

ISSN 0240-8759

# Vie et Milieu

Vol. 31 n°3/4 -Sept.Déc.1981

Périodique d'écologie - Publication trimestrielle

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

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

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

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

**Membres du Comité scientifique international :**

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

**Abonnements/Subscriptions 1981**

	FRANCE	AUTRES PAYS
Un an (4 numéros) / <i>Annual subscription (4 issues)</i> .....	320 F	350 FF

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

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

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

Le fascicule 1981 :	FRANCE 88 F	ÉTRANGER 109 FF
---------------------	----------------	--------------------

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

# ÉTUDE EXPÉRIMENTALE DE LA PONTE DES COPÉPODES PLANCTONIQUES *TEMORA STYLIFERA* et *CENTROPAGES TYPICUS* I. Influence des conditions expérimentales

Suzanne RAZOULS

Laboratoire Arago 66650 Banyuls-sur-Mer

ESTIMATION  
FERTILITÉ NATURELLE  
COPEPODES PLANCTONIQUES

ESTIMATE  
NATURAL FERTILITY  
PLANKTONIC COPEPODS

**RÉSUMÉ.** – L'influence possible de quelques facteurs expérimentaux sur la ponte de *T. stylifera* et *C. typicus* est recherchée, dans le but de déterminer si la fertilité observée en élevage est une bonne estimation de la reproduction *in situ*, ou si elle traduit seulement l'action de différents facteurs, à court terme. Les effets de la photopériode, de la température et des variations de concentration chlorophyllienne sont analysés en relation avec leur gamme *in situ*. Seuls les effets de fortes salinités pouvant résulter des conditions d'élevage sont testés. La fertilité est indépendante des différents facteurs. Cependant l'influence d'une forte salinité ou de ses variations, peut être antagoniste de celle d'une température basse, lorsque la nourriture n'est pas limitante. Seuls les très fortes concentrations de *Phaeodactylum* induisent des pontes significativement supérieures. Lorsque les concentrations de nourriture sont faibles, proches de celles observées *in situ* – les valeurs des pontes reflètent la capacité minimale de reproduction des Copépodes sauvages : 20 à 50 œufs. ♀<sup>-1</sup> (*T. stylifera*) et 25 à 70 œufs. ♀<sup>-1</sup> (*C. typicus*) par semaine.

**ABSTRACT.** – The possible influence of some experimental conditions on fertility in *T. stylifera* and *C. typicus* are discussed in order to determine whether the fertility observed in laboratory rearing conditions is a true estimation of that occurring *in situ*, or whether it is merely the result of short-term effects of the various factors. The effect of photoperiod, temperature and variations of the chlorophyll concentrations are considered in relation to their respective range of occurrence *in situ*. The effect of high salinities only has been tested in so far as they may appear in culture. No significant correlation is found between fertility and the different physical factors. However the effect of high salinity – or salinity variations – may be opposed to the effect of low temperature, when food is not a limiting factor. Very high concentrations of *Phaeodactylum* induce significantly higher numbers of eggs laid per female. When food is scarce, at concentrations close to natural ones, the fertility values reflect the minimal reproductive capacity of wild copepods : 20 to 50 eggs. ♀<sup>-1</sup> (*T. stylifera*), 25 to 70 eggs. ♀<sup>-1</sup> (*C. typicus*) per week.

## INTRODUCTION

Afin de mieux apprécier l'intensité de la reproduction chez des populations spécifiques de Copépodes pélagiques, dans un écosystème localisé, il est souhaitable de déterminer sur des individus issus du milieu naturel, le pourcentage de femelles qui pondent au cours des expé-

riences – ou taux de fertilité, d'autre part le nombre d'œufs pondus par femelle journallement et au cours de toute la durée d'élevage.

Les valeurs observées sont sensées refléter les possibilités intrinsèques de reproduction des populations. Cependant elles sont dépendantes des caractéristiques du milieu, avant et au moment de la capture des individus.

Les études expérimentales sur la ponte des Copépodes depuis Marshall et Orr (1962) jusqu'à Iwasaki *et al.* (1977) se sont rarement attachées à décrire le mode d'action de différents paramètres physiques et biologiques de l'environnement expérimental. Elles portent essentiellement sur le facteur trophique considéré comme le plus important.

Il nous a paru nécessaire en vue d'une étude écophysiologique sur la reproduction des principaux Copépodes pélagiques du secteur nord du Golfe du Lion, de préciser quelles modifications peuvent être apportées aux indices de fertilité choisis, par des variations de paramètres physico-chimiques – lumière, salinité, température – ou biologiques – concentrations des cultures d'algues utilisées.

En d'autres termes, les observations de pontes réalisées sur des femelles « sauvages » maintenues au laboratoire sont-elles ou non le reflet des seules conditions expérimentales ?

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les conditions standard d'élevage ont été les suivantes : des lots de 5 à 15 femelles « sauvages » de *Temora stylifera* et *Centropages typicus* sont triés à partir de pêches de zooplancton récolté dans le secteur néritique du Golfe du Lion (Baie de Banyuls) au cours d'une année.

Les animaux sont isolés dans des coupelles remplies de 20 à 30 cc d'eau de mer vieillie, non filtrée. L'eau utilisée est prélevée dans la baie et stockée à 15°. Quotidiennement les œufs sont comptés et les femelles sont transférées dans des coupelles propres à l'aide d'une pipette à large embouchure.

Les animaux sont nourris avec une culture de *Phaeodactylum tricornerutum*, à la concentration de 200 000 cellules ml<sup>-1</sup> dans des expériences où les facteurs physiques sont testés à des concentrations variables de 300 à 200 000 ml<sup>-1</sup> dans le cas des expériences concernant l'influence du facteur trophique. Les coupelles sont maintenues dans des bacs thermostatés couverts à 3 températures : 12° – 15° – 20° placés dans une chambre à température constante à 15°.

Les méthodes propres à chaque type d'expérimentation sont exposées dans la suite de cette note.

## RÉSULTATS ET DISCUSSION

### 1. Influence de l'intensité lumineuse

La lumière représente un facteur important du contrôle de la reproduction des Invertébrés, de nombreux exemples peuvent en être donnés surtout chez les

organismes benthiques (Segal, 1970). Dans ce cas, la photopériode semble avoir le rôle essentiel et quoique son mode d'action demeure énigmatique, on sait qu'elle agit au niveau de la maturation des gonades de Crustacés (Mocquart *et al.*, 1976).

En ce qui concerne les animaux planctoniques et plus particulièrement les Crustacés, peu d'expérimentations concernent le rôle de la lumière sur la reproduction proprement dite. Marshall et Orr (1955-1972) relient la ponte des *Calanus* aux migrations nyctémérales : ces animaux pondent près de la surface la nuit, mais le rythme des pontes nocturnes n'est pas constant (Marshall et Orr, 1952 et 1953). Chez *Calanus helgolandicus* c'est la lumière du matin après l'obscurité de la nuit qui semble stimuler la ponte (Mullin, 1968). Valentin (1972) étudiant le rythme de ponte chez *C. Typicus* à l'obscurité complète, a montré que les pontes se produisent durant les premières heures suivant la mise en élevage sans qu'un rythme particulier n'apparaisse alors que les animaux placés à la lumière pondent la nuit préférentiellement. Mullin et Brooks (1967) notent l'effet dépressif d'une forte intensité lumineuse sur les pontes de *Rhinca-lanus nasutus*. Iwasaki et coll. (1977) observent chez *Acartia* sp. des effets inverses de l'éclaircissement sur la production d'œufs selon la température. De même, la durée de vie des animaux à la lumière est soit plus courte qu'à l'obscurité (20°C), soit allongée (15°C). Tandis que Parrish et coll. (1978) sous un éclaircissement continu (600 lux), notent des pontes régulières toutes les heures, sans qu'aucun rythme apparent de fréquence ou d'abondance ne se dessine.

Ainsi, l'intensité lumineuse et la photophase peuvent avoir des effets complexes selon les espèces et les conditions physiques des élevages. Afin de vérifier l'influence de ce facteur, dont le rôle précis mériterait une étude approfondie, nous avons réalisé des expériences comparatives correspondant à différentes conditions d'élevage, en présence ou en absence d'une photophase naturelle.

### Expérimentation

Les femelles sont séparées en 2 lots : l'un maintenu en chambre obscure, l'autre placé dans une salle d'élevage recevant la lumière du jour atténuée.

Dans les 2 cas, les élevages sont maintenus à 16° et nourris à des concentrations d'Algues de 150 000 cellules ml<sup>-1</sup> (lots a) et 20 000 cellules ml<sup>-1</sup> (lot b).

Les élevages ont été faits à la fin de l'été (*T. stylifera* et lot a de *C. typicus*) et en fin d'hiver (*C. typicus*, lot b).

### Résultats (Fig. 1)

#### 1) Pourcentages de femelles qui pondent

a) alternance jour-nuit; le pourcentage de femelles qui pondent (maximum 90 à 100%) le premier jour chez *C. typicus* (lots a et b) ou les 2 premiers jours chez *T. stylifera*, diminue rapidement les jours suivants.

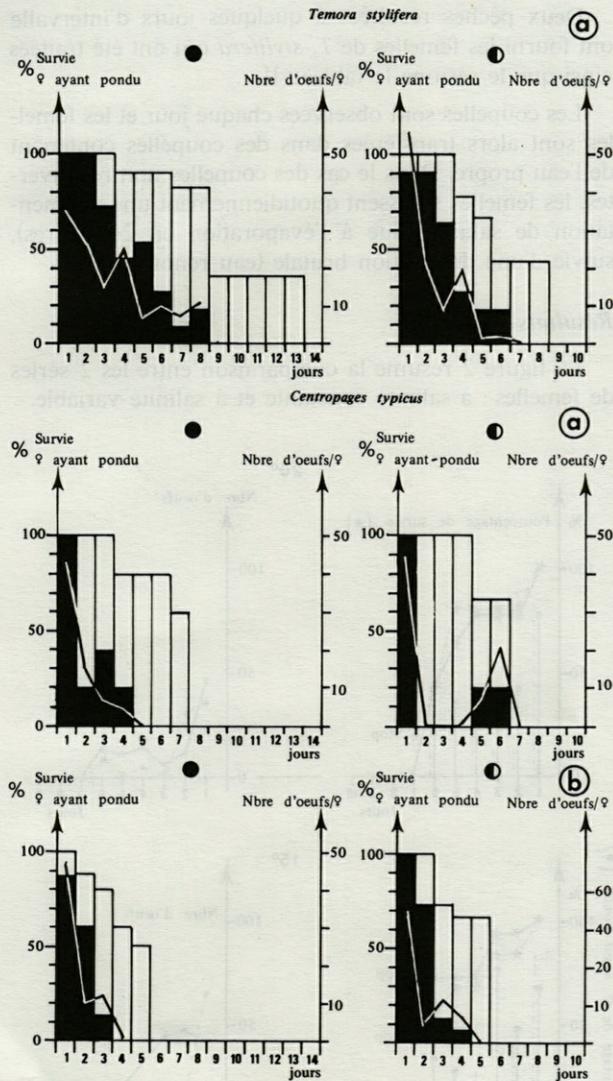


Fig. 1. - Copépodes femelles maintenues en élevage à l'obscurité (cercle noir) ou sous une alternance jour-nuit naturelle : taux de survie (histogramme blanc), pourcentage de femelles qui pondent (histogramme noir) et nombre d'œufs pondus (trait). Nourriture : *P. tricornutum* a = 200 000 C.ml<sup>-1</sup>, b = 20 000 C. ml<sup>-1</sup>.

*Copepods females reared in the dark (dark circle) or in day-night condition : survival rates (open diagram), percentage of eggs laying females (dark diagram), number of eggs (continuous line). Food = *P. tricornutum* a = 200 000 cells.ml<sup>-1</sup>, b = 20 000 cells.ml<sup>-1</sup>.*

Lorsque la nourriture est abondante 60% des femelles de *T. stylifera* pondent le 3<sup>e</sup> jour, puis 30 à 20% jusqu'au 6<sup>e</sup> jour. Pour *C. typicus* (lot a) alors que toutes les femelles ont pondu le premier jour, une seule a pondu une seconde fois, le 5<sup>e</sup> et 6<sup>e</sup> jours. Ce qui correspond d'après nos observations, au temps nécessaire à la maturation des ovocytes entre deux pontes.

Lorsque la nourriture est limitante (lot b), 70% des femelles de *Centropages* pondent le second jour, mais seulement 10% le 3<sup>e</sup> et le 4<sup>e</sup> jour.

b) à l'obscurité, les pourcentages diminuent plus progressivement. Lorsque la nourriture est abondante 70% des femelles de *T. stylifera* pondent le 3<sup>e</sup> j., 50% les 4<sup>e</sup> et 5<sup>e</sup> j., 30% le 6<sup>e</sup> j., enfin entre 10% et 20% jusqu'au 8<sup>e</sup> jour. Chez *C. typicus* au contraire, 20 à 40% ne pondent que du 2<sup>e</sup> au 4<sup>e</sup> j.

Lorsque la nourriture est pauvre, 60% des femelles de *C. typicus* pondent le 2<sup>e</sup> jour et 10% le 3<sup>e</sup> et dernier jour.

2) Pourcentages de survie

a) alternance jour-nuit; lorsque la nourriture est abondante, les pourcentages de survie sont de 100% jusqu'au 3<sup>e</sup> ou 4<sup>e</sup> jour. Ils décroissent à 80 ou 70% les 4<sup>e</sup> et 5<sup>e</sup> j. 40% des *T. stylifera* se maintiennent jusqu'au 8<sup>e</sup> j. alors que les *C. typicus* ne dépassent pas le 6<sup>e</sup> j.

Lorsque la nourriture est insuffisante, les taux de mortalité sont de 100% dès le 5<sup>e</sup> j.

b) obscurité; lorsque la nourriture est abondante, les taux de survie décroissent progressivement par paliers de 100% à 40% le 9<sup>e</sup> j. pour *T. stylifera* et au 7<sup>e</sup> j. pour *C. typicus*.

Lorsque la nourriture est insuffisante, les élevages ne dépassent par 5 jours.

3) Nombre moyen d'œufs pondus par femelle

Ces nombres sont de l'ordre de 50 à 60 œufs par femelle de *C. typicus* (lots a et b respectivement) et de 80 œufs par femelle de *T. stylifera*, indépendamment du facteur photique (Tabl. I).

Tabl. I. - Nombre moyen d'œufs pondus par femelle (± E.S.) pendant la durée de vie en élevage, sous alternance jour-nuit ou à l'obscurité. a = 150 000 cells.ml<sup>-1</sup>, b = 20 000 cells.ml<sup>-1</sup> (n = nombre de femelles).

*Mean number of eggs laid per female (± S.E.) during time of rearing (n = number of females) in day-light or dark conditions.*

<i>Centropages typicus</i>	a	Obscurité	50 ± 11,6	n = 5
		jour/nuit	51 ± 12	n = 5
<i>Centropages typicus</i>	b	Obscurité	63 ± 8,2	n = 15
		jour/nuit	54 ± 7,6	n = 15
<i>Temora stylifera</i>	a	Obscurité	91 ± 12	n = 11
		jour/nuit	84 ± 13	n = 11

Le rythme et l'ampleur des pontes apparaissent figure 1.

Les nombres moyens d'œufs pondus, pendant leur durée de vie au laboratoire, par les femelles, ne sont pas significativement différents à l'obscurité ou sous alternance jour-nuit (test de Willcowon, Mann et Whitney au seuil de probabilité 95%).

Le facteur photique, au moins lorsqu'il s'agit de faibles intensités lumineuses (dans la gamme du spectre visible), ne semble donc pas jouer un rôle capital dans la

ponte au cours d'élevages à court terme de *T. stylifera* et *C. typicus* : même si les pontes sont plus étalées dans le temps à l'obscurité, leur abondance demeure la même.

Cependant à conditions trophiques et thermiques identiques une durée de vie plus longue des femelles est obtenue à l'obscurité complète pour *C. typicus* (7 j.) et *T. stylifera* (13 j.) au moins dans le cas où la nourriture est fournie en abondance. Ces valeurs tendent à diminuer lorsque l'apport alimentaire est réduit.

La diminution de l'activité motrice des Copépodes à l'obscurité assurant une économie des dépenses, est sans doute une cause de longévité.

**II. Influence de la salinité**

Le rôle de la salinité dans la physiologie des Copépodes pélagiques est généralement peu étudié, en raison probablement de la salinité du milieu marin ouvert où vivent ces animaux. Des études expérimentales ont surtout été entreprises sur les effets de la salinité au moment de l'éclosion des œufs (Mc Laren et coll., 1967; Bernard, 1970, Uye, 1980).

A Banyuls, les variations de salinité des eaux dues aux dilutions pluviales sont importantes aussi bien en surface que pour l'ensemble de la couche d'eau 0-50 m.

Dans le milieu naturel, les Copépodes planctoniques sont amenés à supporter des variations de salinité ΔS‰ de ± 2 à 3‰, dans une gamme de salinité de 35‰ à plus de 38‰. En élevage, au contraire, des sursalures risquent de se produire.

**Expérimentation**

Les élevages étant maintenus dans une chambre à 15°, ventilée, nous avons testé l'influence que pouvait avoir une augmentation de salinité due à une forte évaporation. Une vérification a montré en effet que l'eau des coupelles d'élevage (20 à 30 ml) dont la salinité au départ se situe entre 37 et 38‰ laissée dans les bains thermostatés sans couvercle, atteint des salinités de 39‰ à 41‰ après 24 heures.

Tabl. II. - Caractéristiques des expériences sur l'influence des variations de salinité.

*Characteristics of the salinity-changes experiments.*

	Première pêche (17.11.77)	Deuxième pêche (23.11.77)
Nombre d'animaux	3 lots de 14 à 15 ♀ isolées	3 lots de 7 à 9 ♀ isolées
T° expérience	20° 15° 12°	20° 15° 12°
S ‰	Coupelles sans couvercle Evaporation ΔS‰/oo moyen : + 4,5‰/oo + 3,5‰/oo + 2,5‰/oo	Coupelles avec couvercle Pas d'évaporation ΔS‰/oo = 0
Nourriture	: <i>Phaeodactylum</i> 200 000 µl.ml <sup>-1</sup> - obscurité	

Deux pêches récoltées à quelques jours d'intervalle ont fourni les femelles de *T. stylifera* qui ont été traitées ainsi que le résume le tableau II.

Les coupelles sont observées chaque jour et les femelles sont alors transférées dans des coupelles contenant de l'eau propre. Dans le cas des coupelles non recouvertes, les femelles subissent quotidiennement une augmentation de salinité (due à l'évaporation en 24 heures), suivie d'une diminution brutale (eau renouvelée).

**Résultats**

La figure 2 résume la comparaison entre les 2 séries de femelles : à salinité constante et à salinité variable.

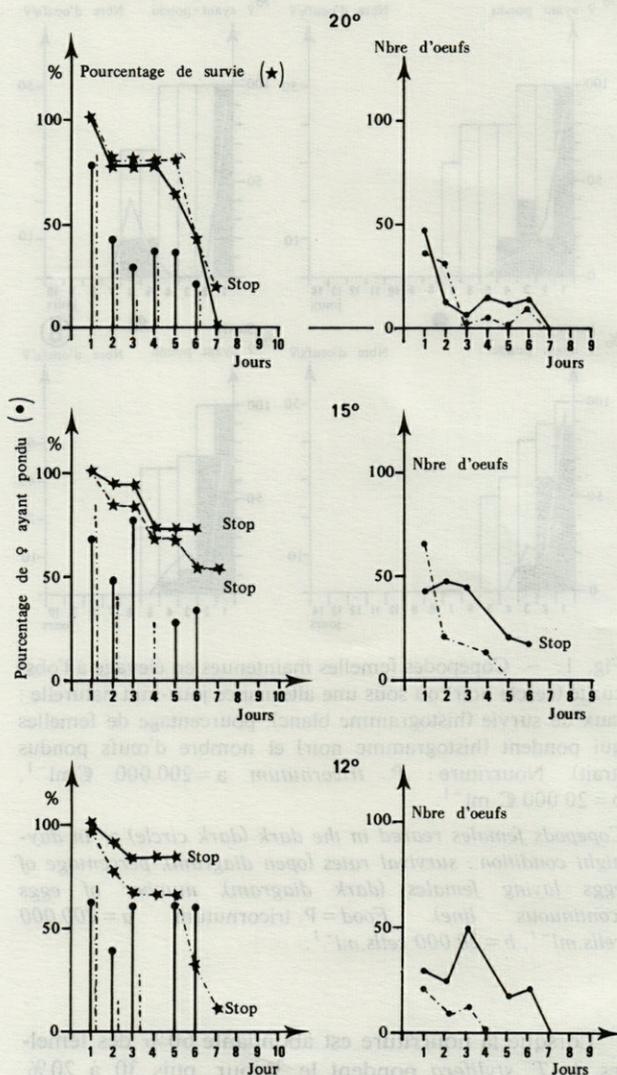


Fig. 2. - Copépodes femelles en élevage soumises à des salinités variables (---\*) ou à des salinités constantes (—). Comparaison du taux de survie, du taux d'individus qui pondent et du nombre d'œufs pondus, à 3 températures.

*Copepods females reared under salinity changes (---\*) or under constant salinity (—). Survival rates, percentages of eggs laying females and number of eggs are compared at 3 temperatures.*

### 1) Pourcentages de femelles qui pondent

Le pourcentage de femelles qui pondent le premier jour après la capture dans les 2 séries, est du même ordre de grandeur : de 78 % à 83 % à 20°; de 67 % à 86 % à 15° et de 61 % à 66 % à 12°. Les pontes se poursuivent ensuite jusqu'au 6<sup>e</sup> j. aux 3 températures aux fortes salinités et seulement jusqu'au 4<sup>e</sup> j. à 15° et au 3<sup>e</sup> j. à 12° lorsque la salinité demeure constante. Les femelles semblent stimulées par les salinités élevées ou par les fluctuations de salinités sauf à 20° où ces variations semblent moins favorables. Le nombre de jours de ponte des femelles est plus important pour une salinité variable quelle que soit la température. En d'autres termes la variation de salinité entretient le stimulus physiologique conduisant à la ponte.

### 2) Pourcentages de survie

A 20° les taux de mortalité sont identiques dans les 2 séries : de 100 % à 40 % le 6<sup>e</sup> j., semblant indiquer que le facteur halin n'est pas plus important que le facteur thermique. A 15°, les pourcentages de survie décroissent paradoxalement plus vite dans la série à salinité constante. A 12°, le même phénomène s'amorce au moment où l'élevage a été interrompu. Les variations de salinité semblent ainsi compenser une action défavorable de la température.

### 3) Nombre d'œufs pondus

Le nombre d'œufs pondus par jour de ponte apparaît plus important pour la série à salinité élevée et variable, quelle que soit la température. Le nombre total moyen d'œufs pondus par femelle pendant le temps d'élevage (7 jours) est résumé tabl. III.

Tabl. III. - Nombre moyen d'œufs pondus par femelle pendant la durée totale d'élevage ( $\pm$  E.S.) dans des conditions de salinité variable ou constante.

