</i>	6,28
<i>Pseudobryda beduina</i>	3,31	<i>Stenhelia (Delavalia) normani</i>	4,49
<i>Ectinosoma dentatum</i>	3,05	<i>Robertgurneya oligochaeta</i>	4,04
<i>Tisbe holothuriae</i>	2,94*	<i>Danielssenia paraperezi</i>	2,24
<i>Dactylopodia tishoides</i>	2,26*	<i>Asellopsis hispida</i>	1,90
<i>Amphiascus propinquus</i>	1,58	<i>Canuella furcigera</i>	1,46*
<i>Ameira parvula</i>	1,48	<i>Diarthrodes drachi</i>	1,46
<i>Procellidium viride</i>	1,47*	<i>Normanella quarta</i>	1,44
<i>Parathalestris harpactoides</i>	1,36*	<i>Tryphoema porca</i>	0,79
<i>Cletodes tenuipes</i>	1,25	<i>Thompsonula hyaenae</i>	0,78
<i>Ectinosoma normani</i>	1,25	<i>Stylicetodes numidicus</i>	0,68
<i>Longipedia minor</i>	1,02*	<i>Stenhelia aemula</i>	0,56
<i>Ectinosoma melaniceps</i>	0,90*	<i>Asellopsis duboscqui</i>	0,45*
<i>Harpacticus nicaensis</i>	0,79*		
<i>Parathalestris dovi</i>	0,79*		
<i>Paralaophonte brevirostris</i>	0,79*		
<i>Amphiascopsis cinctus</i>	0,68		
<i>Longipedia weberi</i>	0,56*		
<i>Amonardia normani</i>	0,56*		
<i>Laophonte elongata</i>	0,45*		
<i>Bulbampthiascus imus</i>	0,45		
<i>Diosaccus tenuicornis</i>	0,45*		
<i>Euterpina acutifrons</i>	0,45		

Il existe donc une différence bien nette entre les espèces dominantes de l'hiver et celles de l'été ; les espèces à préférence hivernale sont généralement des formes présentes toute l'année, mais connaissant leur maximum d'importance pendant la saison froide.

Par contre, une grande partie des espèces à préférence estivale sont des formes pratiquement exclusives de l'été et connaissant à cette période une intense multiplication des effectifs ($\times 21,33$ pour *Amphiascus varians*, $\times 35$ pour *Harpacticus flexus*, par ex.).

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Cette étude préliminaire permet de mettre en évidence l'importance des variations saisonnières sur la composition qualitative du peuplement de Copépodes Harpacticoides dans les sables fins infralittoraux de

Banyuls-sur-Mer. Elle permet de préciser les différences entre les mouvements de populations qui s'effectuent à chacune des 3 profondeurs considérées.

L'indice de Diversité α augmente sensiblement à 10 et 15 mètres de profondeur en été. Il reste stable à 20 mètres. Nous constatons que les 2 populations les plus littorales individualisées en hiver se rapprochent l'une de l'autre en été par l'arrivée d'un contingent commun d'espèces estivales.

L'indice H de Shannon montre une variation hiver-été maximale à 10 m à peu près identique et non négligeable à 15 et 20 m. L'augmentation de H indique une meilleure répartition des dominances dans la population étudiée donc une diminution des très fortes valeurs enregistrées en hiver pour quelques espèces.

En résumé les deux indices de diversité α et H montrent que le nombre des espèces présentes augmente à 10 et 15 m en été et reste stable à 20 m. Mais quel que soit le niveau, il y a redistribution au niveau de la dominance spécifique qui tend à présenter des écarts moins importants en été. Cette redistribution est maximale dans la zone littorale.

L'Équitabilité E, toujours minimale en hiver, indique par ses valeurs que le peuplement peut être considéré comme bien équilibré en été particulièrement à 10 et 20 m de profondeur. Elle indique aussi que, contrairement à ce que l'indice α pouvait laisser penser, la population de Copépodes n'est pas mieux structurée à 20 m qu'aux 2 autres niveaux ; le nombre d'espèces ne varie que très peu d'une saison à l'autre, mais leurs relations numériques les unes vis-à-vis des autres sont sensiblement modifiées.

Les affinités biocénotiques démontrent que la communauté de Copépodes, malgré les individualités faunistiques de chaque niveau, évolue dans toute son entité en fonction des variations saisonnières. Le fait que les relations biocénotiques soient plus fortes entre les 3 stations à un moment donné de l'année par rapport aux affinités été-hiver de chaque point apporte une information : les variations saisonnières qui affectent le peuplement sont plus importantes que ses variations spatiales.

Au cours de l'année, chaque station évolue individuellement par rapport aux 2 autres, mais en gardant toujours suffisamment d'affinités avec elles pour que le terme de communauté puisse rester une définition valable pour l'ensemble du peuplement étudié. Nous retrouvons les résultats de l'analyse en composantes principales effectuée sur la sélection des 30 espèces dominantes du peuplement (Bodiu et Chardy, 1973) qui « rend compte d'un continuum multidimensionnel, dont les deux sources principales de variation, la bathymétrie et les saisons, témoignent d'une évolution à la fois spatiale et temporelle du peuplement étudié. »

L'analyse des variations au niveau spécifique montre que les espèces d'hiver appartiennent à un contingent stable, plus ou moins représenté toute l'année, mais toujours présent. Par contre, une fraction importante du groupe d'été est constituée par des formes plus stricte-

ment inféodées aux températures maximales de l'eau de mer au niveau du fond. Ce sont elles qui provoquent l'augmentation notable des indices de diversité aux deux stations les moins profondes. Les basses températures semblent être un facteur limitant à l'existence d'un certain nombre d'espèces de Copépodes Harpacticoïdes, phénomène général en écologie.

Nous retrouvons par là-même le problème de la périodicité de la reproduction chez les Copépodes Harpacticoïdes : est-elle continue ou saisonnière ? (Coull et Vernberg, 1975). En partant du fait que les températures extrêmes de l'eau de mer à Banyuls sont en moyenne 10 et 21 °C, et si on considère comme limitants les minima de température, on arrive aux conclusions suivantes :

Les espèces pouvant se reproduire à 10 °C et moins sont présentes toute l'année, puis, au fur et à mesure des augmentations de température, apparaissent de nouvelles espèces jusqu'au stade des formes qui ne sont récoltées qu'en juillet-août et qui ont besoin d'une eau aux alentours de 20 °C pour proliférer. Il pourrait donc exister des espèces à reproduction continue à côté d'autres formes plus exigeantes, donc inféodées à une saison donnée.

La température n'est évidemment qu'un facteur parmi beaucoup d'autres car la prédation (Heip et Smol, 1975; Bell et Coull, 1978; Bodiou et Villiers, 1978), ou les sources trophiques, avec en particulier les cycles de la matière organique en relation avec ceux des bactéries (Dinet et Khripounoff, 1979; Bodiou et Delille, à paraître) ont aussi des rôles majeurs dans les cycles du méiobenthos.

BIBLIOGRAPHIE

- ARLT G., 1973. Jahreszeitliche Fluktuationen der Meiofauna im Greifswalder Bodden. *Wiss. Zeitschr. Univ. Rostock math.-nat.*, **22** (6/7) : 685-692.
- ARLT G. & J. HOLTGRETER, 1975. Verteilung, Zusammensetzung und jahreszeitliche Fluktuationen der Meiofauna im Barther Bodden (Darss-Zingster Boddenkette). *Wiss. Zeitschr. Univ. Rostock math.-nat.*, **24** (6) : 743-751.
- BELL S.S. & B.C. COULL, 1978. Field Evidence that Shrimp Predation Regulates Meiofauna. *Oecologia*, **35** (2) : 141-148.
- BODIN P., 1976. Les Copépodes Harpacticoïdes (Crustacea) des côtes charentaises (Atlantique). Données écologiques et biologiques sur les espèces principales. *Bull. Mus. Hist. nat.*, 3^e sér., 363, janv.-févr. 1976, Ecologie générale, **29** : 1-45.
- BODIOU J.Y., 1975. Copépodes Harpacticoïdes des sables fins infralittoraux de Banyuls-sur-Mer. I. Description de la communauté. *Vie Milieu*, **25** (2B) : 313-330.
- BODIOU J.Y. et P. CHARDY, 1973. Analyse en composantes principales du cycle annuel d'un peuplement de copépodes harpacticoïdes des sables fins infralittoraux de Banyuls-sur-Mer. *Mar. Biol.*, **20** (1) : 27-34.
- BODIOU J.Y. et L. VILLIERS, 1978. La prédation de la méiofaune par les formes juvéniles de *Delontosteus quadrimaculatus* (Teleostei, Gobiidae). *Vie Milieu*, **28-29** (1AB) : 143-156.
- BODIOU J.Y. et D. DELILLE. Copépodes Harpacticoïdes des sables fins infralittoraux de Banyuls-sur-Mer. III. Relations avec la matière organique du sédiment (sous presse).
- BOUCHER G., 1979. Les Nématodes libres des sables fins infralittoraux. Etude *in situ* et expérimentale de la communauté. *Thèse Doct. Etat, Univ. Paris-sud Centre d'Orsay* : 1-236.
- BOVÉE F. de, 1981. Ecologie et Dynamique des Nématodes d'une vase sublittorale (Banyuls-sur-Mer). *Thèse Doct. Etat, Univ. P. et M. Curie* : 1-194.
- BOVÉE F. de et J. SOYER, 1974. Cycle annuel quantitatif du méiobenthos des vases terrigènes côtières. Distribution verticale. *Vie Milieu*, **24** (1B) : 141-157.
- COULL B.C., 1970. Shallow water meiobenthos of the Bermuda Platform. *Oecologia*, **4** : 325-357.
- COULL B.C. & W.B. VERNBERG, 1975. Reproductive Periodicity of Meiobenthic Copepods : Seasonal or Continuous ? *Mar. Biol.*, **32** : 289-293.
- DINET A., 1972. Etude écologique des variations quantitatives annuelles d'un peuplement de Copépodes Harpacticoïdes psammiques. *Téthys*, **4** (1) : 95-112.
- DINET A. et A. KHRIPOUNOFF, 1979. Rapports quantitatifs entre le méiobenthos et la matière organique sédimentaire en zone abyssale. Colloques Internationaux du C.N.R.S. N° 293 - Biogéochimie de la matière organique à l'interface eau-sédiment marin.
- FISHER R.A., S.A. CORBETT & C.B. WILLIAMS, 1943. The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *J. Anim. Ecol.*, **12** : 42-58.
- HARRIS R.P., 1972a. The distribution and ecology of the interstitial meiofauna of a sandy beach at Whitsand Bay, East Cornwall. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **52** : 1-18.
- HARRIS R.P., 1972b. Seasonal changes in population density and vertical distribution of harpacticoïd copepods on an intertidal sand beach. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **52** : 493-505.
- HEIP C. & N. SMOL, 1975. On the importance of *Protohydra leuckarti* as a predator of meiobenthic populations. 10th European Symposium on Marine Biology, Ostend, Belgium, **2** : 285-296.
- HICKS, G.R.F., 1977a. Species composition and Zoogeography of Marine Phytoplankton Harpacticoïd Copepods from Cook Strait, and their contribution of total Phytoplankton Meiofauna. *N.Z. J. Mar. and Fresh. Res.*, **11** (3) : 441-469.
- HICKS, G.R.F., 1977b. Species associations and seasonal population densities of marine phytoplankton Harpacticoïd Copepods from Cook Strait. *N.Z. J. Mar. and Fresh. Res.*, **11** (4) : 621-643.
- HULINGS N.C., 1974. A temporal study of Lebanese sand beach meiofauna. *Cah. Biol. mar.*, **15** : 319-335.
- JUARIO J., 1975. Nematode species composition and seasonal fluctuation of a sublittoral meiofauna community in the German Bight. *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh.*, **15** : 283-337.
- NODOT C., 1977. Cycles biologiques du méiobenthos des sables fins infralittoraux. Analyse *in situ* et étude expérimentale des effets du facteur thermique. *Thèse 3^e cycle, Univ. Aix-Marseille II* : 1-77.
- NYHOLM K.G. & I. OLSSON, 1973. Seasonal Fluctuations of the Meiobenthos in an Estuary on the Swedish West Coast. *Zoon*, **1** : 69-76.

L'ÉTANG DE SALSES-LEUCATE ÉCOLOGIE GÉNÉRALE ET ICHTYOFAUNE

P. HERVÉ et J. BRUSLÉ *

Laboratoire de Biologie Marine, Université de Perpignan
et Laboratoire Arago à Banyuls-sur-Mer

LAGUNE
ÉCOLOGIE
ICHTYOFAUNE
MIGRATIONS

RÉSUMÉ. — Depuis les travaux d'aménagement du littoral (1965-1969), l'étang de Salses-Leucate dont la vocation aquicole a été affirmée, présente un caractère marin plus prononcé et se comporte comme une baie marine intérieure. Sa flore et sa faune subissent une forte influence marine et son ichtyofaune est caractérisée par une assez grande diversité (31 espèces dont 30 de Téléostéens). Les mouvements migratoires de nombreux immigrants marins ont été précisés.

LAGOON
ECOLOGY
ICHTHYOFAUNA
MIGRATION

ABSTRACT. — Since work on the littoral development (1965-1969), the lagoon of Salses-Leucate, whose aquicultural orientation has been established, shows a stronger marine character and behaves as an interior marine bay. Its flora and fauna undergo a strong marine influence and its ichthyofauna is characterized by a rather large diversity (31 species, of which 30 Teleost). Migratory movements of many marine immigrants are specified.

De nombreuses lagunes saumâtres, dont la surface totale est estimée à 1 500 000 ha (Lasserre, 1976), bordent le bassin méditerranéen et tout particulièrement le littoral français du golfe du Lion, de Berre à Canet sur une superficie de 65 000 ha. Parmi ces sites lagunaires, l'étang de Salses-Leucate, situé dans la plaine alluviale du Roussillon, occupe une position méridionale intéressante. Les études le concernant sont fragmentaires, relativement anciennes (Mars, 1952; Arnaud, 1967; Arnaud et Raimbault, 1969) et antérieures aux travaux d'aménagement du littoral (période 1965-1969 : Ringuelet, 1974) qui ont considérablement modifié son régime hydrologique, donc sa flore et sa faune.

Une étude écologique se révélait donc souhaitable et une meilleure connaissance de la faune ichthyique et de ses échanges migratoires avec le milieu marin paraissait nécessaire au moment où se manifeste un regain d'intérêt pour les lagunes. Divers projets (Anonyme, 1979)

visent en effet à la protection des milieux naturels et à leur exploitation rationnelle du point de vue halieutique et aquicole.

Les résultats portent sur des observations effectuées au cours de la période 1976-1977.

LE MILIEU

1. Situation géographique et topographie (Fig. 1)

Situé à une vingtaine de kilomètre au N-E de Perpignan, l'étang de Salses-Leucate s'étend du Cap Leucate au nord, à la plaine de la Salanque au sud. Il est bordé, à l'ouest et au N-O par les Corbières et à l'est par un cordon littoral.

* Ce travail a été réalisé grâce à l'aide de l'EDF (Convention n° 16.625).

Long de 14 km et large de 6,5 km, le plan d'eau couvre une superficie de 5 400 ha. L'étang de Salses-Leucate est donc le second, par la taille, du Languedoc-Roussillon, après l'étang de Thau. Il est constitué de deux bassins, celui de Leucate au nord qui occupe une surface de 1 540 ha, d'une profondeur moyenne de 1,50 m et qui est prolongé au N-O par l'anse du Paurel, et celui de Salses au sud, plus vaste (3 000 ha), d'une profondeur moyenne de 2,10 m. Ces deux bassins sont séparés par une ligne de hauts fonds (îlot de la Rascasse et île de Vy). Les fonds > 3 m s'étendent sur 1 000 ha dans le bassin sud alors qu'ils se réduisent à 140 ha dans le bassin nord (Arnaud et Raimbault, 1969), d'où des volumes d'eau bien différents : 65 millions de m³ à Salses et 25 millions de m³ à Leucate.

2. Climatologie

Les facteurs climatiques ont été étudiés par Casanobe (1963, 1965 et 1968) et par Voelckel (1977). Trois d'entre eux, les vents, les précipitations (régime pluviométrique de type méditerranéen) et l'insolation, qui conditionnent directement les fluctuations de température et d'évaporation, donc de salinité, exercent une influence considérable sur l'équilibre hydrodynamique de la lagune (balancement des plans d'eau : Hervé, 1978). Des fluctuations importantes se produisent d'ailleurs d'une année à l'autre; ainsi, à 1976, année « sèche », a succédé en 1977 une année « humide » à pluviosité nettement plus abondante.

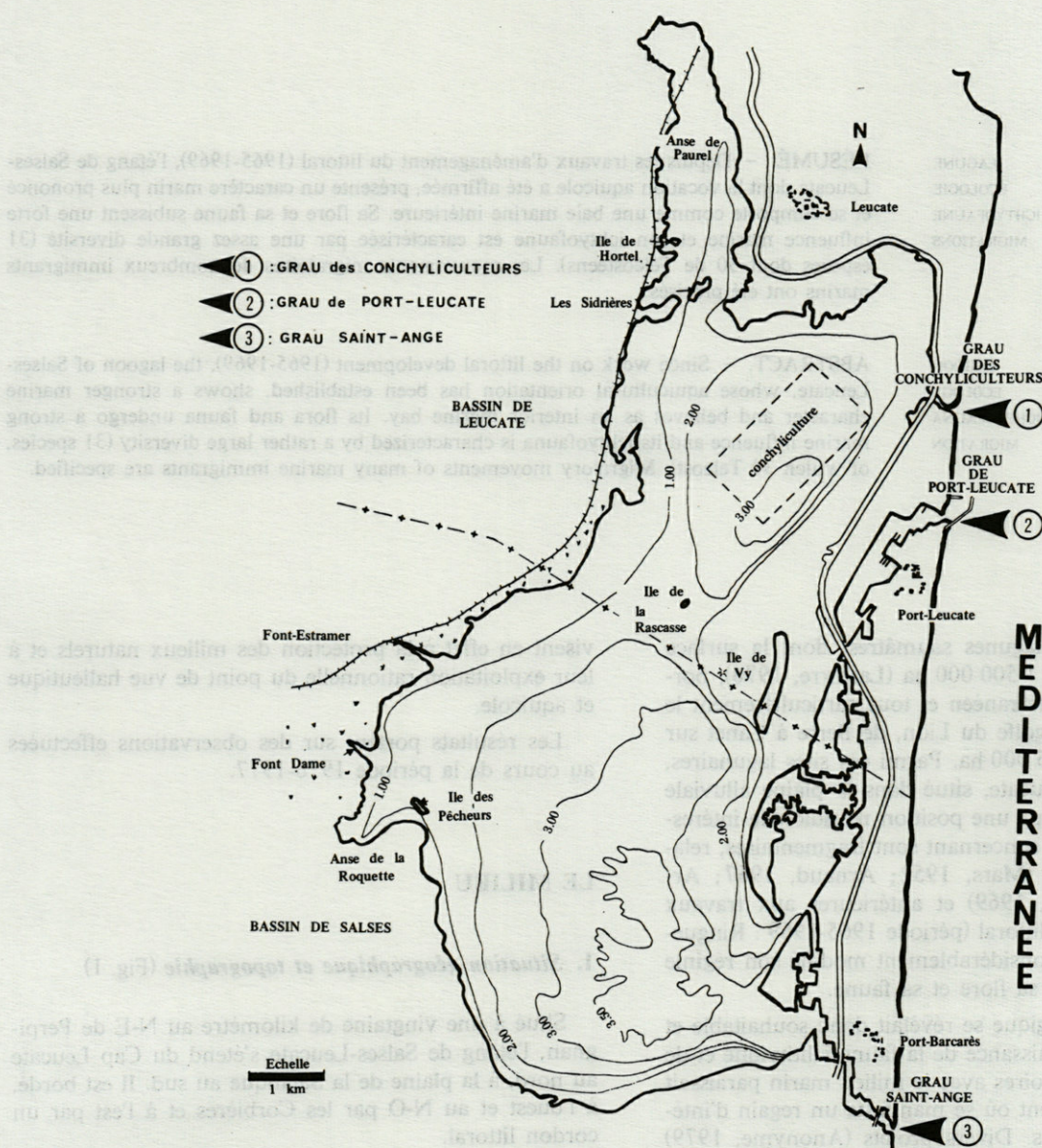


Fig. 1. — Topographie et bathymétrie de l'étang de Salses-Leucate.
Topography and bathymetry in the lagoon of Salses-Leucate.

3. Hydrologie

Le bassin versant couvre une superficie d'environ 160 km² et est constitué de 3 unités géomorphologiques distinctes :

a) le lido, cordon sableux de 100 à 1 500 m de largeur, interrompu au niveau de 3 « graus » (du nord au sud : Fig. 1, grau des conchyliculteurs, grau de Port-Leucate, grau Saint-Ange),

b) la plaine de la Salanque, au nord de la plaine du Roussillon, drainée par l'Agly dans sa partie septentrionale,

c) les Corbières, massifs calcaires constituant les reliefs dominant l'étang et dont l'érosion par les eaux superficielles contribue à la formation d'un réseau karstique complexe (Salvayre, 1977).

Aucune rivière n'aboutissant à l'étang et seuls deux ruisseaux (l'Arène et le Canaveyre) se jetant dans le Paurel, l'essentiel des apports d'eaux d'origine continentale est dû à trois résurgences principales provenant du réseau karstique des Corbières : Font-Extramèr, Font-Dame et Fort de Salses. Les débits de l'ensemble de ces résurgences sont estimés de 5 à 10 m³/sec. (Got, 1965) et varient de 2 à 5 m³/sec. en l'absence de précipitations, à 15-20 m³/sec. lors de fortes pluies (Arnaud et Raimbault, 1969). Des émergences d'eau douce provenant d'un karst noyé (Salvayre, 1974) ont été décelées en deux points de l'étang mais leur débit n'a pas été précisé. En outre, des apports d'eaux souterraines provenant de la nappe phréatique des couches alluvionnaires de la Salanque parviennent également en quantité non négligeable (Got, 1965) dans la partie S-S.O. du bassin de Salses. L'étude du substrat géologique de l'étang a été récemment effectuée (Martin, 1978).

Les apports d'eau marine se font au niveau de trois interruptions du lido ou « graus », soit, du nord au sud :

1) le grau des conchyliculteurs, le plus ancien des trois graus. De type intermittent avant 1960 (Arnaud et Raimbault, 1969), il est maintenant ouvert en permanence, sur 500 m de long et 24 m de large avec une profondeur de 0,50 à 1,50 m;

2) le grau de Port-Leucate, entièrement artificiel, a été mis en service en 1969 (Ringuelet, 1974). Sa longueur est de 3 km, sa largeur minimale de 50 m et sa profondeur de 4 m;

3) le grau Saint-Ange est un ancien grau colmaté (Gourret, 1897), recreusé en 1965 (Ringuelet, 1974) suivant un tracé en ligne brisée de 2 km de longueur sur 30-40 m de large et 2 m de profondeur.

L'influence, synergique ou antagoniste, des vents, de la pression atmosphérique, de la marée, détermine une variabilité des mouvements des masses d'eau (Arnaud et Raimbault, 1969; Buscail, 1976) et des fluctuations dans leurs caractères physicochimiques.

4. Caractères physicochimiques

La température et la salinité des eaux de l'étang sont directement dépendantes des variations climatologiques et des entrées d'eaux marines.

a) Les variations de température de l'eau suivent également celles de l'air, la lagune ne présentant qu'une faible inertie thermique. Ces fluctuations sont à la fois saisonnières et journalières et les apports d'eaux continentales et marines n'influencent que très faiblement la dynamique thermique de l'étang.

b) De profondes modifications de la salinité ont été introduites par l'ouverture des graus lors des travaux d'aménagement du littoral. Les données d'Arnaud et Raimbault (1969) qui couvrent la période 1955-1968 sont donc seulement intéressantes du point de vue comparatif.

Les mesures effectuées en 1976-1977, compte tenu de l'absence de différence entre le fond et la surface, font apparaître une *augmentation importante de la salinité* depuis l'ouverture permanente des graus. La salinité moyenne annuelle se situe au voisinage de 33‰ et varie, selon les zones et les saisons, de 16 à 40‰. Les eaux de l'étang peuvent donc être classées (Aguesse, 1957) parmi celles de type polysaumâtre polyoikilohalin ±. La lagune a donc été fortement « marinisée » et a tendance à se comporter depuis 1968 comme une *baie marine intérieure*. Les fluctuations saisonnières enregistrées sont portées sur la figure 2. La distribution des isohalines fait également apparaître que le bassin nord (Leucate) manifeste un caractère fortement marin, le bassin sud (Salses) étant moins salé et présentant un gradient est-ouest lié aux eaux de résurgence de sa partie S-O. De plus, l'influence des vents sur la distribution des salinités est considérable. Ceux d'E-SE qui provoquent des entrées d'eaux marines particulièrement importantes au niveau des graus nord et de Port-Leucate (Fig. 3) alors qu'au contraire les vents d'O-NO (tramontane) limitent ces influences marines.

LES PEUPELEMENTS BIOLOGIQUES

1. Flore

La flore, d'origine marine, est formée d'Algues (Tabl. I), Chlorophycées, Phéophycées et Rhodophycées qui sont largement réparties dans l'étang (Fig. 4), soit seules (*Chaetomorpha*, *Ulva*), soit associées aux Phanérogames (*Sphacellaria*).

Ulves, Entéromorphes et surtout Chaetomorphes et Sphacellariales, qui constituent des enchevêtrements très

denses et occupent parfois toute la hauteur d'eau dans les faibles fonds (< 50 cm), constituant d'excellents abris pour l'épifaune et pour les formes vagiles du benthos qui échappent ainsi à certains de leurs prédateurs (Loups, Athérines...).

Trois espèces de Phanérogames Spermatophytes : *Zostera marina*, *Z. nana* et *Ruppia maritima* constituent de vastes herbiers sous-marins (Fig. 4). La distribution spatiale de la flore algale et phanérogamique est fonction de la salinité et du caractère plus ou moins euryhalin des diverses espèces. Celles rencontrées en 1976-1977, en particulier *Laurencia caespitosa* et *Cystoseira barbata* dont l'absence avait été relevée au cours des études antérieures (Feldman, 1953) à une période où prédominaient les espèces dulçaquicoles (Charophytes), témoignent de l'augmentation de l'influence marine dans cette lagune.

La flore des bords de l'étang a été étudiée par Bau-dièrre et coll. (1975) et celle des résurgences par Aleem (1953).

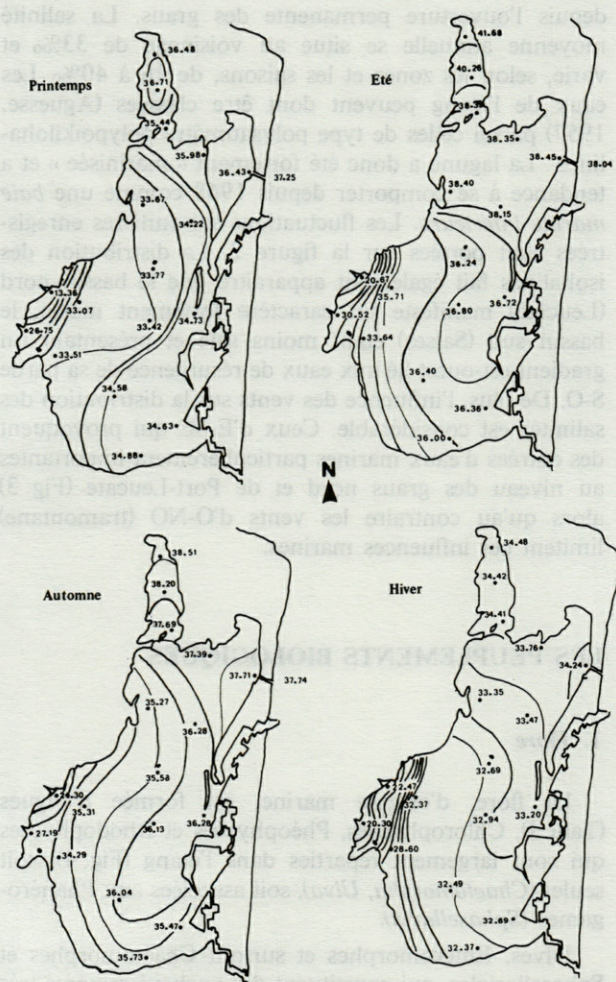


Fig. 2. — Distribution saisonnière des isohalines.
Seasonal distribution of isohalines.

CHLOROPHYCEES :

Ulotrichales.

Ulvacées :

- *Ulva rigida*
- *Enteromorpha intestinalis*

Siphonocladales.

Cladophoracées :

- *Chaetomorpha aera*
- *Chaetomorpha linum*

Dasycladales.

Dasycladacées :

- *Acetabularia mediterranea*

PHEOPHYCEES :

Dictyotales.

Dictyotacées :

- *Dictyota dichotoma*

Fucales.

Cystoseiracées :

- *Cystoseira barbata*

Sphasellariales.

Sphasellariacées :

- *Sphasellaria sp.*

RHODOPHYCEES :

Gigartinales.

Gracilariacées :

- *Gracilaria verrucosa*

Ceramiales.

Rhodomélacées :

- *Laurencia caespitosa*

2. Faune

Des représentants de la plupart des grands groupes zoologiques ont été récoltés. L'inventaire faunistique est étendu mais les données de la littérature présentent un caractère fragmentaire et traduisent des observations très épisodiques, tant dans la lagune elle-même (Tabl. II) que dans la zone des résurgences (Tabl. III).

PROTOZOAIRE :

- Péridiniens (ALEEM, 1952)
- Foraminifères (LE CALVEZ, 1951 ; LEVY, 1963 et 1970)

PLATHELMINTHES :

- Turbellariés (AX, 1956)

ANNELIDES :

- *Mercierella enigmatica* (PETIT et RULLIER, 1956)

CRUSTACÉS :

- Ostracodes (HARTMANN, 1954 et LEVY, 1963)
- *Corophium* (PETIT, 1950)
- Gammariens (STOCK et coll., 1968)

MOLLUSQUES :

- Ensemble de la faune malacologique (MARS, 1952, 1961 et 1966).

VERTEBRES :

- Poissons dulçaquicoles (OLIVER, 1970).

MOLLUSQUES :

- *Pseudamnicola compacta*
- *Bythinia tentaculata*
- *Ancylus lacustris*
- *Physa acuta*
- *Potamopyrgus jenkinsi*
- *Theodoxus fluviatilis*
- *Hydrobia acuta*
- *Ascemia littorea*

CRUSTACÉS :

- *Idothea viridis*
- *Orchestia gammarella*
- *Gammarus locusta* = *Gammarus aequicauda*
- *Gammarus pungen*
- *Sphaeroma hookeri*
- *Schizopera stephanidesi*
- *Ilyocypris*

(D'après KIENER et PETIT, 1968).

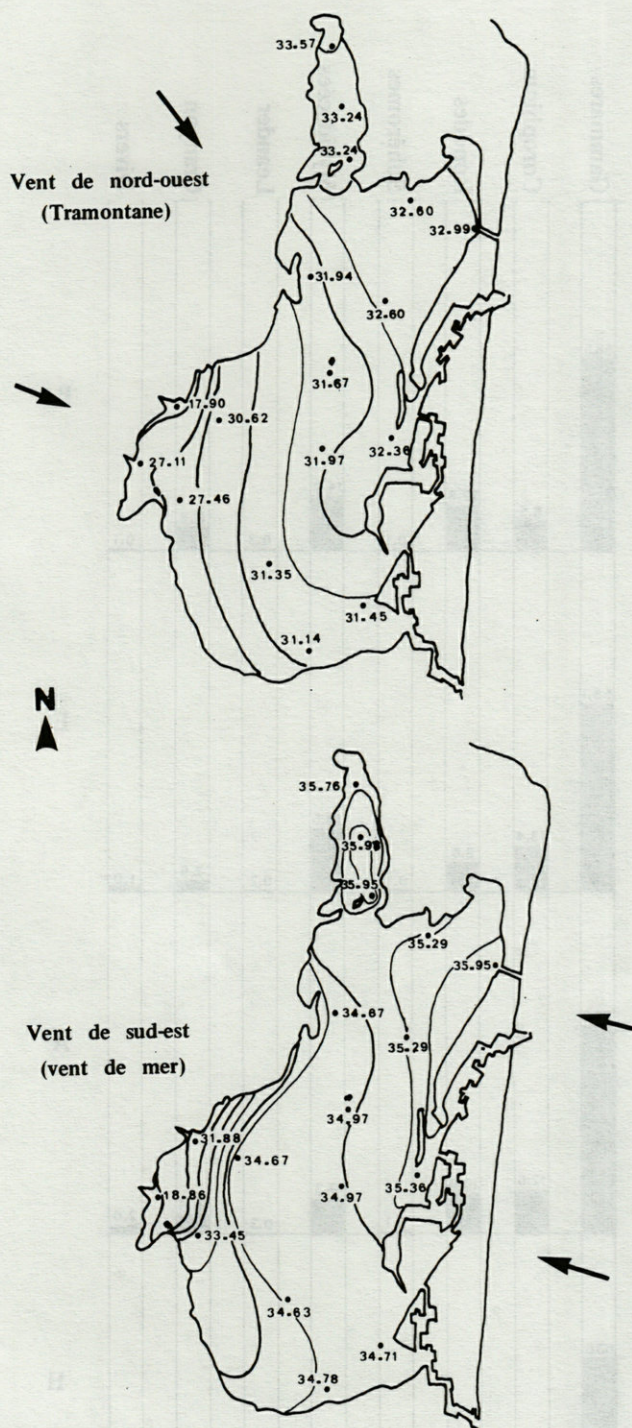


Fig. 3. — Influence des vents dominants sur la distribution des isohalines.

Influence of dominant winds on the distribution of isohalines.

Nos recherches ont porté plus particulièrement sur les populations de Crustacés benthiques (Amphipodes, Isopodes), considérés dans le cadre des relations trophiques avec l'ichthyofaune. La figure 5 montre la relative stabilité des populations de Gammaridiens, *Corophium*, Isopodes, Mysidacées et Décapodes.

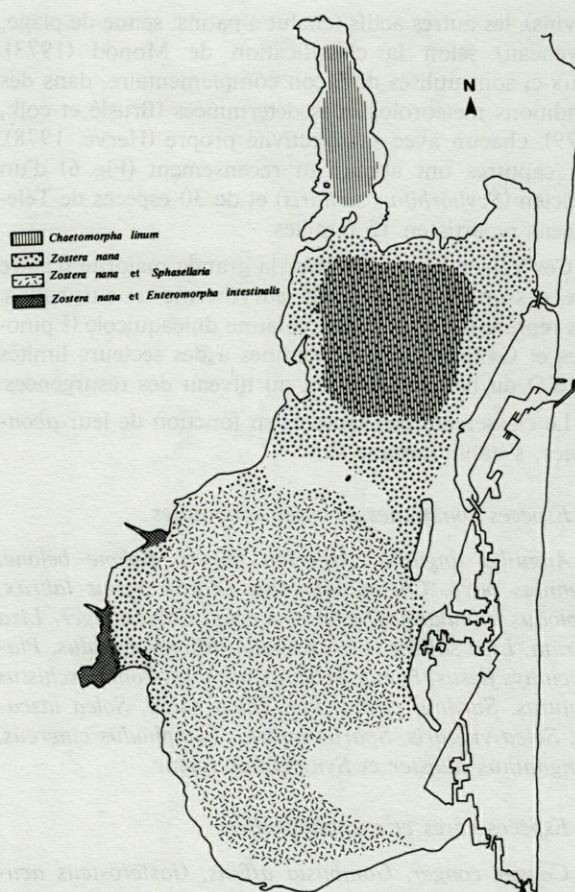


Fig. 4. — Répartition des herbiers d'Algues et de Phanérogames.

Repartition of sea-grass (Alga and Phanerogama).

Les récoltes faunistiques comportent également des formes nettement marines telles que les Echinodermes (*Paracentrotus lividus*, *Asterina gibbosa*, *Ophiura texturata*, tous trois abondants dans la majeure partie de l'étang) et des Mollusques (*Ostrea* sp., *Mytilus edulis*, *M. galloprovincialis*, *Venerupis decussata*, *V. pullastra*, *V. aurea* et *Sepiolo robusta*). La présence actuelle des Lamellibranches et même leur abondance, alors que Mars (1952) avait noté leur absence complète, témoigne de l'évolution hydrologique dans un sens marin.

3. L'ichthyofaune

Aucun inventaire complet de la faune des Poissons n'avait été entrepris. Seules avaient été signalées, antérieurement aux aménagements littoraux (Kiener et Petit, 1968; Olivier, 1970) les principales espèces euryhalines d'origine marine (Anguilles, Muges, Loups, Daurades, Athérines, Flets) ainsi que quelques formes originaires des eaux douces (Epinoches, Barbeaux et Gambusies).

Nos récoltes ont été effectuées par différents engins de pêche, les uns passifs (verveux, tramails, pièges à

alevins), les autres actifs (chalut à patins, senne de plage, haveneau) selon la classification de Monod (1973). Ceux-ci sont utilisés de façon complémentaire, dans des conditions météorologiques déterminées (Bruslé et coll., 1979), chacun avec sa sélectivité propre (Hervé, 1978). Les captures ont abouti au recensement (Fig. 6) d'un Sélacien (*Scyliorhinus stellaris*) et de 30 espèces de Téléostéens répartis en 15 familles.

Ces Téléostéens sont, pour la grande majorité d'entre eux, des immigrants marins, eurythermes et euryhalins. Les représentants de l'ichthyofaune dulçaquicole (Epinoches et Gambusies) sont confinés à des secteurs limités du S-O du bassin de Salses, au niveau des résurgences.

Le classement des espèces, en fonction de leur *abondance*, s'établit comme suit :

1) Espèces communes et assez communes

Anguilla anguilla, *Atherina boyeri*, *Belone belone*, *Blennius pavo*, *Chelon labrosus*, *Dicentrarchus labrax*, *Diplodus annularis*, *Diplodus sargus*, *Gobius niger*, *Liza aurata*, *Liza saliens*, *Liza ramada*, *Mugil cephalus*, *Plathychthys flesus*, *Pomatoschistus microps*, *Pomatoschistus minutus*, *Sardina pilchardus*, *Salpa salpa*, *Solea lascaris*, *Solea vulgaris*, *Sparus aurata*, *Symphodus cinereus*, *Syngnathus akaster* et *Syngnathus typhle*.

2) Espèces rares et exceptionnelles

Conger conger, *Gambusia affinis*, *Gasterosteus aculeatus*, *Hippocampus ramulosus*, *Nerophis ophidion*, *Scyliorhinus stellaris* et *Symphodus melops*.

La classification établie en fonction des types de peuplement permet de considérer (Fig. 6) :

1) Les populations « *sédentaires* », capables d'effectuer la totalité de leur cycle de vie en milieu saumâtre où elles se reproduisent régulièrement. Il s'agit de l'Athérine *Atherina boyeri*, du Gobie *Pomatoschistus microps* et du Syngnathe *Syngnathus abaster* dont les classes d'âge, les durées de vie, les rythmes de croissance, la reproduction et le régime alimentaire ont été étudiés (Hervé, 1978).

2) Les populations « *migratrices* », d'origine marine, accomplissent un séjour saisonnier en milieu lagunaire durant la phase trophique de leur développement mais doivent nécessairement retourner en milieu marin pour s'y reproduire, la ponte se déroulant en mer. Les échanges migratoires entre milieux lagunaire et marin, concernant le Loup *Dicentrarchus labrax*, la Daurade *Sparus auratus*, les différentes espèces de Muges (*Mugil cephalus*, *Liza aurata*, *L. labrosus*, *L. ramada*...) et de Poissons plats (*Plathychthys flesus*, *Solea vulgaris*) ont été particulièrement étudiés (Hervé, 1978; Hervé et Bruslé, 1979) et résumés dans la figure 7.