Mean number of eggs laid per female ( $\pm$  S.E.) during time of rearing under salinity-changes or constant salinity.

Série à salinité constante			Série à salinité variable		
20°	54 $\pm$ 17,5	(n = 6)	20°	65 $\pm$ 12	(n = 14)
15°	80 $\pm$ 19,6	(n = 7)	15°	91 $\pm$ 19,4	(n = 14)
12°	23 $\pm$ 9,3	(n = 9)	12°	99 $\pm$ 14,7	(n = 15)

A 20° et à 15° la comparaison de l'abondance moyenne des pontes journalières des femelles n'est pas significativement différente (test Wilcoxon-Mann et Whitney au seuil de probabilité de 95 %). La comparaison avec le nombre moyen d'œufs pondus à 12° indique par contre une influence positive que l'on peut attribuer aux fortes salinités ou à ses variations. Toutefois, il s'agit d'animaux mis dans des conditions thermiques ne correspondant pas à leur optimum saisonnier (entre 18 et 15°). Au total, tout se passe donc comme si une modification journalière de la salinité dans le sens d'une sursalure était soit indifférente pour la ponte, soit stimulante lorsque la température, inférieure à celle où vit normalement l'animal devient limitante.

### III. Influence de la température

Le cycle des variations de température est un des facteurs les plus évidents que l'on puisse corréliser avec les cycles saisonniers des pontes observées *in situ*. Chez les Copépodes, le nombre d'œufs récoltés directement dans des prélèvements a été corrélé à la température *in situ* (Valentin, 1972). Le volume d'une ponte peut dépendre indirectement de la température où vit l'espèce : ainsi Mc Laren (1965) montre chez *Pseudocalanus minutus* que le volume des œufs contenus dans les sacs ovigères, est relié à la longueur du céphalothorax des femelles, cette dimension étant elle-même dépendante de la température.

#### Expérimentation

Afin de vérifier une influence éventuelle de la température sur la reproduction, nous avons utilisé les valeurs des pontes obtenues d'une part avec les femelles de *T. stylifera* maintenues à salinité constante et sous forte concentration alimentaire (Fig. 2, Tabl. III), d'autre part avec l'ensemble des élevages (Tabl. V).

Tabl. IV. - Concentrations expérimentales de *Phaeodactylum* utilisées. (1) La chlorophylle des cultures d'Algue a été dosée par spectrofluorimètre (Neveux, com. pers.). (2) Équivalents carbone d'après Fiala-Médoni (1978).

Concentrations of *Phaeodactylum* used in experiments.

Nombre de cellules par ml	Equivalent chlorophylle $\mu\text{g.l}^{-1}$ (1)	Equivalent carbone $\text{mg.l}^{-1}$ (2)
300	0,14	0,0018
600	0,27	0,0035
20 x 10 <sup>3</sup>	5,70	0,118
160 x 10 <sup>3</sup>	50,80	0,90
200 x 10 <sup>3</sup>	66,70	1,18

#### Résultats (Fig. 2)

##### 1) Pourcentages de femelles qui pondent

Ces pourcentages sont toujours maximaux, le premier jour de 86 % à 66 %, aux 3 températures. Ils décroissent rapidement de 43 % (15°) à 11 % (12°) le 2<sup>e</sup> j.

Les pontes se poursuivent à 20° jusqu'au 6<sup>e</sup> j. (16 % des femelles). A 15° et à 12° les dernières pontes se produisent le 4<sup>e</sup> et le 3<sup>e</sup> j. et n'intéressent que 1 ou 2 femelles.

##### 2) Pourcentages de survie

Les pourcentages de survie des femelles sont identiques aux 3 températures, les 2 premiers jours (100 % et 80 % en moyenne). A 20° le taux de survie demeure constant jusqu'au 5<sup>e</sup> j. puis décroît. A 15° la moitié des individus sont vivants le 7<sup>e</sup> j. et seulement 11 % à 12°.

Mais les élevages ayant été interrompus au bout d'une semaine, il est impossible de préciser l'influence de la température sur la longévité. L'expérimentation sur d'autres espèces montre des résultats variables. Bernard

(1963) note l'absence d'action de la température sur la longévité d'*Euterpina acutifrons* entre 16 et 23°. De même Corkett et Urry (1968) montrent que *Pseudocalanus elongatus* survit mieux à 10° qu'à des températures supérieures. *Eurytemora affinis* et *E. herdmani* peuvent survivre en élevage de 105 jours (2°) à 9 jours (23°) (Katona, 1970). De plus l'auteur insiste sur l'action en synergie de la température et de la salinité.

### 3) Nombre d'œufs pondus

Les nombres moyens d'œufs pondus par femelle pendant les 7 jours d'élevage sont de : 54 à 20°, 80 à 15° et 23 à 12°. La comparaison des nombres totaux des œufs pondus par toutes les femelles en expérience (test de W.M.W.) indique que seule la série à 12° est significativement différente (probabilité 95%) des deux autres.

A une saison donnée, une température expérimentale inférieure à celle de l'eau où vivent les femelles, peut être défavorable et provoquer une diminution significative de l'abondance des pontes; tout se passe comme si une température trop basse pour la température de la saison amenait les femelles à « retenir » leurs œufs, sous des conditions nutritionnelles favorables.

Dagg (1978) a montré chez *C. typicus* que le nombre d'œufs pondus croissait avec la température différemment selon la saison. Au contraire, chez *T. stylifera*, un optimum de ponte a été observé à 17°, indépendamment de la saison (Abou-Debs, 1979). Pour cette espèce, Bernard (1970) note que les limites inférieures et supérieures de ponte dans la baie d'Alger se situaient à 8° et 28°, mais ne fournit aucune indication concernant l'abondance des pontes. Cet auteur observe les limites supérieures de température de ponte (29° pour des populations d'été et 26° pour celles d'hiver) et en tire conclusion qu'il existerait chez cette espèce une race physiologique d'été et une race d'hiver, rejoignant en cela Gaudy (1971).

*Acartia clausi* vit plus longtemps à 15° qu'à 20° mais pond davantage à 20° qu'à 15° (Iwasaki et coll., 1977). D'après Corkett et McLaren (1969) la température, alliée à la quantité de nourriture serait le facteur limitant de la reproduction de *Pseudocalanus* : la température déterminant le temps d'éclosion des œufs d'un sac ovigère, et un nouveau sac ne pouvant se former qu'ensuite. Mais le nombre d'œufs n'apparaît pas corrélé obligatoirement à la seule température : Corkett et Zillioux (1975) men-

Tabl. V. — Nombre d'œufs pondus par des femelles nourries sous différentes concentrations d'Algue, au cours des différentes saisons; chaque valeur représente la moyenne des pontes d'une dizaine de femelles.

Number of eggs laid per females reared with various algal concentrations during different seasons; each value is the mean of eggs laid by about 10 females of *T. stylifera* and *C. typicus*.

Teneur en chlorophylle µg.l <sup>-1</sup>	<i>Temora</i>			<i>Centropages</i>			Saisons
	12°	15°	20°	12°	15°	20°	
0,09	32 ± 12	26 ± 11	—	69 ± 9	62 ± 7	—	Hiver
	(122 ± 29)			—	107 ± 2	40 ± 6	Printemps
	38 ± 5	29 ± 8	30 ± 3	37 ± 3			Été
		19 ± 4	51 ± 7				
	34 ± 5	49 ± 10	16 ± 4				
0,14	10	—	32	—	40 ± 11	26 ± 16	Hiver
0,27	27 ± 5	46 ± 9	49 ± 5	55 ± 11	55 ± 7	72 ± 24	Automne
5,7	—	24 ± 4	42 ± 5	—	—	—	Été
	35 ± 5	43 ± 6	27 ± 4	24 ± 10	26 ± 1	45 ± 6	Automne
	24 ± 7	20 ± 7	15 ± 4	33 ± 1	47	52 ± 1	Hiver
	17 ± 5	18 ± 4	29 ± 6	37 ± 6	35 ± 3	39 ± 4	
	—	—	—	36 ± 8	38 ± 16	47 ± 16	
	—	—	—	51 ± 6	63 ± 8	—	
50,8	—	—	—	—	50 ± 12	—	Automne
66,7	99 ± 15	91 ± 12	65 ± 12	—	—	—	Automne
		91 ± 19	52 ± 17				
		80 ± 20	31 ± 5				Hiver

tionnent également cette absence de corrélation chez *A. tonsa* et *T. longicornis*.

Dans l'ensemble de nos élevages (Tabl. V) la recherche d'une relation entre la température et la ponte (toutes nourritures confondues), fait apparaître l'indépendance de la température vis-à-vis du nombre d'œufs pondus pour *T. stylifera* et *C. typicus* (test non paramétrique de coefficient de corrélation de Kendall au seuil,  $P = 95\%$  de probabilité). Il semble bien que la température devienne un facteur limitant uniquement lorsque la nourriture est abondante, ce que Uye (1981) a montré également chez *Acartia*.

#### IV. Influence de la concentration en chlorophylle

Parmi les différents facteurs agissant sur la reproduction des Copépodes, la teneur en chlorophylle reflétant la richesse des eaux en particules algales, semble jouer un rôle important dans le déclenchement et l'ampleur de la ponte.

De nombreux travaux expérimentaux témoignent de l'importance du facteur nutritionnel (Marshall et Orr, 1952; Corkett et McLaren 1969; Harris et Paffenhofer, 1976; Zurlini *et al.*, 1978). Vives (1970) et Valentin (1972) ont établi des correspondances positives entre quantité de phytoplancton *in situ* et quantité de nauplii ou d'œufs récoltés dans les pêches du zooplancton. Ces résultats sont comparables à ceux donnés par Weglenska (1971) pour divers Crustacés filtreurs d'eau douce. Tandis que Dagg (1978) comparant la fertilité des femelles de *C. typicus* en élevage sur *Gonyaulax* et *in situ*, montre que la reproduction est limitée *in situ* par la pauvreté en phytoplancton.

#### Expérimentation

L'influence de la concentration en chlorophylle a été testée dans la gamme des teneurs en chlorophylle de l'eau de mer à Banyuls. Celles-ci s'échelonnent de  $0,20 \mu\text{g l}^{-1}$  à  $3,47 \mu\text{g l}^{-1}$  en moyenne mensuelle au cours d'une année.

L'expérimentation écophysiological de l'influence de ce facteur sur les pontes a été faite à l'aide d'une souche d'Algues : *Phaeodactylum tricornutum* (Tabl. IV). Une étude antérieure (Person - Le Ruyet, 1972) montre que cette Algue est bien consommée par *T. stylifera* et *C. typicus*.

Les concentrations de  $200\,000 \text{ cellules ml}^{-1}$  de *Phaeodactylum* (soit  $66,7 \mu\text{g}$  de chlorophylle.  $\text{l}^{-1}$ ) apparaissent donc tout à fait en dehors des normes naturelles. Par contre, les concentrations de  $20\,000 \text{ cellules. ml}^{-1}$  rejoignent certaines fortes valeurs de chlorophylle observées fin juillet. Les faibles concentrations de  $600$  à  $300 \text{ cellules. ml}^{-1}$  correspondent aux valeurs de la biomasse les plus faibles observées. A titre de comparaison, des femelles ont été maintenues à jeun, en eau de mer vieillie non filtrée (teneur en chlorophylle environ  $0,09 \mu\text{g l}^{-1}$ ).

#### Résultats

Le tableau V résume les observations réalisées au cours d'une année pour *Temora stylifera* et *Centropages typicus*. Les valeurs expérimentales sont portées Fig. 3.

##### 1) Durées de survie

Dans les élevages, les durées de survie ont été de 2 à 5 jours minimales à  $20^\circ$  et de 7 à 11 j. maximales à  $12^\circ$ . Ces durées moyennes sont résumées Tabl. VI. La dynamique des pontes au cours des différentes expériences sera exposée plus précisément par ailleurs (S. Razouls, en préparation).

Tabl. VI. - Durée moyenne de survie *T. stylifera* et *C. typicus* en élevage. P = concentration de *Phaeodactylum* ( $\mu\text{g}$  chlorophylle.  $\text{l}^{-1}$ ).

Mean survival time of *T. stylifera* and *C. typicus* in laboratory. P. = *Phaeodactylum* concentrations.

		P < 5,7	Eau de mer	P > 5,7
<i>T. stylifera</i>	20°	2 - 3 j	3 - 4 j	3 - 8 j
	15°	4 j	4 - 7 j	5 - 14 j
	12°	7 j	4 - 8 j	8 - 11 j
<i>C. typicus</i>	20°	3 - 5 j	9 j	4 - 6 j
	15°	5 - 7 j	5 - 10 j	5 - 10 j
	12°	6 - 8 j	9 j +	8 - 11 j

##### 2) Nombre d'œufs pondus

Les pontes des individus non nourris, conservés en eau de mer vieillie sont du même ordre de grandeur que celles des individus placés dans de faibles concentrations de nourriture. Ces valeurs se situent en moyenne entre 16 et 51 œufs pour *T. stylifera* et 37 à 66 œufs pour *C. typicus* (bande hachurée Fig. 3).

Ces résultats sont en accord avec ceux de Marshall et Orr (1952, 1953) qui ont montré que les femelles de *Calanus finmarchicus* au laboratoire ou *in situ* nourries avec de faibles concentrations pondent un nombre d'œufs du même ordre de grandeur que des femelles à jeun. Chez *C. hyperboreus*, également, Conover (1967) mentionne que la reproduction une fois engagée est indépendante de la présence ou non de nourriture, seul l'initiation de la maturation des gonades nécessiterait une alimentation riche. Ce qui implique un processus de constitution de réserves analogue à celui de *Pseudocalanus*, capable de stocker des lipides et la diminution de la quantité de nourriture entraîne une réduction du sac à huile mais non de la reproduction (Corkett et Mc Laren, 1969).

On a recherché si une relation liait les valeurs : nombre d'œufs pondus et concentration alimentaire

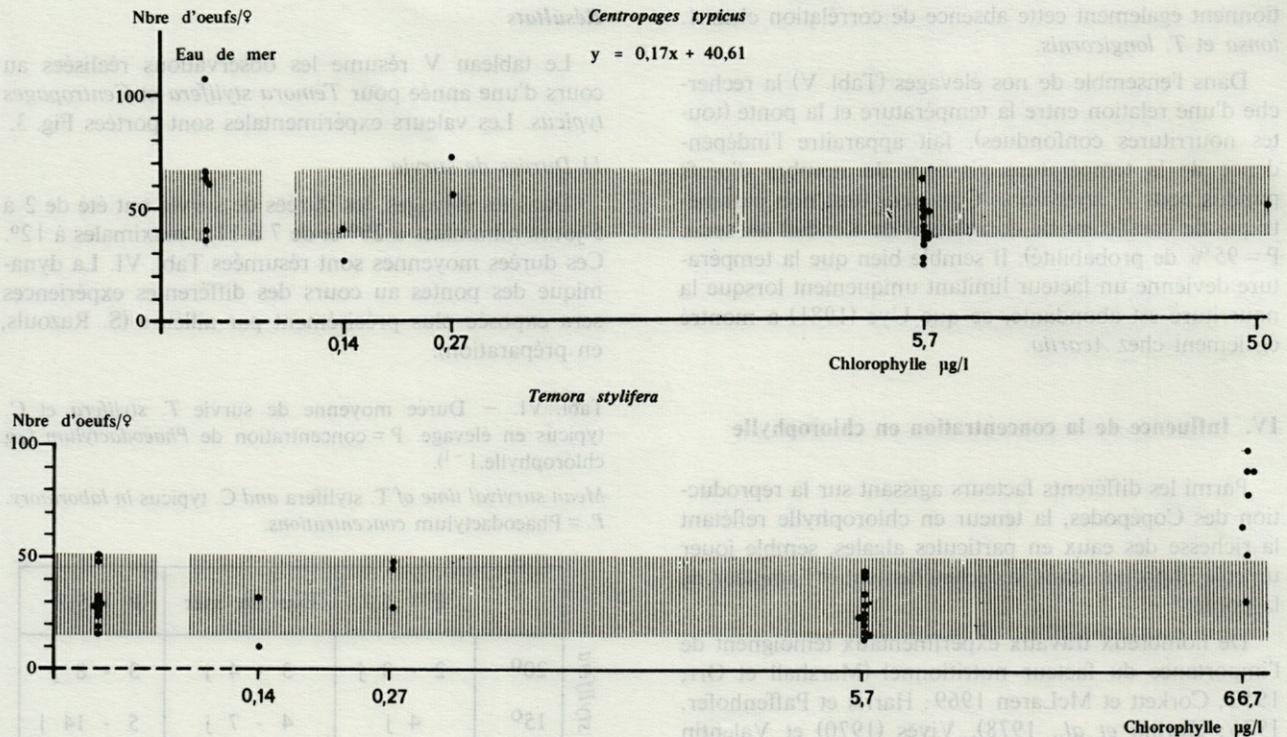


Fig. 3. — Relation entre le nombre moyen d'œufs pondus par les femelles de *C. typicus* et *T. stylifera*, en élevage nourries à différentes concentrations de chlorophylle *a* (*P. tricornutum*). Abscisse en échelle logarithmique. Chaque point représente une moyenne de 10 observations individuelles de ponte. La bande grisée matérialise la gamme du nombre d'œufs pondus en eau de mer seule.

Relationship between the mean numbers of eggs laid per females of *C. typicus* and *T. stylifera*, reared with various concentrations of chlorophyll *a* (*P. tricornutum*). X-axis is in logarithmic scale. Each point is the mean of eggs laid by about 10 females. The hatched band represent the range of number of eggs laid by females in sea water.

dans la gamme 0,1 à 66,7  $\mu\text{g}$  chlorophylle.  $l^{-1}$  — on a vérifié l'indépendance avec la température.

Pour *T. stylifera* un calcul de corrélation (test de Kendall) met en évidence qu'il existe une relation significative ( $P = 95\%$ ) entre le nombre d'œufs pondus et la concentration en chlorophylle. Toutefois si l'on supprime les fortes concentrations (5,7  $\mu\text{g}l^{-1}$ ) la relation n'est plus significative.

Pour *C. typicus* le même calcul de corrélation montre également l'absence de relation significative entre la fécondité et les faibles concentrations. Comparaison avec les concentrations de chlorophylle *in situ*.

La quantité d'œufs pondus par les femelles le 1<sup>er</sup> jour après la capture a été mise en parallèle avec la teneur en chlorophylle de l'eau à la même date.

Le nombre d'œufs pondus dans les 24 heures après la capture est considéré comme celui qui aurait été libéré dans la nature dans le même temps et comme le reflet de l'influence des conditions trophiques du milieu sur la maturation des ovocytes. Ce nombre détermine la *capacité minimale* de reproduction d'une population de Copépodes pour les conditions du moment. Aucun rapport significatif n'a pu être mis en évidence entre ces deux grandeurs (Fig. 4), ou entre le nombre d'œufs et les teneurs en chlorophylle décalées d'une semaine.

50 à 90% de la totalité des œufs produits pendant le temps d'élevage étant pondus le premier jour suivant la capture, une meilleure corrélation ne pourrait être obtenue en utilisant l'ensemble des pontes par femelle dans le calcul. On peut donc supposer que les substances dissoutes dans l'eau de mer, telles vitamines ou oligo-éléments contribuent à la physiologie de la reproduction. Quelques expériences comparatives sur *Acartia clausi* femelles (Valentin, 1972) « élevées » en eau de mer pure ou additionnée de vitamine  $B_{12}$  ou de filtrat d'Algues sont cependant demeurées négatives. De même, l'hypothèse mécaniste du déclenchement de la ponte, provoquée par l'ingestion de sphères de latex, testée sur *A. tonsa* (Parrish et Wilson, 1978) n'a pu être vérifiée. L'étude de la qualité de la nourriture paraît actuellement plus prometteuse.

Checkley (1980) suggère que la quantité d'azote présente dans le milieu limiterait la production d'œufs chez *Paracalanus parvus*.

La limitation de la ponte de *T. stylifera* nourries avec *Phaeodactylum* pourrait bien être due effectivement au faible apport azoté de cette Algue d'une part, et d'autre part à sa mauvaise utilisation pour les pontes, comparée à celle de *Cricosphaera* (Abou-Debs, 1979).

Le déterminisme de la ponte pourrait être également

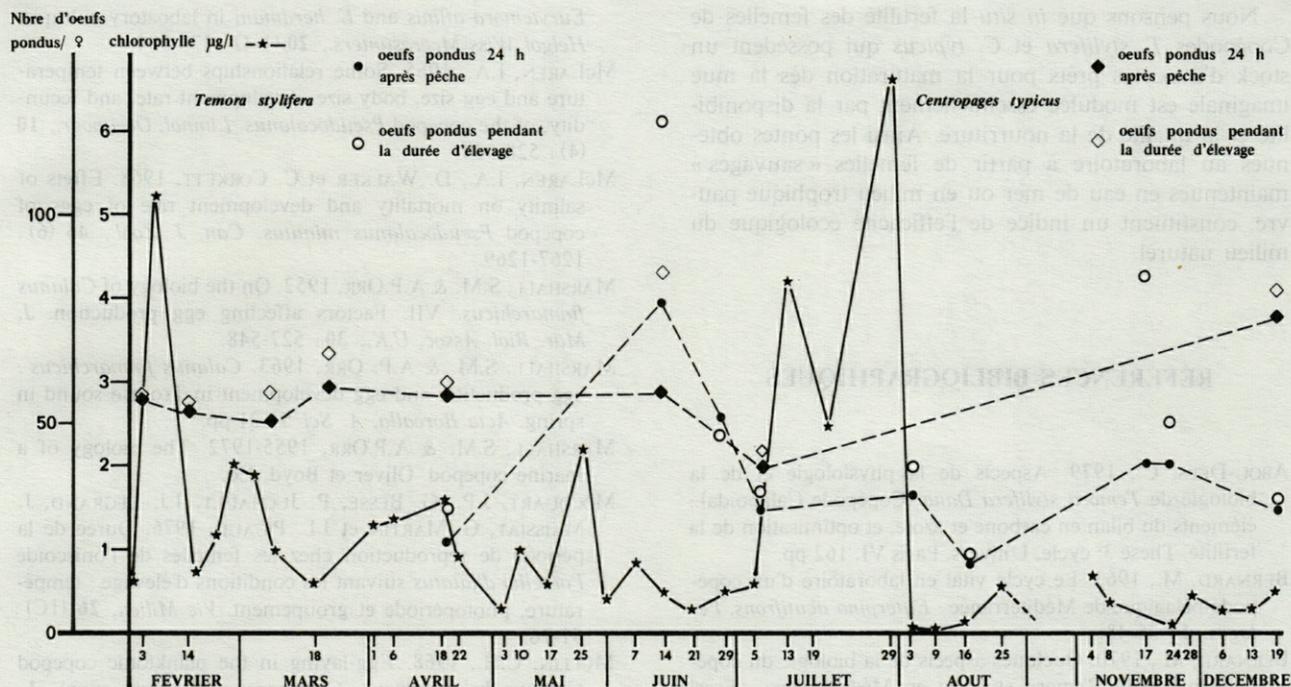


Fig. 4. — Évolution saisonnière de la teneur en chlorophylle de l'eau de mer *in situ*, et du nombre d'œufs pondus par les femelles prélevées aux mêmes dates.

Seasonal evolution of the chlorophyll content in the sea and of the number of eggs laid by females which were caught at the same time.

sous un contrôle enzymologique : en effet d'après Sainain (com. pers.) la formation des sacs ovigères chez *Euchaeta*, serait sous le contrôle de l'aspartate transcarbamylase. La présence de cet enzyme étant elle-même liée aux conditions tropiques.

Seul le rôle de la matière particulaire vivante a été envisagé en détail. Mais la part du tripton doit être prise en considération car cette fraction de la matière en suspension entre pour une bonne proportion dans la ration alimentaire des Copépodes (Poulet, 1976).

## CONCLUSION

Pendant les durées d'élevage d'une semaine environ, de femelles « sauvages » de *T. stylifera* et *C. typicus*, certains paramètres de l'environnement expérimental paraissent sans effet sur la ponte, du moins lorsque la nourriture est suffisamment abondante. C'est le cas en particulier de l'alternance jour-nuit selon un cycle d'intensité et de durées naturelles opposées à l'obscurité complète.

Les variations de salinité par contre sont susceptibles de provoquer une augmentation significative du nombre d'œufs pondus, dans le cas où la température est le facteur limitant; par exemple lorsque la température devient inférieure à un optimum thermique saisonnier. L'influence de fortes salinités apparaît alors comme compensatrice et stimule la ponte.

Les variations de température, dans la gamme de celles où vivent les animaux, sont indifférentes pour les pontes, indépendamment des saisons et des conditions trophiques. Ce sont ces dernières qui jouent le rôle prépondérant au niveau de la maturation des ovocytes. Le nombre des œufs pondus n'est pas déterminé par le volume disponible, fonction de la longueur du céphalothorax (obser. pers.) mais par la possibilité d'évolution des ovocytes sur place (Razouls, 1974), selon les processus de grossissement des ovocytes, selon un axe latéro-ventral et dorso-ventral, et de vitellogenèse secondaire. Ceci implique un apport d'énergie et de matière intégrée lors des synthèses qui ne peut être fourni que par les très fortes concentrations de *Phaeodactylum*.

Les femelles maintenues en élevage avec de faibles apports de nourriture pondent un nombre d'œufs indépendant de la concentration en nourriture, et qui représente la capacité de reproduction la plus probable de la population.

De nombreux travaux expérimentaux parmi ceux que nous avons cités, démontrent que la ponte optimale n'est assurée qu'avec de fortes concentrations d'Algues, supérieures aux valeurs moyennes naturelles.

Cependant, Cahoon (1981) montre que les variations des pontes d'*Acartia tonsa* étaient indépendantes du volume d'Algues ou de leur contenu en C et N. Ceci incline à penser qu'un régime alimentaire comportant plusieurs variétés de nourritures est nécessaire pour fournir des oligo-éléments indispensables.

Nous pensons que *in situ* la fertilité des femelles de Copépodes *T. stylifera* et *C. typicus* qui possèdent un stock d'ovocytes prêts pour la maturation dès la mue imaginale est modulée essentiellement par la disponibilité et la qualité de la nourriture. Ainsi les pontes obtenues au laboratoire à partir de femelles « sauvages » maintenues en eau de mer ou en milieu trophique pauvre, constituent un indice de l'efficacité écologique du milieu naturel.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ABOU-DEBS, C., 1979. Aspects de la physiologie et de la biologie de *Temora stylifera* Dana (Copépode Calanoïda) : éléments du bilan en carbone et azote, et optimisation de la fertilité. Thèse 3<sup>e</sup> cycle, Univers. Paris VI, 162 pp.
- BERNARD, M., 1963. Le cycle vital en laboratoire d'un copépode pélagique de Méditerranée : *Euterpina acutifrons*. *Pelagos*, **1** : 35-48.
- BERNARD, M., 1970. Quelques aspects de la biologie du copépode pélagique *Temora stylifera* en Méditerranée. Essai d'écologie expérimentale. *Pelagos*, **11** : 1-196.
- BERNARD, M., M. BRACI, Y. LALAMI et M. MOUEZA, 1967. Tolérance des œufs de copépodes pélagiques aux variations de salinité. *Pelagos*, **7** : 85-93.
- CHECKLEY, D.M., 1980. The egg production of a marine planktonic copepod in relation to its food supply : laboratory studies. *Limnol. Oceanogr.*, **25** (3) : 430-446.
- CONOVER, R.J., 1965. Notes on the molting cycle, development of sexual characters and sex ratio in *Calanus hyperboreus*. *Crustaceana, (Leiden)* **8** : 308-320.
- CONOVER, R.J., 1967. Reproductive cycle, early development and fecundity in laboratory populations of the copepod *Calanus hyperboreus*. *Crustaceana, (Leiden)* **13** : 61-72.
- CORKETT, C.Y. & I.A. Mc LAREN, 1969. Egg production and oil storage by the copepod *Pseudocalanus* in the Laboratory. *J. exp. Mar. Biol. Ecol.*, **3** (1) : 90-105.
- CORKETT, C.Y. & E.J. ZILLIOUX, 1975. Studies on the effect of temperature on the egg laying of three species of calanoids copepods on the laboratory. *Bull. plankton Soc. Jpn*, **21** (2) : 13-21.
- DAGG, M., 1978. Estimated, *in situ*, rates of egg production for the copepod *Centropages typicus* (Krøyer) in the new York Bight. *J. exp. mar. biol. Ecol.*, **34** (3) : 183-196.
- FIALA-MEDIONI, A., 1978. Nutrition d'invertébrés benthiques filtreurs (Ascidies) : données éthologiques, écophysiologiques et écologiques. Thèse doct. Es-Sciences, Univers. Paris VI.
- GAUDY, R., 1971. Étude expérimentale de la ponte chez trois espèces de copépodes pélagiques (*C. typicus*, *A. clausi* et *T. stylifera*). *Mar. Biol.*, **9** (1) : 65-70.
- HARRIS, R.P. & G.A. PAFFENHOFER, 1976. Feeding, growth and reproduction of the marine planktonic copepod *Temora longicornis*. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, **56** : 675-690.
- IWASAKI, H. KATOH & T. FUJIYAMA, 1977. Cultivation of marine copepod, *Acartia clausi*. Factors affecting the generation time and egg production. *Bull. Plankton Soc. Jpn*, **24** (1) : 55-61.
- KATONA, K., 1970. Growth characteristics of the copepods *Eurytemora affinis* and *E. herdmani* in laboratory cultures. *Helgol Wiss Meeresunters.*, **20** (1-4) : 373-384.
- McLAREN, I.A., 1965. Some relationships between temperature and egg size, body size, development rate, and fecundity, of the copepod *Pseudocalanus*. *Limnol. Oceanogr.*, **10** (4) : 528-538.
- McLAREN, I.A., D. WALKER et C. CORKETT, 1968. Effets of salinity on mortality and development rate of eggs of copepod *Pseudocalanus minutus*. *Can. J. Zool.*, **46** (6) : 1267-1269.
- MARSHALL, S.M. & A.P. ORR, 1952. On the biology of *Calanus finmarchicus*. VII. Factors affecting egg production. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, **30** : 527-548.
- MARSHALL, S.M. & A.P. ORR, 1963. *Calanus finmarchicus* : egg production and egg development in Tromsø sound in spring. *Acta Borealla, A. Sci* **5** : 21 pp.
- MARSHALL, S.M. & A.P. ORR, 1955-1972. The biology of a marine copepod. Oliver et Boyd, Ed.
- MOCQUART, J.P., G. BESSE, P. JUCHAULT, J.J. LEGRAND, J. MAISSIAT, G. MARTIN et J.L. PICAUD, 1976. Durée de la période de reproduction chez les femelles de l'oniscoïde *Porcellio dilatatus* suivant les conditions d'élevage : température, photopériode et groupement. *Vie Milieu*, **26** (1C) : 51-76.
- MULLIN, C.H., 1968. Egg-laying in the planktonic copepod *Calanus helgolandicus*. *Crustaceana, (Leiden)*, suppl. **1** : 29-34.
- MULLIN, M.M. & E.R. BROOKS, 1970. Growth and metabolism of two planktonic, marine copepods as influenced by temperature and type of food. In : Steele (ed) Marine food chains. Univ. Calif. Press, Berkeley.
- PARRISH, K.K. & D.F. WILSON, 1978. Fecundity studies on *Acartia tonsa* (Copepoda : calanoida) in standardized culture. *Mar. Biol.*, **46** : 65-81.
- PERSON-LE RUYET, J., 1972. Étude expérimentale de la nutrition végétale des copépodes planctoniques. Thèse 3<sup>e</sup> cycle. Univers. Paris VI.
- POULET, S.A., 1976. Feeding of *Pseudocalanus minutus* on living and non-living particles. *Mar. Biol.*, **34** : 117-125.
- RAZOULS, S., 1974. Maturité sexuelle et fécondité chez les femelles de *T. stylifera* copépode pélagique. *Archs. zool. exp. Gén.*, **115** : 387-399.
- SEGAL, E., 1970. Light-Invertebrates. In Marine Ecology, O. Kinne, Ed.
- UYE, S.I., 1980. Développement of neritic copepods : *Acartia clausi* and *A. steueri*. I - Some environmental factors affecting egg development and the nature of resting eggs. *Bull. Plankton Soc. Jpn*, **3** (1) : 1-9.
- UYE, S.I., 1981. Fecundity studies of neritic calanoid copepods *Acartia clausi* and *A. steueri* : a simple empirical model of daily egg production. *J. mar. Biol. Ecol.*, **50** : 255-271.
- VALENTIN, J., 1972. La ponte et les œufs chez les copépodes du Golfe de Marseille : cycle annuel et étude expérimentale. *Tethys*, **4** (2) : 349-390.
- VIVES, F., 1970. Rapport entre l'alimentation et la ponte des copépodes néritiques. XXII Congrès CIESM, Rome.
- WEGLENSKA, T., 1971. The influence of various concentrations of natural food on the development, fecundity and production of planktonic crustacean filtrators. *Ekol. Pol.*, **19** (30) : 427-473.
- ZURLINI, G., I. FERRARI & A. NASSOGNE, 1978. Reproduction and growth of *Euterpina acutifrons* (Copepoda : Harpacticoida) under experimental conditions. *Mar. Biol.*, **4** : 59-64.

# DONNÉES PRÉLIMINAIRES SUR L'ORGANISATION TROPHIQUE D'UN PEUPEMENT BENTHIQUE MARIN

Guy BACHELET

Institut de Biologie marine  
Université de Bordeaux I, 33120 ARCACHON

ORGANISATION TROPHIQUE  
BENTHOS  
ÉVOLUTION SAISONNIÈRE

**RÉSUMÉ.** — L'auteur décrit l'organisation trophique d'un peuplement côtier d'invertébrés benthiques au sein d'une communauté à *Abra alba* établie sur des fonds de sables fins à l'embouchure de l'estuaire de la Gironde. Globalement, le peuplement présente une dominance de dépositivores de surface et d'espèces à régime mixte dépositivore/suspensivore, ainsi qu'une carence en suspensivores stricts. Cette structure paraît liée à la turbidité du milieu et à la nature envasée du substrat. Au cours de l'année, de nettes fluctuations de dominance numérique sont mises en évidence. Cette dominance, qui intéresse alternativement trois groupes trophiques (dépositivores de surface, suspensivores/dépositivores, carnivores), correspond à diverses phases successives de recrutement. Plusieurs hypothèses sont formulées pour expliquer l'évolution annuelle observée.

TROPHIC ORGANIZATION  
BENTHOS  
SEASONAL EVOLUTION

**ABSTRACT.** — Trophic organization of a coastal benthic invertebrate assemblage is described in an *Abra alba* community established on muddy fine sands in the Gironde estuary inlet. On the whole, the structure of the community is characterized by a dominance of surface deposit feeders and a mixed group composed of deposit/suspension feeders, and a deficiency in true suspension feeders. This structure appears to be connected with turbidity and the muddy state of the substratum. In the course of the year, strong fluctuations in numerical dominance occur. This dominance concerns three trophic groups (surface deposit feeders, suspension/deposit feeders, carnivores) and is involved by successive recruitment phases. Several hypothesis are formulated to explain the observed yearly evolution.

## INTRODUCTION

L'approche dynamique de l'étude des communautés benthiques marines en milieu estuarien ou lagunaire et en zone côtière permet de mettre en évidence l'existence de fluctuations temporelles de forte amplitude au sein des peuplements. Les phénomènes saisonniers liés à la reproduction et au recrutement (incorporation massive puis mortalité subséquente des recrues) sont reconnus jouer un rôle primordial dans ces pulsions périodiques (Thorson, 1966; Pérès, 1971; Massé, 1972; Boesch *et al.*, 1976; Glémarec, 1979). A cette dynamique saisonnière de la structure des communautés benthiques, vient se superposer une variabilité à plus long terme où, aux

fluctuations régulières et prévisibles (reproduction, mortalité), s'ajoutent des perturbations aperiodiques de type mésologique (Pérès, 1971; Massé, 1972; Santos et Bloom, 1980). L'existence de variations saisonnières de forte amplitude au sein des peuplements benthiques implique un problème de disponibilité et de répartition des ressources trophiques. Dans les zones côtières et estuariennes, il est généralement admis que ces ressources sont excédentaires et ne constituent donc pas un facteur limitant à l'expansion des populations. Une double question se pose alors : de forts recrutements de juvéniles ou des afflux saisonniers d'espèces migratrices impliquent-ils une perturbation de l'organisation trophique du système benthique, et, dans l'affirmative, s'agit-il d'une rupture passagère ou persistante des relations trophiques ?

Ces problèmes sont abordés au travers d'échantillonnages préliminaires effectués durant une année au large de l'estuaire de la Gironde, dans le cadre d'une étude d'impact de travaux de dragages sur le milieu biologique.

## MÉTHODES

Les peuplements étudiés sont situés sur la bande côtière du plateau continental Sud-Gascogne, face à l'embouchure de l'estuaire de la Gironde. Après une cartographie préalable de cette zone (Cornet, 1979), 4 stations ont été sélectionnées (Fig. 1), localisées par 16 à 39 m de profondeur, dans la zone de circulation des eaux estuariennes de la Gironde dont le panache turbide se dirige vers le Pertuis de Maumusson au nord et dont une partie est reprise par le courant de dérive littorale nord-sud (Castaing *et al.*, 1979). Le sédiment est constitué par des sables fins plus ou moins envasés, les « sables gris » (Lagardère, 1972), de médiane comprise entre 70 et 360  $\mu\text{m}$ .

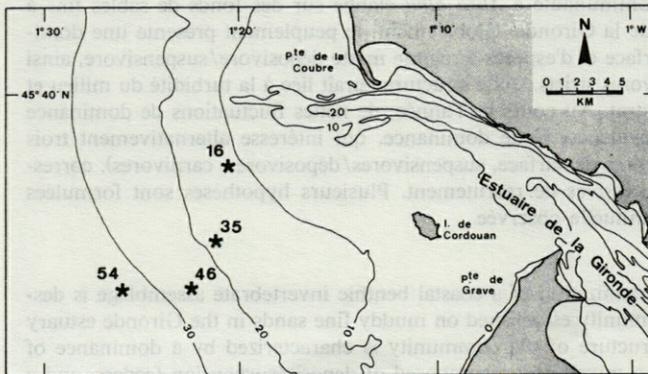


Fig. 1. — Localisation des stations d'échantillonnage.  
Location of the sampling stations.

L'échantillonnage a été effectué à la benne B.S.A. (Bouchet, 1971) (4 prélèvements de 0,25 m<sup>2</sup> chacun par station) et au moyen d'une drague quantitative de type Sanders (taille de l'échantillon variable : 5 à 50 m<sup>2</sup>). La maille de tamisage utilisée était de 1 mm. Les résultats présentés ont été obtenus lors de 7 missions (mai, juin, août, octobre, novembre 1979, avril et juin 1980) réalisées à bord du navire « Gardour » du Port Autonome de Bordeaux, et correspondent aux valeurs moyennes établies sur l'ensemble des 4 stations.

## RÉSULTATS

### 1. Structure et dynamique saisonnière des peuplements

Les peuplements étudiés appartiennent dans leur ensemble à la « *Syndosmya* (= *Abra*) community » (Thorsen, 1957) établie sur fonds vaseux ou mixtes en zone

côtière, et plus particulièrement, au faciès d'envasement à *Ophiura texturata* et *Pharus legumen* de la communauté des sables fins infralittoraux à *Venus striatula* et *Macra corallina* (Glémarec, 1973). Ils sont la continuité des peuplements de sables de remise en suspension et sables de charriage à *Tellina fabula* et *Diastylis bradyi* décrits par Lagardère (1972) au nord de la Gironde. Les apports d'éléments fins (pélites) et de matière organique par les eaux estuariennes provoquent la prolifération de certaines espèces sabulicoles tolérantes (*Diopatra neapolitana*, *Ampharete grubei*, *Magelona papillicornis*, *Pharus legumen*) ou ubiquistes (*Glycera convoluta*, *Abra alba*, *Owenia fusiformis*, *Ophiura texturata*), auxquelles se joignent des *Capitella f. capitata* qui témoignent généralement de la présence de débris organiques.

L'évolution annuelle des peuplements est caractérisée par une variation saisonnière de forte amplitude des paramètres de structure de la communauté (en accord avec Watling (1975), une signification particulière a été attribuée aux termes « structure » et « organisation ». Bien qu'interdépendants, ces termes constituent en effet des concepts distincts. La structure est une description de l'arrangement des éléments constitutifs d'une communauté (individus) en catégories distinctes (espèces ou groupements d'espèces), alors que l'organisation est une évaluation des relations fonctionnelles entre ces catégories. Selon ces définitions, la diversité et la dominance sont des mesures de la structure, les flux d'énergie et les relations trophiques sont des mesures de l'organisation. Les effectifs subissent une fluctuation marquée : malgré l'absence d'échantillonnages hivernaux dans la séquence des prélèvements, l'amplitude des variations peut être évaluée selon un rapport voisin de 1 en hiver à 5 en été (Fig. 2 a), en fonction de données antérieures obtenues par Cornet (1979). Les densités atteignent leur valeur maximale en juin (6077 individus.m<sup>2</sup> à la station 46) à la suite du recrutement des juvéniles et d'une augmentation du nombre d'espèces présentes (109 en août 1979 contre 74 en avril 1980). Cet accroissement de la richesse spécifique (Fig. 2b) est provoqué par l'arrivée d'espèces migratrices, notamment des Amphipodes suprabenthiques, par l'apparition d'espèces annuelles et par celle d'un faciès à épifaune (*Ectopleura dumortieri* et *Electra pilosa*) riche en espèces associées (Lagardère et Tardy, 1980). Les densités retournent à leur niveau minimal au printemps, par suite des mortalités hivernales.

La dominance numérique, mesurée par l'indice de Mc Naughton (1967), est toujours relativement forte (52 à 69%) compte tenu de la richesse spécifique, avec des maxima atteignant 90% (station 54, juin 1980). La diversité spécifique est également élevée (indice de Shannon = 2.68 à 3.62), subissant des variations inverses à celles de l'indice de dominance.

### 2. Organisation trophique des peuplements

Les critères de classement d'une espèce dans un groupe trophique donné ont trait autant aux caractéris-

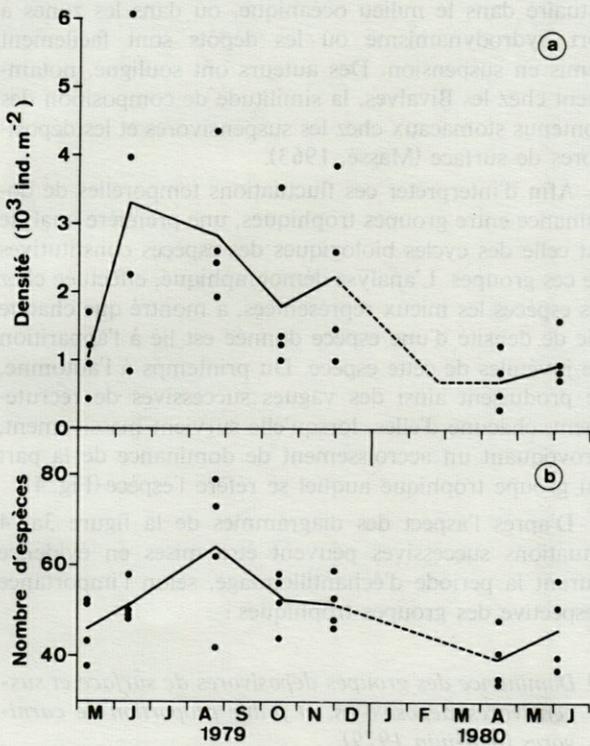


Fig. 2. - Évolution saisonnière de la densité (a) et de la richesse spécifique (b). Chaque point représente la valeur moyenne par station. La courbe passe par les valeurs moyennes des 4 stations.