Ces échanges migratoires entre milieu lagunaire et marin se réalisent dans les deux sens : sortie ou « descente » vers la mer des adultes submatures et de certains immatures, entrée ou « montée » des alevins et juvéniles et retour des « spent » ainsi que des immatures vers le

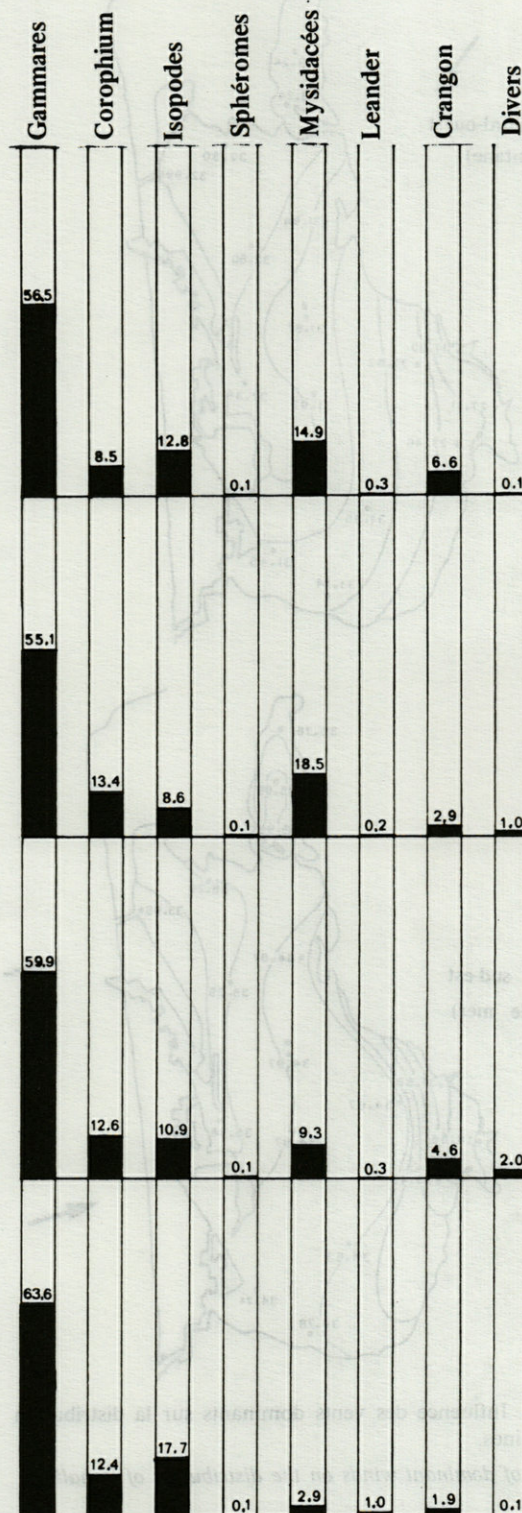


Fig. 5. — Crustacés benthiques (fréquences en %) : P : printemps, E : été, A : automne, H : hiver.

Benthic Crustaceans (frequency in %).

milieu lagunaire. Ces divers mouvements s'effectuent généralement à contre-courant par les graus. Ils présentent une périodicité saisonnière, chaque espèce ayant son rythme propre, mais des variations apparaissent toutefois en fonction des fluctuations climatiques.

Les géniteurs quittent la lagune un mois environ avant la période de ponte en mer, les Daurades de septembre à novembre, avec un maximum en octobre, les Loups de novembre à décembre-janvier, les Muges Cabots en juillet-août, les Muges à grosses lèvres en novembre-décembre.

Les entrées d'alevins et de juvéniles (recrutement) s'effectuent par colonisation progressive des herbiers qui fonctionnent comme « nurseries ». La chronologie normale des arrivées du frai issu des pontes marines est la suivante : Daurades : fin avril – début mai, Loups : fin mai-début juin, Muges dorés : fin mars, Muges à grosses lèvres : mi-avril puis mi-juin. Ce frai naturel est directement dépendant des conditions hydrologiques locales elles-mêmes liées aux fluctuations météorologiques. Des variations sensibles peuvent donc apparaître d'une année à l'autre.

3) Les espèces dont la présence *accidentelle*, liée à des conditions de salinité et de température, sans pério-

dicité rythmée sur la reproduction, effectuent des *mouvements erratiques*.

Il s'agit de : *Diplodus*, *Engraulis*, *Conger*, *Hippocampus*, *Nerophis*, *Scyliorhinus*, *Symphodus*...

Une comparaison avec les listes faunistiques établies sur les étangs languedociens (Gourret, 1907; Chevalier, 1917; Mathias, 1954; Paris et Quignard, 1971) permet de rapprocher la faune ichthyique de Salsés-Leucate de celle de l'étang de Thau. En effet, les principales caractéristiques de cette faune ichthyologique sont les suivantes :

1) Assez grande diversité faunistique liée à la présence d'un nombre élevé d'immigrants marins. A côté des espèces euryhalines communément rencontrées en milieu lagunaire (Muges, Loups, Daurades, Anguilles, Athérines, Syngnathes), certaines espèces nettement marines en sont devenues les hôtes habituels, au voisinage de la partie orientale (Blennies, Gobies, Sars, Labres, Soles) et d'autres (Sardines, Orphies, Saupes, Congres, Hippocampes, Roussettes) y effectuent des incursions accidentelles durant la période estivale.

2) Limitation du nombre et de la répartition des espèces dulçaquicoles, confinées aux secteurs des résurgences et de l'Agouille, sur la rive occidentale.

Ordre	Famille	Genre et espèces	Nom vernaculaire	Comportement	Fréquence
(Selaciens) Galéiformes	Scyliorhinidés	<i>Scyliorhinus stellaris</i> (L., 1788)	Grande Roussette	M (m)	A
Clupéiformes	Clupéidés	<i>Sardina pilchardus</i> (W., 1872)	Sardine	M (m)	c
Mugiliformes	Atherinidés	<i>Atherina boyeri</i> R., 1810	Athérine	S	TC
	Mugilidés	<i>Mugil cephalus cephalus</i> L., 1758	Muge « cabot »	M (m)	C
		<i>Chelon labrosus</i> (R., 1826)	Muge à grosses lèvres	M (m)	C
		<i>Liza (Liza) ramada</i> (R., 1826)	Muge « calusse »	M (m)	TC
		<i>Liza (Liza) aurata</i> (R., 1810)	Muge doré	M (m)	TC
		<i>Liza (Protomugil) saliens</i> (R., 1810)		M (m)	C
Anguilliformes	Anguillidés	<i>Anguilla anguilla</i> (L., 1758)	Anguille	M (m)	TC
		<i>Conger conger</i> (L., 1758)	Congre	M (m)	A
Pleuronectiformes	Pleuronectidés	<i>Plathychthys flesus</i> (L., 1758)	Flet	M (m)	c
	Soléidés	<i>Solea lascaris</i> (R., 1810)	Sole	M (m)	c
		<i>Solea vulgaris</i> Q., 1806	Sole	M (m)	c
Syngnathiformes	Syngnathidés	<i>Syngnathus abaster</i> R., 1826	Syngnathe	S	TC
		<i>Syngnathus typhile</i> L., 1758	Syngnathe	S	TC
		<i>Hippocampus ramulosus</i> L., 1814	Hippocampe	M (m)	A
		<i>Nerophis ophidion</i> (L., 1758)		M (m)	A
Beloniformes	Belonidés	<i>Belone belone</i> (L., 1751)	Orphie	M (m)	c
Perciformes	Gobiidés	<i>Gobius niger</i> (L., 1758)	Gobie noir	S ?	c
		<i>Pomatoschistus microps</i> (K., 1888)	Gobie	S	TC
		<i>Pomatoschistus minutus</i> (P., 1770)	Gobie	S	TC
	Serranidés	<i>Dicentrarchus labrax</i> (L., 1758)	Loup	M (m)	TC
	Sparidés	<i>Sparus aurata</i> L., 1758	Daurade	M (m)	C
		<i>Diplodus annularis</i> (L., 1758)	Sar	M (m)	C
		<i>Diplodus sargus</i> (L., 1758)	Sar	M (m)	A
		<i>Sarpa salpa</i> (L., 1758)	Saupe	M (m)	A
	Labridés	<i>Symphodus (Crenilabrus) melops</i> (L., 1758)	Labre	M (m)	A
		<i>Symphodus (Crenilabrus) cinereus</i> (B., 1888)	Labre	M (m)	c
	Blenniidés	<i>Blennius pavo</i> R., 1810	Blennie	M (m)	c
Gastérostéiformes	Gastérostéidés	<i>Gasterosteus aculeatus</i>	Epinoche	M (d)	A
Cyprinodontiformes	Poeciliidés	<i>Gambusia affinis</i>	Gambusie	M (d)	A

Comportement : M : migrateur ; m : marin ; S : sédentaire ; d : dulçaquicole.
Fréquence : A : accidentel ; C : commun ; c : peu commun ; TC : très commun.

Fig. 6. — Ichtyofaune — *Ichtyofauna*.

3) Existence d'une parasitofaune de Crustacés (Copépode : *Lerneanthropis karoyeri*, Isopode : *Mothocya epimerica*), d'Acanthocéphales (*Telosenthis molini*), d'Helminthes, Monogènes (*Furnestinia echineis*, *Microcotyle chrysophrii*, *Diplectanum aequans*, *Microcotyle labracis*) et Digènes (*Diropristis inflata*, *Bacciger bacciger*, *Aphalloides coelomicola*, *Paratimonia gobii*), infestant les Athérines, Gobies, Loups, Anguilles, Daurades et Muges. La présence de ces parasites confirme le caractère marin et ouvert du système lagunaire qui constitue cependant un endémioptopie caractéristique pour de nombreux parasites de Poissons marins qui le fréquentent (Maillard, 1976).

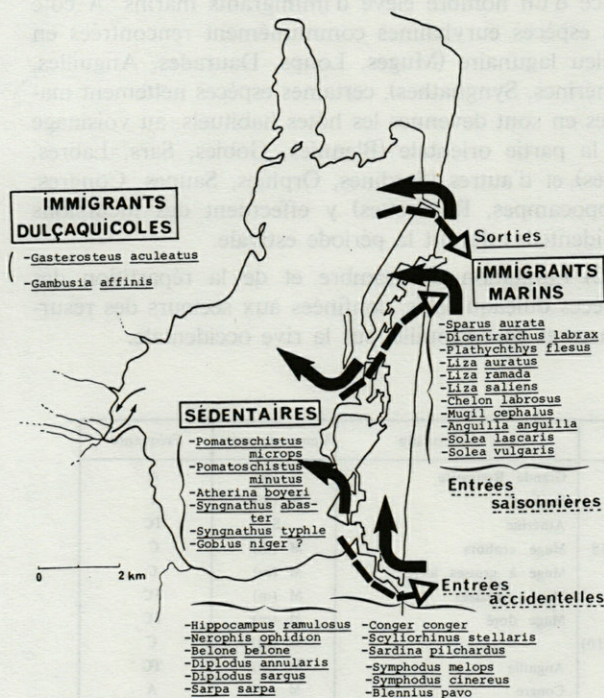


Fig. 7. - Mouvements migratoires des Poissons.
Migratory movements of fish.

CONCLUSION

L'étang de Salses-Leucate a été de 1965 à 1969, profondément modifié par des travaux d'aménagement (ouverture permanente de trois graus et construction, sur son lido, de deux unités touristiques : Port-Leucate et Port-Barcarès). L'augmentation de la salinité et la plus grande stabilité des facteurs physicochimiques plaident en faveur d'une véritable transformation de la lagune en « baie marine intérieure ». Les modifications floristiques et faunistiques se traduisent par une augmentation de la diversité en raison des entrées d'espèces marines, par une limitation de l'aire d'extension des espèces dulçaquicoles à quelques secteurs du bassin S-O et par un appauvrissement de la pêche.

Les conséquences économiques de la nouvelle vocation touristique de l'étang de Salses-Leucate sur la pêche et la conchyliculture sont importantes (Anonyme, 1979). Du point de vue halieutique, on note une diminution importante du rendement de la pêche artisanale (de 100-200 tonnes annuelles entre 1964 et 1971 à 38-49 tonnes en 1976-1979, d'après les affaires maritimes de Port-Vendres). Ces pertes résultent de la réduction de l'effet attractif des eaux à faible salinité sur les juvéniles de Poissons marins, effet qui se limite à la partie S-O du bassin de Salses (résurgences). Elles s'expliquent également par la facilité des échanges avec la mer et par les sorties incontrôlées de Poissons, soit pour des raisons génésiques (période de ponte), soit en relation avec des perturbations météorologiques (vent, chute de température). Ces diverses migrations saisonnières aussi bien que les sorties erratiques peuvent être, depuis peu, limitées et contrôlées par l'installation de barrages à poissons qui ne fonctionnent, depuis 1978, qu'à titre expérimental.

La vocation conchylicole de l'étang s'est traduite par l'implantation d'élevages de Moules et surtout d'Huîtres (*Crassostrea gigas*). La production annuelle s'est élevée, entre 1976 et 1979, à 570-850 tonnes (Affaires maritimes de Port-Vendres). Une surveillance particulière de la pollution bactérienne est nécessaire en raison de la forte anthropisation, surtout estivale, liée au développement des implantations touristiques. Une mise en valeur aquicole a également consisté en un développement de centres de pisciculture, à Font-Extramé (32 ha) et à Font-Dame (500 ha) et concerne les Truites, les Loups et les Daurades.

De nouveaux aménagements sont prévus (Anonyme, 1979), visant à renforcer la protection, à favoriser le développement de l'aquaculture et à améliorer la productivité générale de cet étang.

BIBLIOGRAPHIE

- AGUESSE, P., 1957. La classification des eaux poikilohalines. Sa difficulté en Camargue, nouvelle tentative de classification. *Vie Milieu*, 8 (4) : 341-365.
- ALEEM, A.A., 1952. Données écologiques sur deux espèces de Péridiniens des eaux saumâtres. *Vie Milieu*, 3 (3) : 281-287.
- ALEEM, A.A., 1953. Sur la flore algale de Font-Extramé. *Vie Milieu*, 4 (4) : 743-5.
- Anonyme, 1979. Eléments pour une stratégie de développement. Région Languedoc-Roussillon. Direction régionale équipement, 94 p.
- ARNAUD, P., 1967. Les salinités de l'étang de Salses-Leucate et le régime des eaux souterraines. *Rap. Comm. int. Exp. Mer*, 19 (5) : 837-8.
- ARNAUD, P. et R. RAIMBAULT, 1969. L'étang de Salses-Leucate. Ses principaux caractères physicochimiques et leurs variations (en 1955-56 et 1969-68). *Nantes ISTPM, Thèse Fac. Montpellier*, 78, 98 p.
- AX, P., 1956. Les Turbellariés des étangs côtiers du littoral méditerranéen de la France méridionale. *Vie Milieu*, suppl. 5, 1-215.

- BAUDIÈRE, A., SIMONNEAU, P. et C. VOELCKEL, 1975. Les lagunes de l'étang de Salses. *Colloques Phytosociol.*, 4 : 1-33.
- BRUSLÉ, J. HERVÉ, P. et J. XECH, 1979. Analyse factorielle des correspondances entre les paramètres météorologiques et hydrologiques et les captures de poissons en milieu lagunaire. *Rap. Comm. int. Mer Médit.*, 25/26 (10) : 37-46.
- BUSCAIL, R., 1976. Processus de formation et d'évolution d'un milieu lagunaire et de la zone littorale adjacente. L'étang de Salses-Leucate. *DEA de sédimentologie marine, Toulouse*, 50 p.
- CASANOBE, G., 1963. Contribution à l'étude du régime des pluies en Roussillon. *Ann. climatologiques. Chambre d'Agriculture des Pyrénées-Orientales*, 13-24.
- CASANOBE, G., 1965. Les pluies d'octobre 1965. *Ann. climatologiques. Chambre d'Agriculture des Pyrénées-Orientales*, 17-24.
- CASANOBE, G., 1968. Vents del Rossello. *Ann. climatologiques. Conseil Général des Pyrénées-Orientales*, N-29.
- CHEVALIER, A., 1917. L'étang de Berre. *Ann. Inst. Oceanogr. Monaco*, 7 (4) : 1-90.
- FELDMANN, G., 1953. La végétation de l'étang de Salses. *Vie Milieu*, 4 (4) : 685-700.
- GOT, H., 1965. Contribution à l'étude géologique et hydrologique de la région de Feuilla Fitou (Corbières) et de la Salanque (Roussillon). T. 1 : 123-134, T. 2 : carte géologique. *Thèse 3^e cycle*.
- GOURRET, P., 1907. Topographie zoologie des étangs de Caronte, de Labillou, de Berre et de Bolmon. *Ann. Mus. Hist. Nat. Marseille*, 11, 166 p.
- GOURRET, P., 1897. Les étangs saumâtres du Midi de la France et leurs pêcheries. *Ann. Mus. Hist. Nat. Marseille, Zool.*, 5 (1) : 1-386.
- HARTMANN, G., 1954. Ostracodes des étangs méditerranéens. *Vie Milieu*, 4 (4) : 707-712.
- HERVÉ, P., 1978. Ichthyofaunes comparées de deux étangs littoraux du Roussillon : Canet-Saint-Nazaire et Salses-Leucate. Ecologie générale et Biologie de diverses espèces de Poissons. *Thèse 3^e cycle, Université Paris VI*, 253 p.
- HERVÉ, P. et J. BRUSLÉ, 1979. Les échanges migratoires de poissons entre les étangs littoraux et la mer sur la côte catalane française. *Rap. Comm. int. Mer Médit.*, 25/26 (10) : 31-33.
- KIENER, A. et G. PETIT, 1968. Contribution à l'étude écologique et biologique de la résurgence de Font-Extramèr et de quelques sources vauclusiennes dans la région de Salses. *Vie Milieu*, 19 (2C) : 241-85.
- LASSERRE, G., 1976. Dynamique des populations ichthyologiques lagunaires. Application à *Sparus aurata* L. *Thèse Etat Sciences Nat. Université de Montpellier C.N.R.S., A.O.*, 12754, 306 p.
- LE CALVEZ J. et Y. LE CALVEZ, 1951. Contribution à l'étude des Foraminifères des eaux saumâtres. I. Etangs de Canet et de Salses. *Vie Milieu*, 2 (2) : 148-150.
- LEVY, A., 1963. Sédimentologie et étude de la microfaune du littoral et des étangs côtiers du Cap Racou à Port-la-Nouvelle (Roussillon). *Thèse de spécialité, Paris*, 1-138.
- LEVY, A., 1970. Contribution à l'étude des milieux margino-littoraux (Golfe du Lion) : Influence des facteurs hydrologiques et sédimentologiques sur les peuplements microfaunistiques (Foraminifères). *Thèse Doct. Etat, Paris*, 1-412.
- MAILLARD, Cl., 1976. Distomatoses de poissons en milieu lagunaire. *Thèse doc. Nat. Montpellier, A.O. 12304*, 383 p.
- MARS, P., 1952. Contribution à l'étude biologique des étangs méditerranéens : faune malacologique de l'étang de Salses. *Vie Milieu*, 3 (2) : 148-150.
- MARS, P., 1961. Recherches sur quelques étangs du littoral méditerranéen français et sur leurs faunes malacologiques. *Thèse Doct. Etat Paris*, 1-270.
- MARS, P., 1966. Recherches sur quelques étangs du littoral méditerranéen français et sur leurs faunes malacologiques. *Vie Milieu, Suppl.* 20, 1-359.
- MARTIN, R., 1978. Evolution holocène et actuelle des conditions de sédimentation dans le milieu lagunaire de Salses-Leucate. *Thèse Doct. 3^e cycle sédimentologie. Perpignan*, 210 p.
- MATHIAS, P., 1954. L'étang de Thau. *Rap. et P.V. C.I.E.S.M.*, 12, 167-76.
- MONOD, T., 1973. Contribution à l'établissement d'une classification fonctionnelle des engins de pêche. *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat.*, 3^e sér., 156, 205-231.
- OLIVER, G., 1970. Observations sur quelques poissons des eaux douces et saumâtres des Pyrénées-Orientales. *Vie Milieu*, 21 (1C) : 199-206.
- PARIS, J. et J.P. QUIGNARD, 1971. La faune ichthyologique des étangs languedociens de Sète à Carnon (Ecologie Ethologie). *Vie Milieu, suppl.* 22, 301-27.
- PETIT, G., 1950. Deux stations de *Gammarus pungen* M.E. dans les Pyrénées-Orientales, *Vie Milieu*, 1 (4) : 477.
- PETIT, G. et P. RULLIER, 1956. Encore *Mercierella enigmatica* dans les eaux saumâtres du Roussillon et du Languedoc. *Vie Milieu*, 7 (1) : 27-37.
- RINGUELET, R., 1974. Les étangs du littoral languedocien. Délégué régional à l'environnement. Ministère qualité de la vie, 94 p.
- SALVAYRE, H., 1974. Contribution à l'étude des origines des résurgences côtières de Font-Extramèr - Font Dame (Massif des Corbières - P.O. France). *Mem. Docum.*, 15, phénomènes karstiques II, 249-67.
- SALVAYRE, H., 1977. Spéléologie et hydrogéologie des massifs calcaires des Pyrénées-Orientales. *Revue Conflent*, 86-87-90, 249 p.
- STOCK, J.P. et coll., 1968. La répartition de Gammaridae dans quelques étangs du nord de Banyuls-sur-Mer. *Uitg. Zool. Mus. Univ. Amsterdam*.
- VOELCKEL, C., 1977. Contribution à l'étude écologique des aires culicidogènes du complexe lagunaire de Saint-Nazaire (Roussillon). *Thèses Doct. Etat. Montpellier, U.S.T.L.*, 298 p.

LES MICROMAMMIFÈRES DANS LE DÉPARTEMENT DES PYRÉNÉES-ORIENTALES

Essai de répartition altitudinale en liaison avec les étages de végétation

Roger FONS⁽¹⁾, Roland LIBOIS⁽²⁾
et Marie-Charlotte SAINT GIRONS⁽³⁾

(1) Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer

(2) Institut Van Beneden, Liège (Belgique)*

(3) Laboratoire d'Evolution des Etres organisés, 105, bd Raspail, 75006 Paris

MICROMAMMIFÈRES
RÉPARTITION ALTITUDINALE
ÉTAGES DE VÉGÉTATION

RÉSUMÉ. — Dans le département des Pyrénées-Orientales, la répartition des petits Mammifères ainsi que les densités relatives des différentes espèces, sont liées au paysage : végétation palustre de la Côte, cultures de la plaine, domaine méditerranéen, forêts de l'étage montagnard et subalpin, prairie d'altitude. En dernier ressort, c'est la topographie qui est responsable de l'imbrication des biocénoses et en particulier de l'orientation des trois principales vallées, qui par le jeu de la soulane et de l'ombrée, conduisent en haute altitude les espèces méditerranéennes, tandis que les espèces montagnardes descendent assez bas. Dans la région étudiée, les étages subalpins et montagnards sont caractérisés par l'absence de Crocidurinae, la présence de *Sorex « araneus »*, *Sorex minutus*, *Microtus arvalis*, *Arvicola terrestris* et *Clethrionomys glareolus*. L'étage méditerranéen est caractérisé par l'absence de *Sorex* et la présence de *Pitymys duodecimcostatus* et *Mus spretus*. *Crocidura russula*, *C. suaveolens* et *Suncus etruscus* apparaissent en nombre, mais leur présence ne caractérise pas le biome méditerranéen. L'étage subméditerranéen (zone de transition) est le plus riche en espèces puisqu'il englobe les éléments des étages inférieurs montant à la soulane et supérieurs descendant à l'ombrée.

MICROMAMMALS
ALTITUDINAL DISTRIBUTION
VEGETATION LEVELS

ABSTRACT. — In the Pyrénées-Orientales, distribution of small mammals and relative densities of the different species are governed by the landscape : coastal and brackish water vegetation, agricultural areas in the Roussillon plain, mediterranean land vegetation, forests of lower mountain and subalpine levels, alpine pastures. Finally topography plays its role in the linkage of biocenoses and in particular by the orientation of the three main valleys with the resulting distribution of solar impact : mediterranean species attaining relatively high altitudes in warm sites paralleled by mountain species descending fairly low on shady slopes. In the area studied, the subalpine and low mountain levels are characterized by the absence of Crocidurinae, and the presence of *Sorex « araneus »*, *Sorex minutus*, *Microtus arvalis*, *Arvicola terrestris* and *Clethrionomys glareolus*. The mediterranean level is characterized by the absence of *Sorex* and the presence of *Pitymys duodecimcostatus* and *Mus spretus*. *Crocidura russula*, *C. suaveolens* and *Suncus etruscus* occur in considerable numbers, but their presence is not typical of the mediterranean biome. The submediterranean level (transition zone) is the richest in terms of species number, as it comprises the zone of faunal overlap according to local solar impact.

* Cet auteur a bénéficié d'un crédit du F.N.R.S. (Réf. : V3/5 MB 2870E) pour effectuer une partie du travail de terrain.

INTRODUCTION

Le département des Pyrénées-Orientales, le plus méridional de France, possède un relief très accentué et, de ce fait, les formations végétales s'y succèdent de l'étage méditerranéen à l'étage alpin sur moins de 50 km à vol d'oiseau, entre la côte et le sommet du Canigou (2 785 m). Les isothermes et les isohyètes dessinent les contours des massifs et les contrastes entre les versants exposés au sud (soulane) et ceux exposés au nord (ombrée) sont particulièrement nets tant du point de vue climatique que du point de vue botanique (Carte de la Végétation au 1/250 000^e, feuille de Perpignan Gaus-sens, 1973). Les vallées principales (Tech, Têt et Agly) sont orientées de l'ouest à l'est.

La composition et le mode de vie de la faune des petits Mammifères y sont assez mal connus. En dehors d'une faune ancienne et dépassée (Companyo, 1863), il n'existe pas de travail d'ensemble concernant les Mammifères de ce département. Certains articles ponctuels ont toutefois été publiés (Saint Girons, 1957 et 1958; Van Bree, 1960 et 1961; Saint Girons et Van Bree, 1964; Saint Girons et Fons, 1976, Fons, 1976; Herrens-chmidt, 1978). Ils concernent soit le massif du Carlit, soit la région des Albères y compris la forêt de la Massane. Aucune tentative de synthèse n'a encore été faite.

Le cadre géographique fourni par la plaine du Roussillon et ses bordures montagneuses (Corbières, Albères, Fenouillèdes, Massifs du Canigou et du Carlit) correspond sensiblement aux limites administratives du département. Nous ne les avons pas outrepassées dans ce travail, sauf vers l'ouest, en Andorre et en territoire espagnol, afin de compléter notre étude. Nous nous sommes attachés à considérer les populations de Mammifères en liaison avec l'altitude et l'orientation des versants dans un pays où les changements de biomes sont rapides et souvent se télescopent en raison de la direction ouest-est des vallées, créant ainsi des phénomènes de soulane et d'ombrée.

MÉTHODES ET TECHNIQUES

Les méthodes d'échantillonnage et d'observation dépendent des conditions du milieu. Elles sont essentiellement constituées par des piégeages et des analyses de pelotes de réjection de Rapaces : peu d'observations directes ont été faites.

En ce qui concerne les piégeages, nous avons surtout cherché à récolter le plus grand nombre possible de données qualitatives et n'avons pas, ou peu, tenu compte des densités relatives dans les différents milieux. Plusieurs types de pièges ont été utilisés : tapettes, pièges I.N.R.A., Sherman, pièges grillagés, boîtes enterrées

pour les très petits Insectivores. Les piégeages ont surtout été faits en montagne où l'absence de pelotes de réjection de Chouettes Effraies, *Tyto alba* (Scop) ne permet pas d'utiliser les méthodes classiques d'analyses du régime de cet Oiseau.

En revanche, sans être nombreuses en plaine et dans les collines, les Effraies y nichent régulièrement. Nous avons pu disposer de lots de pelotes nombreux et bien répartis. Au-dessus de 1 000 m environ d'altitude, les Effraies ne nichent plus mais quelques lots de pelotes de Faucons Crécerelles, *Falco tinnunculus* L. ont pu être analysés. Dans quelques localités, nous avons à la fois des résultats de piégeage et d'analyse de pelotes.

Nous nous sommes bornés aux données concernant les Micromammifères et y avons ajouté celles relatives au hérisson. Nos observations de Mammifères de taille plus importante (petits Carnivores, Ecureuils) sont encore fragmentaires et n'apporteraient rien, à notre avis, au travail présenté ici; ils feront l'objet d'une publication ultérieure. Quant au Chauve-Souris, elles sont exceptionnelles dans les pelotes d'Effraies et nous ne les avons pas systématiquement capturées. Leurs populations sont en effet particulièrement fragiles et menacées. Nous n'avons donc tenu compte que des données récentes de la bibliographie (postérieure à 1970) et de nos propres observations. Dans ce dernier cas, nous ne donnons pas la localisation précise des stations pour éviter autant que possible le pillage des gîtes où ces espèces peuvent encore être rencontrées.

RÉSULTATS

L'ensemble des résultats obtenus figure dans le tableau I. Chaque numéro correspond à une station soit de piégeage, soit de récolte de pelotes (Effraie et Crécerelle). La figure 1 permet de localiser ces différentes stations.

Erinaceus europaeus Linnaeus, 1758, Le Hérisson

Il existe dans toute la plaine du Roussillon (Fig. 2). On le rencontre fréquemment écrasé sur les routes et nous n'avons fait figurer ici que les observations personnelles des dernières années. Il est bien évident qu'il est présent dans un nombre de localités nettement plus élevé.

Une seconde espèce de Hérisson a été trouvée dans la région de Banyuls. Il s'agit du Hérisson d'Afrique du Nord, *Erinaceus algirus* Lereboullet, 1840. Un peu plus clair et plus petit que le Hérisson commun, il en diffère également par quelques traits de sa morphologie crânienne. On l'a signalé çà et là sur les côtes méditerranéennes d'Espagne et de France (Siepi, 1909). L'examen de plusieurs Hérissons capturés sur la Côte-Vermeille ne nous a révélé qu'un seul exemplaire typique de l'espèce

List of species observed at the different stations in the eastern Pyrenees and the border areas (direct observation, trapping and analysis of owl pellets).

1	: Alp (Espagne), 1170 m	11	: Brouilla, 38 m	21	: Corneilla-de-Conflent, 510 m	31	: Isobol (Espagne), 1040 m	41	: Oms, 500 m	51	: La Preste 1100 m	61	: Saint-André, 32 m	71	: Ur, 1230 m
2	: Argeles-sur-Mer, 6 m	12	: Caldéas, 1170 m	22	: Corsavy, 750 m	32	: La-Tour-de-France, 84 m	42	: Onzes, 1190 m	52	: Rabouillet, 660 m	62	: Saint-Cyprien, 5 m	72	: Villefranche-de-Conflent, 450 m
3	: Ayguatobia, 1365 m	13	: Canet, 2 m	23	: Elne, 23 m	33	: Livia (Espagne), 1200 m	43	: Pas de la Case, 2100 m	53	: Riou (Espagne), 1180 m	63	: Saint-Feliu-d'Avall, 60 m	73	: Villeneuve-les-Escalades, 1400 m
4	: Baillestavy, 585 m	14	: Canigou, 2000 m	24	: Envalira (Andorre), 2250 m	34	: La Massane, 650 m	44	: Le Perthus, 280 m	54	: Salses, 8 m	64	: Saint-Genis-des-Fontaines, 52 m		
5	: Banyuls-sur-Mer, 1 m	15	: Carença, 2785 m	25	: Espira-de-l'Agly, 28 m	35	: Millas, 94 m	45	: Pezilla-de-la-Rivière, 40 m	55	: Samsa, 1488 m	65	: Saint-Laurent-de-Cerdans, 675 m		
6	: Le Barcarès, 3 m	16	: Cèrère, 25 m (moyenne)	26	: Estavar, 1200 m	36	: Millères (col), 1350	46	: Planes, 1550 m	56	: Serdinya, 510 m	66	: Saint-Martin, 400 m		
7	: Bor (Espagne), 1100 m	17	: Cérét, 171 m	27	: Fontargente, 2300 m	37	: Montbolo, 576 m	47	: Porte, 1640 m	57	: Sirach, 440 m	67	: Saint-Nazaire, 16 m		
8	: Les Bouillouses, 2000 m	18	: Claira, 10 m	28	: Formiguères, 1500 m	38	: Montferrer, 830 m	48	: Port-Vendres, 1 m	58	: Sorède, 52 m	68	: Saint-Paul-de-Fenouillet, 264 m		
9	: Bourg-Madame, 1130 m	19	: Collioure, 2 m	29	: Guils (Espagne) 1210 m	39	: Mont-Louis, 1600 m	49	: Prades, 348 m	59	: Sournia, 500 m	69	: Saint-Pierre-del-Forcats, 1625 m		
10	: Brangoly, 1460 m	20	: Corbère, 245 m.	30	: Ille-sur-Têt, 149 m	40	: Mosset, 650 m	50	: Prats-de-Mollo, 736 m	60	: Super-Bolquère, 1600 m	70	: Thuir, 93 m		

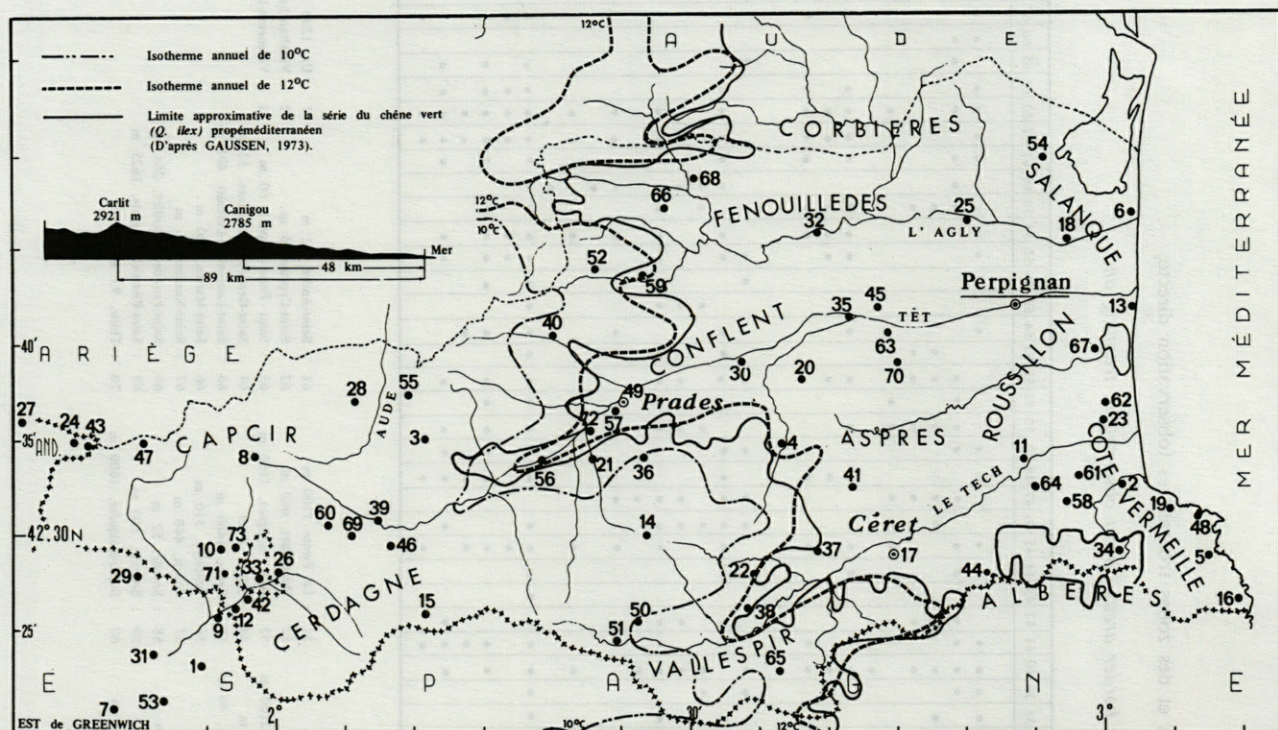


Fig. 1. — Carte des Pyrénées-Orientales indiquant quelques traits de la végétation, du climat et les stations d'observation.
Map of the eastern Pyrenees with indications on vegetation, climate and observation points.

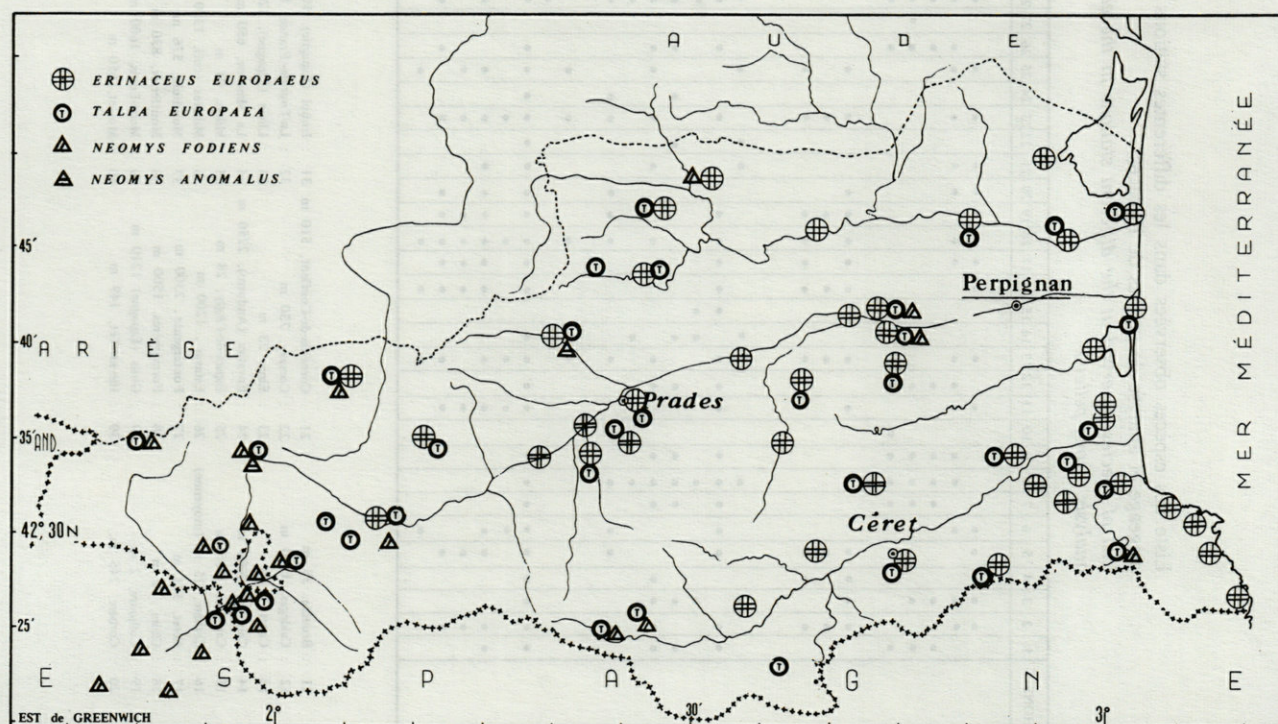


Fig. 2. — Répartition du Hérisson commun, de la Taupe, de la Crossope commune et de la Crossope de Miller.
Distribution of Common hedgehog, Mole, water shrew and Miller's water shrew.

d'Afrique du Nord, capturé dans un jardin de Banyuls. Or cet exemplaire avait été importé (Saint Girons, 1969). Dans l'état actuel de nos connaissances, on ne saurait donc retenir cette espèce dans la faune des Pyrénées-Orientales.

Talpa europaea Linnaeus, 1758, la Taupe

Sa présence a été maintes fois constatée (Fig. 2). Les sols minces, caillouteux, des collines méditerranéennes ne lui sont guère favorables, mais elle est fréquente dans les régions cultivées de la plaine, le long de la côte et dans les vallées. On la trouve également en altitude. Des observations ont été faites dans la hêtraie de la Massane (Herrenschmidt, 1978) de même que dans le massif du Carlit : Porté (Miller, 1912), les Bouillouses, Formiguère. Les Rapaces nocturnes ne la capturent pas souvent ce qui limite les points d'observations.

Galemys pyrenaicus (Geoffroy, 1811)

Le Desman appartient également à la faune du département. Nous ne l'y avons jamais observé mais l'espèce a été signalée par Companyo (1863) en provenance de Saint-Laurent-de-Cerdans et Richard (1976) la cite de la forêt de Boucheville, le voisinage de Rabouillet, Nohèdes (entre Conat et Urbanyat), Quéra, le voisinage de Serralongue, de Bourg-Madame et la source du Sègre.

L'auteur insiste sur la localisation du Desman à une altitude supérieure à 450 m, un animal trouvé au Boulou étant « certainement égaré par une crue » (Delamare Deboutteville, 1957 in Richard 1976).