Seasonal evolution of density (a) and species richness (b). Each point represents the average value for each station. The curve follows the average values of the 4 stations.

tiques de l'espèce elle-même (morphologie des organes collecteurs de la nourriture, mode d'utilisation de ces organes) qu'à celles de la nourriture (nature, origine, position par rapport à l'interface eau-sédiment). Basée sur ces critères, la classification établie par Blegvad (1914) et généralisée à divers types de fonds par Hunt (1925) a été, à la suite de ces auteurs, largement appliquée *in extenso* ou avec de légères modifications. Selon la nomenclature de Hunt, 4 groupes trophiques fondamentaux peuvent ainsi être individualisés en substrat meuble : 1) les filtreurs ou suspensivores; 2) les mangeurs de dépôts, triant (sélectifs) ou non (limivores) leur nourriture; 3) les herbivores ou brouteurs de végétaux; 4) les carnivores *sensu lato* (prédateurs, nécrophages et omnivores). La répartition par groupe trophique des espèces inventoriées dans cette étude a été effectuée d'après diverses données de la littérature (Tabl. I). Bien que les fonctions attribuées aux diverses espèces procèdent de travaux effectués ailleurs, sur des sites éloignés, il a été admis que les sources de nourriture étaient identiques à celles servant de support à ces travaux et que les espèces exploitaient ces ressources de la même manière. La classification de Hunt a été modifiée par l'absence d'herbivores et par la scission, d'une part des « carnivores » en carnivores stricts et en omnivores, des mangeurs de dépôts d'autre part en deux groupes, selon la position

Espèces	Phylum	$\bar{N}$	Groupe trophique	Sources
1. <i>Abra alba</i> (Wood)	MOL	411.5	DS	1,5
2. <i>Owenia fusiformis</i> Delle Chiaje	POL	312.4	S/DS	4,7
3. <i>Ophiura texurata</i> Lamarck	ECH	174.6	C	6
4. <i>Magelona papillicornis</i> Müller	POL	170.4	DS	7
5. <i>Capitella f. capitata</i> (Fabricius)	POL	152.2	DSS	7
6. <i>Ampharete grubei</i> Malmgren	POL	99.8	DS	7
7. <i>Lagis koreni</i> (Malmgren)	POL	46.6	DSS	7
8. <i>Diopatra neapolitana</i> Delle Chiaje	POL	35.4	O	7
9. <i>Glycera convoluta</i> Keferstein	POL	31.8	C	7
10. <i>Diastylis bradyi</i> Norman	CUM	27.0	DS	1,3
11. <i>Nephtys hombergii</i> Aud. et M. Edw.	POL	26.4	C	7
12. <i>Acrocirrus brachiata</i> (Montagu)	ECH	23.7	C	-
13. <i>Diplocirrus glaucus</i> Haase	POL	18.2	DS	7
14. Actinies indét.		15.5	C	1
<i>Ampelisca spinimana</i> Chevreux	AMP	15.5	S/DS	1,2,3
16. <i>Philine aperta</i> L.	MOL	13.6	C	3,4
<i>Phaxas pellucidus</i> (Pennant)	MOL	13.6	S	1
18. <i>Schistomysis</i> sp.	MYS	9.5	S/DS	8
19. <i>Pharus legumen</i> (L.)	MOL	9.3	S	-
20. <i>Spiophanes bombyx</i> (Claparède)	POL	9.0	DS	7
21. <i>Mysella bidentata</i> (Montagu)	MOL	8.9	S	6
22. <i>Macra corallina</i> (L.)	MOL	8.5	S	1
23. <i>Lanice conchilega</i> (Pallas)	POL	8.1	DS	7
24. <i>Stylarioides monilifer</i> Delle Chiaje	POL	7.8	DS	7
25. <i>Fabulina fabula</i> (Gmelin)	MOL	7.4	DS	1,5
26. Némertes indét.		5.9	C	1
<i>Philocheirus trispinosus</i> (Hailstone)	DEC	5.9	C	1
28. <i>Bodotria scorioides</i> (Montagu)	CUM	5.5	DS	1,3
29. <i>Asterias rubens</i> L.	ECH	4.9	C	1
30. <i>Pariambus typicus</i> (Kröyer)	AMP	4.7	DS	-

Tabl. I. - Densité moyenne ( $\bar{N}$ ) par m<sup>2</sup> des 30 premières espèces classées par ordre d'abondance. Groupes trophiques : voir légende fig. 3. Phylums : AMP = Amphipodes, CUM = Cumacés, DEC = décapodes, ECH = Echinodermes, MOL = Mollusques, MYS = Mysidacés, POL = Polychètes. Sources bibliographiques : 1, HUNT (1925); 2, ENEQUIST (1949); 3, MASSÉ (1963); 4, BAGGE (1969); 5, POHLO (1969); 6, WOLFF (1973); 7, FAUCHALD et JUMARS (1979); 8, MAURER *et al.* (1979).

Average density ( $\bar{N}$ ) per m<sup>2</sup> of the 30 first ranked species. Trophic groups : see legend figure 3. Phylums : AMP = Amphipoda, CUM = Cumacea, DEC = Decapoda, ECH = Echinodermata, MOL = Mollusca, MYS = Mysidacea, POL = Polychaeta.

des dépôts par rapport à la surface du sédiment. 5 groupes trophiques ont donc été retenus :

a) les suspensivores, qui filtrent le matériel en suspension (plancton et matière particulaire) dans la colonne d'eau sus-jacente au sédiment; il s'agit essentiellement de Bivalves (*Montacutidae*, *Solenidae*, *Macrtridae*, *Veneridae*);

b) les mangeurs de dépôts de surface, ou « dépositivores » selon un néologisme utilisé par Glémarec (1979), qui se nourrissent à l'interface eau-sédiment en collectant des particules organiques déposées, des bactéries, des débris végétaux, des Diatomées benthiques, etc; ce groupe renferme des Polychètes (*Neanthes*, *Spionidae*, *Magelona*, *Stylarioides*, *Diplocirrus*, *Ampharete*, *Lanice*), des Mollusques (*Nucula*, *Fabulina*, *Abra*), les Cumacés et la plupart des Amphipodes;

c) les dépositives de subsurface, vivant enfouis dans le substrat en ingérant des détritiques non vivants, des microorganismes et la méiofaune; ce sont les *Capitellidae*, *Lagis*, *Echinocardium*, divers Amphipodes (*Lysianassidae*, *Harpinia*, *Stenothoe*). La séparation réalisée entre ce groupe et le précédent repose sur une distinction entre dépôts de surface et dépôts subsuperficiels, en raison de la dégradation plus avancée de la matière organique à l'intérieur du sédiment et des phénomènes plus généraux liés à la bioturbation (Rhoads *et al.*, 1978);

d) les carnivores, regroupant carnivores stricts et nécrophages: Actinies, Némertes, Décapodes, Astérides, Ophiurides, la plupart des Polychètes errantes, divers Gastropodes. Ce groupe comprend uniquement les prédateurs invertébrés benthiques ou suprabenthiques, l'ichtyofaune prédatrice faisant l'objet d'autres travaux (Sorbe, 1981).

e) les omnivores, représentés principalement par l'Annélide *Diopatra neapolitana*.

Deux groupes trophiques regroupent l'essentiel des espèces: les dépositives de surface (55 espèces) et les carnivores (57 espèces). Les suspensives ne regroupent que 19 espèces, les dépositives de subsurface 14, les omnivores 4. Outre les 5 groupes principaux, il convient de distinguer un groupe d'espèces capables de se nourrir indifféremment de suspensions et de dépôts de surface, riche de 12 unités, dont les mieux représentées sont les Amphipodes *Ampeliscidae*, les Mysidacés et la Polychète tubicole *Owenia fusiformis*.

Six espèces exercent une dominance numérique proche de 75% (Tabl. I). Hormis l'Ophiure prédatrice *Ophiura texturata*, il s'agit essentiellement d'espèces dépositives: *Abra alba*, *Magelona papillicornis*, *Ampharete grubei* (dépositives de surface), *Capitella f. capitata* (dépositives de subsurface) et *Owenia fusiformis* (filtreur-dépositives). Les *Abra* et *Owenia* constituent à elles seules 41% en moyenne du peuplement.

### 3. Évolution saisonnière de l'organisation trophique

L'évolution saisonnière des effectifs de chaque groupe trophique, en pourcentage de la densité totale, fait ressortir des changements temporels de dominance (Fig. 3a). La dominance numérique est partagée successivement entre 3 groupes: les dépositives de surface de mai à novembre 1979, les carnivores en avril 1980, et le type mixte suspensive/dépositives de surface en juin 1980. Confondus en une même entité, les dépositives de surface et les suspensives apparaissent, à quelque époque que ce soit, prépondérants sur l'ensemble des autres groupes. Ce regroupement arbitraire, réalisé par ailleurs par Arntz et Brunswig (1976), semble cependant légitime du fait qu'à l'interface eau-sédiment, beaucoup d'espèces ne font probablement pas une discrimination nette entre matériel en suspension et matériel récemment sédimenté, en particulier dans un environnement turbide tel que celui constitué par le débouché d'un

estuaire dans le milieu océanique, ou dans les zones à fort hydrodynamisme où les dépôts sont facilement remis en suspension. Des auteurs ont souligné, notamment chez les Bivalves, la similitude de composition des contenus stomacaux chez les suspensives et les dépositives de surface (Massé, 1963).

Afin d'interpréter ces fluctuations temporelles de dominance entre groupes trophiques, une première analyse est celle des cycles biologiques des espèces constitutives de ces groupes. L'analyse démographique, effectuée chez les espèces les mieux représentées, a montré que chaque pic de densité d'une espèce donnée est lié à l'apparition de juvéniles de cette espèce. Du printemps à l'automne, se produisent ainsi des vagues successives de recrutement, chacune d'elles, lorsqu'elle survient massivement, provoquant un accroissement de dominance de la part du groupe trophique auquel se réfère l'espèce (Fig. 4).

D'après l'aspect des diagrammes de la figure 3a, 4 situations successives peuvent être mises en évidence durant la période d'échantillonnage, selon l'importance respective des groupes trophiques:

1) *Dominance des groupes dépositives de surface et suspensives/dépositives, et faible proportion de carnivores (mai-juin 1979).*

La situation en mai 1979, où aucun recrutement net n'est décelable, constitue le point de départ de notre analyse. Le peuplement est caractérisé par une forte proportion de dépositives de surface stricts et de suspensives/dépositives (*Owenia*) dominant nettement les autres groupes, en particulier les carnivores et les dépositives de subsurface, malgré l'abondance des *Capitella*. L'importance respective des divers groupes reste pratiquement inchangée en juin, bien que les populations de dépositives de surface soient rajeunies grâce à de fortes installations de jeunes *Abra alba* et *Owenia fusiformis*. Ce rajeunissement n'altère cependant pas l'équilibre trophique de la communauté benthique, l'apparition des juvéniles de ces espèces compensant la disparition progressive des adultes.

2) *Déclin relatif du groupe suspensives/dépositives de surface et rôle accru des carnivores (août-novembre 1979).*

Après l'installation printanière des jeunes *Abra* et *Owenia*, le recrutement d'un grand nombre d'espèces se produit en août. C'est le cas en particulier des *Ophiura texturata*, dont la population passe d'un effectif de 30 individus/m<sup>2</sup> en juin à 540 en août. Joint à un recrutement plus modeste d'autres espèces du même groupe trophique (*Philocheras*, *Philine*), cet afflux de jeunes Ophiures provoque un accroissement très net de la proportion de carnivores. Bien que subissant durant la fin de l'été et l'automne de fortes mortalités chez les espèces déjà installées, le taux de carnivores reste important grâce au recrutement d'autres espèces en novembre (*Acrocrida*, *Glycera*, *Nephtys*).

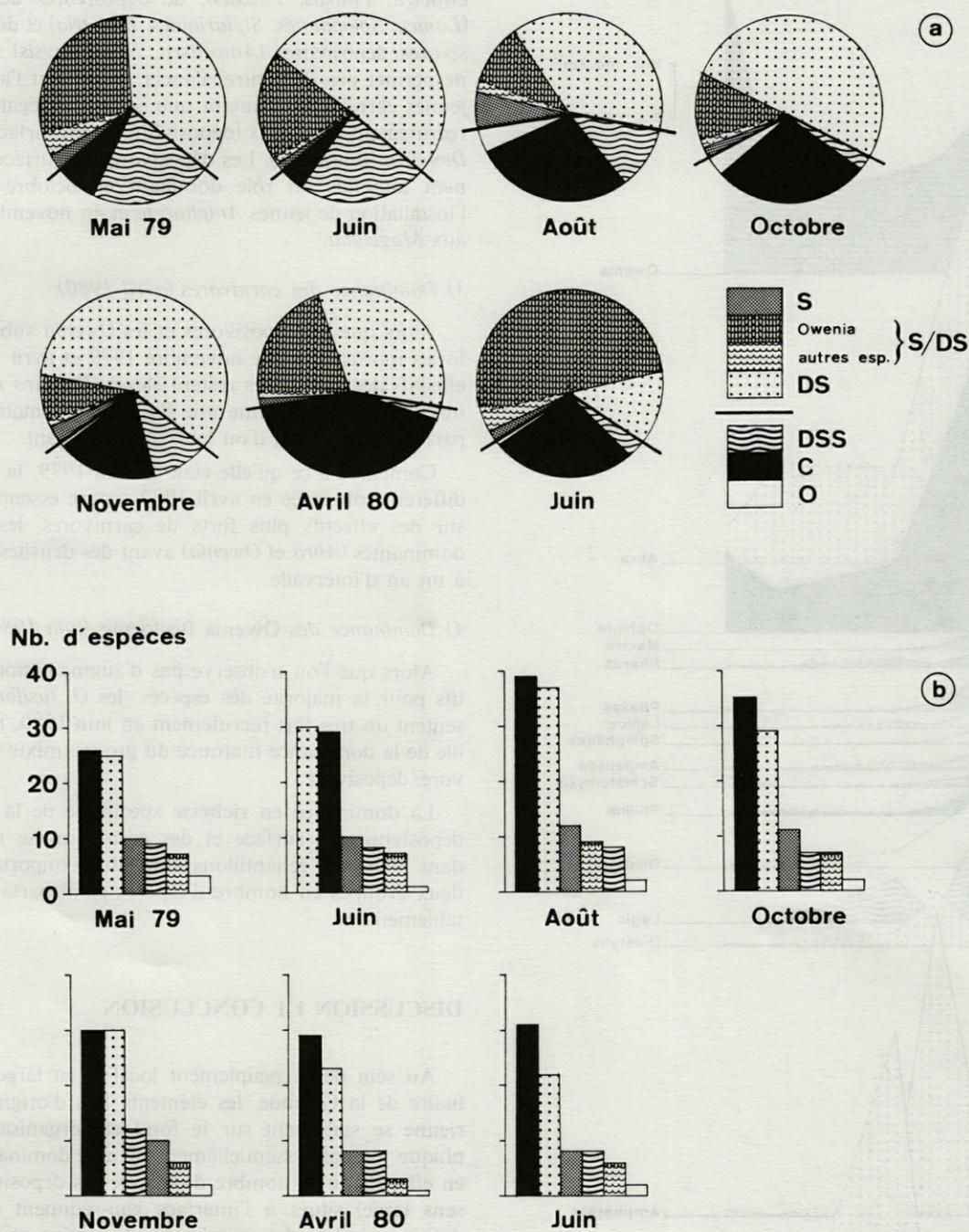


Fig. 3. - Évolution saisonnière : a) des effectifs de chaque groupe trophique, en pourcentage de l'effectif total ; b) des histogrammes du nombre d'espèces par groupe trophique. Abréviations des groupes trophiques : C = carnivores, DS = déposivores de surface, DSS = déposivores de subsurface, O = omnivores, S = suspensivores.

Seasonal evolution : a) of the number of individuals in each trophic group, in percentage of total number of individuals ; b) of the histograms of the number of species in each trophic group. Trophic groups abbreviations : C = carnivores, DS = surface deposit-feeders, DSS = subsurface deposit-feeders, O = omnivores, S = suspension-feeders.

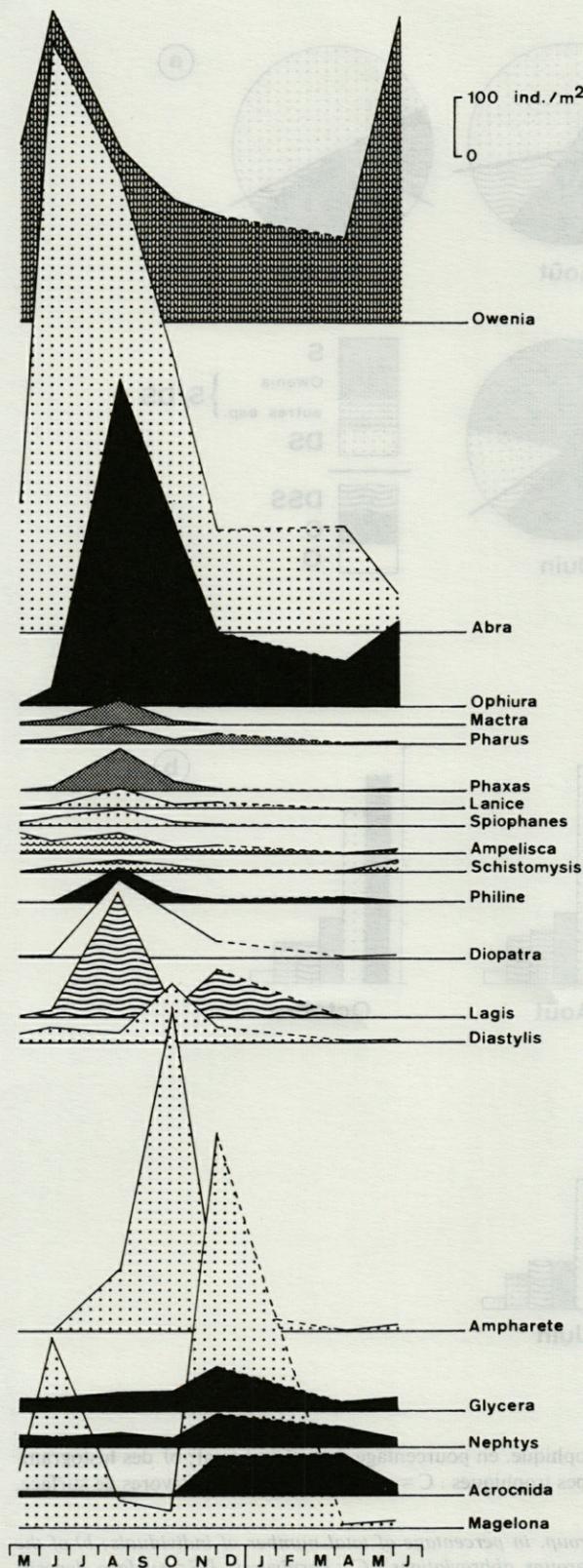


Fig. 4. - Variations numériques saisonnières des principales espèces. mêmes symboles qu'à la figure 3.

Seasonal numerical variations of the main species. Same symbolism as in figure 3.

L'installation modérée de juvéniles de suspensivores (*Mactra*, *Pharus*, *Phaxas*), de déposivores de surface (*Lanice*, *Spiophanes*, *Stylarioides*, *Bodotria*) et de suspensivores/déposivores (*Ampelisca*, *Schistomysis*) en août, ne permet pas de contrebalancer totalement l'apport de jeunes carnivores, d'autant que se produit également le recrutement des *Lagis* (déposivore de subsurface) et des *Diopatra* (omnivore). Les déposivores de surface reprennent toutefois un rôle dominant en octobre grâce à l'installation de jeunes *Ampharete* et en novembre grâce aux *Magelona*.

### 3) Dominance des carnivores (avril 1980).

Alors que les déposivores et les *Owenia* subissent de fortes mortalités entre novembre 1979 et avril 1980, les effectifs des carnivores restent élevés (*Ophiura texturata* mis à part), avec même une légère augmentation de la part des *Acrocnida*, d'où leur rôle dominant.

Comparée à ce qu'elle était en mai 1979, la situation différente observée en avril 1980 repose essentiellement sur des effectifs plus forts de carnivores, les espèces dominantes (*Abra* et *Owenia*) ayant des densités voisines à un an d'intervalle.

### 4) Dominance des *Owenia fusiformis* (juin 1980).

Alors que l'on n'observe pas d'augmentation d'effectifs pour la majorité des espèces, les *O. fusiformis* présentent un très fort recrutement en juin 1980, responsable de la dominance marquée du groupe mixte suspensivore/déposivore.

La dominance en richesse spécifique de la part des déposivores de surface et des carnivores se manifeste dans tous les échantillons (Fig. 3b), l'importance des deux groupes en nombre d'espèces étant partagée équitablement.

## DISCUSSION ET CONCLUSION

Au sein de ce peuplement localisé au large de l'estuaire de la Gironde, les éléments fins d'origine estuarienne se stabilisent sur le fond et l'organisation trophique y repose essentiellement sur une dominance, tant en effectifs qu'en nombre d'espèces, des déposivores (au sens large) situés à l'interface eau-sédiment et, à un degré moindre, des carnivores. La prépondérance en mangeurs de dépôts est généralement une constante des peuplements benthiques des eaux côtières et lagunaires placées sous l'influence d'apports sédimentaires continentaux (Bagge, 1969; Pearson, 1971; Rosenberg, 1973; Wolff, 1973; Aller et Dodge, 1974; Maurer et al., 1979) ou des zones intertidales (Watling, 1975; Whitlatch, 1977). Cette dominance s'oppose, dans le cas présent, à une pauvreté en suspensivores stricts et en déposivores de subsurface.

L'abondance des déposivores et la carence en suspensivores sur les fonds étudiés résultent de la combinaison de 2 facteurs : turbidité et nature du substrat. La turbi-

dité des eaux au débouché de la Gironde est à l'origine d'une insuffisance de l'échelon primaire du réseau trophique, phénomène mis en évidence d'une manière accrue dans l'estuaire proprement dit (Arzul, 1977), et qui, malgré la dilution dans le milieu marin, est certainement l'une des causes primordiales de la pauvreté du peuplement benthique en suspensivores (faible approvisionnement planctonique, colmatage des organes de la nutrition et de la respiration).

En ce qui concerne l'influence de la nature du substrat, on s'accorde en général à reconnaître une relation fonctionnelle entre la présence de certains groupes trophiques et le sédiment, les suspensivores dominant dans les sédiments sableux, et les dépositives étant mieux représentés en milieu envasé (Sanders, 1958; Rhoads et Young, 1970; Levinton, 1972). Dans le cas présent, la teneur du sédiment en pélites est assez faible (moins de 6%), mais il s'agit d'une valeur globale, obtenue à partir de l'analyse des 20 premiers cm de substrat. Sur quelques échantillons analysés plus finement, le pourcentage de particules fines à l'interface apparaît en fait beaucoup plus élevé, de l'ordre de 20 à 35%, valeur suffisante pour supporter de fortes populations de dépositives. Le faible taux d'envasement du sédiment en profondeur explique la pauvreté en dépositives de subsurface (à l'exception des échantillons de mai et juin 1979 riches en *Capitella f. capitata*, mais cette espèce, en raison de sa faible pénétration, n'exploite pas une tranche importante de substrat) et montre que l'organisation trophique repose surtout sur l'utilisation de la couche de surface, contrairement à des sables plus envasés où apparaissent des genres comme *Clymene*.

Lors d'études quantitatives, les auteurs n'ont généralement pas tenu compte du facteur temps, car il s'agissait pour eux d'établir une cartographie des peuplements d'après les proportions relatives des divers groupes trophiques (Bagge, 1969; Pearson, 1971; O'Connor, 1972; Rosenberg, 1973; Wolff, 1973; Jones, 1973). Par contre, Maurer *et al.* (1979) ont mis en évidence une remarquable constance saisonnière des dépositives, groupe dominant en Baie de Delaware. Pearson et Rosenberg (1978) ont d'autre part étudié sur une période de 10 ans l'influence d'un accroissement du taux de matière organique sur l'organisation trophique d'un peuplement benthique dans un fjord écossais. L'étude de la dynamique du peuplement ne revêt qu'un caractère préliminaire dans ce travail, en raison de l'absence de prélèvements hivernaux et d'une vérification pluriannuelle des phénomènes. Il a été néanmoins possible de mettre en évidence une alternance de dominance entre les dépositives de surface, les *Owenia* au sein du groupe mixte suspensivore/dépositif et les carnivores, résultant d'une succession d'espèces par apport de vagues successives de juvéniles. Ces diverses phases de recrutement, survenant le plus souvent massivement, perturbent les relations trophiques au sein du système benthique et provoquent une compétition momentanément accrue entre certains groupes trophiques qui conduit à une modification sensible et durable, à l'échelle annuelle, de la structure des peuplements. La disparition

des dépositives de subsurface au profit des carnivores entre les 2 printemps consécutifs paraît significative à cet égard.