Sorex « araneus » Linnaeus, 1758, La Musaraigne carlelet; *Sorex minutus* Linnaeus, 1766, La Musaraigne pygmée

La Musaraigne carlelet est le micro-insectivore le plus fréquent dans les régions montagneuses bien arrosées (Fig. 3). L'espèce n'a jamais été rencontrée dans la plaine du Roussillon, pas plus que sur les premières pentes des Corbières et des Albères. Sa limite altitudinale inférieure est située un peu au-dessus de 500 m dans la région et son absence caractérise le biome méditerranéen (Fayard et Erome, 1977). S'agit-il de *Sorex araneus* et non de *Sorex coronatus*, ainsi que l'ont montré des analyses chromosomiques ou ostéologiques d'animaux provenant de localités d'altitude : Estavar, Ur, Ville-neuve, Onzes, les Bouillouses, Porté Puymorens ? En revanche, *Sorex coronatus* existe au col du Portet d'Aspet (Hausser *et al.*, 1975; Meylan et Hausser, 1978). S'agit-il de populations qui ne diffèrent que par des fusions de type Robertsonien ? L'étude, en cours, de la totalité de la collection des *Sorex* provenant des captures ou de l'analyse des pelotes, effectuée par M.J. Lopez (Barcelona) devrait permettre de déterminer l'appartenance spécifique de ces animaux dans les différentes

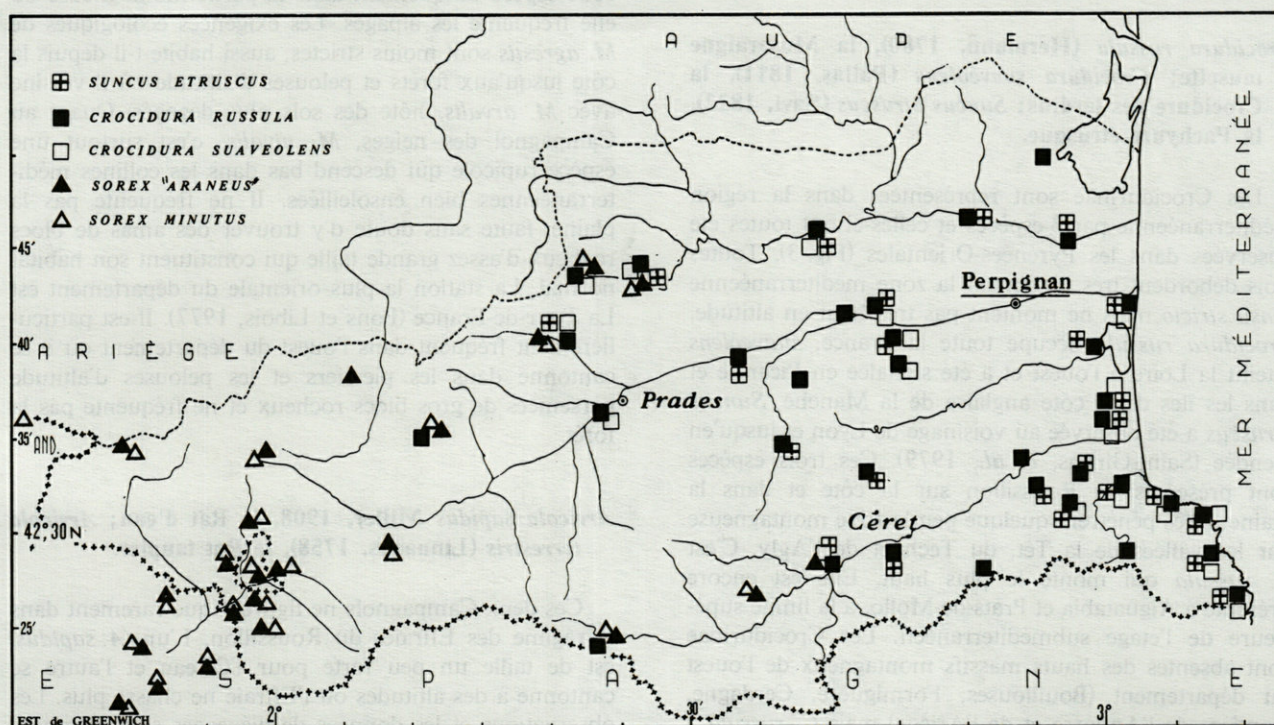


Fig. 3. — Répartition de la Musaraigne carlelet, de la Musaraigne pygmée et des trois Crocidurinae (*C. russula*, *C. suaveolens* et *S. etruscus*).

Distribution of Common shrew, Lesser shrew and of three Crocidurinae (*C. russula*, *C. suaveolens* and *S. etruscus*).

stations. Notons toutefois avec Hausser (1978) que *S. araneus* n'a été trouvée en France, au-dessous de 1 000 m que dans le nord de la France.

La Musaraigne pygmée, *Sorex minutus*, est un peu moins fréquente que l'espèce précédente. Elle est cantonnée aux biotopes humides et son aire de répartition recouvre sensiblement celle de la Musaraigne carrelet (Fig. 3).

***Neomys fodiens* (Pennant, 1771), la Crossope; *Neomys anomalus* Cabrera, 1907, la Crossope de Miller**

Ces deux insectivores sont fréquents en montagne où les cours d'eau permanents sont nombreux ainsi que dans les vallées bien arrosées. Ce sont des animaux semi-aquatiques mais on peut aussi les rencontrer assez loin des cours d'eau, dans les zones humides. Les Rapaces nocturnes en capturent peu et leur répartition est surtout connue par le piégeage. *Neomys fodiens* atteint la mer en Provence (Orsini, 1978). Sa trouvaille à Saint-Feliu-d'Avall montre qu'elle est également présente dans la plaine cultivée du Roussillon (Fig. 2).

N. anomalus a été signalée au Carlit par Miller (1912). L'analyse de pelotes de réjection d'Effraies a montré sa présence à Mosset (altitude = 650 m). C'est une espèce qui n'a été trouvée en France que dans des régions fraîches, le plus souvent en altitude (Pyrénées, Alpes, Massif Central, Ardennes) et dont la répartition exacte est encore mal connue.

***Crocidura russula* (Hermann, 1780), la Musaraigne musette; *Crocidura suaveolens* (Pallas, 1811), la Crocidure des jardins; *Suncus etruscus* (Savi, 1822), la Pachyure étrusque.**

Les Crocidurinae sont représentées dans la région méditerranéenne par 3 espèces et celles-ci ont toutes été observées dans les Pyrénées-Orientales (Fig. 3). Toutes trois débordent très largement la zone méditerranéenne *sensu stricto* mais ne montent pas très haut en altitude. *Crocidura russula* occupe toute la France, *suaveolens* atteint la Loire à l'ouest et a été signalée en Picardie et dans les îles de la côte anglaise de la Manche, *Suncus etruscus* a été observée au voisinage de Lyon et jusqu'en Vendée (Saint-Girons, *et al.*, 1979). Ces trois espèces sont présentes en Roussillon sur la côte et dans la plaine. Elles pénètrent quelque peu la zone montagneuse par les vallées de la Têt, du Tech et de l'Agly. C'est *C. russula* qui monte le plus haut. Elle est encore présente à Aiguatobia et Prats-de-Mollo, à la limite supérieure de l'étage subméditerranéen. Les Crocidurinae sont absentes des hauts massifs montagneux de l'ouest du département (Bouillouses, Formiguère, Cerdagne, frontière de l'Andorre et de l'Ariège) mais *C. russula* a été capturée en forêt de la Massane (altitude = 630 m) (Beaucournu et Rault, 1962), à l'étage montagnard, dans l'est du département.

RONGEURS

***Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780), le Campagnol roussâtre.**

C'est un rongeur lié à la présence d'arbres avec strates arbustive et herbacée. Les forêts méditerranéennes sèches de Chênes verts et de Chêne-liège ne lui sont pas favorables et on ne le rencontre pas non plus dans les champs cultivés et les vignes. Il est donc absent de la zone côtière (Fig. 4) et ne paraît que sur les pentes boisées des Pyrénées. La capture la plus orientale a été effectuée dans la partie supérieure de la hêtraie de la Massane, à l'étage montagnard par conséquent.

***Microtus arvalis* (Pallas, 1779), le Campagnol des champs; *Microtus agrestis* (Linnaeus, 1761), le Campagnol agreste; *Microtus nivalis* (Martins, 1842), le Campagnol des neiges**

Les Campagnols du genre *Microtus* constituent l'essentiel du régime des Rapaces nocturnes en Europe occidentale, en particulier *Microtus arvalis* (Chaline *et al.*, 1974; Le Louarn et Saint Girons, 1977). Leur répartition est de ce fait assez bien connue. Le Campagnol des champs est absent de la moitié orientale du département (Fig. 5). Son absence est caractéristique du biome méditerranéen (Saint Girons et Vesco, 1974; Fayard et Erome, 1977). On ne s'étonnera donc pas de trouver cette espèce uniquement dans la partie montagneuse où elle fréquente les alpages. Les exigences écologiques de *M. agrestis* sont moins strictes, aussi habite-t-il depuis la côte jusqu'aux forêts et pelouses d'altitude où il voisine avec *M. arvalis*, hôte des sols plus dégagés. Quant au Campagnol des neiges, *M. nivalis*, c'est surtout une espèce rupicole qui descend bas dans les collines méditerranéennes bien ensoleillées. Il ne fréquente pas la plaine, faute sans doute d'y trouver des amas de blocs rocheux d'assez grande taille qui constituent son habitat normal. La station la plus orientale du département est La Tour-de-France (Fons et Libois, 1977). Il est particulièrement fréquent dans l'ouest du département où il se cantonne dans les pierriers et les pelouses d'altitude parsemées de gros blocs rocheux et ne fréquente pas la forêt.

***Arvicola sapidus* Miller, 1908, le Rat d'eau; *Arvicola terrestris* (Linnaeus, 1758), le Rat taupier.**

Ces deux Campagnols ne figurent que rarement dans le régime des Effraies du Roussillon. L'un (*A. sapidus*) est de taille un peu forte pour l'Oiseau et l'autre se cantonne à des altitudes où l'Effraie ne chasse plus. Les observations et les données de piégeages sont fragmentaires mais suffisantes toutefois pour montrer que *A. sapidus* occupe dans le département l'ensemble du réseau hydrographique depuis le lac des Bouillouses à

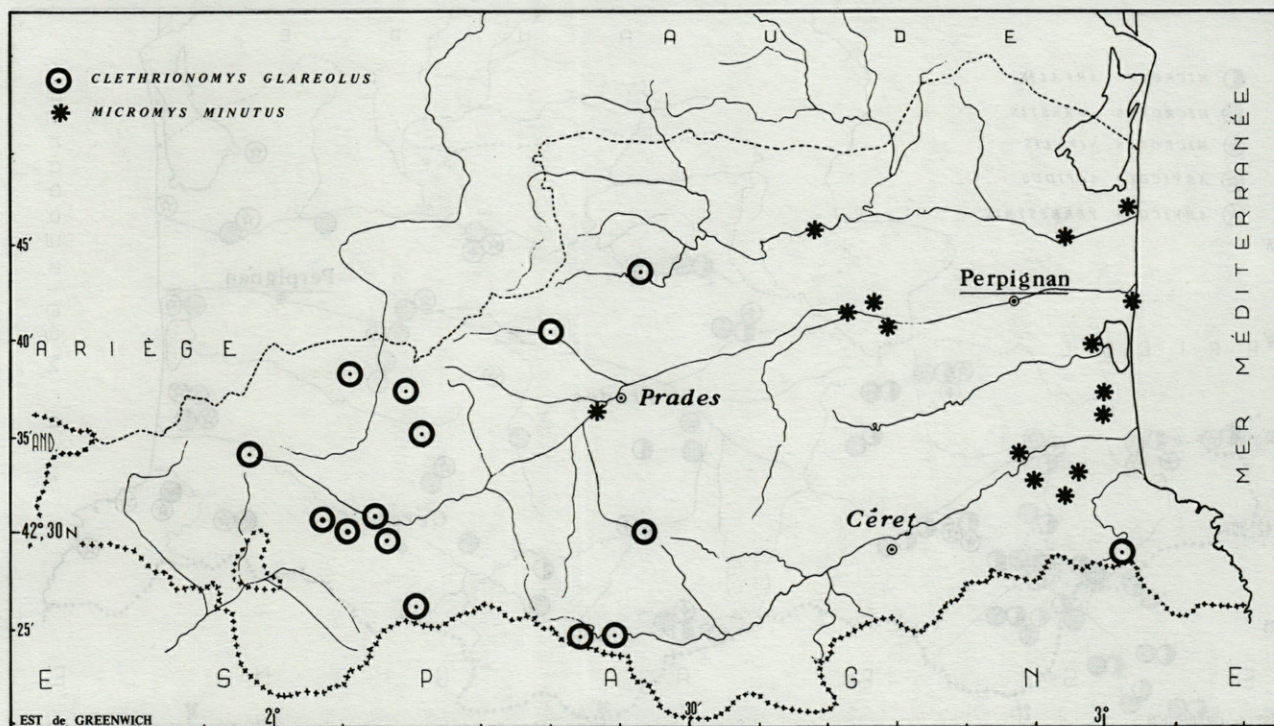


Fig. 4. - Répartition du Campagnol roussâtre et du Rat des Moissons.
Distribution of the Bank vole and the Harvest mouse.

2 000 m jusqu'à Banyuls (Fig. 5). Quant au Rat taupier, il est représenté dans les Pyrénées par une sous-espèce endémique, très largement répandue à l'ouest jusque dans les clairières de la forêt landaise mais qui se cantonne à l'est dans les hautes altitudes et n'atteint pas la plaine. Un animal capturé à Superbolquère et déposé au Musée Zoologique d'Amsterdam atteste que l'espèce est présente en Cerdagne.

***Pitymys duodecimcostatus* (de Sélys-Longchamps, 1839), le Campagnol souterrain de Provence; *Pitymys pyrenaicus* (de Sélys-Longchamps, 1847), le Campagnol souterrain des Pyrénées.**

Deux espèces de Campagnols souterrains ont été reconnues. L'une, celle de Provence, occupe la plaine et les vallées. Elle est particulièrement bien représentée dans la zone horticole (Elne, Corneilla-del-Vercol) où cette espèce représente près du 1/4 du régime des Efficaces. Le Campagnol souterrain des Pyrénées se retrouve dans la zone montagneuse de l'ouest où de petites populations, apparemment très localisées, vivent en clairières (Fig. 6).

***Apodemus* sp. le Mulot**

Le Mulot est très répandu dans tout le département, depuis la côte jusqu'à la forêt d'altitude du Massif du Carlit (Fig. 7). Il atteint la limite supérieure des bois mais ne la dépasse guère car il ne fréquente pas les pelouses

découvertes. Il en existe deux espèces en France : *Apodemus sylvaticus*, le Mulot gris, et *A. flavicollis*, le Mulot à collier fauve (Le Louarn et Saint Girons, 1977). Ces espèces sont difficiles à distinguer d'après les restes crâniens extraits des pelotes de Rapaces et même les piègées ne permettent pas toujours une détermination sans équivoque. Des critères biochimiques de différenciation ont été mis au point (Engel *et al.*, 1973). Toutefois, de nombreuses analyses sont indispensables et il faudra attendre sans doute quelque temps avant d'avoir une idée très précise de la répartition dans les Pyrénées-Orientales d'*A. flavicollis*. Ce dernier, plus grand que le Mulot gris est plus typiquement forestier. Il pourrait habiter les forêts d'altitude, mais certainement pas la plaine dénudée. L'un de nous pensait l'avoir trouvé dans la hêtraie de la Massane (Saint Girons, 1957) mais de nouvelles recherches semblent indiquer qu'il s'agit en l'occurrence de la sous-espèce méditerranéenne du Mulot gris, *A. sylvaticus callipides*, elle-même de fortes dimensions (Herrenschmidt, 1978).

***Micromys minutus* (Pallas, 1771), le Rat des moissons**

C'est un habitant des roselières. On le trouve donc dans tous les lots de pelotes récoltées dans les régions humides : étangs côtiers, fonds de vallées. Lorsque les marais sont asséchés, les Rats des moissons colonisent les cultures de céréales. Ils ne montent pas très haut en montagne et ne se rencontrent pas dans la partie occidentale du département (Fig. 4).

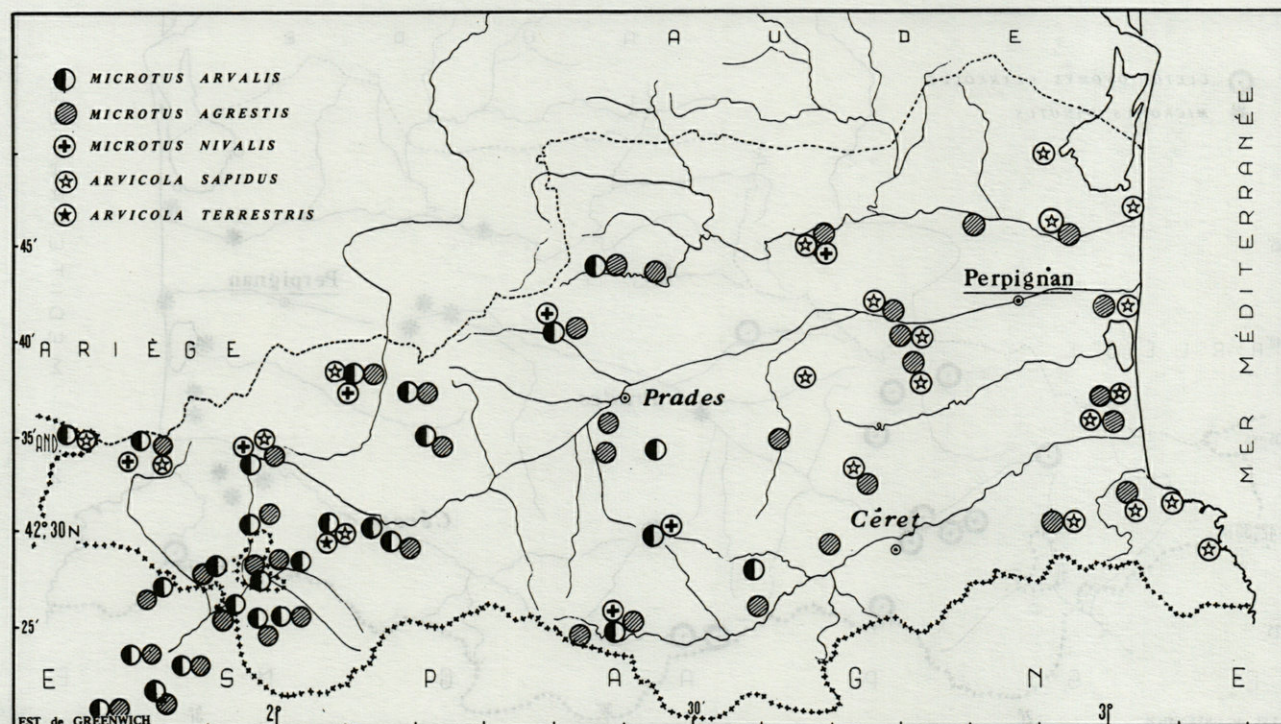


Fig. 5. — Répartition des espèces des genres *Microtus* et *Arvicola*.
Distribution of the species of *Microtus* and *Arvicola*.

Mus sp., la Souris et *Rattus* sp., le Rat

Les Souris méditerranéennes appartiennent à deux espèces; *Mus musculus* Linnaeus, 1758, la Souris domestique et *Mus spretus* Lataste, 1883, la Souris sauvage. Certains caractères morphologiques nets permettent de les différencier sur le vivant. L'espèce sauvage est de taille un peu plus faible et surtout possède une queue proportionnellement plus courte. Les caractères crâniens sont moins évidents (légères différences dans le dessin de l'encoche de l'incisive supérieure, petite taille). Des travaux effectués à Montpellier (Britton *et al.*, 1976; Britton et Thaler, 1978; Bonhomme *et al.*, 1978) montrent qu'il s'agit bien de deux espèces. Le problème est d'autant plus complexe que la Souris domestique est représentée à l'extérieur des habitations, en région méditerranéenne, par une sous-espèce sauvage, *M. musculus brevisrostris*, qui mène une vie comparable à celle du Mulot. Des exemplaires de *M. spretus* ont été trouvés dans des piégeages de la région de Banyuls (Saint Girons, 1957) et Fons (inédit). Nous en avons déterminé d'autres dans les lots de pelotes d'Effraies en plaine (Tab. I).

Le problème du Rat est plus simple. Il existe également deux espèces: *Rattus norvegicus* (Berkenhout, 1769), le Surmulot ou Rat brun et *R. rattus* (Linnaeus, 1758), le Rat noir. Le premier est cantonné aux zones

humides et demeure plus ou moins commensal de l'homme, tandis que le second mène volontiers une vie sauvage et supporte mieux la sécheresse. Il est relativement abondant en plaine et sur les collines.

Glis glis (Linnaeus, 1766), le Loir et *Eliomys quercinus* (Linnaeus, 1766), le Léro

Les Gliridae sont représentés par le Loir et le Léro. L'un et l'autre fréquentent volontiers les constructions mais vivent le plus souvent en pleine nature, le Loir étant plus lié à la présence des arbres tandis que le Léro est nettement plus rupicole. Ces deux espèces sont assez rarement capturées par les Effraies et les données de ce travail proviennent d'observations et de piégeages. Il est certain que ces deux espèces existent en dehors des points indiqués figure 6. Le Loir monte moins haut en montagne que le Léro.

Il existe en France une troisième espèce de Gliridae, le Muscardin, *Muscardinus avellanarius* (Linnaeus, 1758). Il n'a jamais été observé en Roussillon. Cheylan et Bergier (1979) ne l'ont pas non plus trouvé en Camargue mais Orsini (1979) le signale comme habitant de la chênaie méditerranéenne (Chêne vert et Chêne kermès) et l'a trouvé dans des pelotes de réjection en provenance du Var. Sa présence est donc à rechercher en Roussillon.

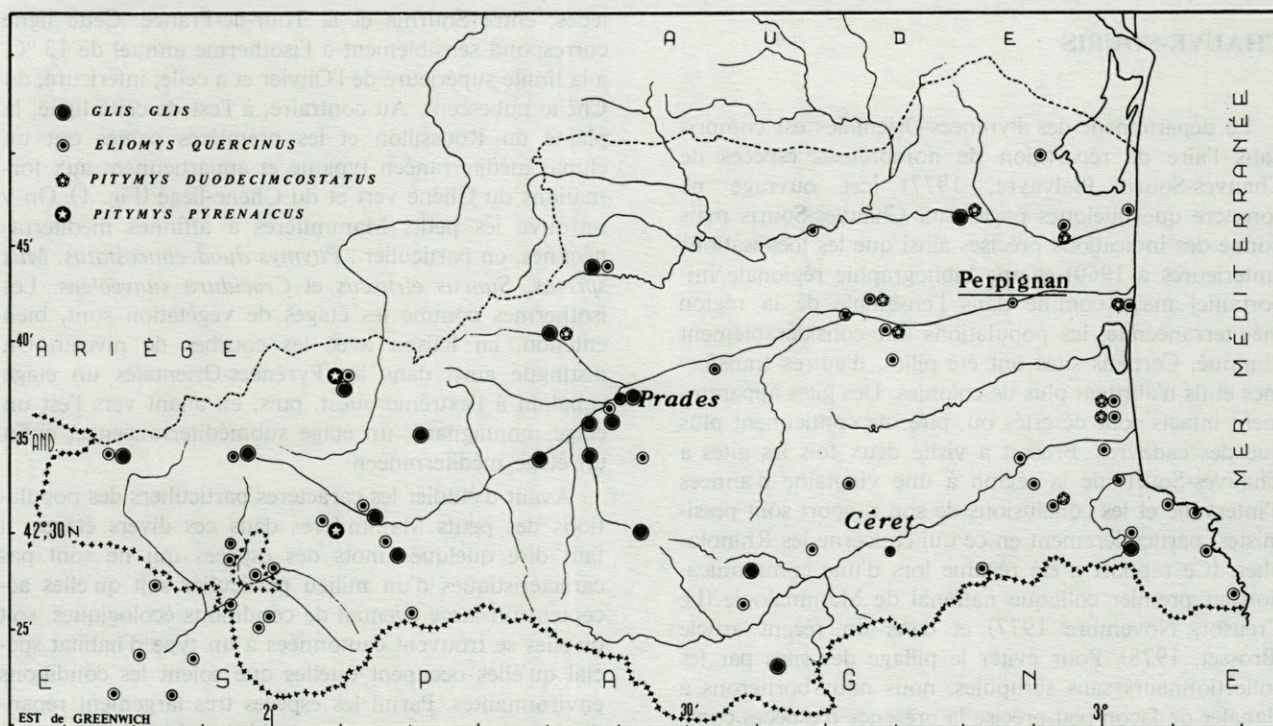


Fig. 6. — Répartition des deux Campagnols souterrains et des Gliridae (*G. glis* et *E. quercinus*).
Distribution of the two burrowing voles and the Gliridae (*G. glis* and *E. quercinus*).

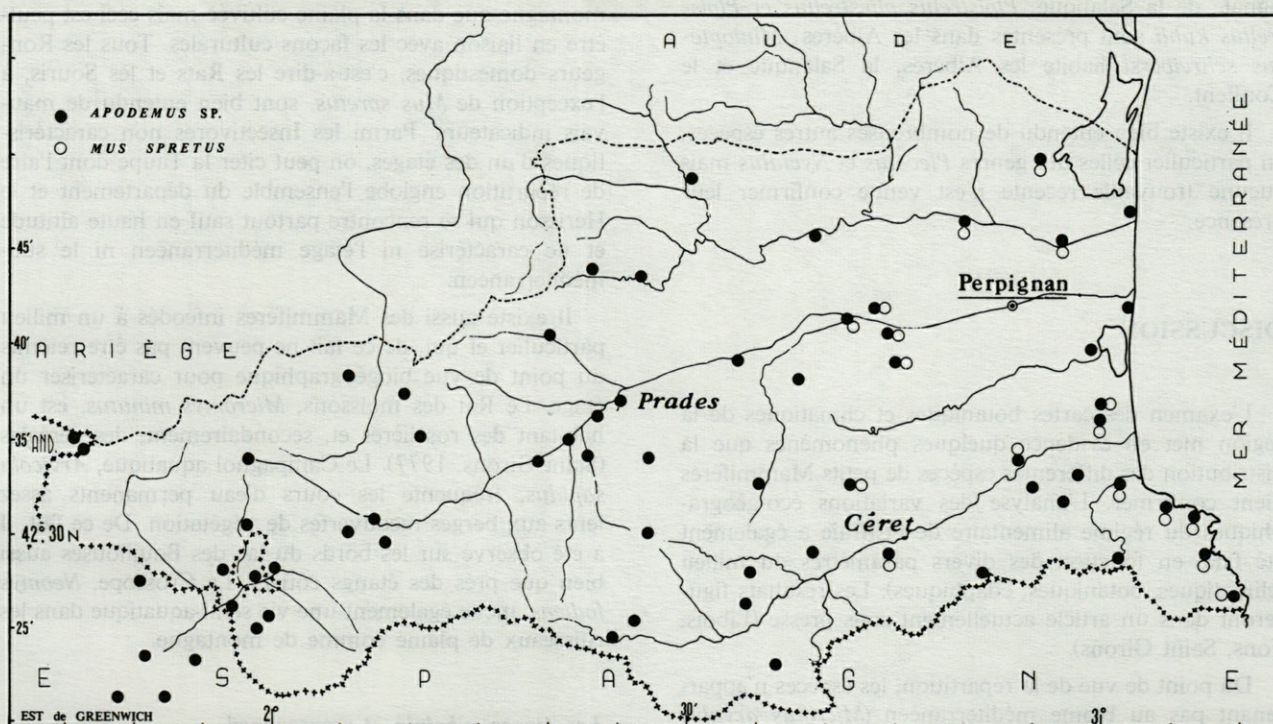


Fig. 7. — Répartition des Rongeurs des genres *Mus* et *Apodemus*.
Distribution of Rodents species of genera *Mus* and *Apodemus*.

CHAUVE-SOURIS

Le département des Pyrénées-Orientales est compris dans l'aire de répartition de nombreuses espèces de Chauves-Souris (Salvayre, 1977) [cet ouvrage ne consacre que quelques pages aux Chauves-Souris mais donne des indications précises ainsi que les localisations (antérieures à 1960) et une bibliographie régionale importante] mais, comme dans l'ensemble de la région méditerranéenne, les populations ont considérablement diminué. Certains sites ont été pillés, d'autres transformés et ils n'abritent plus de colonies. Des gîtes apparemment intacts sont désertés ou, pire, ne contiennent plus que des cadavres. Brosset a visité deux fois les gîtes à Chauves-Souris de la région à une vingtaine d'années d'intervalle et les conclusions de son rapport sont pessimistes, particulièrement en ce qui concerne les Rhinolophes. (Ce rapport a été résumé lors d'une communication au premier colloque national de Mammalogie (Le Creusot, Novembre 1977) et dans un récent article (Brosset, 1978). Pour éviter le pillage des sites par les collectionneurs sans scrupules, nous nous bornerons à signaler de façon peu précise la présence d'espèces constatées depuis 1970 :

Rhinolophus ferrumequinum est présent dans le Conflent et la plaine du Roussillon; *Rhinolophus euryale* a beaucoup diminué mais se maintient dans le Conflent et la plaine du Roussillon; *Myotis myotis* demeure présent dans la plaine du Roussillon et la Salanque. Il est même localement très abondant; *Myotis oxygnathus* est signalé de la Salanque. *Pipistrellus pipistrellus* et *Pipistrellus kuhli* sont présentes dans les Albères; *Miniopterus schreibersi* habite les Albères, la Salanque et le Conflent.

Il existe bien entendu de nombreuses autres espèces, en particulier celles des genres *Plecotus* et *Nyctalus* mais aucune trouvaille récente n'est venue confirmer leur présence.

DISCUSSION

L'examen des cartes botaniques et climatiques de la région met en évidence quelques phénomènes que la distribution des différentes espèces de petits Mammifères vient confirmer. L'analyse des variations éco-géographiques du régime alimentaire de l'Effraie a également été faite en fonction des divers paramètres du milieu (climatiques, botaniques, édaphiques). Les résultats figureront dans un article actuellement sous presse (Libois, Fons, Saint Girons).

Du point de vue de la répartition, les espèces n'appartenant pas au biome méditerranéen (*Microtus arvalis*, *Pitymys pyrenaicus*, *Arvicola terrestris*, *Sorex « araneus »*, *Sorex minutus*) se cantonnent à l'ouest d'une ligne qui joint Amélie-les-Bains à Prades et aux Fenouil-

lèdes, entre Sournia et la Tour-de-France. Cette ligne correspond sensiblement à l'isotherme annuel de 13 °C, à la limite supérieure de l'Olivier et à celle, inférieure, du Chêne pubescent. Au contraire, à l'est de cette ligne, la plaine du Roussillon et les premières pentes ont un climat méditerranéen typique et appartiennent aux formations du Chêne vert et du Chêne-liège (Fig. 1). On y retrouve les petits Mammifères à affinités méditerranéennes, en particulier : *Pitymys duodecimcostatus*, *Mus spretus*, *Suncus etruscus* et *Crociodura suaveolens*. Les isothermes comme les étages de végétation sont, bien entendu, en liaison avec les courbes de niveau. On distingue ainsi dans les Pyrénées-Orientales un étage subalpin à l'extrême ouest, puis, en allant vers l'est un étage montagnard, un étage subméditerranéen et enfin un étage méditerranéen.

Avant d'étudier les caractères particuliers des populations des petits Mammifères dans ces divers étages, il faut dire quelques mots des espèces qui ne sont pas caractéristiques d'un milieu particulier soit qu'elles acceptent un large éventail de conditions écologiques, soit qu'elles se trouvent cantonnées à un type d'habitat spécial qu'elles occupent quelles que soient les conditions environnantes. Parmi les espèces très largement répandues partout, on peut citer le Mulot. C'est un mauvais indicateur biogéographique puisqu'il est présent dans pratiquement tous les milieux entre 2 000 m et la mer. Il n'évite que les prairies rases d'altitude. Il en est de même du Campagnol agreste. Le Lérot fréquente également toutes les altitudes. Le Loir a été observé depuis 2 000 m (Bouillouses) jusqu'à la basse vallée de l'Agly (Espira-de-l'Agly, 30 m). Notons toutefois qu'il est plus fréquent en montagne que dans la plaine cultivée mais ceci est peut-être en liaison avec les façons culturales. Tous les Rongeurs domestiques, c'est-à-dire les Rats et les Souris, à l'exception de *Mus spretus*, sont bien entendu de mauvais indicateurs. Parmi les Insectivores non caractéristiques d'un des étages, on peut citer la Taupe dont l'aire de répartition englobe l'ensemble du département et le Hérisson qui se rencontre partout sauf en haute altitude et ne caractérise ni l'étage méditerranéen ni le sub-méditerranéen.

Il existe aussi des Mammifères inféodés à un milieu particulier et qui, de ce fait ne peuvent pas être retenus du point de vue biogéographique pour caractériser un étage. Le Rat des moissons, *Micromys minutus*, est un habitant des roselières et, secondairement, des céréales (Saint Girons, 1977). Le Campagnol aquatique, *Arvicola sapidus*, fréquente les cours d'eau permanents assez lents aux berges recouvertes de végétation. De ce fait, il a été observé sur les bords du lac des Bouillouses aussi bien que près des étangs côtiers. La Crossope, *Neomys fodiens*, mène également une vie semi-aquatique dans les ruisseaux de plaine comme de montagne.

Les étages subalpin et montagnard

Pratiquement toutes les espèces de l'étage subalpin (étage du Pin à crochet, *Pinus uncinata*) se retrouvent à

l'étage montagnard (étage du Hêtre, *Fagus silvatica*). Deux Rongeurs font exception : *Arvicola terrestris*, le Rat taupier et *Pytymys pyrenaicus*, le Campagnol souterrain des Pyrénées. Ils ne fréquentent que l'étage supérieur.

Outre quelques données bibliographiques (Miller, 1912; van Bree, 1960 et 1961; Beaucournu et Rault, 1962) et des renseignements épars, les populations d'altitude nous sont surtout connues par des séries de piégeages effectués aux Bouillouses (Saint Giron, 1958; Saint Giron et van Bree, 1964; Saint Giron et Fons, 1976), ainsi qu'à Formiguère situés respectivement à 2 000 et 1 500 m d'altitude. Des sondages très ponctuels ont été faits au Canigou et des collections en provenance de Superbolquère à 1 600 m (Bohmann, coll.) et de plusieurs localités de Cerdagne examinées. En outre, Jourdan qui a capturé de nombreux petits Mammifères en Cerdagne nous a fait part de ses observations. Les espèces caractéristiques de l'étage subalpin sont, chez les Rongeurs : *Microtus arvalis*, *Arvicola terrestris* et *Pytymys pyrenaicus*. Il faut toutefois remarquer que, si l'on considère l'aire de répartition de ces espèces en France, aucune d'entre elles ne se trouve cantonnée à la haute montagne (Le Louarn et Saint-Giron, 1977). *P. pyrenaicus*, lui-même est représenté dans le Bassin Aquitain et le Massif Central et il atteint l'embouchure de la Loire à l'ouest.

Microtus nivalis, le Campagnol des neiges, représente un cas particulier. On le trouve en montagne mais son aire de répartition déborde largement l'étage montagnard puisqu'il fréquente également les collines rocheuses bien ensoleillées du pourtour de la Méditerranée. On ne peut donc le considérer comme un indicateur strict du milieu subalpin ou montagnard, tout au moins dans la bordure méridionale des grands massifs (sud du Massif Central, Alpes de Provence, collines de l'Ardèche et du Gard) (Genest, 1970; Saint Giron et Vesco, 1974; Fayard et Erome, 1977). Quant au Campagnol roussâtre, *Clethrionomys glareolus*, il occupe les forêts touffues montagnardes, mais se retrouve également à l'étage sub-méditerranéen. Ce n'est donc pas non plus un bon indicateur. Au voisinage de la Méditerranée, les conditions du climat d'altitude (pluviosité abondante, fraîcheur de l'été, couches de neige tamponnant la température au sol en hiver) sont les seules acceptables par les espèces de Rongeur qui ont besoin de températures modérées et d'une certaine humidité.

C'est également le cas des deux Insectivores les plus fréquemment rencontrés : *Sorex « araneus »* et *Sorex minutus*, mais comme les Rongeurs cités plus haut, ces deux espèces débordent largement le cadre montagnard et se retrouvent dans toute l'Europe moyenne, en dehors des plaines méditerranéennes. Leur limite de répartition est climatique : isotherme annuel de 13 °C, isohyète de 1 000 m.

Le cas de la forêt de la Massane (630 m) est particulier. Cette forêt, actuellement en réserve, est constituée par une hêtraie qui amène l'étage montagnard à une altitude relativement basse et à une faible distance de la

mer. La partie supérieure de la hêtraie n'abrite qu'une seule espèce à affinités montagnardes, le Campagnol roussâtre. Les Insectivores ne sont représentés, dans l'état actuel de nos connaissances, que par *Neomys fodiens* et *Crocidura russula*, en nombre très réduit alors qu'à des altitudes voisines, mais plus à l'ouest, l'étage montagnard abrite normalement les deux espèces de Soricinae, *Sorex « araneus »* et *S. minutus*. *Microtus nivalis* est absent alors qu'il a été trouvé à des altitudes beaucoup plus faibles à l'ouest (La-Tour-de-France). Cette pauvreté en espèces est liée, à notre avis, à la position quasi insulaire de la Massane au milieu de l'étage méditerranéen (voir carte de la Végétation).

L'étage subméditerranéen

Du point de vue botanique, il correspond à l'étage du Chêne pubescent (*Quercus pubescens*). Sous le climat méditerranéen, bien que présent dans la zone proche du littoral, le Chêne blanc évite les stations les plus chaudes où il laisse la place au Chêne vert et préfère alors les versants frais et les fonds de vallons, ainsi que les sols plus riches en eau le long des cours d'eau et les plaines irriguées. C'est au contraire dans les collines et les basses montagnes de l'arrière-pays, succédant au Chêne vert, qu'il prend tout son développement. Il y couvre de vastes surfaces ensoleillées. Deux modalités peuvent donc se rencontrer, l'une, *édaphique* (sol plus humide sous climat méditerranéen); l'autre, *climatique*, lorsque les conditions méditerranéennes deviennent plus humides par pluviosité plus forte au-dessus de la limite de l'Olivier. Elles conditionnent sa répartition.

Comme il fallait s'y attendre, aucune espèce n'est caractéristique de cet étage. Au contraire, on y trouve un mélange des faunes méditerranéennes remontant à la soulane le long des vallées, tandis que les influences montagnardes sont manifestes sur les flancs en ombree. Les Rongeurs de la forêt humide d'altitude disparaissent (*C. glareolus*), tandis qu'apparaissent quelques espèces à affinités méditerranéennes (*P. duodecimcostatus*). Les deux Rongeurs les mieux représentés sont le Mulot et le Campagnol agreste.

En ce qui concerne les Insectivores, les Crocidures remontent jusqu'à Ayguatebia (1 365 m), vallée dans laquelle l'étage méditerranéen atteint une altitude élevée à la faveur d'une exposition en soulane. Les Soricinae (*Sorex*) sont encore présents à Montbolo (576 m) et la Pachyure étrusque se rencontre jusqu'à Mosset (650 m) le long d'une vallée particulièrement chaude dont les flancs couverts de garrigue, lui conviennent parfaitement.

L'étage méditerranéen

Les conditions du climat méditerranéen sont essentiellement un hiver doux pluvieux et un été sec et chaud. Certains phytogéographes proposent la limite de

l'Olivier comme terme à la flore euméditerranéenne (série du Chêne vert, *Q. ilex* euméditerranéen). Tous les auteurs sont d'accord pour admettre l'étroite relation de la végétation méditerranéenne et du climat. Flahaut (1937) écrit à ce sujet : « Au point même où le climat cesse d'être méditerranéen, la flore cesse d'être méditerranéenne ». En dehors de la limite de l'Olivier, aux expositions abritées et ensoleillées (vallées avec opposition soulane et ombrée), des conditions climatiques locales permettent souvent aux plantes du cortège du Chêne vert de s'implanter (série du Chêne vert propéoméditerranéen) (Fig. 1). La plaine est entièrement cultivée. Près des rives des étangs côtiers, *Typha* et *Phragmites* constituent des Roselières. Sur la rive, *Arundo donax* assure la transition avec la végétation terrestre.

La Côte et la plaine du Roussillon sont connues par de très nombreux piégeages effectués dans la région de Banyuls/Cerbère, par des observations répétées, et surtout grâce à l'analyse de nombreuses pelotes de Rapaces. En laissant de côté les Chauves-Souris, les espèces de petits Mammifères caractéristiques de cet étage sont, parmi les Rongeurs, le Campagnol souterrain provençal et surtout la Souris sauvage. *Pitymys duodecimcostatus* est une espèce typique des cultures et des vergers de la zone méditerranéenne (Saint Girons et Vesco, 1974). Il est malheureusement assez difficile à capturer dans les pièges de surface que nous utilisons le plus souvent et les Effraies n'en consomment généralement pas beaucoup. La présence de cette espèce a pourtant été notée dans toute la plaine, à Sorède, Saint-Cyprien, Canet, Claira, Espira-de-l'Agly, Pézilla-de-la-Rivière, Saint-Feliu-d'Avall et Elne. Signalons toutefois qu'un lot de pelotes en provenance de Mosset (650 m) renfermait 6 exemplaires de ce Campagnol. C'est également dans ce lot qu'a été trouvé *Suncus etruscus*. Bien qu'il s'agisse d'une altitude moyenne le biotope est rappelons-le d'aspect « méditerranéen ». La présence de *Pitymys duodecimcostatus* n'a donc rien de surprenant. Nous n'avons pas trouvé ce Campagnol sur la Côte Vermeille. Le milieu lui est peu favorable : fortes pentes caillouteuses couvertes de vignes et allant jusqu'à la mer, pelouses sèches à *Brachypodium* sur les sommets et rares bosquets de *Quercus ilex* et *Quercus suber* avec quelques olivettes.

La Souris sauvage, *Mus spretus*, est dans l'état actuel de nos connaissances, le Rongeur le plus caractéristique du biotope méditerranéen. Sa présence est certaine sur la Côte et dans les Corbières. Nous l'avons déterminée dans les lots de pelotes provenant de Claira, Elne, Espira-de-l'Agly, Pézilla-de-la-Rivière, Saint-Cyprien, Saint-Feliu-d'Avall et Thuir. Des pièges l'ont capturée à Banyuls/Cerbère et Oms. Des vérifications par piégeages seront nécessaires pour confirmer les résultats obtenus à partir des pelotes de rapaces. Cette Souris existe également en Languedoc et en Provence (Saint Girons, 1973) mais ne fréquente ni la Corse ni la Camargue (Cheylan et Bergier, 1979).

Du point de vue des Rongeurs, l'observation la plus intéressante est celle de *Microtus nivalis* à la-Tour-de-France, à une altitude voisine de 100 m (Fons et Libois 1977). Il ne s'agit pas d'un individu égaré puisque 10 crânes ont été recensés dans un lot de pelotes d'Effraies qui comportait 949 Vertébrés. Tout récemment nous avons eu la preuve de la présence de *Microtus nivalis* dans l'Aude à une altitude voisine (Villeneuve-Minervois, 1 individu dans un lot de 324 vertébrés). La présence du Campagnol des neiges dans ces deux localités pose la question de la continuité entre les populations des Pyrénées et celles du sud du Massif Central. Elles étaient jusqu'à présent séparées suspécifiquement malgré leur morphologie très voisine : *M. nivalis lebrunii* (Crespon, 1844) dans le Sud du Massif Central et *M. nivalis aquitanus* Miller 1908 dans les Pyrénées. Les animaux de la-Tour-de-France appartiennent à la sous-espèce pyrénéenne (Fons et Libois 1977, Fons et Saint Girons 1980).

Le Rat des Moissons, *Micromys minutus* apparaît en petit nombre à l'intérieur. Sa faible représentation est sans doute en liaison avec l'absence de marécages. Les roselières des bords de rivières ne sont pas très développées et les cultures de céréales qui l'abritent en plaine en l'absence de la phragmitae sont très peu répandues dans la région. Il est plus fréquent au voisinage des étangs côtiers.

Quant aux insectivores, c'est incontestablement la Pachyure étrusque *Suncus etruscus* qui apparaît comme l'insectivore méditerranéen typique. On la trouve dans tous les lots de pelotes de Rapaces de quelque importance provenant du Roussillon et nous la piégeons régulièrement entre Banyuls et Cerbère. L'espèce débordait toutefois très largement le biotope méditerranéen puisqu'elle est présente en Lozère, dans la région lyonnaise et dans le sud-ouest, jusqu'en Charente-Maritime et en Vendée (Fons, 1970, 1975) (Fons et Saint Girons 1979; Sans Coma *et al.*, sous presse). Cette espèce se retrouve également à l'étage subméditerranéen, mais n'y est pas aussi abondante. La situation est sensiblement la même pour *Crocidura suaveolens* dont l'aire de répartition est encore plus étendue vers le nord (Saint Girons *et al.*, 1979). Cette espèce n'est apparemment pas représentée en Catalogne espagnole, sur le versant des Pyrénées. Quant à la Musaraigne Musette *C. russula*, particulièrement abondante en Roussillon où elle représente dans certains lots de pelotes plus de 50 % du régime de l'Effraie, c'est certes une espèce très commune à l'étage méditerranéen, mais elle peut monter haut (près de 2 000 m en Néouvielle, dans les Pyrénées centrales) et son aire de répartition englobe toute la France en dehors des hautes altitudes.

La liaison entre les espèces de petits Mammifères, l'altitude et les étages de végétation est schématisée figure 8.

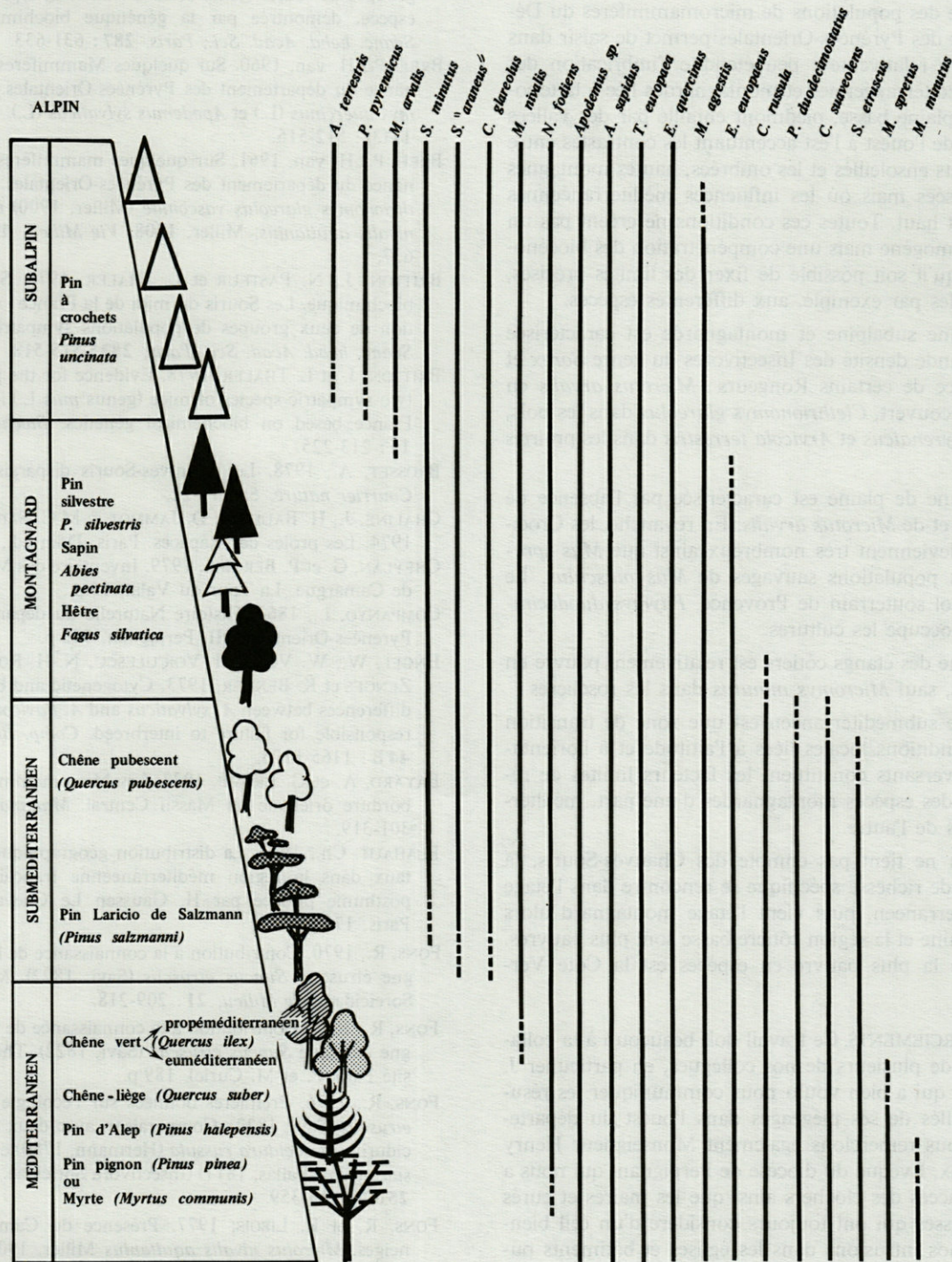


Fig. 8. - Schéma de la répartition altitudinale des petits Mammifères, en liaison avec les étages de la végétation dans le département des Pyrénées-Orientales.

Schematic representation of altitudinal distribution of small mammals in relation to vegetation levels, in the eastern Pyrenees.

CONCLUSIONS

L'étude des populations de micromammifères du Département des Pyrénées-Orientales permet de saisir dans une région relativement peu étendue l'imbrication des faunes méditerranéennes et montagnardes liée à la topographie : plaine basse, piedmont entaillé par des vallées orientées de l'ouest à l'est accentuant les contrastes entre les versants ensoleillés et les ombrées, hautes montagnes bien arrosées mais où les influences méditerranéennes remontent haut. Toutes ces conditions ne créent pas un milieu homogène mais une compénétration des biocénoses sans qu'il soit possible de fixer des limites précises, altitudinales par exemple, aux différentes espèces.

La faune subalpine et montagnarde est caractérisée par la grande densité des Insectivores du genre *Sorex* et la présence de certains Rongeurs : *Microtus arvalis* en terrain découvert, *Clethrionomys glareolus* dans les bois, *Pitymys pyrenaicus* et *Arvicola terrestris* dans les prairies d'altitude.

La faune de plaine est caractérisée par l'absence de Soricinae et de *Microtus arvalis*. En revanche, les Crocidurinae deviennent très nombreux ainsi que *Mus spretus* et les populations sauvages de *Mus musculus*. Le Campagnol souterrain de Provence, *Pitymys duodecimcostatus*, occupe les cultures.

La zone des étangs côtiers est relativement pauvre en Rongeurs, sauf *Micromys minutus* dans les roselières.

L'étage subméditerranéen est une zone de transition où les conditions locales liées à l'altitude et à l'orientation des versants constituent les facteurs limites de répartition des espèces montagnardes d'une part, méditerranéennes de l'autre.

Si l'on ne tient pas compte des Chauves-Souris, la plus grande richesse spécifique se rencontre dans l'étage subméditerranéen, puis vient l'étage montagnard alors que la plaine et la région côtière basse sont plus pauvres. La partie la plus pauvre en espèces est la Côte Vermeille.

REMERCIEMENTS. Ce travail doit beaucoup à la collaboration de plusieurs de nos collègues, en particulier J. Jourdan qui a bien voulu nous communiquer les résultats détaillés de ses piégeages dans l'ouest du département. Nous remercions également Monseigneur Henry L'Heureux, Evêque du diocèse de Perpignan, qui nous a facilité l'accès des clochers ainsi que les maires et curés des paroisses qui ont toujours considéré d'un œil bienveillant nos intrusions dans les églises et bâtiments publics à la recherche des pelotes de réjection.

BIBLIOGRAPHIE

- BEAUCOURNU, J. C. et B. RAULT, 1962. Contribution à l'étude des Siphonaptères de Mammifères dans la moitié orientale des Pyrénées. *Vie Milieu*, 13(3) : 571-597.
- BONHOMME, F., J. BRITTON-DAVIDAN, L. THALER et C. TRIANTAPHYLIDIS, 1978. Sur l'existence en Europe de quatre groupes de souris (genre *Mus* L.) du rang espèce et semi-espèce, démontrée par la génétique biochimique. *C.R. Séanc. hebdomadaire Acad. Sci., Paris*, 287 : 631-633.
- BREE, P.J.H. van, 1960. Sur quelques Mammifères en provenance du département des Pyrénées-Orientales. I - *Eliomys quercinus* (L.) et *Apodemus sylvaticus* (L.). *Vie Milieu*, 11(3) : 512-516.
- BREE, P.J.H. van, 1961. Sur quelques mammifères en provenance du département des Pyrénées-Orientales. II - *Clethrionomys glareolus vasconiae* (Miller, 1900) et *Microtus nivalis aquitanicus*, Miller, 1908. *Vie Milieu*, 12(4) : 633-637.
- BRITTON, J., N. PASTEUR et L. THALER, 1976. Systématique biochimique. Les Souris du midi de la France : caractérisation de deux groupes de populations sympatriques. *C.R. Séanc. hebdomadaire Acad. Sci., Paris*, 283 : 515-518.
- BRITTON, J. et L. THALER, 1978. Evidence for the presence of two sympatric species of mice (genus *mus* L.) in Southern France based on biochemical genetics. *Biochem. genet.*, 16 : 213-225.
- BROSSET, A., 1978. Les Chauves-Souris disparaissent-elles ? *Courrier nature*, 55 : 17-22.
- CHALINE, J., H. BAUDVIN, D. JAMMOT & M.C. SAINT GIRONS, 1974. Les proies des Rapaces. Paris, Doin éd., 141 p.
- CHEYLAN, G. et P. BERGIER, 1979. Inventaire des Mammifères de Camargue. La Tour du Valat, 16 p.
- COMPANYO, L., 1863. Histoire Naturelle du département des Pyrénées-Orientales, III, Perpignan, 942 p.
- ENGEL, W., W. VOGEL, I. VOICULESCU, N.-H. ROPERS, M.T. ZENGES et K. BENDER, 1973. Cytogenetic and biochemical differences between *A. sylvaticus* and *A. flavicollis* possibly responsible for failure to interbreed. *Comp. Biochem. Phys.*, 44B : 1165-1173.
- FAYARD, A. et G. EROME, 1977. Les Micromammifères de la bordure orientale du Massif Central. *Mammalia*, 41(3) : 301-319.
- FLAHAUT, Ch., 1937. La distribution géographique des végétaux dans la région méditerranéenne française. Œuvre posthume publiée par H. Gaussen Le Chevallier Edit., Paris, 178 p.
- FONS, R., 1970. Contribution à la connaissance de la Musaraigne étrusque *Suncus etruscus* (Savi, 1822). Mammifère, Soricidae. *Vie Milieu*, 21 : 209-218.
- FONS, R., 1975. Contribution à la connaissance de la Musaraigne étrusque *Suncus etruscus* (Savi, 1822). Thèse Université Paris P. et M. Curie, 189 p.
- FONS, R., 1976. Premières données sur l'écologie de *Suncus etruscus* (Savi, 1822). Comparaison avec deux autres Crocidurinae *Crocidura russula* (Hermann, 1780) et *Crocidura suaveolens* (Pallas, 1811) (Insectivora Soricidae). *Vie Milieu*, 25(C) : 315-359.
- FONS, R. et R. LIBOIS, 1977. Présence du Campagnol des neiges, *Microtus nivalis aquitanicus* Miller, 1908, dans les Collines du Roussillon. *Vie Milieu*, 27(2C) : 279-282.
- FONS, R. et M.C. SAINT GIRONS, 1979. La Pachyure étrusque *Suncus etruscus* (Savi, 1822). (Mammifères, Insectivores, Soricidae). Documents pour un Atlas Zoogéographique du Languedoc-Roussillon n° 7. Université Paul Valéry, Montpellier.
- FONS, R. et M.C. SAINT GIRONS, 1980. *Microtus nivalis* (Martins, 1842). (Mammifère, Rongeur, Cricetidae). Documents pour un Atlas zoogéographique du Languedoc-Roussillon n° 8. Université P. Valéry, Montpellier.

- FONS, R., R. LIBOIS et M.C. SAINT GIRONS, (sous presse). Etude du régime alimentaire de la Chouette Effraie *Tyto alba* dans le département des Pyrénées-Orientales Analyses des variations éco-géographiques.
- GAUSSEN, H., 1973. Carte de la végétation de la France au 1/250 000^e. Feuille de Perpignan, n°78, 2^e édition.
- GENEST, H., 1970. Présence de *Microtus nivalis* dans le nord de l'Hérault (France), *Mammalia*, **34** : 724.
- HAUSSER, J., J. D. GRAF et A. MEYLAN, 1975. Données nouvelles sur les *Sorex* d'Espagne et des Pyrénées (Mammalia, Insectivora). *Bull. Soc. Vaud., Sc. nat.*, **348**, **72** : 241-252.
- HERRENSCHMIDT, V., 1978. Contribution à la connaissance des Micromammifères de la réserve naturelle de La Massane. Pub. Lab. Arago. Banyuls-sur-Mer, 40 p.
- LE LOUARN, H. et M. C. SAINT GIRONS, 1977. Les Rongeurs de France. *Ann. Zool. Ecol. anim.*, n° spécial, 163 p.
- MEYLAN, A. et J. HAUSSER, 1978. Le type chromosomique A des *Sorex* du groupe *araneus*, *Sorex coronatus* Millet 1828 (Mammalia, Insectivora). *Mammalia*, **42**, (1) 115-122.
- MILLER, G. S., 1912. Catalogue of the mammals of Western Europe. London, Brit. Museum (Natural History), 1019 p.
- ORSINI, P., 1978. Étude de la répartition et de l'écologie des Micromammifères de la région Provence-Côte d'Azur par les pelotes de réjection de la Chouette Effraie (*Tyto alba*). *Mém. Lab. Ecologie Régions arides, Nice*, 32 p.
- ORSINI, P., 1979. Recherches sur les Rongeurs de quelques formations à Chênes du Midi de la France. Pub. Ecole Pr. Hautes Etudes, Montpellier, 60 p.
- RICHARD, P.B., 1976. Extension en France du Desman des Pyrénées (*Galemys pyrenaicus*) et son environnement. *Bull. Ecol.*, **7** (3) : 327-334.
- SAINT GIRONS, M. C., 1957. Les Mammifères des Pyrénées-Orientales I – Observations sur quelques Mammifères recueillis dans la région de Banyuls et plus particulièrement le Mulot, *Apodemus flavicollis*. *Vie Milieu*, **8** (3) : 287-296.
- SAINT GIRONS, M.C., 1958. Les Mammifères des Pyrénées-Orientales II – Notes sur quelques Mammifères provenant du massif du Carlit. *Vie Milieu*, **9** (1) : 133-134.
- SAINT GIRONS, M. C., 1969. Notes sur les Mammifères de France VII – Données sur la morphologie et la répartition de *Erinaceus europaeus* et *Erinaceus algirus*. *Mammalia*, **33** : 206-218.
- SAINT GIRONS, M. C., 1973. Les Mammifères de France et du Benelux, Faune marine exceptée. Paris, Doin éd., 481 p.
- SAINT GIRONS, M. C., 1977. Morphologie végétale et répartition des Mammifères. *Bijdr. tot Dierk.*, **47** (1) 120-130.
- SAINT GIRONS, M. C., et P. J. H. VAN BREE, 1964. Notes sur les Mammifères en provenance du département des Pyrénées-Orientales IV – Liste préliminaire des Mammifères du Massif du Carlit. *Vie Milieu*, **15** (2) : 475-485.
- SAINT GIRONS, M. C. et R. FONS, 1976. Liste des Micromammifères observés autour de la station d'Ecologie pyrénéenne des Bouillouses (Massif du Carlit). *Vie Milieu*, **26** (2 C) : 283-286.
- SAINT GIRONS, M. C. et J. P. VESCO, 1974. Notes sur les Mammifères de France XIII – Répartition et densité des petits Mammifères dans le couloir séquano-rhodanien. *Mammalia*, **38** : 244-264.
- SAINT GIRONS, M. C., R. FONS et P. NICOLAU-GUILLAUMET, 1979. Caractères distinctifs de *Crocridura russula*, *Crocridura leucodon* et *Crocridura suaveolens* en France continentale. *Mammalia*, **43** (4) : 511-518.
- SAINT GIRONS, M. C. et R. FONS, 1980. *Pitymys duodecimcostatus* (de Sélys-Longchamps, 1839) (Mammifère, Rongeur, Cricetidae). Documents pour un Atlas zoogéographique du Languedoc-Roussillon, n° 9, Univ. P. Valéry, Montpellier.
- SALVAYRE, H., 1977. Spéléologie et hydrobiologie des massifs calcaires des Pyrénées-Orientales. *Conflent*, **86-87-90**, 249 p.
- SANS COMA, V., R. FONS et I. VESMANIS, 1981. Eine morphometrische Untersuchung am Schädel der Wimperspitzmaus *Suncus etruscus* (Savi, 1822) (Mammalia-Insectivora). *Zool. Abhandlungen Staatliches Museum für Tierk. in Dresden*.
- STIEPI, P., 1909. Un hérisson nouveau pour la France, *Erinaceus algirus*, Duvernoy et Lereboullet, sous espèce *vagans* Thomas. *F. J. Nat.*, **470** : 24-26.

Accepté le 11 février 1980.

TRITURUS MARMORATUS (LATREILLE, 1800) (AMPHIBIA, URODELA) MÉLANIQUE dans les Pyrénées Orientales ibériques

M. V. VIVES-BALMANA

Departamento de Zoologia, Facultad de Biologia,
Universidad de Barcelona, Espana

MÉLANISME
PYRÉNÉES ORIENTALES
FEMELLE
TRITURUS MARMORATUS
(SALAMANDRIDAE)

RÉSUMÉ. — Une femelle mélanique de *Triturus marmoratus* (Latreille, 1800) a été capturée dans le massif des Albères (N.-E. de la péninsule ibérique).

MELANISM
ORIENTAL PYRENEES
FEMALE
TRITURUS MARMORATUS
(SALAMANDRIDAE)

ABSTRACT. — A melanistic female of *Triturus marmoratus* (Latreille, 1800) has been captured in the Albères mountains (N.-E. of the Iberian Peninsula).

Au cours des travaux de terrain pour une étude de l'herpétofaune de la Catalogne (N.-E. de la péninsule ibérique), un spécimen mélanique de *Triturus marmoratus* (Latreille, 1800) a été récolté; sans références bibliographiques disponibles à ce sujet (Schreiber, 1912; Thorn, 1968; Steward, 1969; seul Angel (1946) mentionne un individu complètement vert, sans pigment noir), nous apportons les données concernant le lieu de capture et l'exemplaire lui-même.

T. marmoratus, espèce du S.-O. européen, n'est pas rare en Catalogne (Arnold et Burton, 1978; Salvador, 1975). Pourtant, elle manque dans les zones les plus sèches (au sud et à l'ouest) et devient plus abondante dans le nord-est, plus humide, en plaine et dans les montagnes moyennes, car elle ne peuple pas non plus les hautes montagnes pyrénéennes (Vives-Balmana, 1977) (Fig. 1).

Le Triton mélanique a été récolté sur le versant sud du massif des Albères, dans la rivière de Colera, au nord du petit hameau de Molinàs, à 200 m d'altitude. Il s'agit d'un cours d'eau très irrégulier, dont la partie basse est à

sec presque toute l'année; mais dans la partie haute surtout, plus abrupte, il forme quelques petites mares creusées dans les roches métamorphiques de la région, qui gardent l'eau en plein été; elles sont occupées par *Rana ridibunda*, très abondante, *Mauremys caspica leprosa*, beaucoup moins fréquente, et par *Triturus marmoratus*, au printemps, en période de reproduction. Le Triton mélanique se trouvait dans une de ces mares, assez étendue (à peu près 4 m x 3 m), pas très profonde (50 cm en moyenne, un peu plus sous la petite cascade

Tabl. I. — Données relatives aux exemplaires capturés.
Data on the specimens.

Sexe	Coloration	Longueur totale	Longueur museau-cloaque	Date	Localité	Altitude	Carré U.T.M.*
♀	mélanique	167 mm	71 mm	13-5-78	Molinàs	200 m	EG 09
♂	livrée de no- ce typique	110 mm	55 mm	13-5-78	Molinàs	200 m	EG 09

* Carré U.T.M. : système de projection par grille rectangulaire à maille carrée (maille principale de 100 x 100 km, sous-divisée en carrés de 10 x 10 km utilisés dans cet article) (voir CARTAN, 1978, p. 20).

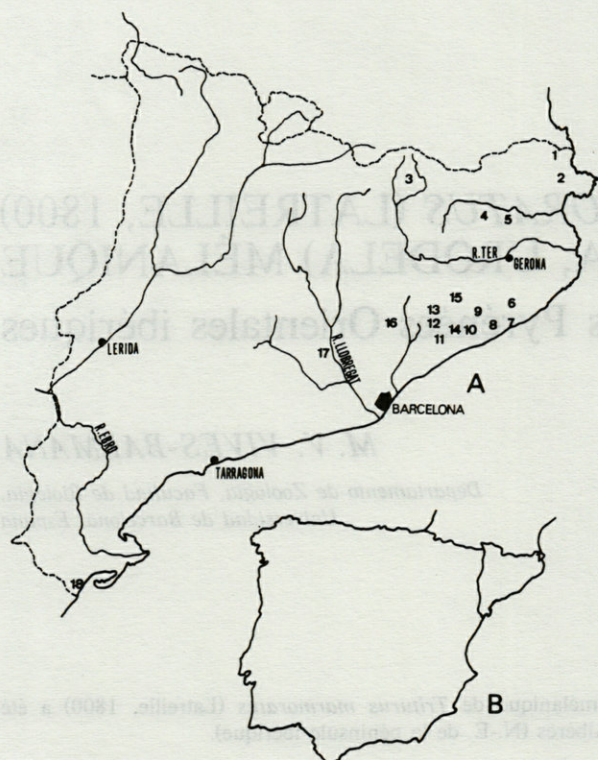


Fig. 1. — A) Carte de la Catalogne et distribution connue de *Triturus marmoratus* en carré U.T.M. (abondance non signalée) : 1, EG 09; 2, EG 08; 3, DG 48; 4, DG 76; 5, DG 86; 6, DG 82; 7, DG 81; 8, DG 71; 9, DG 62; 10, DG 61; 11, DG 41; 12, DG 42; 13, DG 43; 14, DG 52; 15, DG 54; 16, DG 22; 17, DG 20; 18, BE 89.

Map of Catalonia and known distribution of *Triturus marmoratus* in U.T.M. squares (abundance not recorded).

B) Carte schématique de la Péninsule Ibérique, la Catalogne est indiquée ainsi que le lieu de capture de l'individu mélanique (1 : EG 09).

Schematic map of the Iberian peninsula, with Catalonia, and the location where the melanistic specimen has been captured (1 : EG 09).

formée par l'eau de la rivière) avec quelques plantes aquatiques (*Chara*, etc.) de fonds vaseux. A ce niveau la rivière, très encaissée, est d'accès difficile; la mare reste à l'ombre, protégée par le bois dense des rives, et est entourée d'une paroi d'un m de hauteur environ vers l'amont, formant une plage boisée du côté opposé.

Une femelle de Triton mélanique a été récoltée dans l'eau, en même temps qu'un exemplaire mâle à coloration normale appartenant à l'espèce et capturé sur la paroi rocheuse au bord de l'eau, près de la cascade. Une autre femelle mélanique nageait dans la mare mais n'a pu être capturée. La ♀ récoltée était complètement noire, sauf la ligne dorsale orangée très peu marquée, mais semblable à celle de toutes les femelles de *T. marmoratus*, et présentait des crêtes caudales très développées (Fig. 2). Après fixation, l'individu a perdu une

partie de sa pigmentation mélanique, montrant alors le dessin marbré propre à l'espèce, où les taches normalement vertes apparaissent d'une couleur gris verdâtre foncée et la ligne dorsale devient très visible. Le ♂ présentait une livrée de noces typique, sans détails remarquables.

La longueur totale et la longueur museau — bord antérieur du cloaque — ont été mesurées sur les exemplaires fixés à l'alcool 70°.

L'extrême N.-E. ibérique est assez connu du point de vue faunistique, mais jusqu'à présent aucune population comportant des individus mélaniques n'avait été signalée. Les animaux des Albères sont donc fort intéressants, et la présence de deux femelles mélaniques avec au moins un mâle normal est très remarquable. De nouvelles captures permettront une étude plus complète sur les mécanismes de ce mélanisme chez *Triturus marmoratus*.



Fig. 2. — Individu mélanique ♀ de *Triturus marmoratus*. *Triturus marmoratus*, melanistic female specimen.

BIBLIOGRAPHIE

- ANGEL, F., 1946. Reptiles et Amphibiens. Paris, P. Lechevalier, *Faune Fr.*, 45: 26-28.
- ARNOLD, E.N. et J.A. BURTON, 1978. Guía de campo de los reptiles y anfibios de España y de Europa. Barcelona. Ed. Omega, 42-43.
- CARTAN, M., 1978. Inventaires et cartographies de répartition d'espèces. Faune et flore. Paris, Ed. C.N.R.S., 20-21.
- SALVADOR, A., 1975. Guía de los Anfibios y Reptiles españoles. Madrid, I.C.O.N.A., 72-74.
- SCHREIBER, E., 1912. Herpetologia europaea. Jena. 2^e éd. 102-106.
- STEWART, J. W., 1969. The tailed amphibians of Europe. Newton Abbot, Devon, David and Charles, 114-118.
- THORN, R., 1968. Les salamandres d'Europe, d'Asie et d'Afrique du Nord. Paris, P. Lechevalier, 226-229.
- VIVES-BALMANA, M. V., 1977. Algunos aspectos de la fauna herpetológica del nordeste de la Península Ibérica. *Publ. Dep. Zool.*, 2: 45-57.

Accepté le 23 février 1979.

CONTRIBUTION À L'ÉTUDE ÉCOLOGIQUE DES MILIEUX SAUMÂTRES MÉDITERRANÉENS

II. Le peuplement de l'étang de Citis (B.-D.-R.)

Jean-Pierre BAUDIN *

Département de Protection, Service de Radioécologie,
Laboratoire d'Études de Pollution des Eaux, C.E.N. Cadarache,
B.P. n° 1, 13115 Saint-Paul-Lez-Durance

ÉTANG
EAU SAUMÂTRE
ZOO-PHYTOPLANKTON
CHLOROPHYLLE
SELS NUTRITIFS
BENTHOS
NECTON

LAGOON
BRACKISH WATER
ZOO-PHYTOPLANKTON
CHLOROPHYLL
NUTRIENTS
BENTHOS
NEKTON

RÉSUMÉ. — Le peuplement de l'étang de Citis est constitué d'un petit nombre d'espèces nettement euryhalines dont certaines sont représentées par de nombreux individus. C'est le cas notamment de *Coscinodiscus granii*, *Calanipeda aquae dulcis*, *Sphaeroma hookeri*, *Gammarus aequicauda*, *Brachidontes marioni*, *Cardium glaucum* et *Atherina boyeri*. Cette pauvreté spécifique, qui concerne tous les niveaux trophiques, peut s'expliquer par l'isolement de l'étang et par les conditions abiotiques qui régnaient au moment de l'abandon de son exploitation comme saline.

ABSTRACT. — The fauna of the brackish water pond of Citis is composed of a small number of distinctly euryhaline species; some of them are represented by a high number of individuals, in particular : *Coscinodiscus granii*, *Calanipeda aquae dulcis*, *Sphaeroma hookeri*, *Gammarus aequicauda*, *Brachidontes marioni*, *Cardium glaucum* and *Atherina boyeri*. The limited number of species at all trophic levels may be explained by the isolation of the pond and by the abiotic conditions existing when its exploitation by salt-works ceased.

INTRODUCTION

Dans une précédente note (Baudin, 1980), nous avons exposé les caractères physiques et chimiques des eaux de l'étang de Citis qui constitue un écosystème complètement isolé de la mer et des étangs voisins. En l'absence d'eaux affluentes permanentes, la salinité est étroitement liée aux conditions météorologiques et en particulier à l'équilibre qui s'instaure entre les précipitations et l'évaporation. On peut donc penser que depuis l'abandon de son exploitation comme saline, il y a plusieurs dizaines d'années, se sont succédées dans l'étang des périodes pendant lesquelles la salinité permettait ou interdisait l'existence d'un peuplement. Des données antérieures manquent pour étayer cette hypothèse

qui paraît cependant vraisemblable d'après l'évolution que nous avons pu observer durant 45 mois et qui s'est traduite par une diminution de 30 % de la salinité des eaux (18,6 ‰ le 20.09.1972 et 13 ‰ le 9.09.1975). De plus nous pouvons indiquer que Mars (1961) a trouvé en 1959 des valves de *Cardium glaucum* et des coquilles d'*Hydrobia* sur les rives de l'étang alors qu'il n'y avait pas de spécimens vivants dans les eaux.

1. MATÉRIEL ET MÉTHODES

Nous avons effectué le dosage de la chlorophylle *a* selon le protocole décrit par Strickland et Parson (1965), sur des échantillons d'eau de 2 litres, recueillis dans des

* Chargé de Recherche au C.N.R.S.

bouteilles en plastique opaque. La concentration des pigments a été calculée d'après les équations proposées par Parson et Strickland (1963).

Pour la récolte du zooplancton nous avons utilisé un appareil du type Clark et Bumpus muni d'un filet ayant un vide de maille de 75 μ . Les échantillons prélevés en vue de la numération des individus étaient conservés dans une solution de formol à 2 %, ceux destinés à l'évaluation de la biomasse étaient ramenés au laboratoire, rincés à l'eau douce et placés à l'étuve pendant 24 heures (Lovegrove, 1966). Le sous-échantillonnage des Copépodes a été réalisé selon la méthode mise au point par Pont (1976) qui permet une plus grande précision de comptage que l'utilisation de la boîte de Motoda ou de la cuve de Dollfus.

Notre prospection écologique s'inscrivant dans un travail essentiellement axé sur une expérimentation radioécologique, l'étude du peuplement de l'étang de Citis, exception faite des mesures concernant le plancton, a été limitée à la reconnaissance des espèces et à quelques observations. En conséquence, nous ne pouvons prétendre dresser un inventaire floristique et faunistique complet, même si les prélèvements effectués au cours de 35 sorties sur le terrain permettent de penser que la quasi totalité des espèces qui, par leur fréquence et leur abondance caractérisent l'écosystème, a pu être recensée.

2. RÉSULTATS

2.1. Le Phytoplancton

2.1.1. Composition spécifique

La population phytoplanctonique de l'étang de Citis, dans laquelle dominent très nettement les Diatomées, se compose des espèces suivantes :

DIATOMÉES	DINOFLAGELLÉS
<i>Coscinodiscus granii</i> Gough	<i>Amphidinium</i> sp.
<i>Coscinodiscus radiatus</i> Ehrbg.	<i>Gymnodinium</i> sp.
<i>Chaetoceros curvisetus</i> Cl.	
<i>Chaetoceros laciniosus</i> Schütt.	
<i>Pleurosigma elongatum</i> Smith.	
<i>Pleurosigma normanii</i> Ralfs.	TINTINNIDES
<i>Navicula</i> sp.	<i>Stenosemella nivalis</i>
<i>Grammatophora marina</i>	(Meunier)
(Lyng) Kütz.	Kofoed et Campbell

Cet inventaire fait apparaître une grande pauvreté spécifique qui contraste avec le nombre élevé d'espèces des eaux des étangs de l'Olivier (Schachter, 1958, Marilley, 1972) et de Berre (Blanc et Leveau, 1973). Cependant, ce fait n'est pas surprenant compte tenu de l'isolement de l'étang de Citis et de la salinité des eaux en constante évolution depuis de nombreuses années. N'ayant pas effectué de numération des cellules, nous ne possédons pas de données précises sur les variations de

la représentation des différentes espèces au sein de la population phytoplanctonique. Cependant, il est apparu qu'une Diatomée, *Coscinodiscus granii*, était nettement prépondérante dans les eaux, tant par sa fréquence que par son abondance.

2.1.2. Les variations quantitative : dosages de la chlorophylle a

Comme l'a indiqué Travers (1971), le dosage des pigments chlorophylliens ne peut conduire à une estimation exacte de la biomasse, le contenu pigmentaire du phytoplancton étant lié à un grand nombre de facteurs. Nous retiendrons, en particulier, le fait que la concentration en chlorophylle a n'est pas forcément proportionnelle au nombre de cellules (Maestrini, 1966; Blanc et Leveau, 1970). D'autre part pour les étangs comme celui de Citis on ne peut faire abstraction du contenu pigmentaire des débris végétaux, provenant d'espèces terrestres et benthiques, qui sont récoltés en même temps que le phytoplancton. Pour ces raisons nous avons considéré les variations de la teneur des eaux en chlorophylle a seulement comme un indicateur de l'évolution de la population phytoplanctonique.

Un cycle annuel d'abondance de la chlorophylle a apparaît clairement (Fig. 1). Minimale au printemps et en été (inférieure à 10 $\mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$), la teneur des eaux en chlorophylle a augmente en automne pour atteindre des valeurs très élevées en hiver : 25,8 $\mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$ le 4 décembre 1974, 28,9 $\mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$ le 29 janvier 1975 et 40,8 $\mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$ le 7 janvier 1976 (eaux de surface). Ces variations montrent que dans les eaux de l'étang la poussée phytoplanctonique principale se produit au cours de l'hiver. Les concentrations en chlorophylle a, mesurées le 29 juillet (fond) et le 9 septembre (surface) 1975 semblent indiquer qu'une autre poussée plus faible, confondue avec la poussée d'hiver en 1974, a lieu en automne. Cette évolution, même si on admet l'existence des deux poussées annuelles, est très différente de celle observée généralement. Il faut souligner, en particulier, l'absence de la poussée printanière qui est la plus importante dans les eaux du golfe de Marseille (Travers, 1971), du golfe de Fos (Blanc et Leveau, 1973), des étangs de Berre (Minas, 1973) et de l'Olivier (Marilley, 1972).

Les fortes augmentations de la teneur des eaux en chlorophylle a sont dues à la prolifération d'une seule espèce de Diatomée, *Coscinodiscus granii*. Ce phénomène est tout à fait comparable à celui décrit par Blanc et coll. (1967), qui ont constaté, lors d'une poussée phytoplanctonique dans les eaux de l'étang de Berre, qu'une Diatomée, *Nitzschia delicatissima*, représentait 60 à 95 % de la population. De telles poussées unispécifiques ont probablement pour origine une valeur trop faible du rapport N/P, ce qui est généralement le cas pour les eaux de l'étang de Citis (N/P inférieur à 1). Ce rapport, qui est constant pour les eaux océaniques (16/1), semble être aussi important que la teneur en sels nutritifs elle-même. Ainsi d'après Ryther (1954), si la valeur du rapport N/P s'éloigne trop de 16/1, une sélection conduisant à un développement anormal d'une

ou d'un petit groupe d'espèces plus résistantes peut intervenir. Blanc et Leveau (1970) expliquent ainsi une sélection spécifique marquée, intervenue au cours d'une poussée phytoplanctonique dans les eaux du golfe de Fos. Ces auteurs ont observé qu'une Diatomée, *Skeletonema costatum*, constituait en moyenne 85 % de la population phytoplanctonique, alors que la teneur des eaux en phosphates était très élevée par rapport à celle des nitrates (N/P de 0,1 à 8,9 selon les stations). Dans les eaux de l'étang de Citis, la faible valeur du rapport N/P, qui correspond à des teneurs élevées en phosphates, apparaît comme le facteur essentiel limitant le développement algal, la concentration des nitrates étant suffisante pour assurer la multiplication et la croissance des cellules. Cependant il est possible que l'ammoniac intervienne également dans la sélection observée. En effet si ce composé peut constituer une source d'azote pour le phytoplancton (Zobell, 1935; Harvey, 1940; Schuler et coll., 1953; Eppley et coll., 1969) il peut aussi nuire à son développement en bloquant l'utilisation des nitrates lorsque sa concentration est élevée (Pakard et coll., 1971; Conway, 1977; Collos et Lewin, 1974), ce qui est souvent le cas dans les eaux de l'étang de Citis.

Il est impossible de mettre en évidence une relation entre l'évolution de la communauté phytoplanctonique et les variations de la concentration des phosphates et des diverses formes d'azote. Par contre une relation inverse apparaît entre la silice et la chlorophylle *a* (Fig. 1). Cette corrélation confirme nos observations sur la composition du phytoplancton et montre que les teneurs élevées en chlorophylle *a* sont dues à la prolifération de Diatomées. Une relation du même type, que laissait prévoir l'étude des variations quantitatives du phytoplancton, existe aussi avec la température de l'eau qui constitue le facteur limitant le nombre de poussées phytoplanctoniques. En effet, il apparaît que *Coscinodiscus granii*, seule espèce qui résiste aux faibles valeurs du rapport N/P, ne peut avoir un développement important, malgré des teneurs élevées en silice de l'eau, que si la température est basse. Ce fait est confirmé par sa présence habituelle dans les mers boréales (Cupp, 1943).