L'existence d'une telle compétition inter-groupes trophiques viendrait cependant à l'encontre des travaux de Mc Naughton (1978) selon lequel les communautés animales sont organisées en blocs d'espèces interagissant à l'intérieur d'un même bloc, mais ayant peu d'interactions avec les espèces d'autres groupes. Cet auteur suggère que ces blocs représentent des « guildes » (Root, 1967) d'espèces utilisant des ressources similaires et qu'ils sont faiblement connectés avec d'autres guildes exploitant d'autres types de ressources. Une illustration de cette compétition intra-gilde est fournie, dans le cas présent, par le remplacement des dépositives de surface par les *Owenia fusiformis* qui, possédant la double potentialité suspensivore/dépositif de surface, peuvent privilégier l'un ou l'autre mode de collecte de la nourriture selon les circonstances. La part prépondérante prise par les *O. fusiformis* au printemps 1980 est en liaison directe avec le recrutement exceptionnel de cette espèce. Si l'on sait que l'époque de reproduction chez les Polychètes se trouve sous le contrôle direct de la quantité de nourriture disponible et indirect de la température (Bhaud, 1981), il est néanmoins permis d'avancer que les phénomènes de compétition au sein du groupe dépositif (au sens large) aboutissent à une succession à long terme des espèces de ce groupe, avec rotation d'une année à l'autre, les *O. fusiformis* ayant déjà dominé les peuplements en 1978 (Cornet, 1979) avant d'être remplacés par les *Abra alba* en 1979.

La divergence au niveau des interprétations possibles quant à la dynamique des peuplements (compétition inter- et/ou intra-guildes) est parallèle à celle observée au niveau du régime alimentaire de certaines espèces. En effet, d'une part on ne peut exclure une différence de régime entre post-larves et adultes de la même espèce, et d'autre part il peut exister une modification temporelle des régimes selon la nourriture disponible. Selon Pearson et Rosenberg (1978), la capacité de beaucoup d'espèces à varier leurs méthodes d'alimentation pour s'adapter à des changements dans la nourriture potentielle serait l'un des mécanismes homéostatiques fondamentaux pour la stabilité d'une communauté. L'absence de connaissance certaine sur les régimes alimentaires peut conduire à des erreurs dans le regroupement des espèces. On pourrait multiplier les exemples d'espèces pour lesquels les opinions des auteurs divergent. C'est ainsi que, parmi les espèces présentes dans cette étude, *Ophiura texturata* (classée ici dans les carnivores) est considérée comme carnivore et dépositif par Bagge (1969), les Mysidacés (dépositives/suspensivores) comme suspensivores, dépositives et carnivores par Arntz et Brunswig (1976). La plupart des dépositives peuvent par ailleurs être des carnivores potentiels en tant que prédateurs indiscriminants des populations de juvéniles ou du méiobenthos. Un classement des espèces par guildes, tel celui effectué par Fauchald et Jumars (1979) pour les Annélides, s'avère ainsi encore aléatoire pour la plupart des phylums.

REMERCIEMENTS. — L'auteur remercie M. Cornet, J.P. Lissalde et J.C. Sorbe pour leur assistance lors du travail en mer, L. Amoureux et J.C. Dauvin qui ont bien voulu déterminer certains exemplaires d'Annélides et d'Amphipodes. Ce travail a été réalisé dans le cadre d'un contrat avec le Port Autonome de Bordeaux.

## BIBLIOGRAPHIE

- ALLER, R.C. et R.E. DODGE, 1974. Animal-sediment relations in a tropical lagoon, Discovery Bay, Jamaica. *J. Mar. Res.*, **32** (2) : 209-232.
- ARNTZ, W.E. et D. BRUNSWIG, 1976. Studies on structure and dynamics of macrobenthos in the western Baltic carried out by the joint research programme « Interaction sea-sea bottom » (SFB 95-Kiel). In *Proceed. 10 th European Symposium on Marine Biology*, 2 : 17-42. G. PERSOONE et E. JASPERS, Eds., Universa Press, Wetteren.
- ARZUL, G., 1977. Production primaire. In *Étude écologique de l'estuaire de la Gironde, Rapport final CNEOX/EDF*, 180-219.
- BAGGE P., 1969. Effects of pollution on estuarine ecosystems. I. Effects of effluents from wood-processing industries on the hydrography, bottom and fauna of Saltkällefjord (W. Sweden). *Merentutkimuslait. Julk. / Havsforskningsinst. Skr.*, **228** : 3-118.
- BHAUD, M., 1981. Mise en évidence des principaux facteurs écologiques de la reproduction des Polychètes : étude de synthèse. *Océanis (Doc. océanogr.)*, **6** (3) : 251-276.
- BLEGVAD, H., 1914. Food and conditions of nourishment among the communities of invertebrate animals found on or in the sea bottom in Danish waters. *Rep. Dan. Biol. stn.*, **22** : 41-78.
- BOESCH, D.F., M.L. WASS et R.W. VIRNSTEIN, 1976. The dynamics of estuarine benthic communities. In *Estuarine Processes*, 1 : 177-196. M. WILEY, Ed., Academic Press, New York.
- BOUCHET, J.M., 1971. Réunion du groupe Benthos sur les engins de prélèvement. *Bulletin de liaison de l'U.O.F.*, **5** : 10-13.
- CASTAING, P., G.P. ALLEN, M. HOUDART et Y. MOIGN, 1979. Etude par télédétection de la dispersion en mer des eaux estuariennes issues de la Gironde et du Pertuis de Mau-musson. *Oceanol. Acta*, **2** (4) : 459-469.
- CORNET M., 1979. Étude biosédimentaire au large de l'embouchure de la Gironde (décembre 1977-novembre 1978). *Rapport de contrat PAB/Université de Bordeaux I*, 81 p.
- ENEQUIST, P., 1949. Studies on the soft-bottom Amphipods of the Skagerak. *Zool. Bidr. Upps.*, **28** : 297-492.
- FAUCHALD, K. et P.A. JUMARS, 1979. The diet of worms : a study of polychaete feeding guilds. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, **17** : 193-284.
- GLEMAREC, M., 1973. The benthic communities of the european north Atlantic continental shelf. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, **11** : 263-289.
- GLEMAREC, M., 1979. Problèmes d'écologie dynamique et de succession en baie de Concarneau. *Vie Milieu*, **28-29** (1 AB) : 1-20.
- HUNT, O.D., 1925. The food of the bottom fauna of the Plymouth fishing grounds. *J. Mar. biol. Ass. U.K.*, **13** (3) : 560-599.
- JONES, D.J., 1973. Variation in the trophic structure and species composition of some invertebrate communities in polluted kelp forests in the North Sea. *Mar. Biol.*, **20** (4) : 351-365.
- LAGARDÈRE, F., 1972. Les fonds de pêche de la côte ouest de l'île d'Oléron. Cartographie bionomique. III. Les peuplements benthiques. *Téthys*, **3** (3) : 507-537.
- LAGARDÈRE, F. et J. TARDY, 1980. Un faciès d'épifaune nouveau : le faciès à *Ectopleura dumortieri* (van Beneden) et *Electra pilosa* (Linné). Faune associée, cartographie et évolution saisonnière. *Cah. Biol. Mar.*, **21** (3) : 265-278.
- LEVINTON, J., 1972. Stability and trophic structure in deposit-feeding and suspension-feeding communities. *Am. Nat.*, **106** : 472-486.
- Mc NAUGHTON, S.J., 1967. Relationships among functional properties of Californian grasslands. *Nature*, **216** (5111) : 168-169.
- Mc NAUGHTON, S.J., 1978. Stability and diversity of ecological communities. *Nature*, **274** : 251-253.
- MASSÉ, H., 1963. Quelques données sur l'économie alimentaire d'une biocoenose infralittorale. *Reel. Trav. Stn. Mar. Endoume*, **47** (31) : 153-166.
- MASSÉ, H., 1972. Quantitative investigations of sand-bottom macrofauna along the Mediterranean north-west coast. *Mar. Biol.*, **15** : 209-220.
- MAURER, D., L. WATLING, W. LEATHEM et P. KINNER, 1979. Seasonal changes in feeding types of estuarine benthic invertebrates from Delaware Bay. *J. exp. Mar. Biol. Ecol.*, **36** (2) : 125-155.
- O'CONNOR, J.S., 1972. The benthic macrofauna of Moriches Bay, New York. *Biol. Bull., Mar. Biol. Lab. Woods Hole*, **142** (1) : 84-102.
- PEARSON T.H., 1971. Studies on the ecology of the macrobenthic fauna of Lochs Linnhe and Eil, west coast of Scotland. 2. Analysis of the macrobenthic fauna by comparison of feeding groups. *Vie Milieu*, suppl. **22** (1) : 53-91.
- PEARSON, T.H. et R. ROSENBERG, 1978. Macrobenthic succession in relation to organic enrichment and pollution of the marine environment. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, **16** : 229-311.
- PÈRES, J.M., 1971. Considérations sur la dynamique des communautés benthiques. *Thalassia Jugosl.*, **7** (1) : 247-277.
- POHLO, R., 1969. Confusion concerning deposit feeding in the Tellinacea. *Proc. Malac. Soc. Lond.*, **38** : 361-364.
- RHOADS, D.C., P.L. MC CALL et J.Y. YINGST, 1978. Disturbance and production on the estuarine seafloor. *Am. Scient.*, **66** : 477-486.
- RHOADS, D.C. et D.K. YOUNG, 1970. The influence of deposit-feeding organisms on sediment stability and community trophic structure. *J. Mar. Res.*, **28** (2) : 150-177.
- ROOT R.B., 1967. The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. *Ecol. Monogr.*, **37** (4) : 317-350.
- ROSENBERG, R., 1973. Succession in benthic macrofauna in a Swedish fjord subsequent to the closure of a sulphite pulp mill. *Oikos*, **24** (2) : 244-258.
- SANDERS, H.L., 1958. Benthic studies in Buzzards Bay. I.; Animal-sediment relationships. *Limnol. Oceanogr.*, **3** (3) : 245-258.
- SANTOS, S.L. et S.A. BLOOM, 1980. Stability in an annually defaunated estuarine soft-bottom community. *Oecologia*, **46** (3) : 290-294.
- SORBE J.C., 1981. Rôle du benthos dans le régime alimentaire des poissons démersaux du secteur Sud-Gascogne. *Kieler Meeresforsch., Sonderheft* **5** : 479-489.
- THORSON, G., 1957. Bottom communities (sublittoral or shallow shelf). In *Treatise on marine ecology and paleoecology*, vol. 1, J.W. HEDGPETH, Ed., Geol. Soc. Am. Mem., **67** : 461-534.

- THORSON, G., 1966. Some factors influencing the recruitment and establishment of marine bottom communities. *Neth. J. Sea Res.*, **3** (2) : 267-293.
- WATLING L., 1975. Analysis of structural variations in a shallow estuarine deposit-feeding community. *J. exp. Mar. Biol. Ecol.*, **19** (3) : 275-313.
- WHITLATCH, R.B., 1977. Seasonal changes in the community structure of the macrobenthos inhabiting the intertidal sand and mud flats of Barnstable Harbor, Massachusetts. *Biol. Bull., Mar. Biol. Lab., Woods Hole*, **152** (2) : 275-294.
- WOLFF, W.J., 1973. The estuary as a habitat. An analysis of data on the soft-bottom macrofauna of the estuarine area of the Rivers Rhine, Meuse, and Scheldt. *Zool. Verh. (Leiden)*, **126** : 1-242.



# EFFECTS OF PHOTOPERIOD AND TEMPERATURE ON GONADAL MATURATION OF *BLENNIUS* (= *SALARIA*) *PAVO* (TELEOSTEI, BLENNIIDAE)

M. PAPITSCH, R.A. PATZNER and H. ADAM

Zoological Institute,  
University of Salzburg, Salzburg - Austria

PHOTOPÉRIODE  
TEMPÉRATURE  
MATURATION DES GONADES  
*BLENNIUS*  
*TELEOSTEI*

**RÉSUMÉ.** - L'action de la photopériode et de la température sur la maturation des gonades de *Blennius pavo* est étudiée par différentes combinaisons de ces facteurs sur le Poisson en période d'inactivité sexuelle. Une longue photopériode (jour : 20 h/obscurité : 4 h) associée à une basse température (8 °C) entraîne l'arrêt de l'ovogenèse et de la spermatogenèse; il en est de même avec la combinaison jour court (lumière : 6 h - obscurité : 18 h) avec une température élevée (17 °C). Les deux conditions réunies, longue photopériode et température élevée, permettent la poursuite de la maturation des gonades mâles et femelles de *Blennius pavo*.

PHOTOPERIOD  
TEMPERATURE  
GONADAL MATURATION  
*BLENNIUS*  
*TELEOSTEI*

**ABSTRACT.** - The effects of photoperiod and temperature on gonadal maturation of *Blennius pavo* were investigated by treating the fish with different combinations of these factors during their phase of sexual inactivity. A stop of oogenesis and spermatogenesis was caused by conditions of long photoperiod (20 L : 4 D) and low temperature (8 °C) as well as by combination of short day (6 L : 18 D) and high temperature (17 °C). Only condition of both, long photoperiod and high temperature effected a significant progress of maturation of male and female gonads of *Blennius pavo*.

## INTRODUCTION

Gonadal maturation in teleosts is a cyclic process taking place at regular intervals of time. A combination of special external factors and a so-called "intrinsic" factor determines spawning at that time of the year when the environmental conditions are most suitable for the growth of the fry (Baggerman, 1958, 1972). These environmental factors tend to recur cyclically and therefore have an effect on the onset of maturation. They can either be biotic (e.g. social conditions, quality and quantity of food, material for the building of nests), or abiotic (e.g. length of photoperiod, intensity of light, temperature, rainy season) (Baggerman, 1958; Billard and Breton, 1978). In regions of temperate climate zones - for example the Mediterranean - mainly periodic alterations of the length of photoperiod and temperature are

considered as the most effective factors controlling the advance of gonadal maturation.

The aim of the present investigation was to determine those factors that are most effective for the progress of oogenesis and spermatogenesis in *Blennius pavo*. There is evidence that *Blennius pholis*, an Atlantic species, needs both - a high temperature and a long photoperiod for the development of the gonads (Shackley and King, 1977a).

## MATERIAL AND METHODS

A number of *Blennius pavo* were caught in the Adriatic Sea near Trieste, Italy, and Umag, Yugoslavia. The spawning period of *B. pavo* reaches from the begin-

ning of June till the middle of August. Further details about timing and conditions of the reproductive cycle of *B. pavo* will be given (Patzner, 1983). At the time of capture the daylength was about 10 1/2 hours. The ovaries contained oocytes of the stages 1 and 2 (Shackley and King, 1977), the stage of the testes was defined as stage II (Fives, 1980).

For acclimatization *B. pavo* were maintained in an aquarium containing 150 l of sea-water. The temperature was about 17 °C, the illumination being automatically controlled and the length of photoperiod was adjusted to natural conditions. The fish were fed on dry food daily. After a period of two weeks, the fish were exposed to winter conditions: the temperature was then maintained at 8 °C, the period of light was reduced to 6 hours. After a further 20 days, control fish were killed and fixed. Sex was determined by secondary sex characteristics of male animals (helmet on the head and two anal glands on the anal fin (Eggert, 1931, 1932)). The remaining fish were divided into three groups, each containing the same number of females and males and put into three aquaria with different experimental conditions. These tanks were subdivided by walls in order to prevent interactions between the sexes and territorial fights.

The periods of light and darkness were adjusted after Follet and Farner (1966):

tank I: 20 L : 4 D; 8°C  
 tank II: 6 L : 18 D; 17°C  
 tank III: 20 L : 4 D; 17°C.

After 8 weeks the fish were killed; sex, body-length and weight of each were taken. The gonads were excised and weighted to the nearest 0.001 g and the gonadosomatic index (GSI = gonad weight × 100/body weight) was calculated. After fixation in Bouin's fluid, paraffin sections were stained with haematoxylin and eosin. The stages of development of the oocytes were determined by the criteria described by Shackley and King (1977b), who distinguished 11 different stages in the oogenesis of *B. pholis*.

## RESULTS

### A. Controls

The GSI of the female control animals was  $0.56 \pm 0.02$  (mean ± standard error), the GSI of the male control animals was  $0.18 \pm 0.04$  (Fig. 1, Fig. 2). The ovaries contained oocytes of the stages 1 and 2 and very few stage 3 oocytes (Fig. 3). The testes were filled with spermatogonia and spermatocytes of late stages of development (Fig. 7). The anal glands of all males were small.

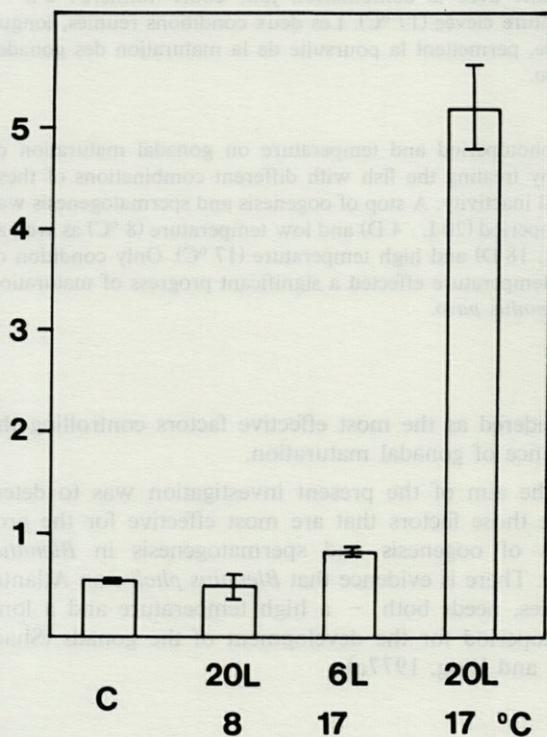


Fig. 1. - Effects of photoperiod and temperature on the GSI of female *Blennius pavo*. C : control animals; L : hours of light.

Effets de la photopériode et de la température sur le GSI (index gonado-somatique) des femelles de *Blennius pavo*. C : anim. de référence; L : lumière en heures/jour.

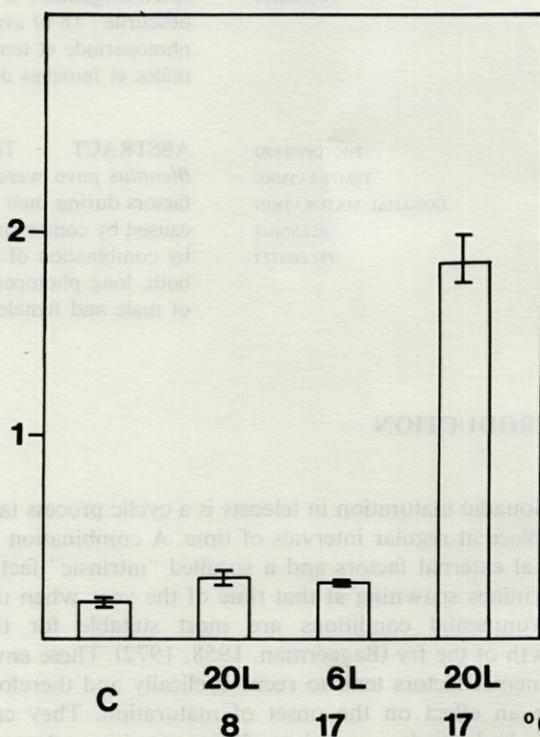


Fig. 2. - Effects of photoperiod and temperature on the GSI of male *Blennius pavo*. C : control animals; L : hours of light.

Effets de la photopériode et de la température sur le GSI des mâles de *Blennius pavo*. C : animaux de référence; L : lumière en heures/jour.

### B. Long photoperiod, low temperature

In comparison with the control animals very little development was observed. The GSI of the females was  $0.51 \pm 0.25$  (Fig. 1) and the oocytes had remained in the same stages as in the controls (Fig. 4). The GSI of the males had increased a little to  $0.35 \pm 0.78$  (Fig. 2). Histologically, no development was to be noticed (Fig. 8). The anal glands were still small.

### C. Short photoperiod, high temperature

Little development in comparison with the control animals had taken place. The GSI of the females was  $0.86 \pm 0.08$  (Fig. 1), the GSI of the male animals was

$0.27 \pm 0.03$  (Fig. 2). The ovaries mainly contained oocytes of stage 2 and 3 (Fig. 5). The testes were developed further, they contained spermatocytes of different stages and also spermatids (Fig. 9). The anal glands of the males were still small.

### D. Long photoperiod, high temperature

In comparison to the fish of all the other experimental groups progress in development was apparent. The GSI of the females was  $5.21 \pm 0.83$ , the GSI of the males  $1.81 \pm 0.34$  (Fig. 1, Fig. 2). The ovaries mainly contained oocytes of the stages 7 and 8. Between them there were many stage 2 and stage 3 oocytes (Fig. 6). The testes were densely filled with ripe spermatozoa and

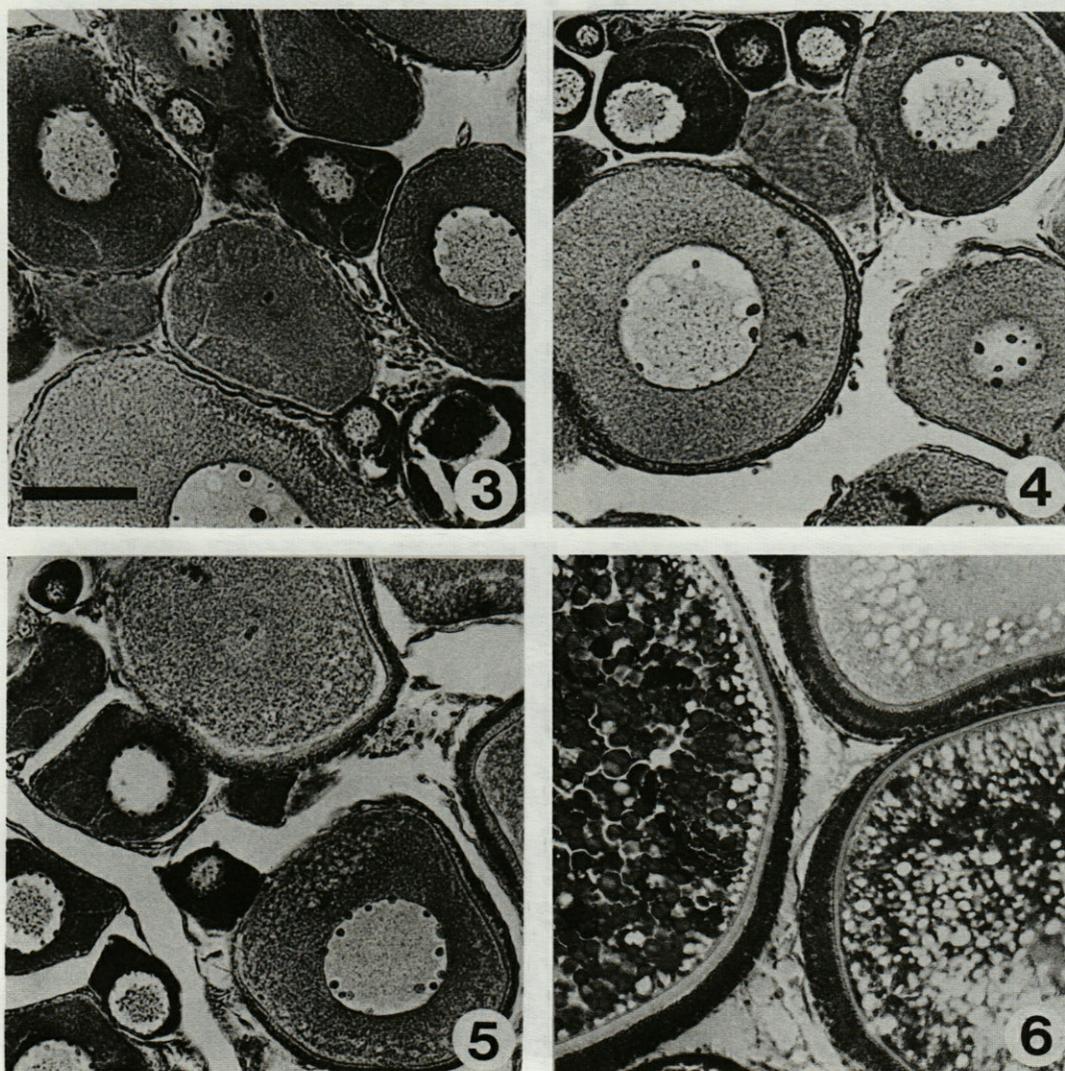


Fig. 3 à 6. — Cross sections through ovaries. Scale shows  $50 \mu\text{m}$ . 3 : ovary of control animal; 4 : ovary under long photoperiod-low temperature conditions; 5 : ovary under short photoperiod-high temperature conditions; 6 : ovary under long photoperiod-high temperature conditions.