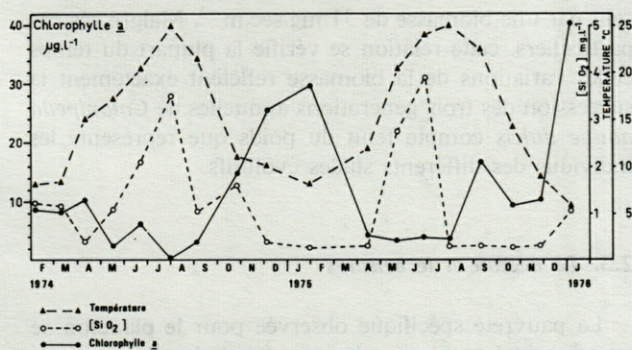


Fig. 1. — Variations concomitantes de la température et de la teneur en silice et chlorophylle *a* des eaux de surface.
Concomitant variations of the temperature and of the amount of silica and chlorophyll *a* in the surface waters.

2.2. Le zooplancton

Si la population phytoplanctonique est largement dominée par la Diatomée *Coscinodiscus granii*, le zooplancton est presque exclusivement constitué de Copépodes appartenant à une seule espèce, *Calanipeda aquae dulcis*. En raison de cette prépondérance très marquée, notre étude du zooplancton est uniquement consacrée à cette espèce.

2.2.1. Evolution de la population de *Calanipeda aquae dulcis* *

Espèce circum-méditerranéenne, *Calanipeda aquae dulcis* est représentée dans la plupart des étangs saumâtres de la Camargue et de la région provençale (Schachter, 1958 et 1959; Petit et Schachter, 1959; Aguesse et Bigot, 1960; Schachter et Mars, 1962). Comme le laisse prévoir une telle répartition géographique, cette espèce est euryhaline. Ce caractère apparaît parfaitement dans les prélèvements effectués en Corse par Schachter et Champeau (1969) qui ont trouvé cette espèce dans des étangs saumâtres dont les eaux représentent une gamme de chlorosité s'étendant de 0,5 à 19,6 g.l⁻¹. Il n'est donc pas étonnant que ces Copépodes, qui peuvent de plus subsister dans des milieux peu favorables (Schachter et coll., 1954) aient pu se maintenir dans l'étang de Citis malgré l'évolution de la salinité des eaux.

La figure 2, qui résume les résultats obtenus d'octobre 1973 à janvier 1976, montre que trois générations de *Calanipeda aquae dulcis* se succèdent au cours d'une année dans les eaux de l'étang. Ces résultats, auxquels s'ajoutent quelques données recueillies les années précédentes, permettent d'établir que la première génération apparaît au début du printemps (mars-avril), la seconde au début de l'été (juillet) et la troisième en automne (octobre-novembre). Dans la période s'étendant de mai 1972 à janvier 1976, cette succession n'a connu qu'une exception représentée par l'absence de la génération de printemps en 1974. L'origine de ce phénomène est assez difficile à établir, l'évolution continue des facteurs physicochimiques n'ayant pas perturbé fortement le développement des générations précédentes. Mais, bien que *Calanipeda aquae dulcis* soit une espèce euryhaline, on peut penser cependant que cette absence de la génération de printemps est liée à la diminution importante de salinité au cours de l'hiver.

Malgré le nombre insuffisant des données concernant la succession des différents stades évolutifs de *Calanipeda aquae dulcis*, il apparaît que la durée du développement des générations varie en fonction de la saison. La comparaison de l'évolution des générations d'été et d'automne montre nettement cette différence qui est liée à la température de l'eau (Champeau, 1970). Par exemple, pour la génération de l'été 1975 (prélèvement du 29 juillet) nous avons constaté la présence simultanée de

* Travail effectué en collaboration avec A. Champeau, Laboratoire de Biologie Générale - Ecologie, Université de Provence, Marseille.

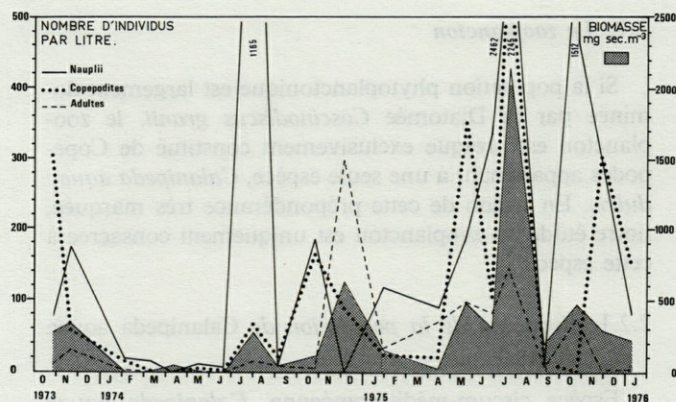


Fig. 2. — Variations concomitantes de la population de *Calanipeda aquae dulcis* et de la biomasse du zooplancton.
Concomitant variations of the populations of *Calanipeda aquae dulcis* and the zooplankton biomass.

nombreux nauplii (184 individus/litre), copépodites (165 individus/litre) et adultes (147 individus/litre). Par contre, pour la génération de l'automne 1974 les comptages effectués sur des échantillons prélevés à 40 jours d'intervalle font apparaître une succession plus lente des différents stades évolutifs. Ainsi, lors du premier prélèvement, le 24 octobre, alors que les nauplii et les copépodites étaient nombreux (184 et 165 individus/litre) nous n'avons trouvé que très peu d'adultes (7 individus/litre). Inversement, le 4 décembre, il n'y avait plus de nauplii, beaucoup moins de copépodites (91 individus/litre) mais de nombreux adultes (302 individus/litre).

L'étude de la composition de la population de *Calanipeda aquae dulcis* fait apparaître une grande disproportion entre le nombre de nauplii et celui des adultes. Ce déclin de la population au cours de l'évolution des générations peut s'expliquer par l'infestation parasitaire des individus et le manque de nourriture.

— Dans la plupart des prélèvements, nous avons observé que les individus, appartenant à tous les stades, étaient fortement parasités. Compte tenu de son ampleur, cette infestation des nauplii et des copépodites constitue un fait exceptionnel, la succession rapprochée des mues empêchant habituellement la prolifération des parasites. L'infestation des adultes est un phénomène plus courant, mais cependant les Calanides, qui sont de bons nageurs, ne sont généralement que peu touchés, contrairement aux Cyclopidés et aux Harpactides. Un développement aussi important des parasites est préjudiciable à la vitalité des individus et l'essor des populations se trouve limité par l'élimination de nombreux nauplii et copépodites.

— Les dosages de la chlorophylle *a* ont montré que le phytoplancton était peu abondant pendant une grande partie de l'année. Malgré la présence des Rotifères, parfois en très grand nombre, on peut penser que la rareté de la nourriture constitue un frein au développement des générations de printemps et d'été, à partir du stade copépodite.

2.2.2. Variations de la biomasse du zooplancton

Les variations annuelles de la biomasse mettent en évidence un cycle annuel d'abondance du zooplancton, comportant un minimum à la fin de l'hiver, un maximum en été, un deuxième minimum à l'automne et une légère augmentation en hiver (Fig. 2). Durant le printemps 1974, c'est-à-dire à la fin de la période de forte pluviosité, la biomasse est restée très faible, ce qui constitue une anomalie dans l'évolution annuelle explicable par des conditions écologiques alors très modifiées. Par la suite, la stabilisation du milieu conduit à une reprise du développement normal de la faune zooplanctonique.

L'étude de la composition du zooplancton nous avait permis de conclure qu'il était presque exclusivement représenté par une espèce de copépodes. Ces observations sont confirmées par la comparaison entre les variations de la biomasse et celles de la population de *Calanipeda aquae dulcis*. En effet, l'évolution de la biomasse est très étroitement liée à celle du nombre de copépodes, adultes et copépodites essentiellement, comme le soulignent les quelques exemples suivants :

	Adultes (individus.m ⁻³)	Copépodites (individus.m ⁻³)	Biomasse (mg.sec.m ⁻³)
04.02.1974	2 000	17 000	25
11.03.1974	0	0	8,8
20.06.1974	1 000	1 000	1,6
30.07.1974	15 000	67 000	284
04.12.1974	302 000	91 000	622
29.07.1974	147 000	2 245 000	2 139

Quand les Copépodes sont peu nombreux, comme au cours du printemps 1974 par exemple, cette relation est moins absolue et peut même ne pas apparaître, la biomasse d'autres organismes prenant alors une plus grande importance relative. Le cas extrême s'est présenté le 10 avril 1974, quand en l'absence de Copépodes, nous avons observé une prolifération de Rotifères se traduisant par une biomasse de 31 mg.sec.m⁻³. Malgré ces cas particuliers, cette relation se vérifie la plupart du temps et les variations de la biomasse reflètent exactement la succession des trois générations annuelles de *Calanipeda aquae dulcis* compte tenu du poids que représente les individus des différents stades évolutifs.

2.3. Le necton et le benthos

La pauvreté spécifique observée pour le plancton se retrouve également pour le necton et le benthos comme en témoigne l'inventaire suivant :

ALGUES	<i>Enteromorpha cf. intestinalis</i> (L.) Link
ANNÉLIDES	
Polychètes	<i>Nereis diversicolor</i> Müller
CRUSTACÉS	
Isopodes	<i>Sphaeroma hookeri</i> Leach
Amphipodes	<i>Gammarus aequicauda</i> Martinov <i>Echinogammarus stocki</i> Karaman
MOLLUSQUES	
Gastéropodes	<i>Hydrobia acuta</i> (Drap) <i>Hydrobia ventrosa</i> (Mtg.)
Bivalves	<i>Mytilus galloprovincialis</i> Lmk. <i>Brachidontes marioni</i> (Loc.) <i>Cardium glaucum</i> Brug.
POISSONS	<i>Anguilla anguilla</i> (L.) <i>Atherina boyeri</i> Risso <i>Gobius niger</i> L. <i>Gobius microps</i> Kroyer <i>Syngnathus</i> sp.

Quelques espèces sont représentées par une population très importante qui témoigne d'une parfaite adaptation au milieu. Nous citerons en particulier *Sphaeroma hookeri*, *Gammarus aequicauda* et *Atherina boyeri* dont les cycles de reproduction et de développement n'ont été que peu perturbés par l'évolution des facteurs physico-chimiques des eaux. Par contre, la diminution de la salinité a fortement touché les Mollusques bivalves :

- La population de *Brachidontes marioni*, abondante sur les bords de l'étang où elle vivait en colonies très denses fixées sur des arbustes partiellement immergés, a brusquement régressé à la fin de l'année 1973 à la suite des fortes précipitations. Il faut rappeler que la chlorosité des eaux a diminué dans les zones côtières de 3 à 6 g.l⁻¹ en quelques jours seulement.
- Simultanément *Mytilus galloprovincialis*, représentée par un petit nombre d'individus localisés également près des bords de l'étang, a complètement disparu.
- *Cardium glaucum* est depuis quelques années représentée dans l'étang de Citis par une forme de petite taille que l'on peut rattacher à la variété *Rectidens minor* (Mars, 1961). Sa population a présenté une évolution cyclique très marquée, reflétant une adaptation précaire aux variations du milieu. Cette évolution s'est traduite par une mortalité élevée au cours de la période s'étendant de l'automne 1973 au printemps 1974. Après le retour des conditions climatiques normales et la stabilisation du milieu (1975), nous avons constaté une reprise du développement à partir des rares individus qui avaient pu survivre.

Les précipitations abondantes ont également eu des répercussions sur les populations de *Gobius* dont l'habitat, situé dans les zones côtières peu profondes de l'étang (De Casabianca et Kiener, 1969), a été fortement perturbé par les eaux de ruissellement. Cependant, les Poissons pouvant se déplacer afin de trouver des conditions

plus favorables, la diminution de la salinité de l'eau n'a pas provoqué une mortalité exceptionnelle comme pour les Mollusques. Les modifications du milieu ont principalement affecté les individus jeunes et retenti sur la reproduction, ce qui explique la régression des deux espèces observée en 1975.

Parmi les Poissons, signalons le cas particulier de *Anguilla anguilla*, espèce très bien adaptée dans les eaux de l'étang, mais dont la population évolue essentiellement en fonction des prélèvements, effectués lors des pêches, et de l'introduction de jeunes individus.

CONCLUSION

Le peuplement très restreint de l'étang de Citis est le fruit d'une sélection écologique qui conduit à la prolifération de quelques espèces parfaitement adaptées à ce milieu dont nous avons souligné les originalités (Baudin, 1980). A cet égard, nous indiquons ses origines (ancienne saline) et son isolement qui, d'une part, limite considérablement les possibilités d'implantation de nouvelles espèces et qui, d'autre part, conduit à ce que l'évolution de la salinité des eaux ne dépende que des précipitations et de l'évaporation. La Diatomée *Coscinodiscus granii* est la seule espèce responsable des poussées phytoplanctoniques, qui se produisent uniquement en période hivernale, et les copépodes appartenant à l'espèce *Calanipeda aquae dulcis* dominant très largement la population zooplanctonique. Dans les niveaux trophiques supérieurs, quelques espèces sont représentées par des populations très denses. Il s'agit de *Sphaeroma hookeri*, *Gammarus aequicauda* et *Atherina boyeri*.

Au cours des 45 mois qu'a duré notre étude, notons que si la diminution de la salinité n'a pas modifié fondamentalement le peuplement de l'étang, elle a cependant retenti, à des degrés différents, sur la plupart des espèces et tout particulièrement sur les Mollusques bivalves. Ainsi, *Mytilus galloprovincialis* a complètement disparu et les populations de *Brachidontes marioni* et de *Cardium glaucum* ont considérablement régressé à la suite d'une mortalité très élevée.

La sélection écologique observée pour l'étang de Citis est typique des eaux saumâtres (Schachter, 1969), mais ce phénomène est amplifié dans le cas présent par les caractères très particuliers de l'écosystème.

BIBLIOGRAPHIE

- AGUESSE, P. et L. BIGOT, 1960. Observations floristiques et faunistiques sur un étang de Moyenne Camargue : la Baisse Salée de la Tour du Valat. *Vie Milieu*, 11(2) : 284-307.
- BAUDIN, J.P., 1980. Contribution à l'étude écologique des milieux saumâtres méditerranéens. I : les principaux caractères physiques et chimiques des eaux de l'étang de Citis (B.-d.-R.). *Vie Milieu*, 30(2) : 121-129.

- BLANC, F., B. COSTE, H.J. MINAS et K.H. SZEKIELDA, 1967. Distribution et corrélations des principaux facteurs hydro-biologiques dans un milieu de forte production organique (Etang de Berre). *Mar. Biol.*, **1** (1): 43-55.
- BLANC, F. et M. LEVEAU, 1970. Effets de l'eutrophie et de la dessalure sur les populations phytoplanctoniques. *Mar. Biol.*, **5** (4): 283-293.
- BLANC, F. et M. LEVEAU, 1970. Effets de l'eutrophie et de la dessalure sur les populations phytoplanctoniques. *Mar. Biol.*, **5** (4): 283-293.
- BLANC, F. et M. LEVEAU, 1973. Plancton et eutrophie : aire d'épandage rhodanienne et Golfe de Fos (traitement mathématique des données). *Thèse Doct. Univ. Aix-Marseille*, 681 p.
- CHAMPEAU, A., 1970. Recherches sur l'écologie et l'adaptation à la vie latente des copépodes des eaux temporaires provençales et corses. *Thèse Doct. Univ. Aix-Marseille*, 360 p.
- COLLOS, Y. et J. LEWIN, 1974. Blooms of surf-zone diatoms along the coast of the Olympic Peninsula, Washington. IV : Nitrate reductase activity in natural populations and laboratory cultures of *Chaetoceros armatus* and *Asterionella socialis*. *Mar. Biol.*, **25** (3): 213-221.
- CONWAY, H.L., 1977. Interactions of inorganic nitrogen in the uptake and assimilation by marine phytoplankton. *Mar. Biol.*, **39** (3): 221-232.
- CUPP, E.E., 1943 - Marine plancton diatoms of the West Coast of North America. *Bull. Scripps Inst. Oceanogr. Univ. Calif.*, **5** (1): 1-238.
- DE CASABIANCA, M.L. et A. KIENER, 1969. Gobiidés des étangs corses : systématique, écologie, régime alimentaire et position dans les chaînes trophiques. *Vie Milieu*, **20** (3A): 611-634.
- EPPLEY, R.W., J.L. COATSWORTH et L. SOLORZANO, 1969. Studies of nitrate reductase in marine phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, **14** (2): 194-205.
- HARVEY, 1940. Nitrogen and phosphorus required for the growth of phytoplankton. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, **24**: 115-123.
- LOVEGROVE, T., 1966. The determination of the dry weight plankton and the effect of various factors in the values obtained. In : Some contemporary studies in marine science : 429-467, London, M. Barnes, G. Allen et Unwin.
- MAESTRINI, S., 1966. Etude de l'influence de quelques facteurs du milieu sur la productivité d'une algue planctonique en culture. *Recl. Trav. Stn. Mar. Endoume*, **41**: 33-108.
- MARILLEY, M., 1972. Etude écologique d'un étang saumâtre méditerranéen, l'étang de l'Olivier : eaux, sédiments, plancton. *Thèse 3^e cycle Univ. Aix-Marseille*, 88 p.
- MARS, P., 1961. Recherches sur quelques étangs du littoral méditerranéen français et sur leurs faunes malacologiques. *Thèse Doct. Univ. Paris*, 269 p.
- MINAS, M., 1973. Sur la synthèse et la dégradation de la matière organique dans l'écosystème de l'étang de Berre. Dynamique et bilan. Rapports avec le régime hydrologique. *Thèse Doct. Univ. Aix-Marseille*, 377 p.
- PACKARD, T.T., D. BLASCO, J.J. MACISAAC et R.C. DUGDALE, 1971. Variations of nitrate reductase in marine phytoplankton. *Invest. pesq.*, **35**: 209-219.
- PARSONS, T.R. et STRICKLAND, 1963. Discussion of spectrophotometric determination of marine plants pigments with revised equations for ascertaining chlorophylls and carotenoids. *J. Mar. Res.*, **21** (3): 155-163.
- PETTIT, G. et D. SCHACHTER, 1959. Les étangs et lagunes du littoral méditerranéen français et le problème de la classification des eaux saumâtres. *Arch. Océanogr. Limnol.*, **11**: 75-91.
- PONT, D., 1976. Recherche d'une méthode adaptée à l'étude quantitative des invertébrés des rizières. *D.E.A. d'Ecologie Générale et Appliquée Univ. Languedoc*, 25 p.
- RYTHER, J.H., 1954. The ecology of phytoplankton blooms in Moriches Bay and Great South Bay, Long Island, New-York. *Biol. Bull. (Woods Hole)*, **106**: 198-209.
- SCHACHTER, D., J. SENEZ, et J. LEROUX-GILERON, 1954. Note préliminaire sur la dystrophie d'un étang saumâtre du littoral méditerranéen : l'étang de l'Olivier. *Vie Milieu*, **4** (4): 701-706.
- SCHACHTER, D., 1958. Contribution à l'étude écologique d'un étang méditerranéen. Le plancton de l'étang de l'Olivier (B.d.R.). *Verh. int. Verein. theor. angew. Limnol.*, **13**: 676-682.
- SCHACHTER, 1959. Données nouvelles sur l'évolution de quelques étangs du delta du Rhône. *Rapp. P. Réun. Comm. int. Explor. scient. Mer Méditerran.*, **15** (3): 155-162.
- SCHACHTER, D. et P. MARS, 1962. Contribution à l'étude écologique des étangs méditerranéens. Note préliminaire sur l'Ecologie de l'étang de Lavalduc. *Publ. Stn Zool. Napoli*, **32**: 219-235.
- SCHACHTER, D. et A. CHAMPEAU, 1969. Contribution à l'étude écologique de la Corse. I - Les copépodes des eaux stagnantes. *Vie Milieu*, **20** (1C): 41-56.
- SCHACHTER, D., 1969. Ecologie des eaux saumâtres. *Verh. int. Verein. theor. angew. Limnol.*, **17**: 1052-1068.
- SCHULER, L.F., V.M. DILLER & M.J. KERSTEN, 1953. Preferential assimilation of NH_4^+ ion by *Chlorella vulgaris*. *Plant. Physiol. (Bethesda)*, **28**: 299-303.
- STRICKLAND, J.D. et T.R. PARSONS, 1965. A manual of sea water analysis. *Bull. Fish. Res. Bd. Can.*, **125**: 203 p.
- TRAVERS, M., 1971. Le microplancton du golfe de Marseille : étude quantitative, structurelle et synécologique ; variations spatio-temporelles. *Thèse Doct. Univ. Aix-Marseille*, 595 p.
- ZOBELL, C.E., 1935. The assimilation of ammonium nitrogen by *Nitzschia closterium* and other marine phytoplankton. *Proc. natl. Acad. Sci. U.S.A.*, **21**: 517-522.

Accepté le 6 mars 1979

L'OSTÉOPÉTROSE MANDIBULAIRE CHEZ *PHYSETER MACROCEPHALUS* L.

Lucie ARVY

Faculté de Médecine,
45, rue des Saints-Pères, 75006 Paris

OSTÉOPÉTROSE
PHYSETER MACROCEPHALUS

RÉSUMÉ. – L'ostéopétrose est apparemment inconnue chez les Cétacés actuels. Cependant, il était admis qu'un Pachyostose existe chez quelques formes disparues de Platanistidae provenant du Miocène inférieur d'Amérique du Nord.

OSTEOPETROSIS
PHYSETER MACROCEPHALUS

ABSTRACT. – Osteopetrosis is apparently unknown in the recent Cetacea. However, it has been admitted that a "pachyostose" existed in some extinct species of Platanistidae (lower Miocene of North America).

INTRODUCTION

L'existence d'os déformés par une minéralisation massive semble avoir été remarquée, il y a plus de trois siècles, par l'illustre naturaliste Olaf Wormius (1655). Cette anomalie est actuellement connue dans tous les pays; elle est plus particulièrement fréquente en Inde et en Argentine; elle est souvent notée depuis l'utilisation routinière par les cliniciens de radiographies roëntgénéennes; les os atteints perdent leur transparence pour être uniformément opaques aux rayons de Röntgen; leur tissu perd sa texture particulière et devient étonnamment lourd pour prendre le type décrit par le radiologiste Albers-Schönberg (1904-1915).

Au ^{xx}siècle, l'ostéopathie d'Albers-Schönberg a été observée chez de nombreux vertébrés, depuis les Téléostéens jusqu'aux Primates, en passant par les Reptiles [Nopcsa, (1923), Nopcsa et Heidsieck, (1934)], la poule domestique (Landauer, 1938), les Mammifères terrestres, petits ou gros : *Scutisorex* et *Crocodyra* (Allen, 1917), les Souris [Barnicot, (1941-1972), Marks (1969)], les Rats

[Selye, (1932), Pugsley et Selye, (1933), Marks, (1973)], les lapins [Pearce et Brown, (1938), Pearce, (1948-1950)], les Chiens (Riser et Frankenhauser, 1970), les bovins (Thomson, 1966). Parmi les Mammifères marins, il semble que seuls les Siréniens soient atteints : je n'ai pu déceler aucune observation d'ostéopétrose, malgré des recherches précises et prolongées, chez les Pinnipèdes et les Cétacés, alors que l'ostéopétrose des Siréniens est une des mieux connues.

En 1901, Gebhardt signala, d'après une coupe transversale, une anomalie curieuse de l'ossification costale chez un Dugong; mais c'est Fawcett (1942), qui caractérisa parfaitement l'aspect singulier des os des Manatidae et des Halicoridae; ce chercheur vit qu'avec l'âge les os de *Trichechus latirostris* perdent toute leur partie spongieuse, pendant que la moelle osseuse disparaît et que le tissu osseux, devenu extrêmement lourd, prend l'aspect du marbre. L'admirable étude de Fawcett est très généralement ignorée, même de Kaiser (1974), qui a fait une étude radiologique systématique de la « pachyostose » des Siréniens : *Trichechus senegalensis*, *Halicore dugong* et *Hydrodamalis gigas*.

L'OSTÉOPÉTROSE CHEZ *PHYSETER*

"Perhaps no part of the skeleton of the cachalot is so well known as the lower jaw."

Flower, 1869

... "the great length, the gracefull elegance and the beautiful symmetry of the lower jaws, as well as the regularity of the teeth of the common cachalot"...

Gervais, 1836

Depuis plus d'un siècle, de nombreux naturalistes ont examiné des mandibules de *Physeter*; dès 1889, Pouchet et Beaugard (1889), ont remarqué la grande différence de structure que présente la substance osseuse des branches et celle de la symphyse; la substance osseuse de la branche est comme fibreuse, à fibres parallèles; « elle est aussi, toujours certainement beaucoup moins grasse que le tissu osseux de la symphyse — qui, lui-même, l'est assez peu —, comparé à celui de la plupart des os du squelette, en raison de sa structure compacte; c'est grâce à cette structure particulière que les océaniens taillent des fers de lance, dans cette partie du squelette ». (Chamisso, 1824).

Quelques anomalies morphologiques de la mandibule du cachalot sont connues; Beale (1839) avait observé deux mandibules anormales; l'une était recourbée en dehors et en bas, l'autre était incurvée vers la droite et roulée en tire-bouchon (*loc. cit.*, p. 36). Murie (1865), Fischer (1867), Thompson (1868), Pouchet et Beaugard (1889) ont noté des déformations équivalentes de la mandibule.

Nulle autre anomalie (mises à part des atteintes légères : kystes et abcès dentaire) n'a été rapportée; or, nous avons constaté une ostéopétrose étonnante dans un segment de mandibule de *Physeter macrocephalus*, sectionné perpendiculairement au grand axe (mandibule appartenant à la collection ostéologique du laboratoire d'anatomie comparée du M.N.H. de Paris). Il est, en effet, classique de considérer le tissu osseux des cétacés comme remarquablement spongieux et infiltré de lipides; cependant, la mandibule des Cétacés, comme de nombreux autres tissus de Vertébrés : rayons des nageoires et écailles des Poissons, otolithes, dentine ou ciment dentaires, « défenses » des phoques (les lamellations du ciment des canines maxillaires d'*Erignathus barbatus* ont été utilisées par Potelov, 1964 et Benjaminson, 1973), etc. contiennent des appositions lamellaires de tissu ostéofibreux, qui témoignent de croissances accélérées cycliques et qui, de ce fait, permettent d'évaluer les âges.

Chez les Lagomorphes, par exemple, la lamellation mandibulaire est précieuse, pour évaluer l'âge, puisque leurs incisives s'usent sans arrêt; grâce au nombre des lamelles osseuses de la mandibule, l'âge a ainsi été déterminé, chez *lepus timidus ainu* Barret-Hamilton et L.



Mandibule atteinte d'ostéopétrose chez *Physeter macrocephalus* L.

Mandibule showing osteopetrosis in *Physeter macrocephalus* L. (Photo : M. Gordon, Laboratoire d'Anatomie comparée du MNH).

bracyurus etigo Abe, par Ohtaishi *et al.*, (1976). Laws (1960) et Nishiwaki *et al.* (1961) ont utilisé la lamellation osseuse de la mandibule de *Physeter catodon*, comme Brodie (1969) l'a utilisée chez *Delphinapterus leucas*.

Le segment de mandibule de *Physeter* que nous avons examiné ne contient que des traces infimes de lamellation osseuse; son aspect, qui est uniforme du centre à la périphérie, rappelle celui des os de marbre classiques (Fig. 1), d'autant plus parfaitement qu'il a été poli.

L'origine de ce segment de mandibule reste ignorée; il est isolé parmi tous les autres os de la collection et aucune dent ne lui correspond.

LE DÉTERMINISME DE L'OSTÉOPÉTROSE D'ALBERS-SCHÖNBERG (1904)

D'assez nombreuses recherches ont tenté d'établir les mécanismes qui sont à l'origine des transformations du tissu osseux au cours de l'ostéopétrose, maladie très généralement irréversible, marquée par une anémie (d'autant plus marquée que la moelle osseuse est plus réduite), une perte progressive de la vision (par compression osseuse des nerfs optiques), une importance de plus en plus insurmontable, etc. Dans l'absolu, l'ostéopétrose peut résulter de perturbations du métabolisme de la matrice conjonctive des os, de perturbations du métabolisme des sels calciques, ou de l'association de ces deux types de perturbations.

Quelques données expérimentales prouvent l'implication certaine du système endocrinien thyro-parathyroïdien dans ce processus pathologique : il semble, en outre, qu'un excès d'œstrogènes puisse influencer l'os vers l'ostéopétrose.

A. Le métabolisme calcique et le système thyro-parathyroïdien

Les anomalies du métabolisme des sels calcaires s'inscrivent clairement dans les os, les dents, les bois (des Cervidés, par ex.), les coquilles d'œufs, etc. Ces anomalies ont souvent pu être reliées à des dysfonctionnements thyroïdiens (Arvy, 1968); un rôle possible des glandes parathyroïdiennes est également souvent apparent.

Un homme atteint d'ostéopétrose présentait un adénome parathyroïdien; il fut à l'origine [Dupont (1930), Pehu *et al.* (1931), Ellis (1934)] de la théorie qui fit incriminer un hyperparathyroïdisme dans le déterminisme de l'ostéopétrose. Plusieurs arguments sont en sa faveur :

a) Chez les animaux atteints d'ostéopétrose, il existe de l'hyperphosphaturie avec hypophosphatémie.

b) Les glandes parathyroïdes sont hyperplasiées chez les Lapins (Pearce, 1950) et chez les Souris (Walker, 1971) atteints d'ostéopétrose.

c) L'injection intra-péritonéale de parathormone Lilly, à des Rats, est suivie d'ostéopétrose, d'autant plus précoce et profonde que le Rat est traité plus jeune; un traitement équivalent est inefficace si le Rat est âgé de plus de deux mois (Walker, 1971).

d) Les glandes thyroïdes des Souris atteintes d'ostéopétrose sont anormalement riches (Walker, 1966) en cellules claires de Baber-Nonidez (Arvy, 1973, fig. 26 et Pl. I); observation en faveur de l'hypothèse émise par Walker d'une hypersécrétion de calcitonine, chez les Vertébrés atteints d'ostéopétrose.

e) L'hormone parathyroïdienne fait augmenter fortement le nombre des cellules de Baber-Nonidez (de 2,7% à 19,9% environ); or, ces cellules sont impliquées dans le métabolisme de la calcitonine et des sels calciques.

f) L'absorption intestinale des sels calciques est très augmentée chez les sujets atteints d'ostéopétrose (Dent *et al.*, 1965); on ignore néanmoins les particularités de l'épithélium intestinal qui conditionnent cet excès d'absorption.

g) Les Lapins atteints d'ostéopétrose sont hypocalcémiques (Pearce, 1948), comme si les os avaient une aptitude particulière à soustraire du sang les sels calcaires et à les fixer.

h) Les hormones parathyroïdiennes font augmenter fortement la calcémie chez les Souris normales (de 9,51 à 27,22 mg/100 mg, par exemple), alors qu'elles n'influencent guère (Walker, 1966) la calcémie des Souris atteintes d'ostéopétrose (de 7,34 à 8,95 mg/100 ml); ces hormones ont des effets équivalents chez les Rats et elles font augmenter la calciurie, pendant que les ostéoclastes deviennent manifestement hyperactifs (Pugsley et Selye, 1933).

i) Les Souris atteintes d'ostéopétrose tolèrent des doses de parathormone qui seraient mortelles chez des Souris normales; sous l'effet de l'hormone, l'hyperostose est d'abord résorbée, pendant quelques jours – mais, très vite cet effet de la parathormone cesse, comme si l'organisme lui opposait un principe antagoniste (Barnicot, 1945); un fait certain est que les ostéoclastes sont fonctionnellement réduits et pauvres en phosphatase acide histochimiquement décelable.

j) L'ostéopétrose de la Souris guérit si on la met en parabiose avec une Souris normale de la même portée (Walker, 1972); de même, un Rat atteint d'ostéopétrose guérit s'il est mis en parabiose avec un Rat normal (Milhaud *et al.*, 1975).

k) L'insertion d'un segment de côte normale dans la cage thoracique d'une Souris ostéopétrasique est suivie de l'installation de l'ostéopétrose dans la côte normale insertie, comme si le milieu intérieur de la Souris contenait un principe ostéopétrasant (Barnicot, 1941).

l) La calcitonine inhibe la résorption osseuse provoquée *in vitro* par la parathormone [Friedman et Raisz (1965), Aliopoulos *et al.*, (1966)].

B. Le métabolisme calcique et les œstrogènes

Un traitement par les œstrogènes peut provoquer [Selye (1932), Pugsley et Selye (1933), Day et Fochis (1941)], une surcharge minérale de l'os, et une atteinte de la moelle osseuse, avec anémie. Cependant, sur l'intervention possible des œstrogènes dans l'ostéopétrose, il n'existe pas de donnée autre que cette observation expérimentale, faite sur des Rats.

C. L'origine vasculaire

Les Vertébrés atteints d'ostéopétrose ont des os sans moelle osseuse et la disparition de la moelle est attribuée à l'accumulation progressivement envahissante des sels calciques. Cependant, il n'est pas invraisemblable d'ad-

mettre que cette accumulation pourrait être secondaire à une vascularisation de plus en plus réduite de la moelle osseuse et de l'os, par artérite, par exemple. Toute intervention sur les vaisseaux de la moelle osseuse (artères et veines) influence l'os (Huggins et Wieve, 1939).

Il n'est pas impossible que l'insertion d'une côte de Souris normale dans la cage thoracique d'une Souris ostéopétreuse (Barnicot, 1941) devienne ostéopétreuse en raison de la section de ses vaisseaux et de l'hypo-nutrition de sa moelle osseuse.

REMARQUES. - Aucune des données précédentes ne peut aider à comprendre l'ostéopétreose chez le Cachalot : ses glandes thyroïdes et parathyroïdes sont inconnues ; l'examen de ces glandes serait d'un grand intérêt, chez des cachalots de tous âges, atteints ou non d'ostéopétreose.

L'OSTÉOPÉTREOSE ET L'EXTINCTION DES GENRES

L'ostéopétreose n'est pas une ostéopathie récente, car elle est observable chez de nombreux Vertébrés, depuis le permien inférieur. La disparition, il y a environ deux cents ans, des Siréniens représentants du genre *Hydrodamalis Retzius* (1794) a été attribuée par Kaiser (1974) à des massacres massifs. Mais, puisque les *Hydrodamalis gigas* étaient atteints d'ostéopétreose, ils étaient vraisemblablement plus ou moins aveugles (par compression de leurs nerfs optiques) ; leurs os devenus très lourds ne leur permettaient guère d'échapper à leurs massacreurs et, enfin, leur vitalité devait être amoindrie par une anémie d'autant plus importante que leur moelle osseuse était plus raréfiée.

Nous ne saurons malheureusement rien des systèmes endocriniens, en particulier thyro-parathyroïdien, des *Hydrodamalis* ; il serait du plus grand intérêt de connaître ce système chez les Siréniens actuels atteints de « pachyostose » : *Trichechus latirostris* (Fawcett, 1942), *T. senegalensis* et *Dugong dugong* (Kaiser, 1974) ; malheureusement, nous ignorons tout des glandes thyroïdes et parathyroïdes des Siréniens. Nopcsa (1923), Sickenberg (1931), Fawcett (1942) ont apporté divers arguments prouvant que l'ostéopétreose des Siréniens était liée à une hypothyroïdie indiscutable ; Fawcett a vu des vésicules thyroïdiennes de plus d'un centimètre de diamètre à la périphérie de la glande thyroïde de *Trichechus latirostris* ; leur épithélium était remarquablement plat. Nopcsa a attribué le crétinisme cliniquement apparent des Siréniens à l'ingestion habituelle d'algues marines riches en iode. Mais le manque d'iode perturbe le fonctionnement thyroïdien aussi bien que l'excès d'iode et, au cours de l'athyroïdisme, l'ossification est anormale.

Suivant les zones géographiques, les régimes des Siréniens sont très variés. Desmarest (1820) admettait que le Dugong vivait d'algues et que les stélères boréales préfé-

raient les *Fucus*, et ils sont apparemment également atteints d'ostéopétreose bien qu'aucune recherche méthodique n'ait été faite sur ceux qui vivent de Sargasses, d'*Utricularia*, de *Pistia*, de *Lymnobia* (Pereira, 1947), de Potamogetonaceae ou d'Hydrocharitaceae (Hartog, 1970). Extrêmement voraces, les manatées sont utilisées dans certaines régions pour faire disparaître les *Cabomba*, *Nymphaea*, *Eichornia*, etc... des canaux de drainage et d'irrigation ; néanmoins, on ignore si l'état du Sirénien s'améliore dans ces conditions, de même qu'on l'ignore chez les manatées des stations zoologiques qui vivent très bien de carottes et de laitues. Si leur ostéopétreose ne régresse pas, il faut admettre qu'elle résulte de l'hérédité d'une certaine dégénérescence (Largier, 1913-1917).

Quoi qu'il en soit, cette hypothèse de l'origine alimentaire de l'ostéopétreose des Siréniens, par carence ou excès d'iode et dysthyroïdie, ne peut être une cause directe d'ostéopétreose chez les Cétacés, puisqu'ils ne sont pas végétariens.

L'ostéopétreose est apparemment inconnue chez les Cétacés actuels, mais elle a été observée chez des Platanistidae disparus : *Pachyacanthus suessi*, Brandt, et *P. ambiguus*, Brandt, (du miocène inférieur d'Europe), *P. letochae*, Brandt, (du miocène moyen nord-américain) étaient atteints de « pachyostose » (Bernhauser, 1951) ; une recherche systématique de l'ostéopétreose chez les Platanistidae actuels permettrait d'apprécier les risques de les voir disparaître ; de même qu'une recherche systématique de l'ostéopétreose chez les Physteridae actuels.

BIBLIOGRAPHIE

- ALBERS-SCHÖNBERG, H.E., 1915. Projektions-Röntgenbilder einer seltenen Knochenerkrankung. *Fortschr. Röntgenstr.*, 1903-04, 7 : 158-9 et *Münch. Med. Wochens.*, 1904, 51 : 365-6. Eine bisher nicht beschriebene Allgemeinerkrankung des Skelettes im Röntgenbild. *Fschr. Röntgenstr.*, 1907, 11 : 261-3. - Eine seltene, bisher nicht bekannte strukturanomalie des Skelettes. *Fortschr. Röntgenstr.*, 23 : 174-5.
- ALIAPPOULOS, M.A., E.F. VOELKEL, et P.L. MUNSON, 1966. Assay of human thyroid gland for thyrocalcitonin activity. *J. of clin. Endoc.*, 26 : 897.
- ALLEN, J.A., 1917. The skeletal characters of *Scutisorex Thomas*. *U.S. Geol. Geog. Surv. Terr. Washington Print. Office. Misc. Publ.*, 37 : 769-84.
- ARVY, L., 1973. La thyroïde et le métabolisme calcique. *J. de Physiol.*, 1968, 60(5) : 405-48, 18 fig. (200 réf.). - La calcitonine, p. 74-7, in : *La glande thyroïde des Mammifères*. Traité de Zoologie de P.P. Grassé. Masson édit., Paris, 1-98, 46 fig.
- BARNICOT, N.A., 1945. The effect of subcutaneous transplantation of bones of the grey-lethal house mouse into normal hosts and of normal bones into grey-lethal host. *Amer. J. Anat.*, 1941, 68 : 497-531. Some data on the effect of parathormone on the grey-lethal mouse. *J. of Anat.*, 79 : 83-91.

- BEALE, T., 1839. *The natural history of the Sperm-whale*. Van Voorst édit., Londres.
- BENJAMINSEN, T., 1973. Age determination and the growth and age distribution from cementum growth layers of bearded seals and svalbard. *Fisk. Dir. Skr. Ser. HavHunders.*, **16**: 159-70.
- BERNHAUSER, A., 1954. Über Knochenponderosität bei aquatischen Wirbeltieren. Thèse, Vienne 1951. — Über die adaptative Bedeutung der Knochenstruktur der Teleostei. *Osterr. Zool. Zeit.*, **5**: 1-14.
- BRODIE, P.F., 1969. Mandibular layering in *Delphinapterus leucas* and age determination. *Nature*, **221**: 956-8.
- CHAMISSO, A. (de) 1824. Cetaceorum maris kamtschatica imagines ab aleutis e ligno ficas, adumbravit recensuitque. *Nova acta acad. Natur. Curiosorum*, **12**: 247.
- DAY, H.G. et R.H. FOCHIS, 1941. Skeletal changes in rats receiving estradiol benzoate as indicated by histological studies and determination of bone asch serum calcium and phosphatase. *Endoc.*, **25**: 83-93.
- DENT, C.E., J.M. SMELIE, et L. WATSON., 1965. Studies on osteoporosis. *Arch. Dis. Chil.*, **40**(209): 7-15.
- DESMAREST, A.J., 1820. Cétacés, Cetae, p. 506-30. Mammalogie ou description des espèces de Mammifères. Agasse édit., Paris, pp. 555.
- DUPONT, J. L'ostéopétrose ou maladie des os marmoréens. Thèse Fac. Méd. Lyon 1930, pp. 95, 3 fig.
- ELLIS, R.W.B., 1934. Osteopetrosis (Marble bones). *Proc. roy. Soc. Med.*, **27**: 1563.
- FAWCETT, D.W., 1942. The amedullary bones of the Florida manatee (*Trichechus latirostris*). *Amer. J. Anat.*, **71**: 271-309.
- FISCHER, P., 1867. Note sur une déformation pathologique de la mâchoire inférieure du Cachalot. *J. de l'Anat.*, **4**: 382-8.
- FLOWER, W.H., 1869. On the osteology of the cachalot or sperm-whale (*Physeter macrocephalus*). *Trans. zool. Soc., London*, **6**: 309-72, 11 fig., 4 pl.
- FRIEDMAN, J. et L.G. RAISZ., 1965. Thyrocalcitonin: inhibitor of bone resorption in tissue culture. *Science*, **150**: 1465.
- GAMBELL, R., 1977. Dentine layer formation in sperm-whale teeth. A voyage of discovery (ed. M. Angel), Pergamon Press Oxford, p. 583-90, 4 fig.
- GEBHARDT, W., 1901. Überfunktionell wichtige Anordnungsweisen der groberen und feiner Bauelemente der Wirbelthierknochen. *Arch. für Entwick-Mech.*, **11**: 383-498.
- GERVAIS, P., 1636. *Physeter macrocephalus*, in: Mammalogie ou Mastologie. *Dictionnaire pittoresque d'Histoire naturelle et des Phénomènes de la nature*, **4**: 614-40.
- HARTOG, C. (den) 1970. The sea-grasses of the word. Amsterdam, pp. 275.
- HUGGINS, C. et E. WIEGE., 1939. Effect on the bone marrow of destruction of the nutrient arters and veins. *Ann. Surg.*, **110**: 940.
- KAISER, H.E., 1974. Vergleichende Untersuchungen zur Pachyostose und den Hyperostosen inklusive der Erkrankung Albers-Schönberg. *VII^e Cong. Int. Path. comp., Lausanne 1955. Morphologie of the sirenia. A macroscopic and X-ray atlas of the osteology of recent species*. Karger édit., Paris 1974, pp. 76, 64 fig.
- KLEIN, B.M., 1946-1947. Das « Os wormianum ». *Umwelt*, p. 424-5, 4 fig.
- LANDAUER, W., 1938. Studies on fowl paralysis. A condition osteopetrosis. *Storrs Agr. exp. Stat. Connecticut.*, Bull. n° 22.
- LARGER, R. La contre-évolution ou dégénérescence par l'hérédité pathologique, cause naturelle de l'extinction des groupes animaux actuels et fossiles. Essai de paléopathologie générale comparée. *Bull. Mém. Soc. Anthropol.*, 1913, Sér. **6**(4): 4, 683-729 et Théorie de la contre-évolution ou dégénérescence par l'hérédité pathologique. Paris 1917.
- LAWS, R.M., 1960. Laminated structure of bones from some marine mammals. *Nature*, **187**: 338-9.
- MARKS, S.C., 1969. The parafollicular cell of the thyroid gland as the source of an osteoblast-stimulating factor. Evidence from experimentally osteopetrotic mice. *J. Bone Joint Surg.*, **51**: 875-90.
- MARKS, S.C. et D.G. WALKER. The role of the parafollicular cells of the thyroid gland in the pathogenesis of congenital osteopetrosis in Mic. *Amer. J. Anat.*, **126**: 299-314.
- MARKS, S.C., 1973. Pathogenesis of osteopetrosis in the ia Rat: reduced bone resorption due to reduced osteoclast function. *Amer. J. Anat.*, **138**(1): 165-78, 5 pl.
- MILHAUD J. et 6 collaborateurs, 1975. Démonstration cinétique, radiographique et histologique de la guérison de l'ostéopétrose congénitale du Rat. *C.R. hebdom. Séanc. Acad. Sci.*, **280**(4): 2485-8, 8 fig.
- MURIE J., 1865. On deformity of the lower jaw in the cachalot (*Physeter macrocephalus*). *Proc. zool. Soc., London*, 390-6.
- NISIWAKI M.S., S. OHSUMI et T. KASUYA, 1961. Age characteristics in the sperm whale mandible. *Nor. Hvalfangst tid.*, **59**(12): 499-507.
- NOPCSA F. (von), 1923. Vorläufige Notiz über die Pachyostose und Osteosklerose einiger mariner Wirbeltiere. *Anat. Anz.*, **56**: 353-9.
- OTAISHI N., N. HACHIYA et Y. SHIBATA, 1976. Age determination of the hare from annual layers in the mandibular bone. *Acta theriologica*, **21**(11): 168-71, 4 fig..
- PEARCE L. et W.H. BROWN, 1939. Hereditary osteopetrosis of the rabbit. General features and course of disease; genetic aspects. *J. of Med.*, **88**: 579-96.
- PEARCE L., 1948. Hereditary osteopetrosis in the rabbit. X-ray, hematologic and chemical observations. *J. of exp. Med.*, **88**: 597-621 et 1950, **92**: 291.
- PEHU M., A. POLICARD et A. DUFOURT, 1939. L'ostéopétrose ou maladie des os marmoréens. *Presse méd.*, 1931, **36**: 999. Sur un cas d'ostéopétrose généralisée (os marmoréens) chez un enfant de six ans. *Lyon méd.*, **144**(n° 36), 285-93.
- PEREIRA N., 1947. *O Peixe-Boi da Amazonia*. Pub. Minist. Agric. Manaus.
- POTELOV V.A., 1964. Données sur le développement et l'évaluation de l'âge chez *Erignathus barbatus*. (En russe). Thèse, Petrozavodsk.
- POUCHET G. et H. BEAUREGARD, 1889. Recherches sur le cachalot. *Nouvelles Arch. Mus. Hist. nat.*, 3^e série, **1**: 1-96.
- PUGSLEY L.L. et H. SELYE, 1933. The histological changes in the bone responsible for the action of the parathyroid hormone on the calcium metabolism in the rat. *J. of Physiol.*, **79**: 113-7.
- RISER W.H. et R. FRANKHAUSER, 1970. Osteopetrosis in the dog: a report of three cases. *J. amer. vet. radiol. Soc.*, **11**: 29-34.
- SELYE H., 1932. On the stimulation of new bone formation with parathyroid extract and irradiated ergosterol. *Endoc.*, **16**: 547-58.
- SICKENBERG O., 1931. Morphologie und stammesgeschichte der Sirenen. *Palaeobiologica*, **4**: (6/7) 405-44.
- THOMSON J.H., 1968. Letter relating to the occasional deformity of the lower jaw of the Sperm-whale. *Proc. zool. Soc., London*.

- THOMSON R.G., 1966. Failure of bone resorption in the calf. *Path. vet.*, **3**: 234-46.
- WALKER D.G. Elevated bone collagenolytic activity and hyperplasia or parafollicular light cells of the thyroid gland in parathormone-treated grey-lethal mice. *Zeit. Zellf.*, 1966, **72**: 100-24, 25 fig. — Counteraction to parathyroid therapy in osteopetrotic mice as revealed in the plasma level calcium and ability to incorporate ^3H -proline into bone. *Endoc.*, 1966, **79**: 836-42, 6 fig. — The induction of osteopetrotic changes in hypophysectomized, thyroparathyroidectomized and intact rats of various age. *Endoc.*, 1971, **89**: 1839-1406, 22 fig. — Congenital osteopetrosis in mice cured by parabiotic union with normal siblings. *Endoc.*, 1972, **91**: 916-20, 8 fig.
- WÖRMUS O., 1655. *Museum Wormianum seu Historia rerum rariorum tam naturalia, quam artificialium...* Lud. Dan. Elzevirios, Amstelodami.
- Accepté le 12 décembre 1979
- THOMSON R.G., 1966. Failure of bone resorption in the calf. *Path. vet.*, **3**: 234-46.
- WALKER D.G. Elevated bone collagenolytic activity and hyperplasia or parafollicular light cells of the thyroid gland in parathormone-treated grey-lethal mice. *Zeit. Zellf.*, 1966, **72**: 100-24, 25 fig. — Counteraction to parathyroid therapy in osteopetrotic mice as revealed in the plasma level calcium and ability to incorporate ^3H -proline into bone. *Endoc.*, 1966, **79**: 836-42, 6 fig. — The induction of osteopetrotic changes in hypophysectomized, thyroparathyroidectomized and intact rats of various age. *Endoc.*, 1971, **89**: 1839-1406, 22 fig. — Congenital osteopetrosis in mice cured by parabiotic union with normal siblings. *Endoc.*, 1972, **91**: 916-20, 8 fig.
- WÖRMUS O., 1655. *Museum Wormianum seu Historia rerum rariorum tam naturalia, quam artificialium...* Lud. Dan. Elzevirios, Amstelodami.

DEUX ESPÈCES HYPOGÉES DU GENRE *CANDONOPSIS* (OSTRACODA, CANDONINAE) DU SUD DE LA FRANCE ET DE CUBA

Dan L. DANIELOPOL

Limnologisches Institut
A-5310 Gaisberg-116

OSTRACODA
SYSTÉMATIQUE
BIOGÉOGRAPHIE

RÉSUMÉ. — La diagnose du genre *Candonopsis* Vavra et des données supplémentaires sur la morphologie de *C. boui* Danielopol, 1978 et *C. cubensis* Danielopol 1978 sont présentées. La majorité des espèces du genre *Candonopsis* vivent dans les régions tropicales. En Europe vivent 6 espèces dont 3 troglobies. *C. boui* est connue seulement des habitats interstitiels du Sud de la France. Cette espèce présente plus d'affinités morphologiques avec les espèces épigées du groupe *C. kingsleii* d'Europe qu'avec celles de *Candonopsis* vivant aux tropiques. *C. cubensis* rencontrée dans une grotte à Cuba, a une position systématique isolée à l'intérieur du genre *Candonopsis*.

OSTRACODA
SYSTEMATICS
BIOGEOGRAPHY

ABSTRACT. — The diagnosis of the genus *Candonopsis* Vavra and a supplementary description of *C. boui* Danielopol, 1978 and *C. cubensis* Danielopol, 1978 are presented. Most of the species belonging to the genus *Candonopsis* live in the tropics. In Europe there are 6 species from which 3 are troglobites. *C. boui* is known only from interstitial habitats in southern France. This species shows closer morphological affinities to the epigeal species of the group *C. kingsleii*, from Europe, as to the *Candonopsis* species living in the tropic. *C. cubensis* known from a cave of Cuba, has an isolated systematic position within the genus *Candonopsis*.

J'ai présenté récemment (Danielopol, 1978) les diagnoses de deux nouvelles espèces hypogées du genre *Candonopsis*. L'une, *Candonopsis boui* a été découverte dans les sédiments alluviaux de la vallée du Tarn près d'Albi dans le sud de la France, tandis que l'autre, *C. cubensis* a été trouvée dans une grotte à Cuba.

En Europe, la majorité des Ostracodes hypogés appartient à la sous-famille des Candoninae, surtout aux genres *Pseudocandona* et *Mixtacandona* (Danielopol 1977, 1978).

Trois espèces souterraines de *Candonopsis* seulement ont été trouvées à ce jour en Europe, dans des puits de Grèce (Schäfer, 1945) et dans des habitats interstitiels du sud de la France (Danielopol, 1978).

Les Ostracodes hypogés extra-européens sont à peine connus. Une *Candonopsis* hypogée de l'île de Java (Klie,

1932) et une de Cuba ont été décrites (Danielopol, 1978).

De nouvelles données sur la morphologie de *Candonopsis boui* Danielopol et *C. cubensis* Danielopol sont présentées ci-dessous ainsi que leurs affinités, avec des espèces épigées d'Europe, d'Asie, d'Afrique et d'Amérique.

DONNÉES SYSTÉMATIQUES

Candonopsis Vavra, 1891

Genre créé par Vavra (1891); espèce type *C. kingsleii* (Br. et Rob.) remarquable par les caractéristiques suivantes : carapace mince et allongée; palpe mandibulaire

avec les deux articles distaux très longs par rapport aux articles précédents; maxille possédant un exopodite à trois soies; 2^e thoracopode à deux soies sur l'article endopodial 2 + 3; furca dépourvue de soie sur le bord postérieur du tronc furcal. La diagnose présentée ici doit être élargie comme suit: le palpe mandibulaire a tendance à subir un allongement des deux articles distaux (*C. kingsleii* est un cas extrême), l'exopodite de la maxille comprend 2, 3 ou 4 soies, l'hémipénis est très plat, le labyrinthe simple ne possède pas de bras « d₄ », l'organe de Zenker a 7 étages de spicules, les palpes préhensiles du mâle lamelliformes sont faiblement sclérifiés.

Candonopsis boui Danielopol, 1978

Cette espèce a été trouvée dans un puits creusé dans les alluvions de la terrasse du Tarn, à Albi-Gô ainsi que dans les alluvions du lit de cette rivière, en amont d'Albi, à Avalats.

Carapace et valves (Fig. 1, A-D) – Dimorphisme sexuel très faible, la carapace du mâle étant un peu plus grande que celle de la femelle (voir tableau les dimensions moyennes des longueurs et hauteurs des carapaces

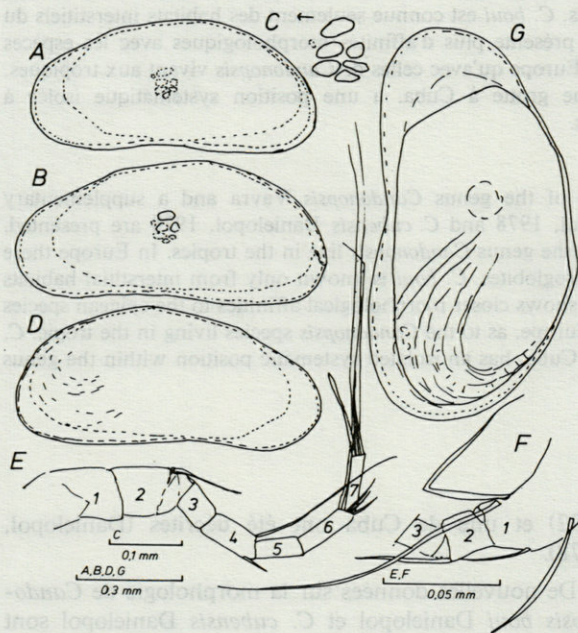


Fig. 1. – *Candonopsis boui* Dan.; A-E: exemplaire de Gô, Albi; F: exemplaire d'Avalats, Tarn; G: *Candonopsis kingsleii* Br. et Rob., mâle (Lac Caldarusani); A-D, G: valves; A, E, F: femelle; B-D, G: mâle; A, B: valve gauche; D, G: valve droite; C: impressions des muscles adducteurs centraux; E, F: antennule; E: vue générale; F: tiers proximal, détail.

Candonopsis boui Dan. A-E: specimen from Gô, Albi; F: specimen from Avalats, Tarn; G: *Candonopsis kingsleii* Br. et Rob., male (Caldarusani Lake); A-D, G: valves; A, E, F: females; B-D, G: male; A, B: left valve; D, G: right valve; C: central muscle scars; E, F: antennule; E: general view; F: proximal third, detail.

d'une population du puits de Gô). Les valves sont presque égales, la valve gauche embrasse la droite du côté ventral. Bord ventral droit; bord antérieur largement arrondi, passage vers le côté dorsal angulaire; bord dorsal intercardinal, droit oblique, en pente descendante vers le côté antérieur; bord postérieur largement arrondi, plus haut que le bord antérieur. Vestibule antérieur plus grand que le postérieur; il représente moins du 1/5^e de la longueur de la carapace. La zone de fusion est réduite avec des canaux marginaux courts. L'épaisseur maximale se situe dans le tiers postérieur de la carapace. Parois calcaires minces, surface extrême, lisse.

Sexe	n	L ± s	n	H ± s
♀	12	0,79 ± 0,02	10	46,42 ± 0,95
♂	3	0,81 ± 0,01	3	49,19 ± 0,70

L: longueur - H: hauteur - n: nombre d'exemplaires.

Antennule (Fig. 1, E, F) – Chaetotaxie: I, II, III – articles; A – bord antérieur. P – bord postérieur. 0,1,2,3, – nombre des phanères. E – face externe. I – face interne. D – bord distal. c – soies courtes ne dépassant pas l'extrémité distale de l'article suivant. m – soie dépassant de peu l'extrémité proximale de l'article suivant. l – soie dépassant largement l'article suivant. II = A-1m; P-O. III = A-O; P-O. IV = A-11; P-1c. V = A-O; P-O. VI = A-11; 1, c 1a; P-1c. VII = 1G, 21, y_a.

Antenne (Fig. 2, A-C) – l'endopodite mâle a 4 articles. Chaetotaxie: I = P-y, 11, 1c. II = P-y₁, t₁ – t₄; A-1c. III = y₂, z, G₁, G₂, G₃. IV = y₃ + 11, G_m, G_M.

L'endopodite femelle diffère de celui du mâle par: la fusion des articles 2 et 3; la présence de 3 soies « t » non différenciées; la griffe G₂ atteint 3/4 de la longueur de G₁ (elle atteint environ 1/3 de la longueur de G₁ chez le mâle). Le dimorphisme des soies « z » n'a pas été étudié. L – aesthétaque « y », court, représente 2/3 de la longueur du 1^{er} article endopodial.

Palpe mandibulaire (Fig. 2, D, E) – Les longueurs des 3 derniers articles sont en rapport de 1/3/2.

Chaetotaxie: II = E-21; I-31, 11, 1c. III = E-21, 1m; I-1c, 1m, 11; D-11. IV = E-11, 1G; II-2c.

Maxillule (Fig. 2, F) – soies sur le bord distal de l'article proximal.

Maxille (Fig. 3, A-C) – Exopodite à 3 soies; palpe préhensile du mâle aplati; palpe droit plus large avec le bord externe largement courbé; le bord interne presque droit; l'extrémité distale mince; palpe gauche plus petit; le bord externe presque droit, l'extrémité distale aussi mince.

1^{er} Thoracopode (Fig. 3, D) – le protopodite et les deux premiers articles endopodiaux portent chacun une soie courte; l'article distal porte une griffe centrale fai-

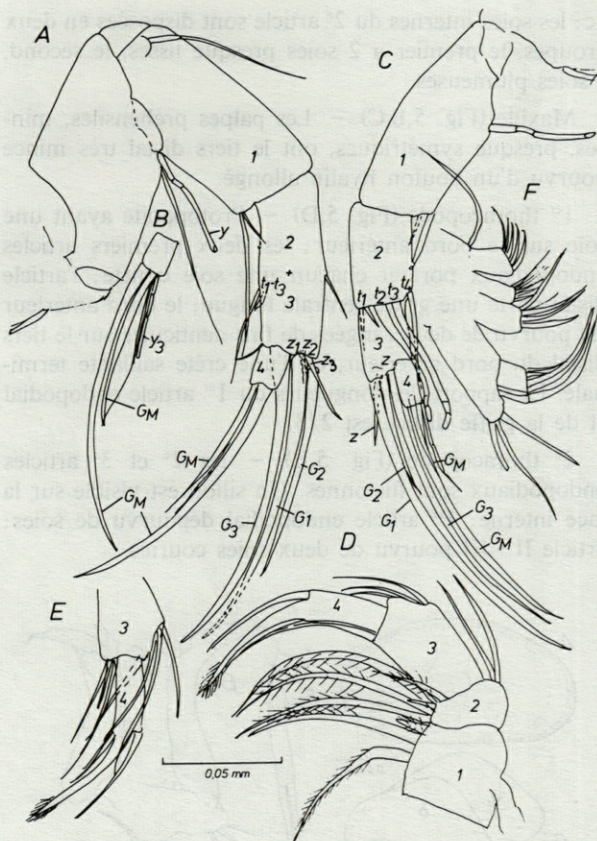


Fig. 2. — *Candonopsis boui* Dan. (Gò, Albi). A-C : antenne; A, B, D, E : femelle; C, F : mâle; A, C : vue générale; B : article endopodial distal; D, E : palpe mandibulaire; D : vue générale; E : tiers distal, détail; F : maxillule.
Candonopsis boui Dan. (Gò, Albi). A-C : antenna; A, B, D, E : female; C, F : male; A, C : general view; B : distal endopodial segment; D, E : mandibular palp; D : general view; distal third detail; F : maxillule.

blement dentée sur le bord antérieur et 2 soies minuscules l'encadrent. Le rapport des longueurs du 1^{er} article endopodial et de la griffe distale est de 2/3.

2^e Thoracopode (Fig. 3,E) — les trois premiers articles endopodiaux portent chacun une soie courte; l'article distal est pourvu de 3 soies dont les longueurs sont en rapport de 1/4/5.

Furca (Fig. 3,F) — le bord antérieur recourbé vers l'intérieur seulement dans le tiers proximal; les griffes distales presque égales sont légèrement courbées et pourvues de deux rangées de fins denticules sur le bord postérieur.

Lobe génital femelle (Fig. 3,G) — largement arrondi.

Hémipénis (Fig. 3,H-J) — la face latérale (a) ayant un lobe distal pointu, pourvu de sillons longitudinaux externes; la face médiale (b) courte avec un pli en diagonale et un lobe distal presque rectangulaire; deux rainures sclérifiées internes forment une pièce que j'ai appelée « M » par analogie avec la pièce « M » des *Pseudocandona*; le labyrinthe (d) faiblement sclérifié,

dépourvu de la « d₄ »; la bourse copulatrice en forme de capuchon pointu; l'organe de Zenker a 7 étages de spicules.

Candonopsis cubensis Danielopol, 1978.

Cette espèce a été trouvée à Cuba dans la Cueva del Tunel, sur l'îlot Cayo Caguanes tout près de la côte est, Province Las Villas. Botosaneanu (1970) a donné une brève description de la grotte (St. 35). Elle est de type « Aston » et possède un lac siphonant. La température de l'eau était de 22,6°C en avril 1969.

L'unique exemplaire capturé par M. Botosaneanu est un mâle adulte qui possède les particularités morphologiques suivantes :

Carapace (Fig. 5,A) — Allongée; bord antérieur pres-

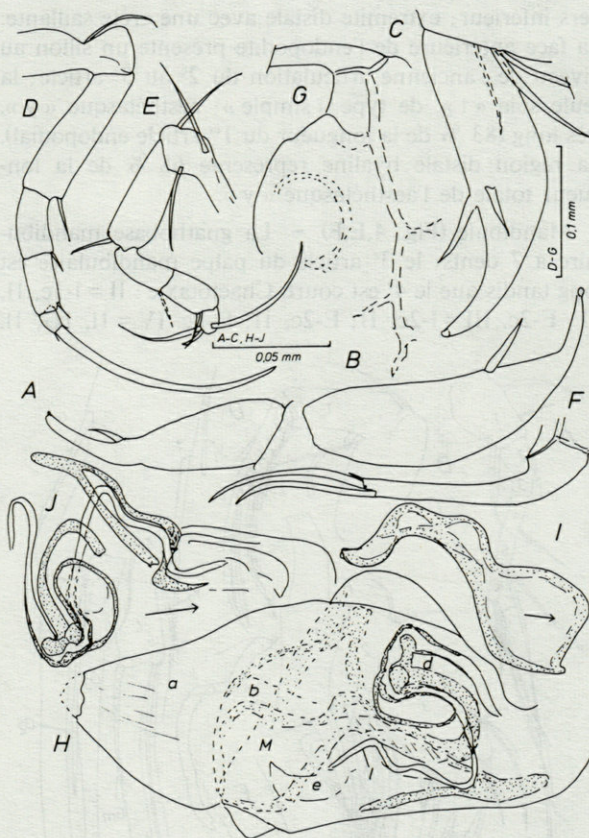


Fig. 3. — *Candonopsis boui* Dan. A-C, H-J : exemplaire mâle, Avalats, Tarn; D-G : exemplaire femelle, Gò, Albi; A-C : maxille, palpe préhensile; A : palpe gauche; B : palpe droit, position latérale; C : palpe droit, position légèrement oblique; D : 1^{er} thoracopode; E : 2^e thoracopode; F : furca; G : lobe génital et squelette interne furcal; H : hémipénis, vue générale; I : pièce « M »; J : labyrinthe et tube copulateur.
Candonopsis boui Dan. A-C, H-J : male, Avalats Tarn; D-G : female, Gò Albi; A-C : maxilla, claspings organs; A : left palp; B : right palp, lateral view; C : right palp, lateral slightly oblique; D : 1st thoracopod; E : 2nd thoracopod; F : furca; G : genital lobe and the inner furcal chitin-support; H : hemipenis, general view; I : the « M » organ; J : labyrinth and copulatory tube.

que de la même épaisseur que le bord postérieur; angles cardinaux bien marqués; bord intercardinal droit parallèle au bord ventral; impressions musculaires centrales placées au milieu de l'axe longitudinal; vestibules, antérieur et postérieur, réduits, représentant 11 % et respectivement 5 % de la longueur maximale de la carapace; zone de fusion étroite; surface de la carapace pourvue de fossettes allongées, réseau polygonal faiblement développé. Longueur maximale 0,66 mm, hauteur 0,36 mm, largeur 0,26 mm. Antennule (Fig. 4,A) - Chaetotaxie: II = A-1c; P-O. III = A-O; P-1c. IV = A-1m; P-1c. V = A-21; P-O. VI = A-21 + 1 α ; P-O. VII - 1G, 21, y $_a$.

Antenne (Fig. 4, B-D) - Endopodite à 3 articles (II + III); Chaetotaxie: I = P-y, 1l, 1c; II + III = P-y $_1$, 1t; A-1c; D-y $_2$, z $_1$, z $_2$, G $_1$, G $_2$, G $_3$. IV = y $_3$, 1l, G $_M$, G $_m$. Article distal avec une tubérosité sur le bord antérieur; griffes G $_2$ et G $_m$ très minces et courtes; griffes G $_1$, G $_2$ et G $_M$ ayant le bord postérieur pourvu de denticules sur le tiers inférieur; extrémité distale avec une crête saillante. La face antérieure de l'endopodite présente un sillon au niveau de l'ancienne articulation du 2^e au 3^e article; la seule soie « t », de type « simple »; aesthéasque « y », très long (83 % de la longueur du 1^{er} article endopodial). La région distale hyaline représente 68 % de la longueur totale de l'aesthéasque « y ».

Mandibule (Fig. 4,E,F) - La gnathobase mandibulaire a 7 dents; le 3^e article du palpe mandibulaire est long tandis que le 4^e est court. Chaetotaxie: II = I-1c, 1l, 31; E-2c. III = I-2c, 1l; E-2c, 1l; D-2c. IV = 1l, 1G, 1l,

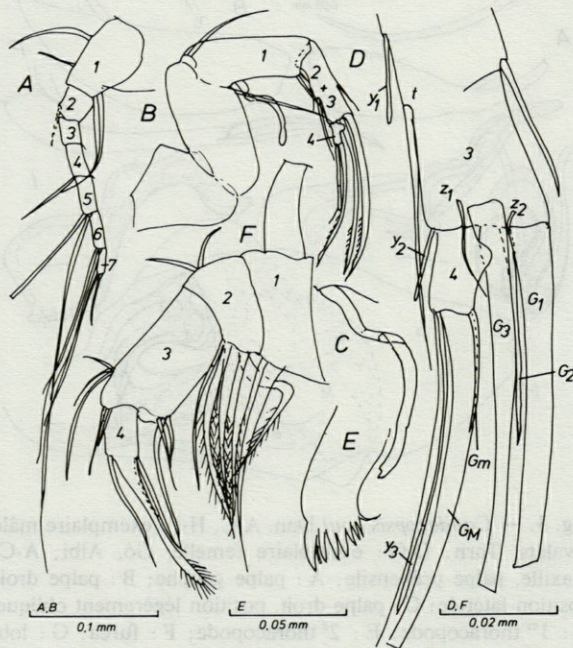


Fig. 4. - *Candonopsis cubensis* Dan., mâle, (Cueva del Tunnel). A : antennule; B-D : antenne; B : vue générale; C : aesthéasque « y »; D : endopodite, tiers distal; E, F : mandibule; E : gnathobase; F : palpe mandibulaire.

Candonopsis cubensis Dan., male, (Cueva del Tunnel). A : antennule; B-D : antenna; B : general view; C : aesthetasc « y »; D : endopodite, distal third; E, F : mandible; E : gnathobasis; F : mandibular palp.

1c; les soies internes du 2^e article sont disposées en deux groupes, le premier a 2 soies presque lisses, le second, 3 soies plumeuses.

Maxille (Fig. 5,B,C) - Les palpes préhensiles, minces, presque symétriques, ont le tiers distal très mince pourvu d'un bouton hyalin allongé.

1^{er} thoracopode (Fig. 5,D) - Protopodite ayant une soie sur le bord antérieur; les deux premiers articles endopodiaux portent chacun une soie courte; l'article distal porte une griffe centrale longue; le bord antérieur est pourvu de deux rangées de fins denticules sur le tiers distal du bord antérieur, et d'une crête saillante terminale. Le rapport des longueurs du 1^{er} article endopodial et de la griffe distale est 2/3.

2^e thoracopode (Fig. 5,E) - les 2^e et 3^e articles endopodiaux sont fusionnés. Un sillon est visible sur la face interne; 1^{er} article endopodial dépourvu de soies; article II + III pourvu de deux soies courtes.

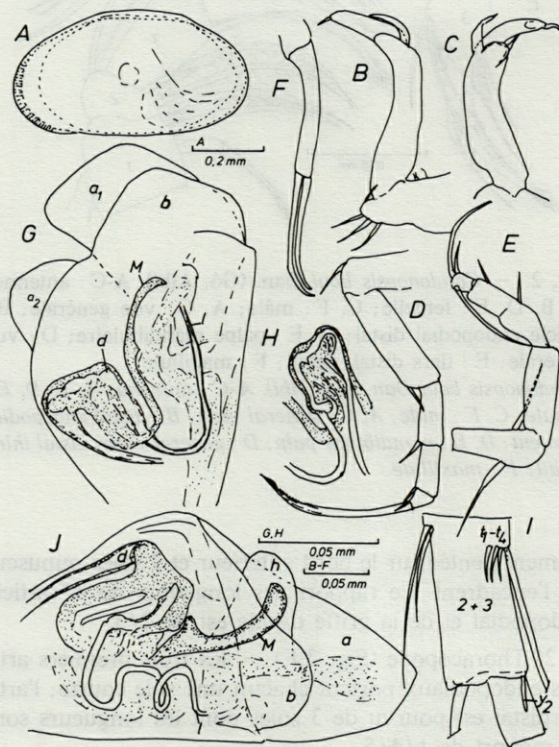


Fig. 5. - A-F : *Candonopsis cubensis* Dan., mâle (Cueva del Tunnel). A : valve gauche; B, C : maxille, palpes préhensiles gauche et droit; D : 1^{er} thoracopode; E : 2^e thoracopode; F : furca; G, H : hémipénis; G : vue générale; H : labyrinthe; J : *Candonopsis sumatrana* Klie, mâle (lac Singkarak, Soumatre), hémipénis, face médiale; I : *Candonopsis africana* Klie (lac Idi Amin), femelle, antenne, détail de l'endopodite.

Candonopsis cubensis Dan, male (Cueva del Tunnel). A : left valve; B, C : maxilla, clasping organs, left and right; D : 1st thoracopod; E : 2nd thoracopod; F : furca; G, H : hemipenis; G : general view; labyrinth; J : *Candonopsis sumatrana* Klie, male (Singkarak Lake, Sumatra), hemipenis medial side; I : *Candonopsis africana* (Idi Amin lake), female antenna, endopodite detail.

Furca (Fig. 5,F) – Tronc furcal court; bord antérieur faiblement courbé dans le tiers proximal. Les griffes distales sont presque égales en longueur, pourvues de deux rangées de petits denticules. Bord antérieur pourvu d'une soie courte.

Organe de Zenker – à 7 étages de spicules.

Hémipénis (Fig. 5,G,H) – La face latérale possède un lobe distal carré (a_1), orienté du côté dorsal; un deuxième lobe distal largement arrondi est visible sur le bord dorsal (a_2). Le lobe distal de la face médiale est presque rectangulaire; le labyrinthe, faiblement sclérifié; la rainure « M » a la forme d'une faucille faiblement courbée. Elle pourrait représenter une pièce homologue à la pièce « M » des *Candona* et *Pseudocandona*.

DISCUSSION

1. *Candonopsis boui*.

Le genre *Candonopsis* est mieux représenté dans les régions extra-européennes, surtout dans les contrées à climat tropical et sous-tropical (Fig. 9). On a souvent remarqué que la faune aquatique hypogée d'Europe contient un grand nombre d'espèces relictées tertiaires apparentées à des formes épigées vivant actuellement dans les régions tropicales et sous-tropicales. C'est le cas par exemple des Harpactoides du genre *Elaphoidella*, *Atheyella*, *Parastenocaris* ou des Hydracariens du genre *Phrontipodopsis*, *Mideopsis*, *Lethaxona*. [Chappuis (1927), Thienemann (1950), Orghidan (1955) et Vandel (1965)]. Ces auteurs considèrent que la disparition d'un grand nombre d'animaux thermophiles d'Europe à la fin du Tertiaire est due au refroidissement général du climat. Certaines espèces se sont réfugiées vers les régions méridionales extra-européennes à climat chaud, d'autres ont trouvé refuge sur place en se retirant dans les habitats hypogés interstitiels et/ou karstiques. Angelier (1953, 1962) a suggéré une autre variante à ce modèle biogéographique: les espèces du genre *Lethaxona* (Hydracariens) étant répandues d'une part dans les eaux interstitielles d'Europe, d'autre part dans une source du Mont Elgon en Afrique à 2 400 m d'altitude, il considère que la faune aquatique interstitielle actuelle pourrait avoir colonisé les habitats hypogés d'une manière active. Il s'agit surtout des animaux qui vivaient dans des sources et eaux courantes de montagne au Tertiaire et qui, à la fin du Pliocène et au Quaternaire ont pu pénétrer sous terre grâce à un accroissement du contenu de l'oxygène dans les eaux souterraines. Tenant compte de ces données, il est intéressant d'établir les affinités morphologiques de *Candonopsis boui* Dan. avec des espèces européennes ainsi qu'avec les espèces des pays tropicaux et sous-tropicaux. Cette espèce pourrait appartenir à un groupe thermophile qui a peuplé d'une part les eaux souterraines d'Europe, d'autre part les eaux épigées des pays chauds méridionaux où elle existe encore.

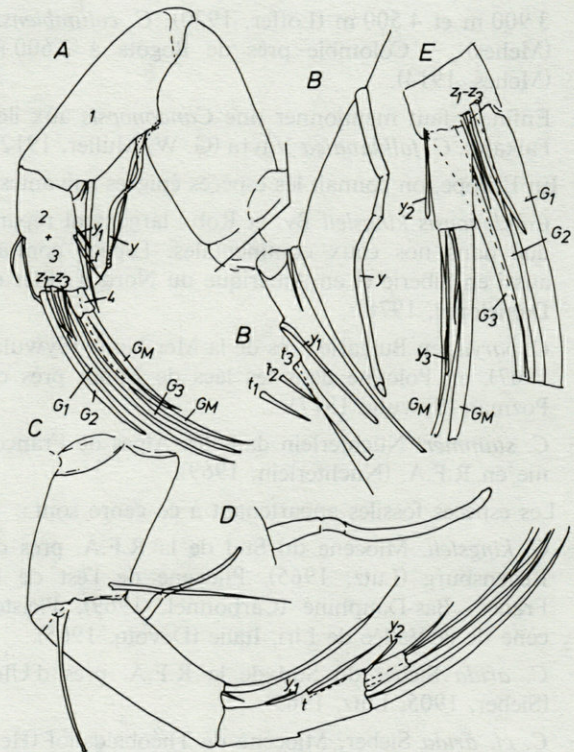


Fig. 6. – A, B : *Candonopsis putealis* Klie, femelle (Buitenzog, Java), antenne; A : vue générale; B : aesthetasque "y"; C-E : *Candonopsis sumatrana* Klie, femelle (lac Singkarak), antenne; C : vue générale; D : aesthetasque "y"; E : endopodite, tiers distal.

A, B : *Candonopsis putealis* Klie, femelle (Buitenzog, Java), antenne; general view; B : aesthetasc "y"; C-E : *Candonopsis sumatrana* Klie, femelle (Singkarak Lake), antenna; C : general view; D : aesthetasc "y"; E : endopodite, distal third.

Les *Candonopsis* suivantes sont connues des régions à climat tropical et sous-tropical :

- *Candonopsis tenuis* (Sars) – Australie du sud-est, Soumatre (Klie, 1932), Samoa, Tonga (Victor et Fernando, 1978); *C. solitaria* Vavra – Zanzibar (Vavra, 1897); *C. navicula* Daday – Kenya, Mont Kilimandjaro (Daday, 1910); *C. putealis* Klie – Java et *C. sumatrana* Klie – Soumatre (Klie, 1932); *C. transgrediens* Brehm – Chine du Sud, Kwangchow (Brehm, 1923); *C. clava* Harding – Ile de Rennell - Salomon (Harding, 1962); *C. africana* Klie, lacs du Rift africain Kivu, Kasinga, Edward, un canal menant au lac George, Kibuga, (Klie, 1944, Rome, 1962); *C. anteroacuta* Rome, *C. depressa* Rome, *C. dorsorecta* Rome – lac Tanganika (Rome, 1962); *C. anisitsi* Daday – Paraguay et Jamaïque (Daday, 1905, Tressler, 1956); *Candonopsis* sp. (nec Kingsleii) – Puerto Rico (Tressler, 1941); *C. brasiliensis* Sars – Brésil, Sao Paulo (G.W. Müller, 1912); *C. fessleri fessleri* Löffler, *C. fessleri daburui* Löffler, et *C. bujukuensis* Löffler Afrique de l'est, monts Kenya, Ruwenzori et Mawenzi, altitude entre

3 900 m et 4 500 m (Löffler, 1970); *C. columbiensis* (Mehes) – Colombie près de Bogota à 2 600 m (Mehes, 1914).

- Enfin, il faut mentionner une *Candonopsis* aux îles Falkand, *C. falklandica* Vavra (G. W. Müller, 1912).

En Europe, on connaît les espèces épigées suivantes :

- *Candonopsis kingslei* Bv. et Rob., largement répandue dans nos eaux continentales. Espèce connue aussi en Sibérie et en Amérique du Nord (Löffler et Danielopol, 1978).
- *C. parva*, en Bulgarie près de la Mer Noire (Sywula, 1967), en Pologne dans les lacs de Konin près de Pozman (Sywula, 1977).
- *C. stammeri* Nüchterlein dans les Alpes de Franco-nie en R.F.A. (Nüchterlein, 1969).

Les espèces fossiles appartenant à ce genre sont :

- *C. kingslei*, Miocène du Sud de la R.F.A. près de Regensburg (Lutz, 1965), Pliocène de l'est de la France, Bas-Dauphiné (Carbonnel, 1969), Pléistocène de la Vallée de Liri, Italie (Devoto, 1965).
- *C. arida* Sieber du Sud de la R.F.A. près d'Ulm (Sieber, 1905, Lutz, 1965).
- *C. cf. arida* Sieber, Miocène de Théobaldshof (Hessen), Est de la R.F.A. (Malz et Moayedpur, 1973).
- Enfin une espèce de l'Oligocène supérieur, non décrite, annoncée par Malz et Moayedpur, (1973).