*Sections transversales des ovaires. Échelle :  $50 \mu\text{m}$ . 3 : ovaire d'un animal de référence ; 4 : ovaire soumis à une longue photopériode et une basse température ; 5 : ovaire soumis à une courte photopériode et une température élevée ; 6 : ovaire soumis à une longue photopériode et à une température élevée.*

different stages of spermatids (Fig. 10). The ducts of the testicular gland were also filled with ripe spermatozoa and in some of the specimens the vas deferens also contained sperm (Fig. 11). The anal glands of the males of this experimental group were remarkably larger.

## DISCUSSION

Up to now the effect of different photoperiod and temperature conditions on the gonads has been examined in many species of teleosts. Various patterns of annual periodicity have been identified in temperate and cold climate zones. In most experiments either temperature or daylength, sometimes a particular combination

of both, proved to be the most effective factors controlling the onset of gonadal maturation (Liley, 1969; Htun-Han, 1977).

Billard and Breton (1978) investigated general patterns which are characteristic of larger groups of teleosts, but they concluded that very little can be said about whole families. The maturation of gonads in most salmonids is caused by the decrease of daylength and fall of temperature in autumn. In cyprinids it seems that is only a decrease in temperature which is effective. However, for the group of Percoidei, which also includes the blennies, nothing can be said in general (Htun-Han, 1977).

The described experiments were started with a short period of winter conditions with low temperature and

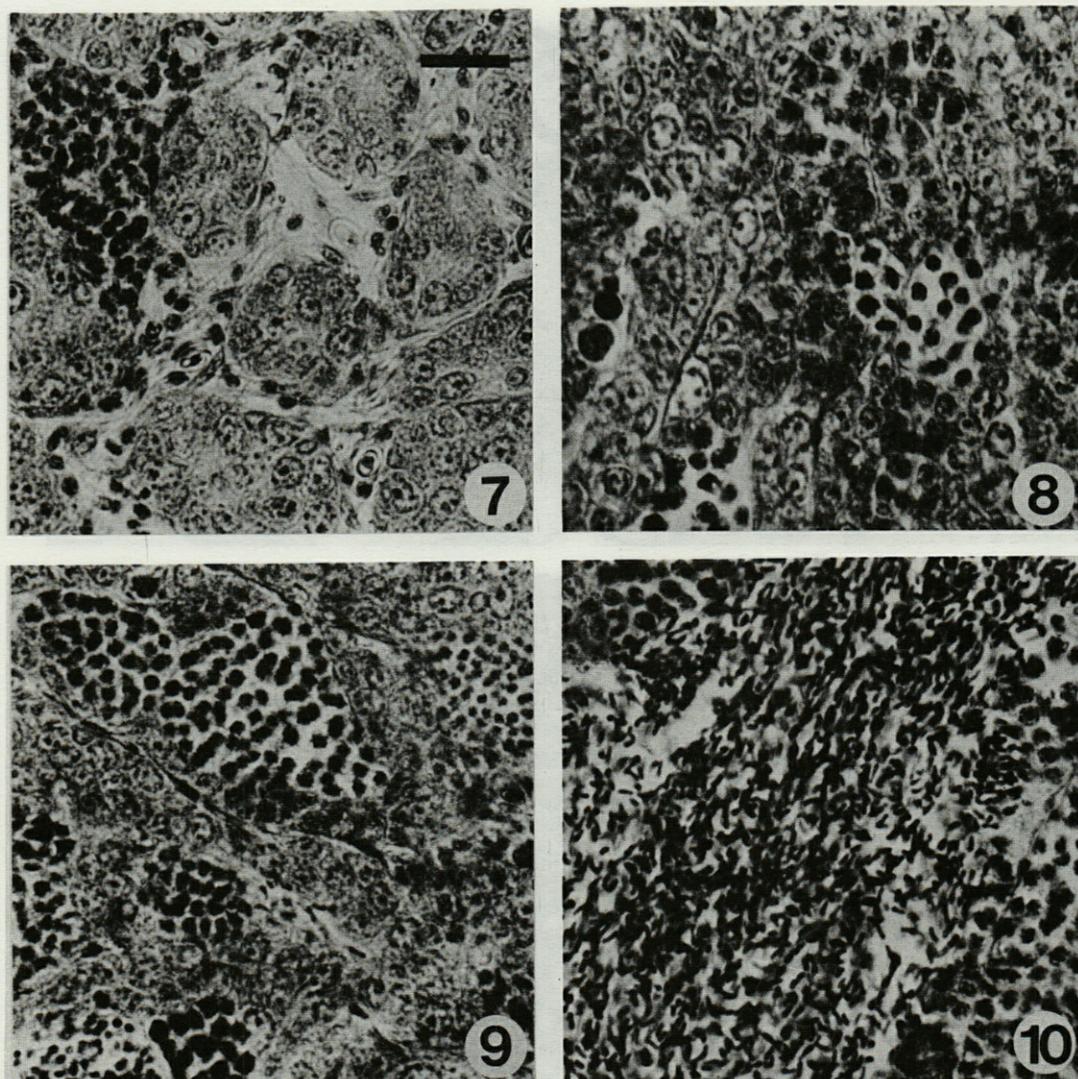


Fig. 7 à 10. — Cross sections through testes. Scale shows 20  $\mu$ m. 7 : testis of control animal; 8 : testis under long photoperiod-low temperature conditions; 9 : testis under short photoperiod-high temperature conditions; 10 : testis under long photoperiod-high temperature conditions.

*Coupes transversales des testicules. Échelle : 20  $\mu$ m. 7 : testicule d'un animal de référence; 8 : testicule soumis à une longue photopériode et une basse température; 9 : testicule soumis à une photopériode courte et à une haute température; 10 : testicule soumis à une longue photopériode et une température élevée.*

short photoperiod, because many fishes, for example *Gasterosteus aculeatus*, need a period of winter conditions to mature in spring (Baggerman, 1958). Results of the present experiments show that photoperiod and temperature manipulations strongly influence the gonadal maturation of *Blennius pavo*. Development was rapidly accelerated by high temperature and long photoperiod. A sharp rise in the gonadosomatic indices of

male and female *Blennius* was observed under these conditions. Oocytes of late stages of development were to be seen. Oocytes of the females of the other experimental groups remained at the same stages as those of the control animals taken at the beginning of the experiments. The male *Blennius* seemed to be almost ready to spawn.

It is possible that rise in temperature is more important than longer photoperiod for the development of the gonads in *Blennius pavo*, because the "short day-high temperature"-fish were a little further developed than those of the "long day low temperature". However, the precise onset of gonadal maturation in both - male and female *B. pavo* - can take place only under conditions of high temperature and long photoperiod.

ACKNOWLEDGEMENTS. - This study was supported by the "Stiftungs- und Förderungsgesellschaft der Paris Lodron-Universität in Salzburg". The authors are grateful to the director of the Marine Biological of Aurisina (University of Trieste), Dr. Mario Specchi, for providing working facilities.

## REFERENCES

- BAGGERMAN, B., 1968. An experimental study on the timing of breeding and migration in the three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus* L.). *Archs. néerl. Zool.*, **12**: 105-317.
- BAGGERMAN, B., 1972. Photoperiodic responses in the stickleback and their control by a daily rhythm of photosensitivity. *Gen. comp. Endocrinol.*, Suppl. **3**: 466-476.
- BILLARD, R. and B. BRETON, 1978. Rhythms of reproduction in teleost fish. In: *Rhythmic activity of fishes* (Thorpe ed.) pp. 31-53, Academic Press, London.
- EGGERT, B., 1931. Die Geschlechtsorgane der Gobiiformes und Blenniiformes. *Z. wiss. Zool.*, **139**: 249-559.
- EGGERT, B., 1932. Zur Kenntnis der Biologie, der sekundären Geschlechtsmerkmale und des Eies von *Blennius pavo* RISSO. *Z. Morph. Ökol. Tiere*, **24**: 682-703.
- FOLLET, B.K. and D.S. FARNER, 1966. Pituitary gonadotropins in the Japanese quail during photoperiodically induced gonadal growth. *Gen. comp. Endocrinol.*, **7**: 125-131.
- HTUN-HAN, M., 1977. The effects of photoperiod on reproduction in fishes - an annotated bibliography. Ministry of agriculture, fisheries and food, directorate of fisheries research. Lowestoft.
- LILEY, N.R., 1969. Hormones and reproductive behaviour in fishes. In: *Fish physiology* Vol. III (HOAR, W.S. and D.J. RANDALL eds.) pp. 73-116. Academic Press, New York and London.
- PATZNER, R.A., 1983. The reproduction of *Blennius pavo* (Teleostei, Blenniidae). I. Ovarial cycle, environmental factors and feeding. *Helgoländer Meeresunters.* (in press).
- SHACKLEY, S.E. and P.E. KING, 1977a. The reproductive cycle and its control; frequency of spawning and fecundity of *Blennius pholis* L., *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, **30**: 73-83.
- SHACKLEY, S.E. and P.E. KING, 1977b. Oogenesis in a marine teleost, *Blennius pholis* L. *Cell Tissue Res.*, **181**: 105-128.



Fig. 11. - Cross section through testicular gland (tg) and vas deferens (vd) under long photoperiod-high temperature conditions. Ripe spermatozoa in the ducts of the testicular gland (arrows) and in the vas deferens. Scale shows 100  $\mu$ m.

Coupe transversale de la glande testiculaire (tg) et du canal déférent (cd) soumis à une longue photopériode et à une température élevée. Spermatozoïdes mûrs dans la lumière de la glande (flèches) et du canal déférent. Échelle : 100  $\mu$ m.



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

## 2. Stations d'études, Méthodes et Techniques, Facteurs du Milieu

Françoise ATHIAS-BINCHE

Laboratoire Arago  
66650 Banyuls-sur-Mer

BIOCLIMAT  
MILIEU ÉDAPHIQUE  
PÉDOLOGIE  
LITIÈRE

**RÉSUMÉ.** — La hêtraie relicte de la Réserve naturelle de la Massane, où ont eu lieu la plus grande part des recherches de terrain sur l'écologie des Uropodides, est rapidement décrite. Située dans le massif des Albères (Pyrénées-Orientales), la hêtraie est confinée dans la haute vallée de la rivière de la Massane. Le climat est de type méditerranéen de transition; la station se situe dans les climats perhumides frais selon le diagramme d'Emberger. Le vent est un facteur écologique important, notamment pour ce qui concerne l'érosion du sol et la distribution de la litière au sol. Les deux parcelles d'études sont situées sous futaie de Hêtre. La première parcelle (RG) appartient au *Fagetum-nudum* et la seconde (RD) au *Deschampsio-fagetum*, ce dernier milieu se caractérise par sa pauvreté en litière. Le substrat schisteux de la « catena » RG engendre des sols bruns acides; la roche-mère granitoïde de la parcelle RD supporte un ranker de pente dégradé à plaques arénacées. Le transect de la parcelle RG présente une série de sols diversement évolués et riches en litière. Le ranker de la station RD est relativement plus homogène et se signale par sa très faible activité biologique. L'échantillonnage de la faune du sol et l'étude des facteurs de la litière ont duré deux ans (1975-1977). Les données relatives à 6 facteurs litière sont présentées et l'importance de la litière sur les qualités du sol et sur la faune édaphique est brièvement discutée.

BIOCLIMAT  
SOIL HABITAT  
PEDOLOGY  
LITTER

**ABSTRACT.** — The beech-wood of the Natural Reserve of the Massane, where the major part of the field ecological studies of soil Uropodina occurred, is briefly described. Situated in the Albères mountains (Pyrénées-Orientales, South France), the beech-wood is only observed in the upper part of the Massane river valley. The climate belongs to the transition-mediterranean types; according to the Emberger's system, the locality is placed in the perhumid fresh climates. Wind is an important ecological factor, particularly for soil erosion and litter distribution. The two studied plots are situated in beech forest of high trees, the first one (RD) belonging to the *Fagetum-nudum* and the second one to the *Deschampsio-fagetum*, this second habitat characterized by a poor litter cover. The schist substratum of the RG plot produces brown acid soils, the granitoid stone of the second plot supports an heterogeneous eroded ranker with sandy areas. The catena, or soil-chain, of the RG plot, presents several soil types, more or less evolved and variously eroded. The ranker of the RD plot, is more homogeneous, very eroded and characterized by a weak biological activity. Soil fauna sampling and study of litter features spreaded out during two years (1975-1977). Data on 6 litter factors are presented and the importance of the litter layer on the soil qualities and on the soil fauna is briefly discussed.

## INTRODUCTION

La première partie de ce travail, consacré à l'écologie des Acariens Uropodides édaphiques, présentait le matériel étudié et une revue de nos connaissances sur la biologie de ces Acariens (Athias-Binche, 1981 paru 1982).

La seconde partie de ce travail décrit la hêtraie de la Réserve naturelle de la Massane où ont eu lieu la plus grande part des recherches sur le terrain. L'étude est principalement consacrée à la description du milieu et au bioclimat de la Réserve. Les parcelles d'études sont décrites, particulièrement pour ce qui concerne les sols et la richesse en litière. Les techniques d'échantillonnage et les méthodes d'étude sont brièvement présentées.

### 1. LA RÉSERVE NATURELLE DE LA MASSANE

L'intérêt de la forêt de la Réserve Naturelle de la Massane est double. C'est une hêtraie isolée en zone méditerranéenne et elle n'est plus exploitée depuis le début du siècle, ce qui est rare pour une forêt française. D'autre part, le site a été le lieu de nombreuses études d'écologie animale (Delamare Deboutteville *et al.*, 1953; Jacquemart et Coineau, 1962, 1963; Travé, 1963; Dajoz, 1966a, b). La végétation a également été étudiée (Gausсен, 1921, 1926, 1962; Dajoz, 1961; Clauzade et Rondon, 1960; Puig et Novoa, 1978; Puig, 1981).

La hêtraie est confinée le long de la haute vallée de la rivière Massane, dans la zone la plus fraîche de la Réserve. Le Hêtre colonise surtout les pentes de la vallée vigoureusement creusée en V; c'est donc une forêt de versant, ce qui permet d'étudier l'influence de la topographie sur la richesse biologique des sols, toutes choses égales par ailleurs, c'est pour cette raison que la parcelle d'études située sur la rive gauche (RG) de la vallée constitue un « catena », ou chaîne de sols plus ou moins évolués et situés sur une même roche-mère.

Une autre parcelle a été délimitée en milieu de versant sur la rive droite de la vallée (RD). Le substrat est un ranker sur roche-mère granitoïde. Dans ce cas, l'attention a été portée sur l'effet de la dégradation du sol sur la faune.

### 2. SITUATION ET HISTORIQUE DE LA RÉSERVE

La forêt de la Massane, ou des Couloumates, appartient au massif des Albères qui constitue l'extrémité orientale de la zone axiale des Pyrénées. C'est une moyenne montagne entaillée de vallées étroites, qui est limitée à l'ouest par le col du Perthus et culmine à 1256 m au pic Neoulous, avant de plonger à l'est dans la mer au niveau de la Côte Rocheuse (carte 1).

Si la face maritime du massif est très dégradée, le versant nord et le secteur occidental portent encore des forêts de Chênes et de Hêtres (Amandier, 1977).

La Réserve appartient à la commune d'Argelès-sur-Mer et se situe au sud de cette ville au niveau de la haute vallée de la rivière Massane à une altitude variant de 570 à 1 100 m.

Les Albères ont été peuplées dès l'antiquité. De grands défrichements ont été entrepris au XII<sup>e</sup> siècle. Le développement des forges a ensuite contribué à la déforestation (production de charbon de bois). Le sol conserve les traces de ces « places charbonnières », dont les dernières datent de la fin du XIX<sup>e</sup> siècle. Le bétail ovin, chassé de la plaine par le développement de la vigne au VIII<sup>e</sup> et au XVII<sup>e</sup> siècles, colonise les pentes de la montagne. Plus en altitude se développe un élevage extensif de bovin de la race endémique « massanaise ». Cet élevage traditionnel tend à disparaître, ce qui se traduit par une recolonisation du Hêtre sur les pelouses de crêtes (Amandier, 1977).

Le Houx a été exploité pour la fabrication de la glu jusqu'au début de ce siècle. Outre ces activités, la forêt a toujours été fréquentée par les populations locales (chasse, cueillette, ramassage du bois, etc.). On trouvera dans Becat (1973) une étude détaillée sur l'historique, la géographie et l'économie des Albères.

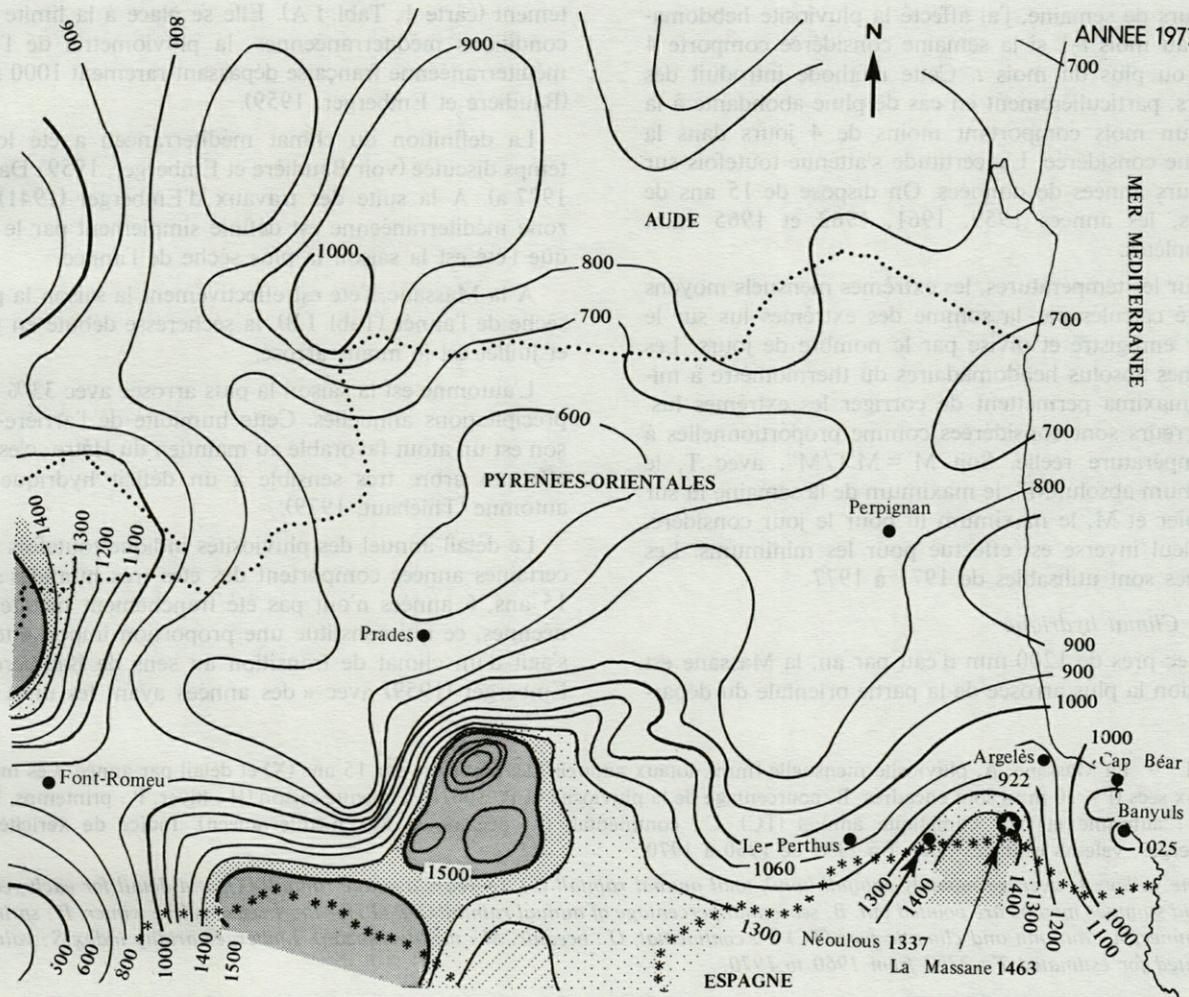
En 1954, une zone de 10 ha était mise en Réserve Biologique Intégrale dans la forêt de la Massane (Delamare-Deboutteville *et al.*, 1953), et en 1973, la Réserve fut étendue à 400 ha sur l'ensemble de la haute vallée de la Massane.

L'exploitation du site a laissé des cicatrices. D'après Amandier (1977), certaines zones de la forêt de la Massane ont un assez faible degré d'artificialisation (code 3 de Godron *et al.*, 1968). Ces formations sont actuellement peu influencées par l'homme, mais ont subi une exploitation ancienne intense. A la Massane, ces pratiques ont provoqué une érosion des sols bruns forestiers originels, notamment dans la partie basse de la vallée où est située la station d'études RD. Les zones de haute futaie appartiennent au code 2 de faible degré d'artificialisation; elles sont dites « pénéclicaciques » : très exploitées par le passé, leur contexte actuel est très favorable du fait de l'ancienneté de l'abandon, mais surtout de bonnes conditions de milieu. Une certaine part de la station d'études RG appartient à ce faciès.

#### 2.1. Le bioclimat de la Réserve

##### 2.1.1. Introduction, méthodes

La présence du Hêtre à une altitude moyenne de 700 m isolé en zone méditerranéenne a frappé de nombreux naturalistes. A ce sujet, Gausсен (1925) écrit : « On voit rarement contraste aussi brusque que dans les Albères. A la tour Massane (...) on trouve une soulane peuplée de Chêne-vert et, à quelques mètres, au bord du ruisseau de la forêt de Hêtres (...). La pente, très rude, cause une détente très rapide de l'air (...) et le refroidisse-



Carte 1. - Pluviométrie du département des Pyrénées-Orientales en 1977.  
Annual rainfall in the Pyrénées-Orientales in 1977.

ment cause le brouillard (...). Qui dit brouillard dit Hêtre, et c'est ainsi qu'une large surface au sommet des Albères appartient à l'étage du Hêtre ».

Plus récemment, Thiébaud (1979) a aussi insisté sur le rôle du brouillard sur la répartition du Hêtre sur le pourtour méditerranéen ouest-rhodanien.

Le problème de la présence du Hêtre dans les régions méditerranéennes a été souvent débattu. Si les auteurs s'accordent pour penser que le Hêtre est une relict glaciaire, les opinions divergent sur les modalités de ce maintien et l'existence d'un éventuel épisode xéothermique (Gaussen, 1926 ; Braun-Blanquet, 1932).

Pour Iabloloff (1954), la Massane est une partie de la hêtraie wurmienne qui s'est scindée en massifs isolés à la suite de l'épisode xéothermique, du réchauffement actuel et de l'influence de l'homme. Pour Thiébaud (1979), la Massane appartient au groupe des hêtraies méditerranéennes, ensemble aux caractéristiques bien distinctes des hêtraies d'Europe tempérée.

Quelle que soit l'histoire du Hêtre dans le midi de la France, il s'est maintenu dans les Albères dans les zones humides et à forte nébulosité.

D'après les caractéristiques floristiques des hêtraies des Albères, Amandier (1977) estime que le massif apparaît plus comme une montagne de type médioeuropéen que de type euméditerranéen et suggère, sous réserve de vérifications, qu'elle se situerait biogéographiquement sur une ligne de contact entre le domaine bioclimatique méditerranéen et le domaine tempéré.

Le but du présent chapitre est de contribuer à la connaissance du bioclimat de la Réserve et de vérifier le caractère de transition du climat.

Les relevés météorologiques, ont été réguliers à partir de 1960 pour la pluviométrie et 1971 pour les températures.

Les relevés étant hebdomadaires, on ne dispose que de la pluviosité totale sur une semaine. Pour calculer la pluviosité mensuelle lorsque la fin d'un mois intervient

en cours de semaine, j'ai affecté la pluviosité hebdomadaire au mois  $t-1$  si la semaine considérée comporte 4 jours ou plus du mois  $t$ . Cette méthode introduit des erreurs, particulièrement en cas de pluie abondante à la fin d'un mois comportant moins de 4 jours dans la semaine considérée. L'incertitude s'atténue toutefois sur plusieurs années de données. On dispose de 15 ans de relevés, les années 1959, 1961, 1962 et 1965 étant incomplètes.

Pour les températures, les extrêmes mensuels moyens ont été calculés par la somme des extrêmes lus sur le papier enregistré et divisé par le nombre de jours. Les extrêmes absolus hebdomadaires du thermomètre à minima-maxima permettent de corriger les extrêmes lus. Les erreurs sont considérées comme proportionnelles à la température réelle. Soit  $M' = M.T/M''$ , avec  $T$ , le maximum absolu,  $M''$ , le maximum de la semaine lu sur le papier et  $M$ , le maximum lu pour le jour considéré. Le calcul inverse est effectué pour les minimums. Les données sont utilisables de 1971 à 1977.

### 2.1.2. Climat hydrique

Avec près de 1200 mm d'eau par an, la Massane est la station la plus arrosée de la partie orientale du départ-

tement (carte 1, Tabl. I A). Elle se place à la limite des conditions méditerranéennes, la pluviométrie de l'aire méditerranéenne française dépassant rarement 1000 mm (Baudière et Emberger, 1959).

La définition du climat méditerranéen a été longtemps discutée (voir Baudière et Emberger, 1959; Daget, 1977 a). A la suite des travaux d'Emberger (1941), la zone méditerranéenne est définie simplement par le fait que l'été est la saison la plus sèche de l'année.

A la Massane, l'été est effectivement la saison la plus sèche de l'année (Tabl. I B), la sécheresse débute en juin et juillet est le moins arrosé.

L'automne est la saison la plus arrosée avec 33% des précipitations annuelles. Cette humidité de l'arrière-saison est un atout favorable au maintien du Hêtre; c'est en effet un arbre très sensible à un déficit hydrique en automne (Thiébaud, 1979).

Le détail annuel des pluviosités indique toutefois que certaines années comportent des étés très humides: en 15 ans, 6 années n'ont pas été franchement méditerranéennes, ce qui constitue une proportion importante. Il s'agit d'un climat de transition au sens de Baudière et Emberger (1959) avec « des années ayant les unes des

Tabl. I. - La Massane. A, pluviosité mensuelle (mm), totaux annuels ( $\Sigma$ ), moyenne sur 15 ans ( $\bar{X}$ ) et détail par année. Les mois estivaux secs ( $P \leq 30$  mm) sont encadrés. B, pourcentage de la pluviosité ( $\Sigma P_i . 100/P$ ) à chaque saison (H: hiver, P: printemps, E: été, A: automne et type climatique annuel (TC). C: continental; O: océanique, M: méditerranéen). Indice de xéricité S d'Emberger, valeurs estimées pour  $T = 23^\circ\text{C}$  de 1960 à 1970.

Massane valley. A, average monthly rainfall (mm), total annual rainfall ( $\Sigma$ ), 15 years average rainfall ( $\bar{X}$ ), and detail for each year. The arid summer months are pointed out. B, seasonal percentage of annual rainfall ( $\Sigma P_i/P$ ) for the 4 seasons (H: winter, P: spring, E: summer, A: autumn and climatic type (TC) C: continental, O: oceanic, M: mediterranean). Emberger aridity index S; values calculated for estimated  $T = 23^\circ\text{C}$  from 1960 to 1970.

$\bar{X}$ mm		1960	1963	1964	1966	1967	1968	1969	1970	1971	1972	1973	1974	1975	1976	1977
I	91.2	6	3	85	106	30	21	65	129	21	333	145	30	10	33	356
II	81.5	21	7	163	3	342	99	90	18	47	77	12	66	83	178	18
III	89.0	255	26	58	17	17	48	30	130	240	144	2	182	60	87	39
IV	74.6	8	77	75	31	59	53	226	21	156	50	38	147	47	84	48
V	116.4	30	20	124	136	59	163	48	124	161	146	26	67	161	31	451
VI	85.2	196	88	28	1	6	54	92	38	67	158	147	139	70	84	110
VII	37.9	71	36	35	68	7	5	70	5	20	7	69	2	67	18	89
VIII	73.2	31	103	103	82	45	74	44	64	34	28	40	98	138	125	90
IX	139.6	52	359	110	11	109	56	112	22	667	173	37	214	50	120	3
X	124.0	174	44	56	335	75	95	247	200	25	185	8	30	9	212	166
XI	131.2	43	185	489	66	257	672	238	21	27	21	15	9	46	53	21
XII	140.0	143	1540	3	41	36	489	44	110	380	48	226	0	155	71	134
$\Sigma$	1183.7	1030	1102	1329	897	1042	1829	1306	882	1845	1370	765	984	896	1096	1525
$\bar{X}$ %																
H	26.3	16.5	14.8	18.8	16.7	39.1	33.3	21.2	29.1	24.2	33.4	50.0	9.7	27.6	25.7	33.3
P	23.6	28.4	11.1	19.3	20.5	12.9	14.4	24.4	31.3	30.1	24.8	8.6	40.2	29.9	18.4	35.2
E	16.5	28.9	20.5	12.5	16.8	5.5	7.2	16.5	12.1	6.5	14.1	33.4	24.2	30.7	20.7	18.9
A	33.3	26.1	53.3	49.2	45.9	42.3	44.0	32.3	27.5	38.9	27.6	7.8	25.7	11.7	35.1	12.4
TC	M	C	C?	M	M?	M	M	M	M	M	M	O?	C	O	M	O?
S		8	12.9	7.2	6.5	2.5	5.8	8.9	4.5	4.7	8.6	10.4	9.9	11.4	9.4	12.5

==== Valeurs de S inférieures à 7.

étés franchement secs et d'autres, des étés plus ou moins humides ». A la Massane, 2 années (1960 et 1974) ont eu une tendance « continentale » à hiver sec; on ne relève que 3 années typiquement méditerranéennes (1967, 1968 et 1971), les autres années sont plutôt océaniques.

Si l'on considère avec Köppen (1918) qu'un mois est sec s'il reçoit moins de 30 mm d'eau, la Massane se situe à la limite avec une moyenne de 38 mm en juillet. 9 années ont comporté au moins un mois estival sec: 1964, 1966, 1967, 1968, 1970, 1971, 1972, 1974 et 1976 (Tabl. I B). Si le Hêtre paraît disposer en moyenne d'une humidité suffisante, il doit supporter 1 à 2 mois secs certaines années. Par contre, il n'est jamais confronté à un trimestre entier de sécheresse estivale.

Il existe divers modes de caractérisation des climats hydriques. On en trouvera une compilation dans Daget (1977 a). L'indice de xéricité d'Emberger (1971) par exemple caractérise le degré de sécheresse; il a la forme  $S = PE/M$ , avec PE la somme des précipitations estivales et M, la moyenne des températures maximales du mois le plus chaud de l'année. Le climat est considéré comme méditerranéen pour  $S \leq 7$ . Pour les stations de plaines, la limite a ensuite été portée à  $S \leq 5$ . A la Massane, on a  $S = 196,5/23$ ,  $I = 8,5$  soit une valeur légèrement supérieure à 7. 4 années ont eu un été vraiment méditerranéen (Tabl. I b) et 2 étés ont été à la limite du climat méditerranéen (1966 et 1968). La valeur 7 est nettement dépassée en 1960, 1963 et de 1972 à 1977.

Si le climat hydrique de la Massane est de type méditerranéen en moyenne, le détail annuel indique un important battement autour de ce mode par comblement du creux pluviométrique estival (Baudière et Emberger, 1969). Sur 15 ans, on ne rencontre que 4 années sèches au sens d'Emberger. La végétation est parfois confrontée à 1, voire 2, mois estivaux arides qui sont toutefois compensés par des pluviosités vernaies ou pré-estivales. Cependant un été sec ne signifie pas forcément une année sèche; l'année 1967 par ex. présente l'indice de xéricité le plus bas ( $S = 2,5$ ) en été alors que le total annuel des précipitations a dépassé 1000 mm. D'un point de vue biologique, 1970 aura été plus sec avec un total annuel de 760 mm alors que l'indice de xéricité estival avoisine 10.

2.1.3. Les températures

Contrairement aux précipitations, les températures mensuelles varient peu d'une année sur l'autre. Les températures moyennes appartiennent à l'isotherme des 10°C (Tabl. II).

Avec 45 jours par an, les gelées sont fréquentes et surviennent tous les hivers. Les minimums absolus oscillent entre -1 à -4°, les extrêmes à -10° sont exceptionnels. Les maximums estivaux excèdent rarement 32° (Tabl. III).

D'après les diagrammes thermiques de Trewartha (1954), la Massane appartient aux climats mésothermiques aux étés tempérés longs (Tabl. IV), ce dernier caractère étant propre au climat typiquement méditerranéen.

Tabl. II. - La Massane. Températures moyennes sur 7 ans (1971-1977).  $(T + t)/2$  = température moyenne; t : minima; T : maxima.

Massane valley. Average temperatures (°C), 7 years of data (1971-1977).  $(T + t)/2$  : mean temperature; t : minimum temperature; T : maximum temperature.

Mois	T + t/2	t	T
I	5	1.8	8.2
II	4.9	1.5	8.3
III	5.7	2.2	9.3
IV	7.7	4.1	11.4
V	11.1	7.1	15.1
VI	15.1	10.5	19.8
VII	17.6	12.7	22.5
VIII	18	13.0	23.1
IX	14.7	10.5	18.9
X	10.9	7.1	14.7
XI	7.2	3.4	11
XII	5.1	1.9	8.4
$\bar{X}$	10.2	6.3	14.2

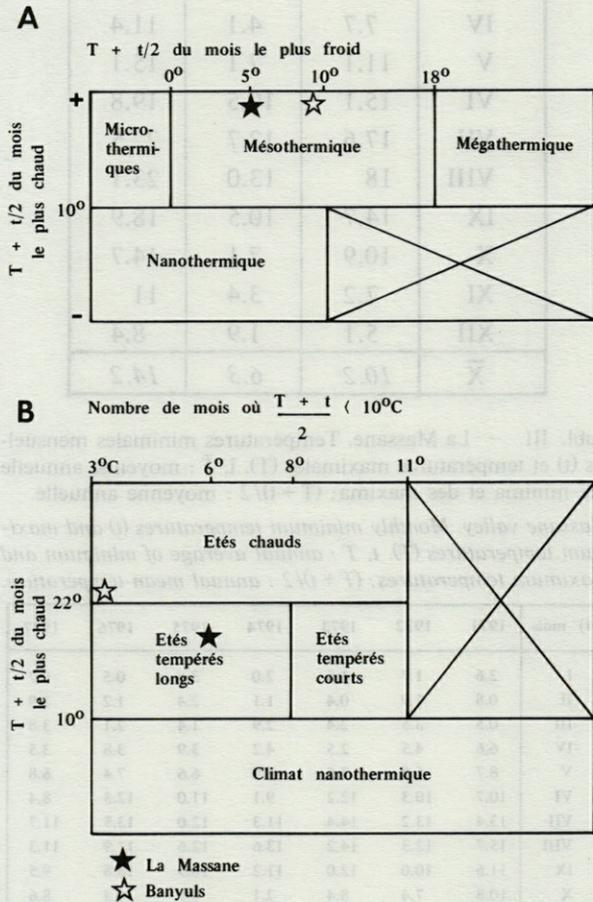
Tabl. III. - La Massane. Températures minimales mensuelles (t) et températures maximales (T).  $\bar{t}$ ,  $\bar{T}$  : moyenne annuelle des minima et des maxima;  $(T + t)/2$  : moyenne annuelle.

Massane valley. Monthly minimum temperatures (t) and maximum temperatures (T).  $\bar{t}$ ,  $\bar{T}$  : annual average of minimum and maximum temperatures;  $(T + t)/2$  : annual mean temperature.

t) mois	1971	1972	1973	1974	1975	1976	1977
I	2.6	1.7	1.5	2.0	3.6	0.5	0.7
II	0.8	1.9	0.4	1.1	2.4	1.2	2.9
III	0.5	3.5	2.4	2.9	1.4	2.1	3.8
IV	6.6	4.5	2.5	4.2	3.9	3.8	3.5
V	8.7	6.8	7.5	5.9	6.6	7.4	6.8
VI	10.7	10.3	12.2	9.1	11.0	12.3	8.4
VII	13.4	13.2	14.4	11.3	12.0	13.5	11.7
VIII	15.7	12.3	14.2	13.6	12.6	11.9	11.3
IX	11.6	10.0	12.0	11.2	10.9	18.8	9.5
X	10.8	7.4	8.4	2.1	6.7	6.3	8.6
XI	1.7	5.3	4.4	3.1	3.2	3.9	2.5
XII	3.4	2.8	0.8	3.5	0.2	1.1	2.0
$\bar{t}$	7.1	6.6	6.7	5.8	6.2	6.0	5.9
T)							
I	8.3	6.1	6.8	10.1	11.1	7.0	8.6
II	7.4	7.9	6.3	6.8	9.2	8.6	12.0
III	5.9	11.4	8.6	9.5	8.0	10.8	11.5
IV	13.7	11.7	10.9	10.5	13.1	10.6	9.9
V	15.5	14.3	16.1	14.7	14.6	17.1	13.6
VI	19.3	19.1	20.4	18.1	19.8	23.9	18.9
VII	24.1	22.4	23.3	22.2	22.2	23.4	19.9
VIII	25.6	21.1	24.5	24.1	24.0	22.6	20.3
IX	18.3	16.2	20.4	19.0	20.0	18.7	19.9
X	16.4	14.6	15.5	11.5	15.0	13.7	16.6
XI	7.6	11.9	13.7	11.0	9.8	11.5	11.5
XII	8.8	8.6	7.1	10.4	7.5	8.0	8.8
$\bar{T}$	14.2	13.7	14.4	13.9	14.5	14.6	14.2
$\frac{T + t}{2}$	10.6	10.1	10.5	9.8	10.3	10.3	10.0

Tabl. IV. - Climats thermiques de l'aire méditerranéenne d'après Trewartha in Daget 1977 a). A, groupes climatiques; la Massane appartient aux climats mésothermiques. B, types climatiques; la Massane se place dans la zone des étés tempérés longs, Banyuls-sur-Mer est à la limite des climats à étés chauds.

*Thermic climates in the mediterranean area according to the Trewartha system (after Daget, 1977 a). A, climatic groups; the Massane valley is placed in the mesothermic climates. B, climatic types; the Massane forest is included in the area of long temperate summers; Banyuls-sur-Mer is situated at the border of the warm summers climatic type.*



2.1.4. Le bioclimat caractérisé par la synthèse pluviométrique/température

La méthode synthétique la plus connue est le diagramme ombrothermique de Bagnouls et Gaussen (1953, 1957) pour lequel l'échelle des températures est double de celle des pluviosités jusqu'à la limite  $P = 200 \text{ mm}$  (Fig. 1). L'aridité est atteinte lorsque  $P < 2T$ . En moyenne, juillet est à la limite de l'aridité à la Massane ( $P = 38 \text{ mm}$ ,  $2T = 35,2^{\circ}$ ).

Pour certains auteurs, l'indice d'aridité de Martonne (1927) serait plus précis; il a la forme  $I(i) = 12p(i)/(t_i + 10)$ , avec  $t_i$  la température mensuelle du mois  $i$ ; l'aridité survient au seuil  $I(i) = 25$ . A la Massane,  $I = 16,4$  en juillet et  $31,3$  en août, qui est donc le seul mois aride au sens de Martonne.

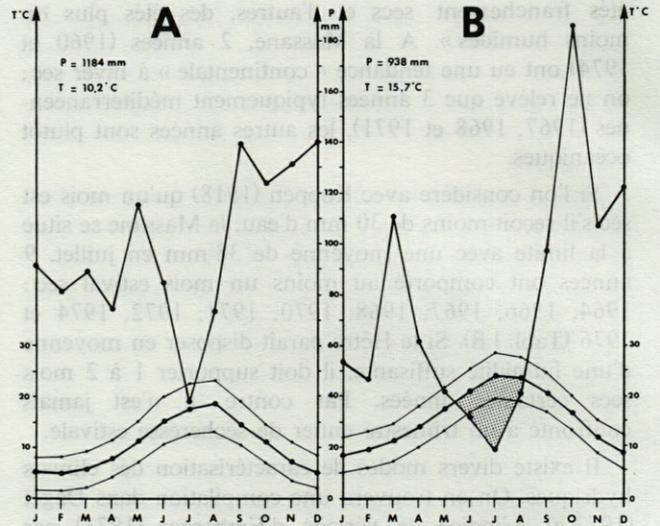


Fig. 1. - A, diagramme ombrothermique de la vallée de la Massane (pluviosité annuelle, moyenne sur 15 ans et moyenne thermique sur 6 ans). B, id., pour la station du Centre d'Ecologie Méditerranéenne de Banyuls-sur-Mer (moyennes sur 15 ans, 1958-1972).

*A, ombrothermic diagram of the Massane valley (15 years of data for rainfalls and 6 years for temperatures). B, id. at the Centre d'Ecologie Méditerranéenne, Banyuls-sur-Mer (15 years of data, 1958-1972).*

L'indice d'arido-humidité de Giacobbe (1956) s'applique aux périodes arides en climat méditerranéen;  $I_G = 100.P/MA$ , avec  $P$ , les précipitations pendant la période considérée,  $M$ , la moyenne des maximums thermiques et  $A$ , l'amplitude moyenne quotidienne. A la Massane,  $I_G = 17,2$  en juillet et atteint  $92,8$  pour les 3 mois d'été. D'après le diagramme de Giacobbe, juillet serait sub-humide, le trimestre estival serait par contre très humide.

Le quotient pluviothermique d'Emberger (1930, 1952, 1971) intègre les écarts thermiques à la pluviosité. L'une des formules parmi les plus synthétiques proposées par l'auteur de la forme  $Q_2 = 2000P/M + m$ , avec  $M$  la moyenne des températures maximales ( $^{\circ}\text{K}$ ) du mois le plus chaud et  $m$ , la moyenne des températures minimales du mois le plus froid. On trouvera le détail et la discussion de la signification de cette formule dans Daget (1977 b). A la Massane, on a  $Q_2 = 192$  pour la moyenne des 7 années complètes de relevés. Avec  $m = 1,5$ , la station se place dans les climats perhumides frais (Fig. 2); la hêtraie de la Sainte-Baume étant nettement plus froide. Ces 2 hêtraies sont isolées des autres stations méditerranéennes françaises qui sont pour la plupart en régime subhumide.

2.1.5. Évapotranspiration globale

Plusieurs formules permettent d'évaluer le bilan hydrique; l'une des plus courantes est la formule de Turc (1951) qui estime l'évapotranspiration globale annuelle, ou bilan des pertes par transpiration.

Soit  $ETP = P / \sqrt{0,9 + P^2/L^2}$ ,

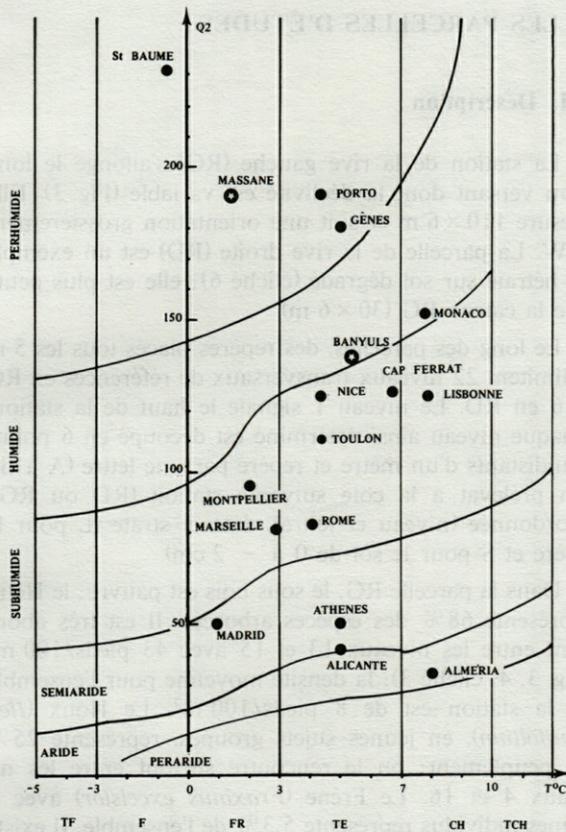


Fig. 2. - Climagramme pluviométrique d'Emberger pour la Massane, la Sainte Baume, Banyuls-sur-Mer et plusieurs stations méditerranéennes d'Europe.  $Q_2$  : quotient pluviométrique d'Emberger;  $T^\circ C$  : température minimale du mois le plus froid; TF : climats très froids; F : froids; Fr : frais; TE : tempérés; CH : chauds; TCH : très chauds (imité de Daget, 1977b).