Klie (1932) a divisé le genre *Candonopsis* en 3 groupes d'espèces d'après la forme des dents existantes sur les griffes furcales. *Candonopsis boui* ne possède pas de

dent saillante sur le bord postérieur des griffes. Par ce caractère elle se rapproche des *Candonopsis* d'Europe et d'Amérique. La forme du palpe mandibulaire avec les deux articles distaux très longs et la forme générale des palpes préhensiles de la maxille ainsi que la forme de la carapace rapprochent *C. boui* des espèces de *Candonopsis* d'Europe i.e. *C. kingslei*, *C. parva* et *C. stammeri*. Les deux autres espèces européennes vivant dans les eaux souterraines de Grèce, i.e. *C. trichota* et *C. thienemanni* possèdent des carapaces épaisses à tendance triangulaire, le palpe mandibulaire est de type *Candona* i.e., les deux articles distaux sont courts (Schäfer, 1945). Les espèces d'Amérique du Sud et d'Amérique centrale *C. anisitz* et *Candonopsis* sp. (nec *kingslei*) ont des carapaces allongées (Fig. 8, A), la furca dépourvue de griffes à dents saillantes (Daday, 1910, Mehес, 1914, Tressler, 1941, 1956). Par ces particularités, les *Candonopsis* américains se rapprochent de *C. boui*. Elles diffèrent par la 2^e antenne du mâle qui porte une griffe G_2 courte (Fig. 8, B), par la forme du palpe mandibulaire qui ressemble à celui de *C. trichota* et *C. thienemanni*. Le mâle

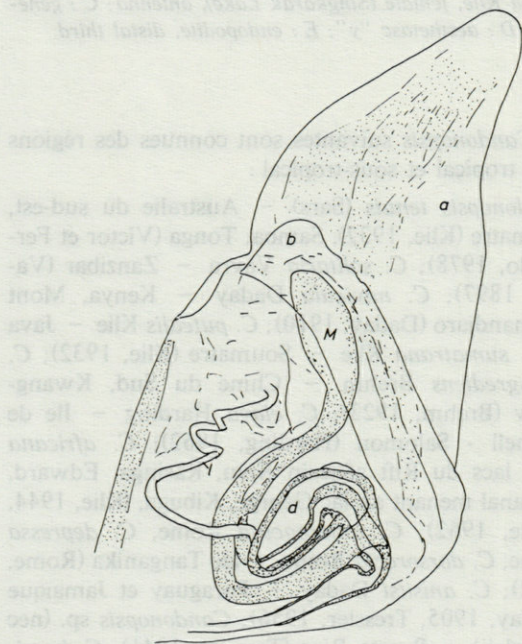


Fig. 7. – *Candonopsis putealis* Klie, mâle (Buitenzog, Java), hémipénis, face médiale.
Candonopsis putealis Klie, male (Buitenzog, Java), hemipenis, medial side.

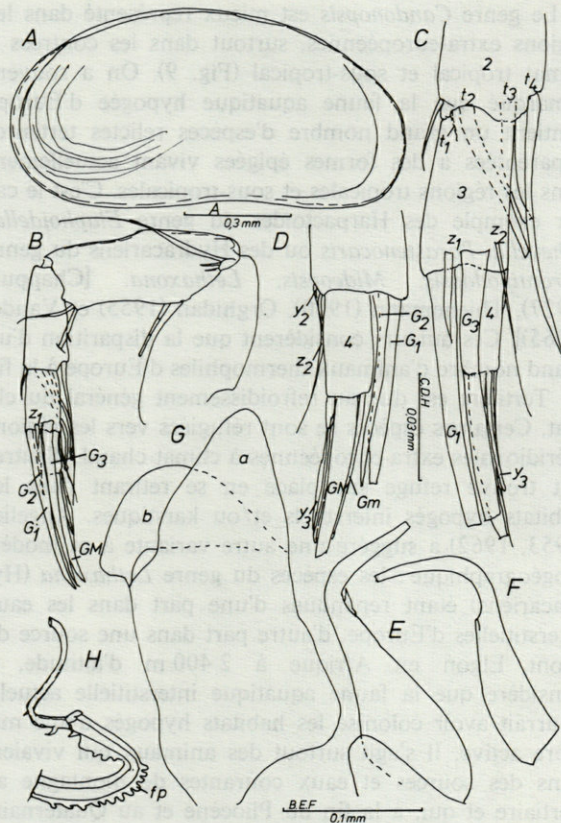


Fig. 8. – *Candonopsis* sp., mâle (Maricao park, Puerto Rico); A : valve gauche, vue interne; B-D : antenne; B : vue générale; C-D : détails de l'endopodite; C : face latérale; D : face médiale; E, F : palpes préhensibles droit et gauche; hémipénis : G : péniferum; H : extrémité distale du tube copulateur.
Candonopsis sp., male (Maricao park, Puerto Rico); A : left valve, inner view; B-B : antenna; B : general view; C-D : endopodite details; C : lateral side; D : medial side; E-F : clapping organs right and left; G, H : hemipenis; G : peniferum; H : copulatory tube distal third.

de *Candonopsis* sp. (nec *kingsleii*) de Puerto Rico cité par Tressler (1941, 1956) possède des palpes préhensiles à région distale très effilée (Fig. 8, E, F.). L'organe copulateur (Fig. 8, G) présente un lobe latéral triangulaire (a) dépassant de peu le lobe médial largement courbé (b). Le tube copulateur (Fig. 8, H) présente sur son extrémité distale une paroi verruqueuse et un segment apical mince à crochets.

Les *Candonopsis* du sud-est Asiatique, du Pacifique, du sud et de l'est de l'Afrique sont pourvues, à une exception près (*C. anteroacuta* Rome, 1962), d'une dent saillante sur l'une ou même sur les deux griffes furcales (Brehm, 1923, Klie, 1932, 1944, Rome, 1962, Löffler 1970). *Candonopsis putealis* (Fig. 7) et *C. sumatrana* (Fig. 5, J) d'Indonésie possèdent des hémipènes avec une rainure centrale interne « M » mince fortement sclérifiée que j'ai rapproché de la pièce « M » des *Candona* et *Pseudocandona*. Par ce caractère elles diffèrent fondamentalement de *C. boui*. *C. sumatrana* possède un lobe que j'ai noté avec « h » en pensant qu'il serait homologue au lobe « D » de *Candona* et *Pseudocandona* (Danielopol, 1969). La forme générale de l'antenne femelle de *C. putealis* et *C. sumatrana* se rapproche de celle de *C. boui* (Fig. 6, A, E). *C. putealis* est remarquable par la longueur de l'aesthetasque « y », particularité qui a suggéré à Klie (1932) que cette espèce est un animal troglobie. *C. africana* Klie (1944) possède 4 soies « t » sur l'antenne femelle (Fig. 5, I), par contre *C. boui* n'a que 3 soies. *C. anteroacuta* (Rome, 1962) du lac Tanganika diffère de la majorité des *Candoninae* par le fait que la maxille a un exopodite à 4 soies. Par contre, *C. recta* (Rome, 1962) n'a que 2 soies sur l'exopodite. *C. boui* diffère de *C. kingsleii* par : une plus petite carapace (0, 7-0,8 mm), le dimorphisme sexuel des carapaces moins accentué (pour *C. kingsleii* la figure 1, G), la forme de l'hémipénis avec la pièce « M » plate qui ne dépasse pas le lobe médial du péniferum. Le dimorphisme sexuel et la taille de la carapace rapprochent *C. boui* de *C. parva* (Sywula, 1967) et *C. stammeri* (Nuchterlein, 1969). Ces deux dernières espèces possèdent des hémipènes avec un ou deux lobes internes qui dépassent le lobe distal de la face médiale. Ces formations n'existent pas chez *C. boui*.

La forme générale et la taille de la carapace des espèces fossiles *C. arida* Sieber et *Candonopsis cf. arida* (Malz et Moayedpur, 1973) ressemblent à celle de *C. boui* (voir figures in Lutz, 1965, Malz et Moayedpur, 1973). Le Dr H. Malz (Forschungsinstitut Senckenberg, Frankfurt am Main) a eu l'amabilité de comparer des valves de *C. boui* avec *C. arida* Sieber et *C. cf. arida*. L'espèce de Sieber a des angles cardinaux plus accentués. Les valves des femelles de *C. cf. arida* de Theobaldsdorf ont le bord postérieur plus arqué que chez *C. boui* ce qui fait que la longueur maximale se situe dans le tiers central de l'axe de l'épaisseur maximale. Chez *C. boui* la longueur maximale se situe dans le tiers inférieur.

Il est à remarquer aussi que la nouvelle espèce de *Candonopsis* de l'Oligocène supérieur annoncé par Malz et Moayedpur (1973) a une carapace plus allongée que

celle des espèces *C. arida* et *C. cf. arida*. *Candonopsis cf. arida* a été trouvée dans des marnes calcaires très fossilifères. Il est donc exclu que les valves trouvées appartiennent à une espèce hypogée récente.

En conclusion, tenant compte de nos connaissances actuelles, *Candonopsis boui* appartient au groupe des espèces européennes que je nomme groupe *kingsleii* (i.e. *C. kingsleii*, *C. parva*, *C. stammeri*, *C. arida*, *C. cf. arida*). Le groupe des espèces *kingsleii* étant représenté en Europe depuis le Miocène, peut-être même l'Oligocène supérieur (voir les espèces fossiles citées ci-dessus) jusqu'à nos jours, on ne peut pas dire que *C. boui* soit une relict. Il n'y a actuellement aucun indice pour permettre d'établir la période à laquelle les ancêtres de *C. boui* ont peuplé les eaux souterraines. Ainsi ne peut-on pas dire que *C. boui* se soit réfugié dans les eaux souterraines à la fin du Tertiaire. Le peuplement des eaux souterraines par des *Candonopsis* en Europe, aurait tout aussi bien pu se faire durant les périodes à climat chaud, au Tertiaire. Cette hypothèse est vraisemblable puisque l'on connaît actuellement deux espèces hypogées vivant dans les régions tropicales, i.e. *C. putealis* à Java (Klie, 1932) et *C. cubensis* Dan. à Cuba.

2. *Candonopsis cubensis*

Cette espèce diffère de tous les *Candonopsis* connus par une carapace très large (4/10 de la longueur). Chez les espèces du genre *Candonopsis* la largeur maximale ne dépasse pas 3/10 de la longueur; l'antenne du mâle dépourvue de soies « t₂, t₃ » en forme de massue et les articles endopodiaux 2 et 3 sont fusionnés; l'article distal du palpe mandibulaire est court, tandis que l'article précédent est long; enfin l'organe copulateur possède les lobes distaux de la face médiale et latérale carré, ce dernier, orienté du côté dorsal; les griffes G₁, G₂, G_M de l'antenne et la griffe distale du 1^{er} thoracopode sont pourvues d'une dent saillante distale.

A mon avis, *Candonopsis cubensis* est le représentant d'un groupe d'espèces différent des autres groupes de *Candonopsis*, actuellement connus.

REMERCIEMENTS. Je remercie toutes les personnes et institutions qui m'ont aidé à réaliser ce travail : Cl. Bou (Albi) et L. Botosaneanu (Amsterdam) qui ont mis à ma disposition les deux espèces hypogées décrites en détail dans cette note. M. le Professeur I. Hessland et l'Université de Stockholm qui ont rendu possible mon voyage à Hambourg en 1970. M. le Professeur G. Hartmann (Institut zoologique de Hambourg) qui a mis à ma disposition la collection de *Candonopsis* de W. Klie. M. le Professeur J. Holsinger (Norfolk, VA) et la U.S. National Science Foundation ainsi que le ministère autrichien de la recherche scientifique qui ont rendu possible mon voyage aux Etats-Unis en 1978 et mon séjour à la Smithsonian Institution Washington D.C. Le Dr L. Kornicker qui a mis à ma disposition les collections de *Candoninae* de Tressler, Hoff et Furtos déposées à

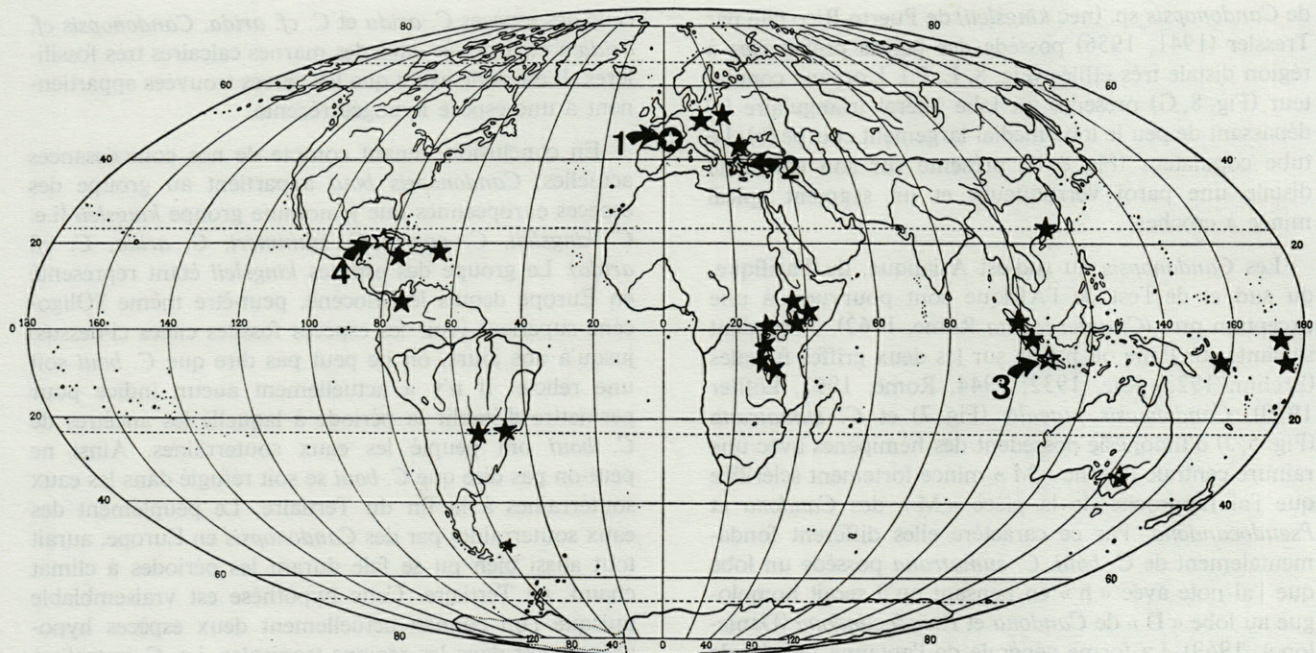


Fig. 9. — Distribution géographique des représentants du genre *Candonopsis*. La répartition holarctique de *C. kingsleii* Br. et Rob. et la présence de *C. nama* (Daday, 1913) en Afrique du Sud ne sont pas figurées. Etoiles noires — espèces épigées; étoiles blanches — espèces hypogées (1 : *C. boui* Dan; 2 : *C. trichota* Schäf et *C. thienemanni* Schäf; 3 : *C. putealis* Klie; 4 : *C. cubensis* Dan). Geographical distribution of the *Candonopsis* species. Not figured *C. kingsleii* Br. et Rob. in the Holarctic realm and *C. nama* (Daday, 1913) in South Africa, Blacks stars — epigeic species, while stars — hypogean species.

Smithsonian Institution. Le Dr H. Malz qui a eu l'amabilité de comparer mon matériel de *C. boui* avec des *Candonopsis* fossiles. M. le Professeur H. Löffler (Institut Limnologique, Vienne) pour les discussions concernant la biogéographie du genre *Candonopsis*.

BIBLIOGRAPHIE

- ANGELIER, E., 1953. Recherches écologiques et biogéographiques sur la faune des sables submergés. *Arch. Zool. exp. gén.*, **90** : 35-162.
- ANGELIER, E., 1962. Remarques sur la répartition de la faune dans le milieu interstitiel hyporhéique. *Zool. Anz.*, **168** : 351-356.
- BOTOSANEANU, L., 1970. L'expédition biospéologique à Cuba (mai-juin 1969) organisée par les Académies des sciences de Cuba et de Roumanie : présentation sommaire des stations explorées pour le prélèvement d'échantillons de faune aquatique souterraine. *Trav. inst. Spéol. « Emile Racovitza »*, **9** : 81-95.
- BREHM, V., 1923. Bericht über die von Dr. H. Weigold in China gesammelten Kopepoden und Ostrakoden. *Int. rev. Hydrobiol.*, **11** : 329-345.
- CARBONNEL, G., 1969. Les ostracodes du Miocène Rhodanien. *Docum. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon*, **32** (1) : 1-228.
- CHAPPUIS, P.A., 1927. Die Tierwelt der unterirdischen Gewässer, 175 p. *Die Binnengewässer*, **3**, Stuttgart.
- DADAY E., 1910. Untersuchungen über die Süßwasserfauna Deutsch-Ost-Afrikas. *Zoologica*, **59** : 1-374.
- DADAY E., 1913. Cladoceren und Ostracoden aus Süd und Südwestafrika. *Denkschr. Med. naturw. Ges. Jena*, **17** : 89-102.
- DANIELOPOL, D.L., 1969. Recherches sur la morphologie de l'organe copulateur mâle chez quelques ostracodes du genre *Candona*. Baird. (Fam. Cyprididae Baird). In J.W. Neale (ed.). The taxonomy, morphology and ecology of recent ostracoda. Olivier et Boyd Ltd., Edinburgh., 136-153.
- DANIELOPOL, D.L., 1977. On the origin and diversity of european freshwater interstitial ostracods. In Löffler and D. Danielopol (ed.). Aspects of ecology and zoogeography of recent and fossil ostracoda. Junk b.v. Publ., The Hague, 295-305.
- DANIELOPOL, D.L., 1978. Über Herkunft und Morphologie der Süßwasser-Hypogäischen Candoninae (Crustacea, ostracoda). *Sitz. Ber. Österr. Akad. Wiss. Math. Nat. Kl., Abt. I.*, **187** : 1-162.
- DEVOTO, G., 1965. Lacustrine Pleistocene in the lower Liri valley (southern Latium). *Géol. Romana*, **4** : 291-368.
- HARDING, J.P., 1962. Mungava munda and four other new species of ostracod crustaceans from fish stomachs. *The natural History of Rennel Island, British Solomon Islands*, **4** : 51-62.
- KLIE, W., 1932. Die Ostracoden der deutschen limnologischen Sunda Expedition. *Arch. Hydrobiol.*, Suppl. **11** : 447-501.
- KLIE, W., 1944. Ostracoda. *Exploration du Parc National Albert*, **12** : 3-61.
- LÖFFLER, H., 1970. Die Crustaceenfauna der Binnengewässer ostafrikanischer Hochgebirge. *Hochgebirgsforschung*, **1** : 107-170.

- LÖFFLER, H. et D.L. DANIELOPOL, 1978. Ostracoda. In J. Illies (ed.): *Limnofauna Europea* : 196-208, G. Fischer Verlag, Stuttgart.
- LUTZ, A.K., 1965. Jungtertiäre Süßwasser-Ostracoden aus Süddeutschland. *Geol. Jb.*, **82** : 271-330.
- MALZ, H. et E. MOAYEDPOUR, 1973. Miozäne Süßwasser-Ostracoden aus der Rhön. *Senckenberg. Lethaea*, **54**, 2/4 : 281-309.
- MEHES, G., 1914. Süßwasser-Ostracoden aus Columbien und Argentinien. *Mem. Soc. Sc. Nat. Neuchâtel*, **5** : 639-663.
- MÜLLER, G.W., 1912. Ostracoda. Das Tierreich, **31** : 1-434.
- NÜCHTERLEIN, H., 1969. Freshwater ostracods from Franconia. A contribution to the knowledge of systematic and ecology of Ostracoda. *Int. rev. ges. Hydrobiol.*, **54**(1) : 223-287.
- ORGHIDAN, T., 1955. Un nou domeniu de viața acvatică subterană : Biotopul hiporeic. *Bull. St. Sect. Biol. St. Agr. Sect. Geol. Geogr.*, **7**(3) : 656-676.
- ROME, D.R., 1962. Ostracodes. Exploration Hydrobiologique du lac Tanganika, **3**, 8 : 1-305.
- SCHÄFER, H.W., 1945. Grundwasser-Ostracoden aus Grienchenland. *Arch. Hydrobiol.*, **40**(4) : 847-866.
- SIEBER, G., 1905. Fossiles Süßwasser-Ostracoden aus Württemberg. *Jh. Ver. Vaterl. Naturkde. Württ.*, **61** : 321-346.
- SYWULA, W., 1967. Notes on Ostracoda II. On some Bulgarian species. *Bull. Soc. Amis Sc. Lettr. Poznan D*, **8** : 11-42.
- SYWULA T., 1977. Ostracoda. In A. Wroblewski (ed). Bottom fauna of the Heated Konin lakes : Monogr. Fauny Polski, Krakow : 181-203.
- THIENEMANN, A., 1950. Verbreitungsgeschichte der Süßwassertierwelt Europas. Stuttgart. Die Binnengewässer, **18** : 809 p.
- TRESSLER, W., 1941. Ostracoda from Puerto Rico bromeliads. *J. Wash. Acad. Sci.*, **31** : 263-269..
- TRESSLER, W., 1956. Ostracoda from bromeliads in Jamaica and Florida. *J. Wash. Acad. Sci.*, **31** : 263-269.
- VANDEL, A., 1965. Biospeology. The biology of cavernicolous animals. Pergamon Press, N.Y., 524 p.
- VAVRA, V., 1897. Süßwasser-Ostracoden Deutsch-Ost-Afrikas. In K. Möbius (ed). Die Tierwelt Ost-Afrikas und der Nachbargebiete, **4** : 2-28.
- VICTOR, R. et C.H. FERNANDO, 1978. Systematics and ecological notes on Ostracoda from container habitats of some South Pacific islands. *Can. J. Zool.*, **56**(3) : 414-422.

Accepté le 25 septembre 1979

RECHERCHES SUR LE GENRE PEYSSONNELIA (RHODOPHYTA)

II. Etude expérimentale sur l'ontogénèse de *Peyssonnelia bornetii* Boudouresque et Denizot

Sukrân CIRIK

Laboratoire de Biologie végétale marine
Institut de Biologie végétale de l'Université P. et M. Curie
7, quai Saint Bernard, 75000 Paris
Mithatpaza Cad., N° 178/9
Karatas - Izmir - Turquie

RODOPHYTA
ONTOGÉNÈSE
ÉTUDE EXPÉRIMENTALE

RODOPHYTA
ONTOGENESIS
EXPERIMENTAL STUDY

RÉSUMÉ. — Chez *Peyssonnelia bornetii* Boud. et Den. le développement des tétraspores s'effectue selon le « type Dumontia » de Chemin. Les premières divisions sont irrégulières et donnent naissance à un massif cellulaire qui s'accroît ensuite à la périphérie par des cellules initiales marginales.

ABSTRACT. — The development of tetraspores of *Peyssonnelia bornetii* Boud. et Den. is similar to the "Dumontia type" of Chemin. The first divisions are irregular, producing a cellular mass which grows on its periphery by means of marginal initial cells.

INTRODUCTION

Ce travail s'intègre dans une série de recherches sur la biologie et la systématique du genre *Peyssonnelia* (Boudouresque et Arde, 1971; Boudouresque et Denizot, 1973, 1974; Boudouresque *et al.*, 1975; Marcot *et al.*, 1975, 1977; Marcot, 1976; Marcot et Boudouresque, 1976). Son but est de suivre la formation des structures définitives à partir de la spore.

Les travaux concernant le développement des spores, dans la famille des Peyssonneliacées sont peu nombreux (Killian, 1914 pour *Peyssonnelia squamaria* (Gmelin) Decaisne, Bressan, 1972 et Bressan et Comelli, 1975 pour différentes espèces du même genre : *Peyssonnelia rubra* (Greville), J. Agardh, *P. squamaria* (Gmelin) Decaisne, *P. inamoena* Pilger).

Pour ces raisons nous avons choisi comme matériel *Peyssonnelia bornetii* Boudouresque et Denizot. Cette es-

pèce, qui n'avait jamais été étudiée à ce point de vue, se rencontre sur les côtes turques (Marcot *et al.*, 1976), mais aussi sur les côtes françaises de Méditerranée (Boudouresque et Denizot, 1973, 1975), ce qui nous a permis d'obtenir sans trop de difficultés et à plusieurs reprises du matériel fertile et en bon état.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

En avril 1976, nous avons récolté à Banyuls-sur-Mer des tétrasporophytes de *Peyssonnelia bornetii*, par une vingtaine de mètres de profondeur. Des fragments de thalle fertile, nettoyés au pinceau ont été placés sur lames de verre dans quelques gouttes d'eau de mer. Une atmosphère humide a été maintenue grâce à une feuille de papier filtre imbibée d'eau au fond d'un cristalliseur sur laquelle les lames de verre ont été disposées. Une

plaque de verre utilisée comme couvercle évitait une évaporation trop rapide. Les cristallisoirs contenant les cultures ont été placés dans la chambre de cultures à 12° et à la lumière du jour.

Après 48 heures, les spores émises sont fixées et il est alors possible de placer les lames dans des boîtes de Petri avec le milieu de culture choisi. Différents milieux ont été utilisés :

- milieu de von Stosch (1979), en ajoutant 3 vitamines (communication orale de von Stosch à J. Feldmann).
- milieu d'Erdschreiber contenant NaNO_3 , Na_2HPO_4 , EDTA, Tris, extrait de terre.
- milieu de Provasoli (1968), E.S. enrichment.

Afin de trouver les conditions optimales du développement de cette espèce, les conditions d'éclairage, de longueur du jour et de température ont été diversifiées :

- 12 °C, lumière du jour (éclairage direct);
- 12 °C, lumière du jour (à l'abri de l'éclairage direct) en exposition nord);
- 18 °C, 18 heures d'éclairage artificiel (jours longs) par des lampes fluorescentes de Mazda, type blanc de luxe, 1 150 lux;
- 12 °C, 8 heures d'éclairage artificiel (jours courts) par des lampes de mêmes caractéristiques que ci-dessus;
- 14 °C, 12 heures d'éclairage artificiel (jours moyens) par des lampes Mazda de 400 lux.

Pour les études cytologiques, nous avons employé généralement 2 fixateurs, le formol neutre à 4 % ainsi que le liquide fixateur de Westbrook (1935) composé d'alcool, formol et acide acétique. Les coupes pratiquées après inclusion dans la paraffine, ont été colorées par la réaction de Feulgen ainsi que par le carmin acétique.

MORPHOLOGIE, ANATOMIE ET ORGANES REPRODUCTEURS DE *PEYSSONNELIA BORNETII* Boud. et Den.

Nous nous référons aux travaux de Boudouresque et Denizot (1973, 1975) et Marcot *et al.* (1976), mentionnant les critères spécifiques pour déterminer cette espèce. Les intervalles de confiance de toutes les moyennes sont calculés au seuil des 5 %

Morphologie

Le thalle est constitué d'une lame charnue ayant grossièrement la forme d'un éventail de 3 à 4 cm de rayon. Cette lame est fixée au substrat par de nombreux rhizoïdes.

Anatomie

• *Hypothalle* : d'après Solms-Laubach (1881) : c'est une nappe de filaments rampants étalés sur le substrat; elle assure l'expansion du thalle; sa croissance marginale

est indéfinie. Cet hypothalle est composé d'une seule strate de filaments horizontaux.

L'hypothalle est formé de files parallèles de cellules longues de $40 \pm 2 \mu\text{m}$ et hautes de $23 \pm \mu\text{m}$ (Fig. 1 a, b, d).

• *Périthalle* : tissu formé par la coalescence des pleuridies naissant obliquement de la face supérieure de chaque cellule hypothallienne. Chaque pleuridie ou ramification de pleuridie (de 1^{er}, 2^e ou 3^e ordre), constitue une « file périthallienne ». Le nombre de cellules par file périthallienne à différentes distances de la marge varie entre 2 et 7; leur inclinaison par rapport à la direction de l'hypothalle est de 47° à 70°.

Souvent les files se redressent jusqu'à former un angle droit par rapport à l'hypothalle, constituant ainsi un périthalle secondaire (Fig. 1 b);

• *Rhizoïdes* : comme Denizot (1968) l'a déjà observé, chaque cellule hypothallienne ne porte qu'un seul rhizoïde dont le point d'émergence est situé vers la partie distale. Les rhizoïdes sont pluricellulaires, parfois ils sont ramifiés pseudodichotomiquement; les rhizoïdes jeunes sont encore unicellulaires (Fig. 1a, c).

• *Calcification* : *Peyssonnelia bornetii* ne possède qu'une calcification hypobasale en grande partie externe contre la paroi cellulaire des files hypothalliennes (Fig. 1 b). Denizot utilise le terme « thalle calcifié endessous » pour définir une calcification hypobasale. Il n'y a jamais de cystolithes, qui sont caractéristiques du *Peyssonnelia rubra*.

• *Organes reproducteurs* : seuls les tétrasporocystes ont été observés. Les gamétophytes sont sans doute plus rares. Ils ne semblent pas avoir été observés jusqu'ici.

Les sporocystes sont groupés en némathécies, protuberances plus ou moins étendues à la surface des thalles. Dans ces némathécies, les sporocystes sont entremêlés de paraphyses, paraphyses et sporocystes prolongeant les files périthalliennes.

Les paraphyses sont ramifiées pseudosympodiale-ment (Marcot *et al.*, 1977). La ramification se produit sur la cellule pied de la paraphyse qui a une forme très asymétrique. Le nombre de cellules par paraphyse est généralement de 8 (Fig. 1, f, g).

Les sporocystes sont des tétrasporocystes. Ces tétrasporocystes, tout en étant terminaux, remplacent l'une des bifurcations de la paraphyse. Donc, il s'agit ici de sporocystes terminaux secondaires. Les tétrasporocystes à division cruciée de forme éliptique, mesurent $28-30 \mu\text{m}$. Marcot *et al.*, (1977) ont nommé « type Squamaria » ce type d'organisation de la némathécie.

CYTOLOGIE

Les cellules sont réunies par des synapses primaires comme c'est le cas pour toutes les Florideophycidae, il n'y a pas de synapses secondaires.

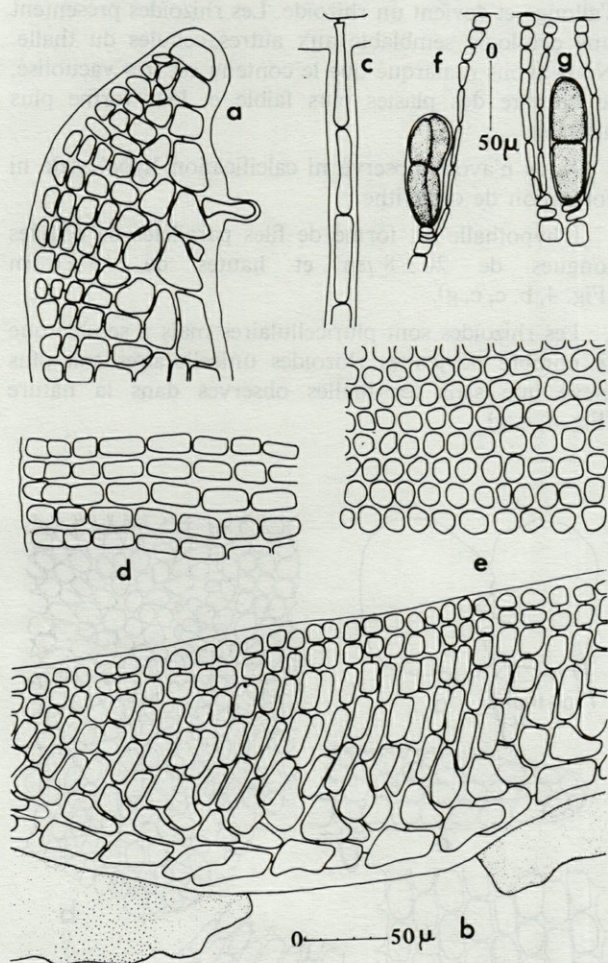


Fig. 1. — Anatomie et organes reproducteurs de *Peyssonnelia bornetii*. a : coupe radiale au niveau de la marge; b : coupe radiale à 3 mm de la marge; c : rhizoïde; d : hypothalle (Thalle vu à plat de dessous) près de la marge; e : thalle vu de dessus, à 1 mm de la marge; f-g : coupes radiales dans le thalle passant par des némathécies à tétrasporocystes.

Peyssonnelia bornetii, anatomy and reproductive organs. a : radial section at the margin; b : radial section 3 mm from the margin; d : thallus (view from below) near margin; e : thallus (view from above), 1 mm near from the margin; f and g : radial sections showing the nemathecia and tetrasporangia.

Le noyau est toujours unique, sa taille et sa forme varient selon le type de cellule auquel il appartient : 4-5 μm , ovoïde, naviculaire pour les cellules périthalliennes. Il est axial et situé dans le tractus cytoplasmique tendu entre les 2 synapses situés aux deux pôles de la cellule chez *P. bornetii* ainsi que chez *P. squamaria* (Magne, 1964) et *P. atropurpurea* Crouan et Crouan (Cabioc, 1971).

Pendant le repos, nous avons observé un nucléole assez gros avec un réseau à chromocentres.

Les plastes ne présentent ni une forme ni une disposition spécifique. Leur forme semble labile. Ils forment des plaquettes (Fig. 2 c, d). Ils sont moins nombreux

dans les rhizoïdes que dans les cellules hypothalliennes et périthalliennes. En culture, la forme des plastes dans les filaments rampants des jeunes plantules est plus allongée que celle du massif primitif (Fig. 2, a, b). De plus, le nombre et la forme des plastes ne varient pas entre les cellules hypothalliennes et les cellules périthalliennes (Fig. 2, c, d).

Nous avons observé deux sortes de produits d'élaboration du cytoplasme : des grains d'amidon floridéen qui sont assez rares dans les rhizoïdes mais abondants aussi bien dans la cellule hypothallienne que dans celle du périthalle, des granulations qui sont des cristaux d'aspect losangique, peut-être protéiques, situées dans des trabécules cytoplasmiques en des points variables. Leur taille atteint 3 μm .

MORPHOGENÈSE

Nous avons étudié le mode de développement du thalle chez *Peyssonnelia bornetii* à partir de la téraspore.

Développement des spores

Les spores à contenu granuleux sont sphériques, de 25 μm de diamètre. Le cytoplasme très dense renferme de nombreux plastes souvent indistincts et des grains d'amidon floridéen.

La spore, après sa libération, se fixe puis se divise immédiatement. Les premiers cloisonnements se font irrégulièrement (Fig. 3, a, b, c, d, e, g, h) sans augmentation sensible du volume de l'ensemble qui constitue un massif hémisphérique. Parfois à la base de ce massif se différencient des filaments rampants qui peuvent dans certains cas se comporter comme des stolons en produisant à leur extrémité un nouveau massif cellulaire susceptible de se développer en un thalle (Fig. 3, f). A la périphérie de ce massif, les cellules les plus marginales ont un rôle d'initiales et assurent la formation d'un thalle adulte (Fig. 3, i).

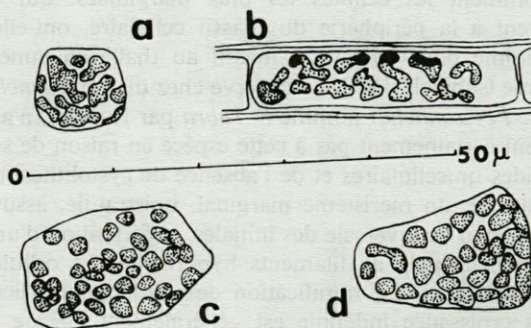


Fig. 2. — Plaste de *Peyssonnelia bornetii*. a : cellule du massif primitif; b : cellule de filament rampant; c : cellule hypothallienne; d : cellule périthallienne.

Chromatophores of *Peyssonnelia bornetii*. a : cells of primitive massive; b : cells of creeping filaments; c : hypothallus cells; d : perithallus cells.

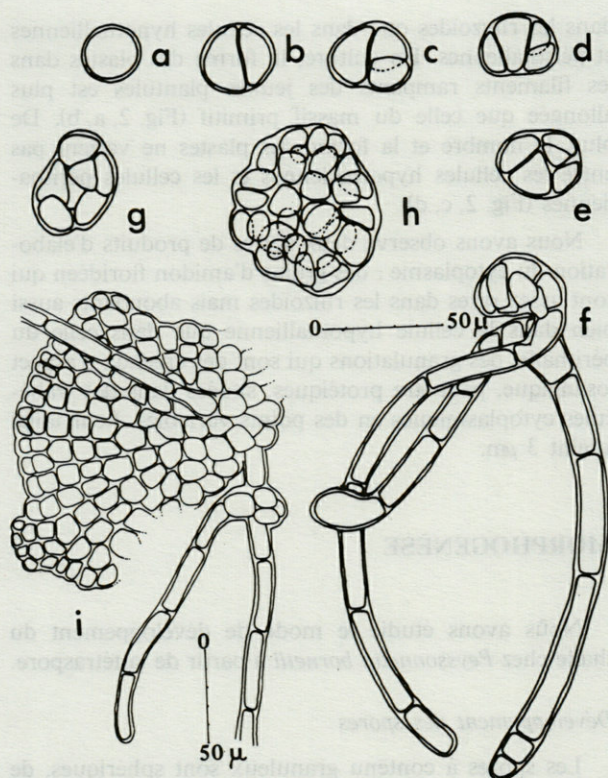


Fig. 3. — Développement de *Peyssonnelia bornetii*, type *Dumontia*. a, b, c, d, e, f, g, h : segmentation des spores et formation d'un massif germinatif; i : massif germinatif dominant des frondes juvéniles.

Development of Peyssonnelia bornetii (type *Dumontia*); a-g : segmentation of spores and formation of germinative massive; i : germinative massive and juvenile thallus.

Thalle juvénile

Nous avons obtenu le meilleur résultat avec une température de 12° C, en lumière naturelle indirecte et exposition Nord. Les thalles que nous avons obtenus après 9 mois d'expériences ont la forme d'une lame en éventail de 2 - 3 mm de rayon (Fig. 4, a).

Comment les cellules les plus marginales, qui se trouvent à la périphérie du massif cellulaire, ont-elles fonctionné pour passer du massif au thalle en lame ? Comme Cabioch (1972) l'a observé chez un *Peyssonnelia* sp. (ce *Peyssonnelia*, nommé *P. rubra* par l'auteur, n'appartient certainement pas à cette espèce en raison de ses rhizoïdes unicellulaires et de l'absence de cystolithes) de la Manche, un méristème marginal, unistratifié, assure par division transversale des initiales, la formation d'une strate horizontale de filaments hypothalliens à cellules isodiamétriques. La ramification des files hypothalliennes à croissance indéfinie est généralement apicale et pseudodichotomique. Les files périthalliennes, orientées perpendiculairement à l'hypothalle apparaissent donc par ramifications sous-apicales. Il n'y a pas de différenciation d'un méristème intercalaire ni formation de liaison synaptique secondaire. Par ailleurs, certaines cellules hypothalliennes découpent, vers le bas, une cellule qui

s'allonge et devient un rhizoïde. Les rhizoïdes présentent une cytologie semblable aux autres cellules du thalle. Nous avons remarqué que le contenu est très vacuolisé, le nombre des plastides plus faible et leur forme plus allongée.

Nous n'avons observé ni calcification hypobasale ni formation de cystolithe.

L'hypothalle est formé de files parallèles de cellules longues de $20 \pm 8 \mu\text{m}$ et hautes de $14 \pm 6 \mu\text{m}$ (Fig. 4, b, c, e, g).

Les rhizoïdes sont pluricellulaires mais il semble que le nombre de jeunes rhizoïdes unicellulaires soit plus élevé que sans les thalles observés dans la nature (Fig. 4, e, g).

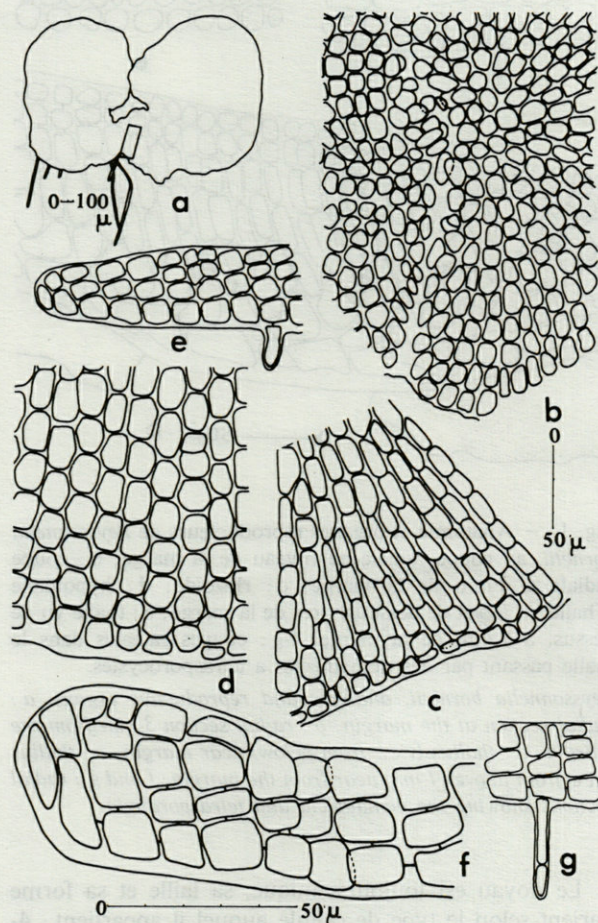


Fig. 4. — Thalle juvénile de *Peyssonnelia bornetii*. a : aspect général; b : hypothalle vu de dessous; c : hypothalle vu de dessus au niveau de la marge; d : thalle vu de dessous au niveau de la marge; e : coupe radiale au niveau de la marge; f : autre aspect de coupe radiale au niveau de la marge; g : coupe radiale à 300 m de la marge.

Juvenile thallus of Peyssonnelia bornetii. a : general aspect; b : hypothallus view from below; c : hypothallus view from above at the margin; d : perithallus view from above at the margin; e-f : radial section at the margin; g : radial section 300 m from the margin.

Le périthalle est formé de files parallèles qui ont une inclinaison de $71 \pm 8^\circ$, par rapport à la direction de l'hypothalle (Fig. 4, e, g).

En coupe radiale, nous avons observé parfois que le nombre des cellules périthalliennes est plus grand du côté de la marge que du centre (Fig. 4, f).

Dans l'armoire de culture, à 18°C et en jours longs, nous avons observé l'apparition de nombreux épiphytes, surtout avec le milieu d'Erdschreiber. Par contre dans l'armoire à 12°C , à intensité lumineuse de 1 150 lux en jour court, la croissance était ralentie.

Dans une autre armoire, à 14°C en jours moyens (intensité lumineuse 400 lux), nous avons essayé de voir l'influence de l'agitation en utilisant un agitateur rotatif. Mais les résultats n'ont pas été très différents.

DISCUSSION

Nous avons constaté chez *Peyssonnelia bornetii* que les premières divisions de la spore sont irrégulières, au contraire des observations faites par Bressan (1972) chez *Peyssonnelia* sp. (ce *Peyssonnelia*, nommé *P. rubra* par l'auteur, n'appartient certainement pas à cette espèce pour la même raison que la précédente). D'après cet auteur, les premières divisions de la spore y sont régulières, ce qui ferait penser aux germinations des Corallinales. Il n'y a pas de polarité dans la division irrégulière, contrairement à ce que Killian (1914) a observé chez *Peyssonnelia squamaria*. D'après les dessins de ce dernier, la forme des plastes à différents stades est assez variée. Celle-ci nous paraissait au début un peu douteuse à cause des conditions dans lesquelles l'expérience avait été faite. En effet Killian utilisait un grand bac en ciment. Mais nos observations confirment ses résultats, car nous avons vu que les plastes chez les cellules du massif primitif sont pariétaux et peu nombreux, tandis que chez les thalles plus développés les plastes sont en plaquettes et assez nombreux (Fig. 2, a, c, d).

La germination de *Peyssonnelia bornetii* appartient au « type Dumontia » que l'on rencontre souvent chez les Cryptonémiales (Chemin, 1937).

Nous n'avons pas pu obtenir d'organes reproducteurs après différentes combinaisons des conditions de culture pendant un an et demi d'observations. Von Stosch (1969), a montré que trois années de culture sont nécessaires pour obtenir le développement de frondes sexuées à partir de tétraspores chez *Corallina officinalis*; peut-être en est-il de même chez *Peyssonnelia bornetii*, c'est-à-dire que plusieurs années de culture pourraient s'avérer nécessaires.

CONCLUSIONS

Les premières divisions de la spore chez *Peyssonnelia bornetii* sont irrégulières. Nous n'avons pas observé de développement direct. Comme chez les Cérámiales et les

Champiaccées, il y a d'abord formation d'un massif primitif représentant un stade protonémien plus ou moins développé à partir duquel se forme le thalle adulte; ce protonéma est en forme de coussinet et globuleux (« type Dumontia » de Chemin).

Quelles que soient les conditions de culture que nous avons essayées, la croissance est extrêmement lente; il serait intéressant de connaître quelles sont les vitesses de croissance réalisées dans la nature.

REMERCIEMENTS. Je remercie vivement M. le Professeur J. Feldmann et M^{me} G. Feldmann de m'avoir initié à l'étude des Algues marines et aux problèmes de leurs cultures, M. le Professeur C.-F. Boudouresque qui m'a accueilli dans son laboratoire et associé ce travail à l'ensemble des travaux sur le genre *Peyssonnelia*, ainsi que M. le Directeur du Laboratoire Arago, Banyuls-sur-Mer.

BIBLIOGRAPHIE

- BOUDOURESQUE, C. F. et F. ARDRÉ, 1971. Recherches sur le genre *Peyssonnelia* (Rhodophycées). II - Présence de *Peyssonnelia rosa-marina* Boud. et Den. au Portugal. *Publ. Staz. Zool. Napoli*, **39**: 107.
- BOUDOURESQUE, C. F. et M. DENIZOT, 1973. Recherches sur le genre *Peyssonnelia* (Rhodophycées). I - *Peyssonnelia rosa-marina* sp. nov. et *Peyssonnelia bornetii* sp. nov. *Giorn. Bot. Ital.*, **107**: 17-27.
- BOUDOURESQUE, C. F. et M. DENIZOT, 1974. Recherches sur le genre *Peyssonnelia* (Rhodophycées). III. - *Peyssonnelia crispata* sp. nov. *Giorn. Bot. Ital.*, **108**: 113-121.
- BOUDOURESQUE, C. F. et M. DENIZOT, 1975. Révision du genre *Peyssonnelia* (Rhodophyta) en Méditerranée. *Bull. Mus. Hist. Nat. Marseille*, **35**: 7-92.
- BOUDOURESQUE, C. F., BELSHER, G., LAPEYRE et J. MARCOT, 1975. Recherches sur le genre *Peyssonnelia* (Rhodophytes). IV: Variabilité de certains caractères anatomiques chez *Peyssonnelia rosa-marina* Boud. et Den. *Bull. Soc. Phycol. Fr.*, **20**: 12-17.
- BRESSAN, G., 1972. Osservazioni sugli stadi iniziali della morfogenesi in cultura di alcune specie del genere *Peyssonnelia* Decaisne. *Giorn. Bot. Ital.*, **106**, **5**: 231-244.
- BRESSAN, G. et E. COMELLI, 1975. Osservazioni morfogenetiche sullo sviluppo in coltura di *Peyssonnelia squamaria* (Gmelin) Decaisne (Rodoficee) II. *Informatore Bot. Ital.*, **7**(1): 25-26.
- CABIOCH, J., 1971. Etude sur les Corallinales. I - Caractères généraux de la cytologie. *Cah. Biol. Mar.*, **12**: 121-186.
- CABIOCH, J., 1972. Etude sur les Corallinales. II - La morphogenèse: conséquences systématiques et phylogénétiques. *Cah. Biol. Mar.*, **13**: 137-289.
- CHEMIN, E., 1937. Le développement des spores chez les Rhodophycées. *Rev. gén. Bot.*, **49**: 205-369.
- DENIZOT, M., 1968. Les algues Floridées encroûtantes (à l'exclusion des Corallinales). Thèse Doctorat d'Etat, Paris, imprimé par l'auteur: 1-310.
- KILLIAN, K., 1914. Ueber die Entwicklung einiger Florideen. *Bot.*, **6**: 240-243.
- MAGNE, F., 1964. Recherches caryologiques chez les Floridées. *Cah. Biol. Mar.*, **5**: 461-671.

- MARCOT, J., T. BELSHER et C.F. BOUDOURESQUE, 1975. Recherches sur le genre *Peyssonnelia* (Rhodophycées). V : *Peyssonnelia atropurpurea* Crn et Crn existe-t-il en Méditerranée ? *Bull. Soc. Phycol. Fr.*, **20** : 18-29.
- MARCOT, J., 1976. Recherches sur le genre *Peyssonnelia* (Rhodophycées). VII : Etude du Type de *Peyssonnelia adriatica* Hauck. *Botanica marina*, **19** : 189-194.
- MARCOT, J. et C.F. BOUDOURESQUE, 1976. Recherches sur le genre *Peyssonnelia* (Rodophyta). VIII : Etude du type de *Peyssonnelia harveyana* J. Agardh. *Bull. Mus. Hist. Nat., Marseille*, **36** : 5-9.
- MARCOT, J., C.F. BOUDOURESQUE et S. CIRIK, 1976. Sur les Peyssonneliacées des côtes occidentales de Turquie. *Bitki*, **33** : 223-260.
- MARCOT, J., C.F. BOUDOURESQUE et M. VERLAQUE., 1977. Recherches sur le genre *Peyssonnelia* (Rodophycées). IX. Les némathécies à sporocystes des *Peyssonnelia* de Méditerranée. *Soc. Phycol. Fr.*, **22** : 70-78.
- PROVASOLI, L., 1966. Media and prospects for the cultivation of marine algae (in cultures and collections of Algae). *Jap. Soc. Plant. physiol.*, Conf. Hakone, sept. 1966 : 63-75.
- SOLMS-LAUBACH, H., 1881. Die Corallinalalgen des golfes von Neapel und der angrenzenden Meeres-Abschnitte. *Fauna Flora Golf. Neapel.*, **4** : 1-64.
- STOSCH, H.A. von, 1964. Wirkungen von jod und Arcenic auf meeresalgen in kultur. *Compt. Rend. IV. Cong. Int. Algues marines, Biarritz*, 1961 : 142-150, Pergamon Press.
- STOSCH, H.A. von, 1969. Observations on *Corallina*, *Jania* and other red algae in culture. *Proc. int. Seaweed Symp.*, **6** : 389-399.
- WESTBROOK, M.A., 1935. Observations on nuclear structure in the Floridae. *Beith. Bot. Centralbl.*, **53** : 564-585.

Accepté le 30 novembre 1978

DISCUSSION

Nous avons constaté chez *Peyssonnelia* certains des premiers divisions de la spore sont irrégulières, au contraire des observations faites par Bressan (1973) chez *Peyssonnelia* sp. Les *Peyssonnelia* comme *P. rubra* par exemple n'appartiennent certainement pas à cette espèce pour la même raison que la précédente. D'après ces auteurs, les premiers divisions de la spore y sont régulières, ce qui leur permet aux germinations des *Corallina* car il n'y a pas de polarité dans la division irrégulière, contrairement à ce que Killian (1941) a observé chez *Peyssonnelia* sp. D'après les dessins de ce dernier, la forme des plaques à différents stades est assez variée. Celle-ci nous paraissait au début un peu douteuse à cause des conditions dans lesquelles l'expérience avait été faite. En effet Killian utilisait un grand bac en ciment. Mais nos observations confirment ses résultats car nous avons vu que les plaques chez les cellules du *mailli* étaient soit parfaites et peu nombreuses, tandis que chez les thalles plus développés les plaques sont en plaquettes et assez nombreuses (fig. 1, a, c, d).

La germination de *Peyssonnelia* pourrait appartenir au « type *Dunaliella* » que l'on rencontre souvent chez les *Cryptomonas* (Cannon, 1973).

Nous n'avons pas pu obtenir d'organes reproducteurs après différentes combinaisons des conditions de culture pendant un an et demi d'observations. Von Stosch (1969) a montré que trois années de culture sont nécessaires pour obtenir le développement de frondes sexées à partir de laurospores chez *Corallina officinalis*, peut-être en est-il de même chez *Peyssonnelia* boretii, c'est-à-dire que plusieurs années de culture pourraient s'avérer nécessaires.

CONCLUSIONS

Les premiers divisions de la spore chez *Peyssonnelia* boretii sont irrégulières. Nous n'avons pas observé de développement direct. Comme chez les *Corallina* et les

BIBLIOGRAPHIE

- Boudouresque, C.F. et T. Belsher, 1975. Recherches sur le genre *Peyssonnelia* (Rhodophycées). II - Présence de *Peyssonnelia* non-marine boud. et Crn au littoral. *Bot. Mus. Marseille*, **35** : 107.
- Boudouresque, C.F. et M. Verlaque, 1977. Recherches sur le genre *Peyssonnelia* (Rhodophycées). I - *Peyssonnelia* non-marine sp. nov. et *Peyssonnelia* boretii sp. nov. *Bot. Mus. Marseille*, **37** : 17-27.
- Boudouresque, C.F. et M. Verlaque, 1974. Recherches sur le genre *Peyssonnelia* (Rhodophycées). III - *Peyssonnelia* boretii sp. nov. *Bot. Mus. Marseille*, **36** : 117-121.
- Boudouresque, C.F. et M. Verlaque, 1975. Révision du genre *Peyssonnelia* (Rhodophyta) en Méditerranée. *Bot. Mus. Marseille*, **38** : 1-23.
- Boudouresque, C.F., Belsher, G., Lavery, et J. Marcot, 1975. Recherches sur le genre *Peyssonnelia* (Rhodophyta). IV - Variabilité de certaines caractéristiques anatomiques chez *Peyssonnelia* non-marine boud. et Crn. *Bot. Mus. Marseille*, **38** : 13-17.
- Bressan, G., 1973. Osservazioni sugli stadi iniziali della germinazione in cultura di alcune specie del genere *Peyssonnelia*. *Botanica Marina*, **16** : 231-244.
- Bressan, G. et G. Conzatti, 1973. Osservazioni morfologiche sulla sviluppo in cultura di *Peyssonnelia* sp. *Bot. Mus. Marseille*, **36** : 25-28.
- Cannon, J., 1977. Etude sur les *Corallinales* I - Caractères généraux de la cytologie. *Bot. Mus. Marseille*, **40** : 121-186.
- Cannon, J., 1973. Etude sur les *Corallinales* II - La morphogénèse : conséquences systématiques et physiologiques. *Bot. Mus. Marseille*, **36** : 137-289.
- Chenier, E., 1975. Le développement des spores chez les *Rhodophytes*. *Rev. Bot. Mus. Marseille*, **48** : 305-369.
- Dumont, M., 1968. Les algues floridées corallinales de l'estuaire des *Corallinales*. Thèse Doctorat d'Etat, Paris.
- Ellis, K., 1974. Über die Entwicklung einiger Floriden. *Bot. Mus. Marseille*, **37** : 249-261.
- Marot, E., 1964. Recherches cytologiques chez les Floridées. *Bot. Mus. Marseille*, **37** : 461-671.

HESS, E.H. (1977). — « *Das sprechende Auge - Die Pupille verrät verborgene Reaktionen* ». (L'œil parlant - La pupille trahit des réactions cachées). Kindler Verlag München, 256 pp., 43 fig.

La belladonne est un pharmacuticque dont les femmes se servaient jadis pour paraître plus belles. Mais par quel moyen cette substance embellissait-elle les femmes ? La belladonne (= atropine), appliquée en collyre, provoque une dilatation de la pupille. Le processus est le même que celui provoqué par l'ophtalmologiste lorsqu'il procède à un examen de l'intérieur de l'œil. En Europe, se furent les réactions pathologiques des pupilles qui suscitèrent d'abord l'intérêt des neurologues et des psychiatres au début de ce siècle. On travaillait, à l'époque, avec l'appareil pupillographique développé par O. Löwenstein. Hess s'est demandé pourquoi les pupilles agrandies (cf. belladonne) rendent l'image d'une femme plus attirante. Une explication possible semblait être fournie par une observation : les pupilles de sujets jeunes sont plus grandes que celles des personnes plus âgées et les pupilles relativement grandes d'un nourrisson ont incontestablement une valeur de signal (déclencheur) vis-à-vis des adultes. Cependant, dans cette dernière réaction, la tête ronde, relativement grande par rapport au corps du nourrisson entre également en jeu et agit selon les règles de sommation des stimuli. La constatation de Hess selon laquelle les personnes aux yeux bleus montrent des réactions plus fortes que les personnes aux yeux marron reste inexpiquée.

S'il est vrai que la pupille dilatée d'une femme peut provoquer une réaction plus favorable chez un homme, ceci devrait également se montrer par un élargissement des pupilles de l'homme ; telle était la conclusion logique de Hess. Les expériences effectuées en laboratoire pendant de longues années ont confirmé cette hypothèse. Nous savons grâce à Hess qu'à luminosité égale, les stimuli externes désagréables provoquent une contraction, les stimuli agréables une dilatation des pupilles. Il y a des réactions spécifiques au sexe auxquelles s'ajoutent des réactions déterminées (dilatation d'homme à homme = homophilie) ainsi que des réactions déterminées par des conceptions de valeur sociales. C'est là qu'intervient la publicité.

Hess a toujours résisté aux sollicitations des services

ANALYSES D'OUVRAGES

administratifs américains pour intégrer ses observations de la réaction des pupilles dans le système du détecteur de mensonges et a ainsi fait preuve d'une grande fermeté éthique et morale.

Il est intéressant de savoir que certains animaux réagissent de la même façon : un chat au repos regardant au loin a des pupilles verticales droites ; le même chat, aussitôt après avoir aperçu son écuelle, montre des pupilles considérablement élargies et presque rondes. Une preuve de plus montrant à quel point des éléments du comportement humain sont profondément ancrés dans le monde animal.

Armin HEYMER

GENOVES, S. (1976). — « *Die Arche Acali - Acali, radeau expérimental de la psycho-physiologie humaine* ». Scherz Verlag München, 357 pp., 75 fig. en couleur.

6 femmes et 5 hommes pendant 4 mois sur un radeau traversant l'Atlantique — la plus grande expérience de l'éthologie moderne. C'est ce qui est annoncé en sous-titre sur la couverture. Mais quel est vraiment le propos de ce livre ? En fait, le mot « éthologie » n'apparaît qu'une seule fois dans le texte, et cela à la page 266. L'auteur, Genoves, a participé en 1969 et 1970 aux deux expéditions de Thor Heyerdahl sur le « Ra » ce qui lui a donné l'idée d'organiser sa propre traversée de l'Atlantique dans le but d'effectuer des observations psychologiques. L'Acali est un radeau de 12 x 7 m équipé d'une voile frontale comparable à un spinnacker permanent, sans moteur. L'équipage : Ana (36 ans), américaine ; Emiliano (31), angolais ; Sofia (34), française ; Marcos (32), uruguayen ; Esperanza (24), américaine ; Antonio (35), grec ; Ingrid (30), suédoise ; Komico (29), japonais ; Aischa (23), algérienne ; Teresa (33), israélienne ; Santiago (52), mexicain.

Tous les participants couchaient dans l'unique cabine mesurant 4 x 3,90 m, soit sur un espace de 15, 60 m². Le départ du voyage eut lieu début mai 1973 à Las Palmas, Gran Canaria, l'arrivée 101 jours plus tard à Gozumet, Mexique. Tout ce qui s'est passé sur l'Acali pendant ce long isolement est rapporté sous la forme d'un récit de voyage et d'expériences vécues qui est tout

à fait intéressant à lire. Il y a cependant des longueurs et on finit par se lasser des descriptions répétées de Genoves, de sa position de « leader », qui trahissent une certaine tendance narcissique. Pour avancer des affirmations telles que : « nos hypothèses sur l'agression sont pour la plupart fausses », l'expérience de l'Acali n'est pas suffisante, d'autant plus que ces hommes et ces femmes ont vécu dans une sorte de « Skinner-Box », conditions qui ne correspondent nullement à la réalité de notre vie quotidienne dans les pays industrialisés. Des expériences de ce genre n'apportent guère de données nouvelles tant que nous n'en savons pas davantage sur le vrai comportement de l'Homme dans des conditions naturelles et sur son évolution à travers les âges.

La vie que nous avons pu mener au paléolithique est par contre intéressante à connaître. Pour répondre à ces questions, une étude objective du comportement des peuples primitifs pourrait apporter davantage de renseignements et servir de base à des recherches plus poussées.

Armin HEYMER

Genoves S. (1976) - « Die Acali-Kali - Acali, ein
beim Experimentieren der Psycho-Physiologie
männlich » Schöner Verlag München, 327 pp., 12 fig. en
couleur.

Genoves S. (1976) - « Die Acali-Kali - Acali, ein
beim Experimentieren der Psycho-Physiologie
männlich » Schöner Verlag München, 327 pp., 12 fig. en
couleur.

Tous les participants couchaient dans l'unique cabine
mesurant 4 x 3,90 m, soit sur un espace de 15,60 m².
Le départ du voyage eut lieu début mai 1973 à Las
Palmas, Gran Canaria, l'arrivée 101 jours plus tard à
Guatemala, Mexique. Tout ce qui s'est passé sur l'Acali
pendant ce long isolement est rapporté sous la forme
d'un récit de voyage et d'expériences vécues qui est tout

L'auteur critique violemment Lorenz, von Frisch et Tinbergen, voire Skinner bien qu'il procède selon les principes behavioristes de ce dernier. Le livre est un récit de voyage qui mérite d'être lu, mais il n'a rien à voir avec le comportement humain ni avec « l'éthologie moderne » comme l'indique la couverture. Cette expérience n'est qu'un drame de l'isolement parmi tant d'autres comme nous les vivons tous les jours dans nos grandes villes anonymes. Elle prouve cependant une chose : l'Homme n'est pas encore à la hauteur de son propre développement et ressemble encore étrangement à ces chasseurs et collecteurs paléolithiques vivant en petits groupes, défendant des limites territoriales et disposant de l'espace nécessaire pour respecter une certaine distance entre individus. Lorsque ces besoins naturels s'avèrent impossibles à satisfaire, que ce soit dans la société industrialisée, dans un H.L.M. ou sur l'Acali la réaction est toujours la même : c'est le stress qui s'installe.

Armin HEYMER

Il est vrai que la qualité d'une femme peut
provoquer une réaction plus favorable chez un homme.
Ceci devient également un motif par un classement
des qualités de l'homme, telle était la conclusion logique
de l'essai. Les expériences effectuées en laboratoire pen-
dant de longues années ont confirmé cette hypothèse.
Nous savons grâce à l'essai que l'homme réagit de la même
façon à des stimuli déplaçables provoquant une contrac-
tion des muscles érectiles une dilatation des pupilles. Il y
a des réactions spécifiques au sexe auxquelles s'ajoutent
des réactions déterminées (dilatation d'homme à homme
= homophilie) ainsi que des réactions déterminées par
des concepts de valeur sociale. C'est là qu'intervient
la qualité.

Il est toujours difficile aux sollicitations des sens
de l'homme. Une explication possible semblait être
fournie par une observation : les pupilles de sujets
femmes sont plus grandes que celles des personnes plus
âgées et les pupilles relativement grandes d'un nourris-
son ont incontestablement une valeur de signal (déclen-
chement d'une réaction). Cependant, dans cette der-
nière réaction, la réaction est plus grande, relativement grande par
rapport au corps du nourrisson entre également en jeu
et agit selon les règles de stimulation des stimuli. La
contraction de l'essai selon laquelle les personnes aux
yeux plus grands ont des réactions plus fortes que les
personnes aux yeux petits reste inexpliquée.

SOMMAIRE – CONTENTS

M. ALCHER. Contribution à l'étude du développement de l'Urodèle <i>Euproctus platycephalus</i> (Gravenhorst, 1829). <i>Contribution to the study of the development of the urodel Euproctus platycephalus</i> (Gravenhorst, 1829).	157
J. C. ALOISI cf. G. BELLAICHE.	
ANALYSES D'OUVRAGES. BOOK REVIEWS.	87, 183, 331
D. ARNAUD cf. H. CROZET.	
L. ARVY. L'ostéopétrose mandibulaire chez <i>Physeter macrocephalus</i> L. <i>Mandibular osteopetrosis in Physeter macrocephalus</i> L.	309
J. P. BAUDIN. Contribution à l'étude écologique des milieux saumâtres méditerranéens. I. – Les principaux caractères physiques et chimiques des eaux de l'Etang de Citis (B.d.R.). <i>Contribution to the ecological study of mediterranean brackish systems. I. – The main physical and chemical characteristics of the waters of the Lagoon of Citis (Bouches-du-Rhône)</i>	121
J. P. BAUDIN. Contribution à l'étude écologique des milieux saumâtres méditerranéens. II. – Le peuplement de l'Etang de Citis (B.d.R.). <i>A contribution to the ecological study of mediterranean brackwater systems. II. – Population complexes of the Citis Lagoon (B.d.R.)</i>	303
G. BELLAICHE, L. DROZ, J. C. ALOISI, H. GOT et A. MONACO. 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>	11
M. BERTRAND. Cycle saisonnier et distribution verticale de <i>Labidostoma luteum</i> Kramer 1879, espèce parthénogénétique, 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>	81
P. BERREBI et G. BOUIX. <i>Glugea atherinae</i> Berrebi, 1979, Microsporidie parasite de l'Athérine <i>Atherina boyeri</i> Risso, 1810, des étangs côtiers méditerranéens. Evolution saisonnière et répartition géographique. <i>Glugea atherinae Berrebi 1979, a microsporidium parasite of Atherina boyeri from the mediterranean coastal lagoons. Seasonal cycle and geographic distribution</i>	253
J. P. BERRY cf. R. MARTOJA.	
G. BESSE cf. P. JUHAULT.	
M. BHAUD et C. LE BOUTEILLER-BOUGNOL. Remarques sur les facteurs de répartition bathymétrique de deux Annélides Polychètes. <i>Remarks on the factors influencing depth distribution in two polychateous annelids</i>	19
C. BILLY. Problèmes posés par le métabolisme de quelques Bactéries calcifiantes aérobies : I. – Etude d'une association bactérienne halophile productrice d'Aragonite en milieu marin. II. – Etude de Bactéries productrices de calcite en milieu limnique. <i>Problems concerning the metabolism of some aerobic calcifying bacteria : I. – Study of a halophilic bacterial association producing aragonite in sea water. II. – Study of bacteria producing calcite in limnic environment</i>	171
F. de BILLY et M. O. SOYER. 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</i> E.	45
J. Y. BODIOU. Copépodes Harpacticoïdes (Crustacea) des sables fins infralittoraux de Banyuls-sur-Mer. II. – Variations saisonnières qualitatives du peuplement. <i>The Harpacticoid copepods (Crustacea) in the infralittoral fine sands of Banyuls-sur-Mer. II. – Seasonal and qualitative variations of the populations</i>	269

G. BOUIX cf. P. BERREBI.	
N. BOUGRIER cf. P. JUCHAULT.	
F. de BOVÉE et D. DELILLE. Origine et importance des apports sestoniques au niveau des communautés benthiques des vases terrigènes côtières de Banyuls-sur-Mer. <i>Origin and importance of seston sedimentation for benthic community of coastal terrigenous muds of Banyuls-sur-Mer.</i>	97
J. BRUSLÉ cf. P. HERVÉ.	
C. COMBES. Les mécanismes de recrutement chez les Métazoaires parasites et leur interprétation en termes de stratégies démographiques. <i>Mechanisms of recruitment in parasitic Metazoa and their interpretation in terms of demographic strategy</i>	55
S. CIRIK. Recherches sur le genre <i>Peyssonnelia</i> (Rodophyta). II. - Etude expérimentale sur l'ontogenèse de <i>Peyssonnelia Bornetii</i> Boudouresque et Denizot. <i>Investigations on the genus Peyssonnelia (Rodophyta). II. - An experimental study of ontogenesis in Peyssonnelia Bornetii Boudouresque et Denizot</i>	325
H. CROZET, D. ARNAUD, E. GUILVARD et A. GABINAUD. Dispersion, âge chronologique et âge physiologique d'une population marquée d' <i>Aedes (O.) cataphylla</i> Dyar, 1916 (Diptera, Culcidae). <i>Dispersion, chronologic and physiologic age of marked population of Aedes (O.) cataphylla Dyar, 1916 (Diptera, Culcidae)</i>	65
D.L. DANIEOPOL. Sur deux espèces hypogées du genre <i>Candonopsis</i> (Ostracoda, Candoninae) du sud de la France et de Cuba. <i>On two hypogean species of the genus Candonopsis (Ostracoda, Candoninae) of southern France and Cuba</i>	315
M. DAUTA-DUPUY. Etude biométrique et pondérale d'un Dermaptère de la région de Banyuls-sur-Mer (P.-O.) : <i>Euborellia moesta</i> Gene (Carcinophoridae). <i>Study of biometric and weight of a dermapter of the area of Banyuls-sur-Mer (Pyrenées-Orientales) : Euborellia moesta Gene (Carcinophoridae)</i>	177
D. DELILLE cf. F. de BOVÉE.	
L. DROZ cf. G. BELLAICHE.	
J.C. DUCHÊNE. Variations saisonnières de la densité du Macrobenthos dans l'étage circalittoral; exemple de l'Annélide Polychète <i>Terrebelides stroemi</i> pour la région de Banyuls, Méditerranée Occidentale. <i>Seasonal variations of macrobenthos density at the circalittoral level as illustrated by the polychaetous annelid Terrebelides stroemi in the area of Banyuls-sur-Mer (Western Mediterranean).</i>	113
C.C. EMIG. Présence de <i>Phoronis psammophila</i> Cori (Phoronida, Lophophorata) dans les environs de Banyuls. <i>Occurrence of Phoronis psammophila (Phoronida, Lophophorata) in the vicinity of Banyuls</i>	225
A. FABRE et G. GUERRIER. Analyse factorielle en composantes principales de données climatologiques dans la région des Pyrénées-Orientales. <i>Factorial analysis in main components of climatological data obtained in the area of the Pyrénées-Orientales</i> ...	105
R. FONS, R. LIBOIS et M.C. SAINT GIRON. Les Micromammifères dans le département des Pyrénées-Orientales. Essai de répartition altitudinale en liaison avec les étages de végétation. <i>Micro-mammals in the Pyrénées-Orientales. Altitudinal distribution in relation with vegetation levels</i>	285
A. GABINAUD cf. CROZET.	
L. GARCIA cf. LUCENA.	
H. GOT cf. G. BELLAICHE.	
G. GUERRIER cf. A. FABRE.	
E. GUILVARD cf. H. CROZET.	
P. HERVÉ et J. BRUSLÉ. L'étang de Salses-Leucate. Ecologie générale et Ichtyofaune. <i>The Lagoon of Salses-Leucate. General ecology and Ichtyofaune</i>	275
M. IBANEZ cf. V. RODRIGUEZ.	
G. JACQUES. Variations du taux d'assimilation du ^{14}C par le phytoplancton en fonction de la durée d'incubation. <i>Variations in the uptake rate of ^{14}C by phytoplankton related to different lengths of incubation time</i>	91
P. JUCHAULT, J.-P. MOCQUARD, N. BOUGRIER et G. BESSE. Croissance et cycle reproducteur du Crustacé Isopode Oniscoïde <i>Eluma purpurascens</i> Budde-Lund : Etude dans la nature et au laboratoire sous différentes conditions de température et de photopériode d'une population du centre-ouest de la France. <i>Growth and reproductive cycle of the oniscoid isopod Eluma purpurens Budde-Lund : in situ and laboratory study of a population of central west France under different temperature and photoperiod conditions</i>	149
J.P. LABAT. Relations entre trois espèces du genre <i>Philocheras</i> (Crustacea, Decapoda, Crangonidae) au cours du cycle annuel dans l'infra-littoral meuble de la région de Banyuls-sur-Mer (France). <i>Relationship between three species of the genus Philocheras (Crustacea, Decapoda, Crangonidae) over the annual cycle in the infralittoral soft bottom of the area of Banyuls-sur-Mer (France).</i>	185

P. LEBRETON et J.P. LEDANT. Remarques d'ordre biogéographique et écologique sur l'avifaune méditerranéenne. <i>Biogeographical and ecological comments on the Mediterranean avifauna.</i>	195
C. LE BOUTEILLER-BOUGNOL cf. M. BHAUD.	
J.P. LEDANT cf. LEBRETON	
R. LIBOIS cf. R. FONS.	
J. LUCENA, L. GARCIA et S. ZAMORA. 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 whiting (Micromesistius poutassou Risso, Gadiformes, Gadidae). Monthly variations in the body content of Lipids, Proteins and water.</i>	15
E. MACPHERSON. Régime alimentaire de <i>Galeus melastomus</i> Rafinesque, 1810 : <i>Etmopterus spinax</i> (L., 1758) et <i>Scymnorhinus licha</i> (Bonnaterre, 1788) en Méditerranée Occidentale. <i>Natural diets of Galeus melastomus Rafinesque, 1810 : Etmopterus spinax (L., 1758) and Scymnorhinus licha (Bonnaterre, 1788) in the Western Mediterranean</i>	139
J.C. MAGENHAM. Loi de comportement d'un film chaud en régime quasi-isotherme. <i>Law of a hot film under roughly isothermic conditions</i>	29
H.J. MARTHY. 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>	75
R. MARTOJA and J.P. BERRY. 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.	7
J. P. MOCQUARD cf. P. JUHAULT.	
A. MONACO cf. G. BELLAICHE.	
C. POIZAT. Gastéropodes opisthobranches mésopsammiques du Skagerrak (Suède Occidentale) distribution et dynamique de population. <i>Mesopsammic opisthobranch gastropods of the Skagerrak (western Sweden). Distribution and population dynamics</i>	209
V. RODRIGUEZ, M. IBANEZ et J. RODRIGUEZ. Ecologie des Annélides Polychètes de quelques plages de la baie d'Algéciras (Espagne). <i>Ecology of the polychaetous annelids of some beaches in the bay of Algeciras (Spain)</i>	131
J. RODRIGUEZ cf. RODRIGUEZ V.	
R. ROUCH. Le système karstique du Baget. IX. La communauté des Harpaticides. Richesse spécifique, diversité et structures d'abondances des échantillons de dérive au niveau du ruissellement de surface. <i>The Baget karstic system. IX. The Harpacticoid community. Species richness, diversity and abundances distribution of drift samples from surface runoff</i>	229
M.C. SAINT-GIRONS cf. R. FONS.	
B. SAINT-GUILY. Nature intertielle des exurgences et des mouvements de convection dans la mer. <i>Inertial nature of the upwelling and the convective motions in the sea</i>	1
J. SOYER. Cycle biologique d'un Copépode harpacticoïde des vases terrigènes côtières de Banyuls-sur-Mer : <i>Cletodes pusillus</i> (Sars). <i>Life history of harpacticoid Copepod of subtidal muds of Banyuls-sur-Mer.</i>	35
M.O. SOYER cf. F. de BILLY.	
A. TURSI. Quelques aspects de la fixation de <i>Ciona intestinalis</i> (L.), Tunicata. <i>Some aspects of fixation in Ciona intestinalis (L.), Tunicata</i>	243
M. V. VIVES-BALMANA. <i>Triturus Marmoratus</i> (Latreille, 1800) (Amphibia, Urodela) mélanique dans les Pyrénées Orientales ibériques. <i>Melanism in Triturus marmoratus (Latreille, 1800) (Amphibia, Urodela) from the spanish eastern Pyrenees</i>	301
J. WORMS. Aspects de la biologie de <i>Loligo vulgaris</i> Lam. Liés à la reproduction. <i>Aspects of the biology of Loligo vulgaris Lam. related to reproduction</i>	263
S. ZAMORA cf. LUCENA.	

© Masson, Paris, 1981

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 les courtes citations dans un but d'exemple et d'illustration, « toute représentation ou reproduction intégrale, ou partielle, faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ou ayants cause, est illicite » (alinéa 1^{er} de l'article 40).

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

Masson, éditeur, Paris - Dépôt légal : 1^{er} trimestre 1980 - N° d'ordre : 5231

Imprimerie LOUIS-JEAN, 05002 GAP - Dépôt légal n° 65 - janvier 1982

Printed in France

Commission paritaire : n° 22217

INSTRUCTIONS AUX AUTEURS

Les auteurs sont priés de se conformer aux indications suivantes :

TEXTE

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

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

Chaque manuscrit comportera :

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

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

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

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

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

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

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

ILLUSTRATIONS

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

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

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

ÉPREUVES ET TIRÉS À PART

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

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

VIE ET MILIEU, 1980, 30 (3-4)

SOMMAIRE – SUMMARY

Relations entre trois espèces du genre <i>Philocheras</i> (Crustacea, Decapoda, Crangonidae) au cours du cycle annuel dans l'infralittoral meuble de la région de Banyuls-sur-Mer (France) <i>Relationships between three species of the genus Philocheras (Crustacea, Decapoda, Crangonidae) over the annual cycle in the infralittoral soft bottom of the area of Banyuls-sur-Mer (France)</i>	J.P. LABAT	185
Remarques d'ordre biogéographique et écologique sur l'avifaune méditerranéenne <i>Biogeographical and ecological comments on the Mediterranean avifauna</i>	P. LEBRETON et J.P. LEDANT	195
Gastéropodes opisthobranches mésopsammiques du Skagerrak (Suède Occidentale). Distribution et dynamique de population <i>Mesopsammic opisthobranch gastropods of the Skagerrak (western Sweden). Distribution and population dynamics</i>	C. POIZAT	209
Présence de <i>phoronis psammophila</i> Cori (Phoronida, Lophophorata) dans les environs de Banyuls <i>Occurrence of Phoronis psammophila (Phoronida, Lophophorata) in the vicinity of Banyuls</i>	C.C. EMIG	225
Le système karstique du baget. IX. La communauté des Harpacticides. Richesse spécifique, diversité et structure d'abondances des échantillons de dérive au niveau du ruissellement de surface <i>The Baget karstic system. IX. The Harpacticoid community. Species richness, diversity and abundance distributions of drift samples from surface runoff</i>	R. ROUCH	229
Quelques aspects de la fixation de <i>Ciona intestinalis</i> (L.), Tunicata <i>Some aspects of fixation in Ciona intestinalis (L.), Tunicata</i>	A. TURSI	243
<i>Glugea atherinae</i> Berrebi, 1979, Microsporidie parasite de l'Atherine <i>Atherina boyeri</i> Risso, 1810, des étangs côtiers méditerranéens. Evolution saisonnière et répartition géographique <i>Glugea atherinae Berrebi 1979, a microsporidian parasite of Atherina b. from the mediterranean coastal lagoons. Seasonal cycle and geographic distribution</i>	P. BERREBI et G. BOUIX	253
Aspects de la biologie de <i>Loligo vulgaris</i> Lam. liés à la reproduction <i>Aspects of the biology of Loligo vulgaris Lam. related to reproduction</i>	J. WORMS	263
Copépodes Harpacticoides (Crustacea) des sables fins infralittoraux de Banyuls-sur-Mer. II. Variations saisonnières qualitatives du peuplement <i>The Harpacticoid copepods (Crustacea) in the infralittoral fine sands of Banyuls-sur-Mer. II. Seasonal and qualitative variations of the populations</i>	J.Y. BODIOU	269
L'étang de Salses-Leucate. Ecologie générale et Ichtyofaune <i>The lagoon of Salses-Leucate. General ecology and Ichtyofauna</i>	P. HERVÉ et J. BRUSLÉ	275
Les Micromammifères dans le département des Pyrénées-Orientales. Essai de répartition altitudinale en liaison avec les étages de végétation <i>Micro-mammals in the Pyrénées-Orientales. Altitudinal distribution in relation with vegetation levels</i>	R. FONS, R. LIBOIS et M.-C. SAINT GIRONS	285
<i>Triturus Marmoratus</i> (Latreille, 1800) (Amphibia, Urodela) mélanique dans les Pyrénées Orientales ibériques <i>Melanism in Triturus marmoratus (Latreille, 1800) (Amphibia, Urodela) from the spanish eastern Pyrenees</i>	M.V. VIVES-BALMANA	301
Contribution à l'étude écologique des milieux saumâtres méditerranéens. II. Le peuplement de l'étang de Citis (B.d.R.) <i>A contribution to the ecological study of mediterranean brackwater systems. II. Population complexes of the Citis lagoon (B.d.R.)</i>	J.P. BAUDIN	303
L'ostéopétrose mandibulaire chez <i>Physeter Macrocephalus</i> L. <i>Mandibular osteopetrosis in Physeter macrocephalus L.</i>	L. ARVY	309
Sur deux espèces hypogées du genre <i>Candonopsis</i> (Ostracoda, Candoninae) du sud de la France et de Cuba <i>On two hypogean species of the genus Candonopsis (Ostracoda, Candoninae) of southern France and Cuba</i>	D.L. DANIELOPOL	315
Recherches sur le genre <i>Peyssonellia</i> (Rodophyta). II. Etude expérimentale sur l'otongenèse de <i>Peyssonellia Bornetii</i> Boudouresque et Denizot <i>Investigations on the genus Peyssonellia (Rodophyta). II. An experimental study of ontogenesis in Peyssonellia Bornetii Boudouresque et Denizot</i>	S. CIRIK	325
Analyses d'ouvrages. Book reviews		391
Table des matières. Contents		333

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.