*Emberger pluviometric diagram of the massane valley, the Sainte Baume beech-wood, Banyuls-sur-Mer and some european Mediterranean localities.  $Q_2$  : Emberger's pluviometric index;  $T^\circ C$  : monthly thermic minimum of the coldest month; TF : very cold climate; F : cold climate; Fr : cool climate; TE : temperate climate; CH : warm climate; TCH : very warm climate (after Daget, 1977b).*

avec P, la pluviosité annuelle et  $L^2$ , un facteur thermique;  $L = 300 + 25t + 0,05t^3$ , t étant la température moyenne annuelle. A la Massane, l'ETP est égale à 608 mm par an (moyenne sur 7 ans). C'est une valeur élevée, qui doit être plus importante si l'on considère l'effet desséchant du vent.

### 2.1.6. Discussion

Le régime moyen des pluies de la Massane appartient au domaine méditerranéen; toutefois, le type climatique varie selon les années. C'est une zone de transition influencée par la proximité de la mer. Les masses d'air humides remontent le long des Versants; le refroidissement est de 0,6 à 1,2°C par 100 m (Gilbert et Regagnon, 1973). A la rencontre de l'air frais des versants ombragés des vallées, l'air se condense et produit une

importante nébulosité. Il ne semble pas que la Massane soit comparable à une moyenne montagne médioeuropéenne car la composante méditerranéenne est nette. La hêtraie se confinant dans des vallées isolées, on ne peut considérer l'ensemble des Albères comme une frontière entre les domaines climatiques océaniques et méditerranéens.

La fraîcheur et l'humidité du bioclimat de la Massane expliquent le maintien du Hêtre à faible altitude, cependant, la fréquence des années à épisodes arides implique que le Hêtre est à la limite de son aide biologique. Sa productivité est faible (Baudière, comm. pers.) et l'état sanitaire paraît médiocre. De plus la faible épaisseur du sol et le vent favorisent les chablis qui se traduisent par des peuplements relativement jeunes dans les zones exposées.

### 2.2. Les vents

La fréquence du vent est très importante en Roussillon (300 jours par an environ). Les deux vents principaux sont la tramontane, vent desséchant et frais de secteur N.NW et le vent du sud, ou marin, chaud et humide du S.-SE.

La tramontane est le vent le plus fréquent et le plus violent. En 1976 par ex., la tramontane a soufflé pendant 162 jours contre 51 seulement pour le marin. La vitesse quotidienne moyenne excède souvent 15 m/s (54 km/h). On a compté en 1976 plus de 15 jours à plus de 72 km/h avec des pointes fréquentes à 90-100 km/h. Le vent du sud ne dépasse que rarement 15 m/s en moyenne quotidienne. La tramontane souffle surtout de novembre à mars. Le marin n'a pas de saison privilégiée, mais il peut connaître des paroxysmes en février.

Après la traversée des plaines du Roussillon, la tramontane se heurte à la barrière des Albères et s'engouffre dans les vallées étroites. La vitesse s'accélère et des tourbillons se forment au gré de la topographie. Dans les stations exposées et sur les crêtes, le vent limite la croissance des Hêtres (arbres prostrés, port en « drapeau »). En hiver, la végétation basse est fréquemment gelée au niveau des couloirs de vent. Associé au ruissellement, le vent paraît être l'un des principaux agents de l'érosion actuelle des sols à la Massane. En automne, le vent peut dénuder complètement des arbres avant la période normale de la chute des feuilles. En hiver, il décape les sols et emporte des feuilles fraîchement tombées. Les pentes ventées sont très pauvres en litière et les sols sont dégradés; les zones peu ventées ont généralement une litière permanente et les sols plus évolués.

### 2.3. La végétation de la Réserve

On rencontre 3 grands types de formations végétales : les pelouses de crête, les landes des zones dégradées et les formations arborées. La végétation du bord des eaux couvre une surface limitée (Amandier, 1977; Puig, 1981).

Dans les formations arborées, les éléments méditerranéens, caractérisés par le Chêne Vert (*Quercus ilex*), colonisent les crêtes et les soulans (équivalent des adrets). Le Hêtre (*Fagus sylvatica*) se cantonne sur les versants ombrés; il tend aussi à recoloniser des pelouses abandonnées par le bétail. Les Chênes caducifoliés (*Q. petraea* et *Q. pubescens*), essences mésophiles, assurent la transition entre ces deux végétations.

La hêtraie de la Massane appartient principalement au *Deschampsio-Fagetum*, qui se rencontre surtout sur sol dégradé et pauvre en litière, comme la parcelle d'études RD de la rive droite. Le *Fagetum-nudum*, caractérisé par un faible sous-bois, s'observe essentiellement dans les futaies adultes sur sols évolués. C'est le cas d'une partie de la station de la rive gauche (RG).

#### 2.4. Géologie de la Réserve

Structuralement, le massif des Albères appartient à la zone axiale des Pyrénées. Le matériel Antécambrien a été remanié au cours de l'orogénèse hercynienne, qui s'est accompagnée d'un métamorphisme intense et de fractures. Le massif subit ensuite une érosion importante (Gilibert et Regagnon, 1973), puis il est soulevé pendant l'orogénèse pyrénéo-provençale à l'Éocène. Le bassin d'effondrement du Roussillon est mis en place au Miocène et au Pliocène. La puissance des rejets de failles E-W ont alors pu atteindre 1000 m, et actuellement encore, la barrière des Albères est très prononcée. Les réseaux de failles et les zones de broyages sont empruntés par des rivières comme la Massane. A la fin de l'orogénèse pyrénéenne, le massif connaît des épisodes d'érosion et de calme (biostasie) avec des altérations de type tropical humide, puis d'érosion violente (rhéxistasie). Les dernières périodes de rhéxistasie sont datées du Villafranchien et des épisodes glaciaires.

La Réserve est entaillée de nombreuses failles soulignées de pegmatites. Les zones de broyage sont surtout constituées de micaschistes. Sur la rive droite de la rivière, on rencontre un noyau de granulites et de roches granitoides. Tout le reste de la Réserve dans la partie aval, où se situent les zones d'étude, est constitué de schistes et de grauwackes, souvent enfilonnés de quartz et de feldspaths plus résistants qui contribuent à la variété de la topographie. La zone amont de la vallée est surtout caractérisée par des micaschistes et des gneiss.

L'altération des roches leucocrates engendre des arènes grossières, souvent micacées aux sols fragiles. Les schistes produisent des éléments plus fins, limons et argile, sur lesquels peuvent s'installer des sols bruns forestiers plus évolués.

La station d'études de la rive droite est située dans une zone à roches granitoides dominantes avec des schistes enfilonnés par place. La parcelle de la rive gauche est caractérisée par des schistes bruns et des grauwackes plus homogènes.

### 3. LES PARCELLES D'ÉTUDES

#### 3.1. Description

La station de la rive gauche (RG) s'allonge le long d'un versant dont la déclivité est variable (Fig. 3). Elle mesure 110 × 6 m et suit une orientation grossièrement E-W. La parcelle de la rive droite (RD) est un exemple de hêtraie sur sol dégradé (cliché 6); elle est plus petite que la catena RG (30 × 6 m).

Le long des parcelles, des repères placés tous les 5 m délimitent 22 niveaux transversaux de références en RG et 6 en RD. Le niveau 1 signale le haut de la station. Chaque niveau ainsi déterminé est découpé en 6 points équidistants d'un mètre et repéré par une lettre (A à G). Un prélèvement a la cote suivante station (RD ou RG), coordonnée (niveau et lettre), date et strate (L pour la litière et S pour le sol de 0 à - 2 cm).

Dans la parcelle RG, le sous-bois est pauvre; le Hêtre représente 68% des espèces arborées. Il est très abondant entre les niveaux 13 et 15 avec 43 pieds/100 m<sup>2</sup> (Fig. 3, 4, cliché 3); la densité moyenne pour l'ensemble de la station est de 8 pieds/100 m<sup>2</sup>. Le Houx (*Ilex aquifolium*), en jeunes sujets groupés, représente 25% du peuplement; on le rencontre surtout entre les niveaux 4 et 16. Le Frêne (*Fraxinus excelsior*) avec 3 jeunes individus représente 5,3% de l'ensemble. Il existe un gros Érable de Montpellier (*Acer monspessulatum*) sur le niveau 1, près d'un sentier fréquenté par le bétail.

La station RD de la rive droite a une pente homogène, voisine de 20°. La densité du Hêtre est faible (environ 3 pieds/100 m<sup>2</sup>). Les individus sont plus jeunes qu'en RG. Le substrat est très hétérogène; les blocs, les plages arénacées, les sols nus, les touffes des *Deschampsia flexuosa* et les plaques de Lichens ou de Mousses alternent (cliché 6). Il est par conséquent difficile d'établir un plan précis de la parcelle; on a simplement noté les principaux caractères du milieu lors des prélèvements.

#### 3.2. Les sols

Les sols des stations d'échantillonnages ont été étudiés dans l'horizon 0-5 cm; une analyse de routine a été effectuée à tous les niveaux de référence (C, N, granulométrie et pH). L'étude de 2 niveaux considérés comme « moyens » (niveau 12 en RG et 4 en RD) a été plus détaillée (Tabl. V).

Dans la catena de la rive gauche, les sols sont dans l'ensemble sablo-limoneux (Fig. 5), sauf le sol alluvial du niveau 22 qui est franchement sableux. La granulométrie est hétérogène entre les niveaux 1 et 4 en haut de versant, puis elle se stabilise à mi-pente (niveaux 5 à 15), surtout pour les éléments fins. La proportion des sables grossiers augmente ensuite rapidement avec la déclivité en aval. Le sol du niveau 1 est plus argileux et plus foncé que le reste de la parcelle.

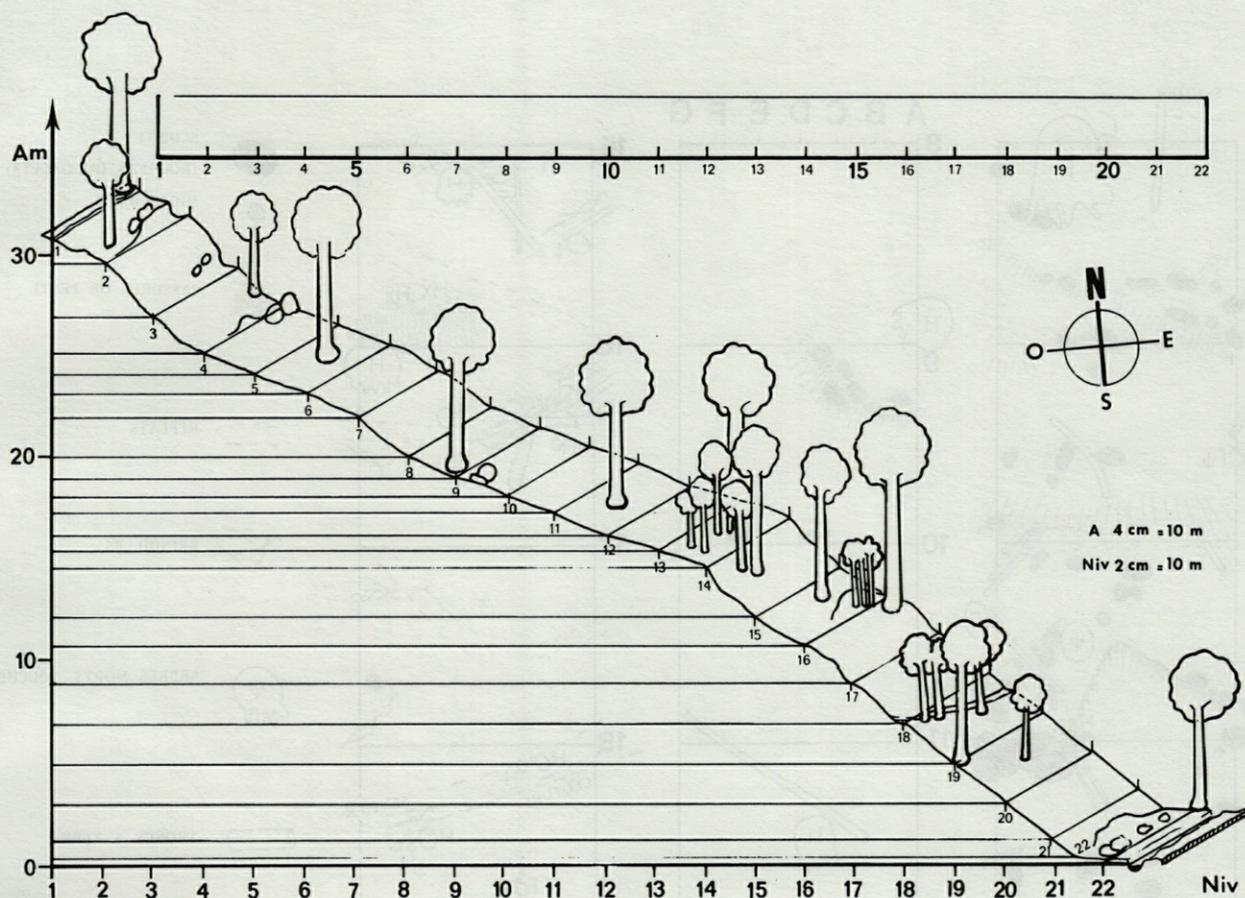


Fig. 3. - Bloc diagramme de la parcelle de la rive gauche (RG). Echelle des altitudes double de l'échelle horizontale.  
Block diagram of the left slope plot (RG). Height scale twice the horizontal scale.

Le taux de matière organique est en moyenne de 11,7% dans l'ensemble de la catena RG; il est supérieur à la moyenne vers le haut de la pente et diminue franchement à partir du niveau 15 vers la rivière (Fig. 5). Le niveau 1 est particulièrement riche en matière organique, ce qui peut être dû au passage du bétail. Le taux d'azote varie assez peu autour de la moyenne (5,6%) et diminue vers le bas de la pente. Le rapport C/N moyen atteint 11,6 ce qui traduit une bonne minéralisation de l'azote; il est de 9,9 au minimum au niveau 7 et de 16,4 au maximum (niveau 22). Le pH, peu variable oscille autour de 5,4; le bas de la pente est toutefois plus acide que le reste de la catena.

Le sol est d'autant plus riche et équilibré que la pente est faible. Entre les niveaux 9 et 14, la pente atteint 10-12°, mais elle est compensée par un ressaut situé entre les niveaux 14 et 15; de fait, la partie centrale du transect est une large cuvette inclinée (cliché 2). Dès que la pente augmente, on rencontre des rankers plus ou moins humifères (cliché 1). Les sols les plus battants et les plus érodés se rencontrent au bas du versant (niveaux 19 à 22) qui est aussi la zone la plus ventée (cliché 5). L'entraînement des fractions fines est compensé par endroit par des placages d'humus colluvial venu des

niveaux 15 à 18. Tous les sols sont peu épais (20 à 40 cm au mieux), et très caillouteux. Ce sont des sols peu lessivés (de type A sur C) du fait de la pente, à l'exception du sol alluvial hydromorphe du niveau 22.

La station de la rive droite se caractérise par des rankers peu humifères à rares poches de limons entre les blocs et les placages arénacés. L'érosion en marche d'escalier entaille surtout le bas du versant, mais le pavage est partout important (cliché 6). La teneur en éléments fins est faible (Fig. 6) et le C/N est élevé (22,7 en moyenne). Le taux de matière organique (9,5%) étant comparable à celui de la catena RG, c'est à la carence en azote (2,48%) qu'il faut imputer le déséquilibre du C/N. Le pH est légèrement plus faible que sur l'autre rive avec une moyenne de 5. Le sol est plus clair que pour l'autre station; on observe par endroit un horizon A1 très mince, plus foncé qu'un A2 brun clair à ocre.

La stabilité structurale est relativement bonne avec des valeurs supérieures à 60% d'agrégats au benzène; la structure est légèrement moins stable dans la parcelle RD (Tabl. V). La teneur en éléments fertilisants, traduite par l'acide phosphorique est correcte pour les sols évolués de la rive gauche avec un taux voisin de 0,07‰ (Tabl. V). Cette valeur est par contre moitié moindre

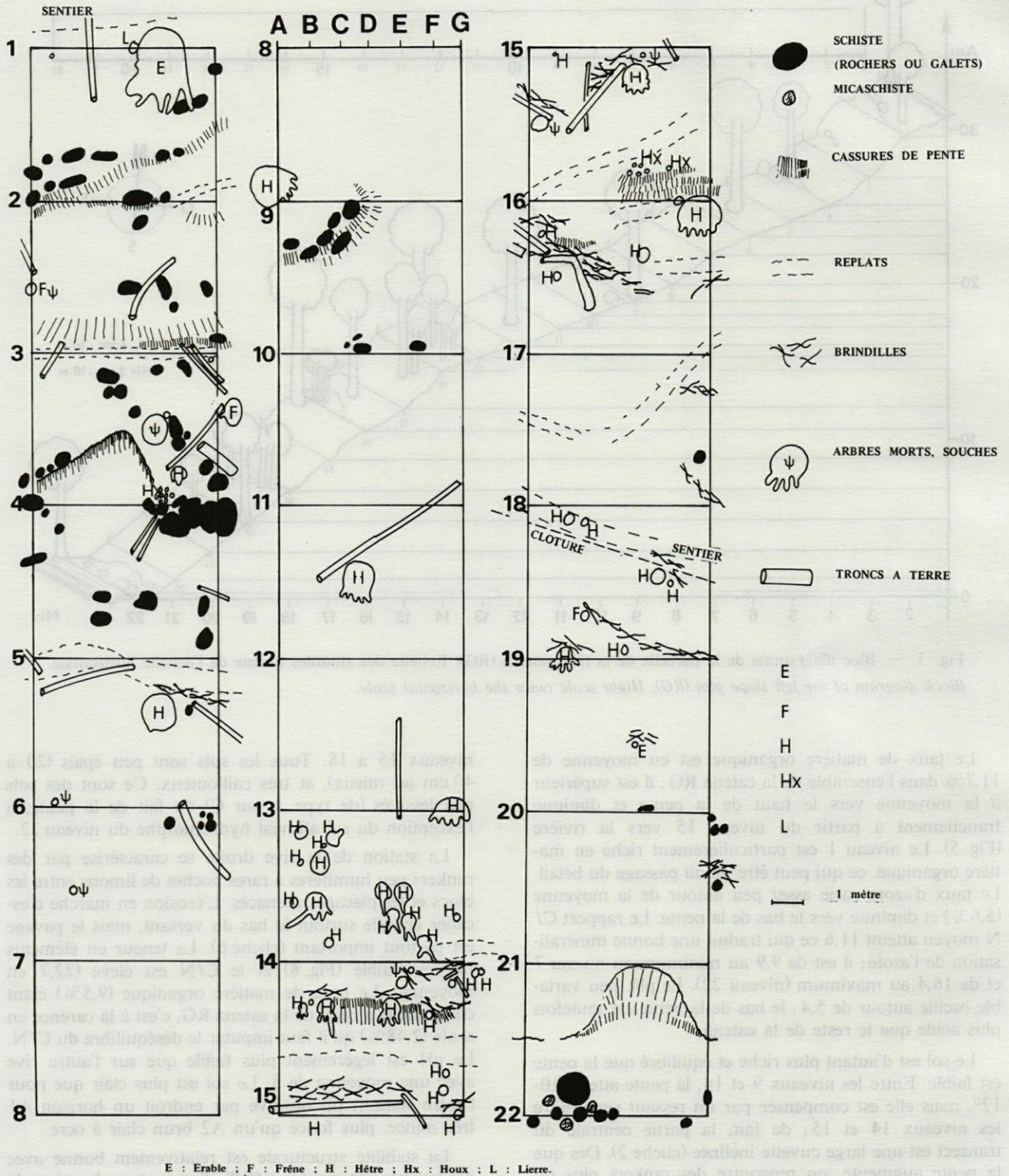
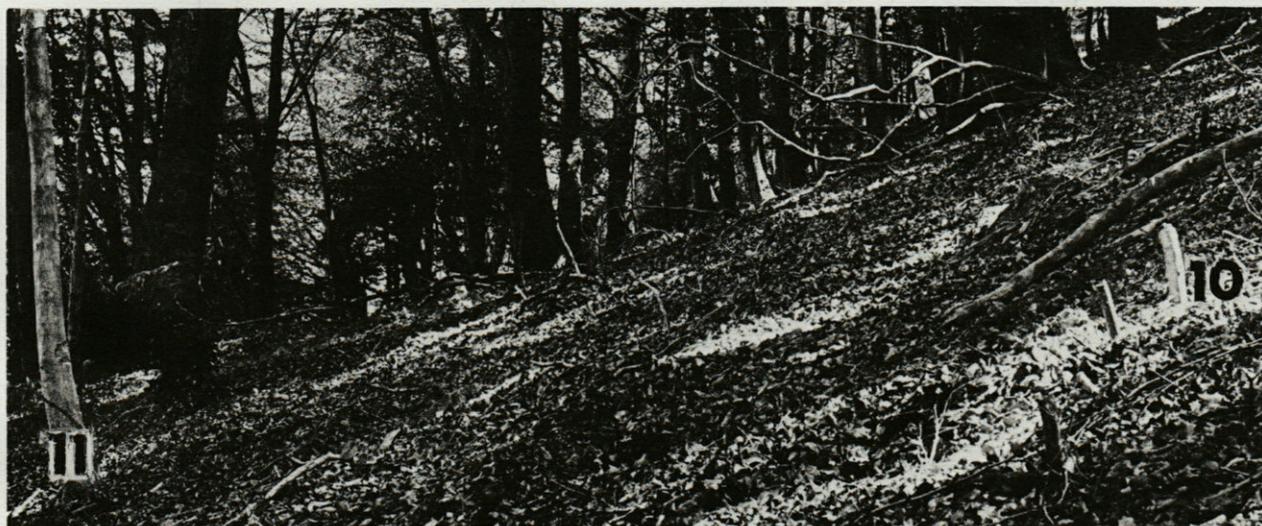


Fig. 4. - Plan de la parcelle de la rive gauche (RG).  
Map of the left slope plot (RG).



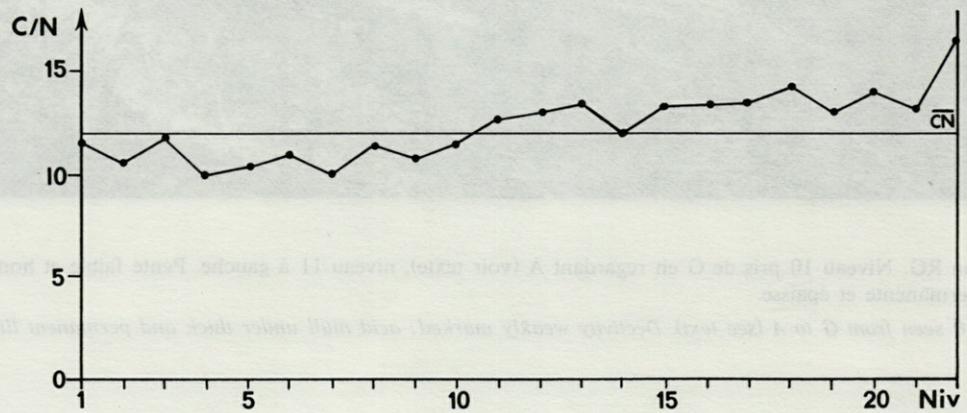
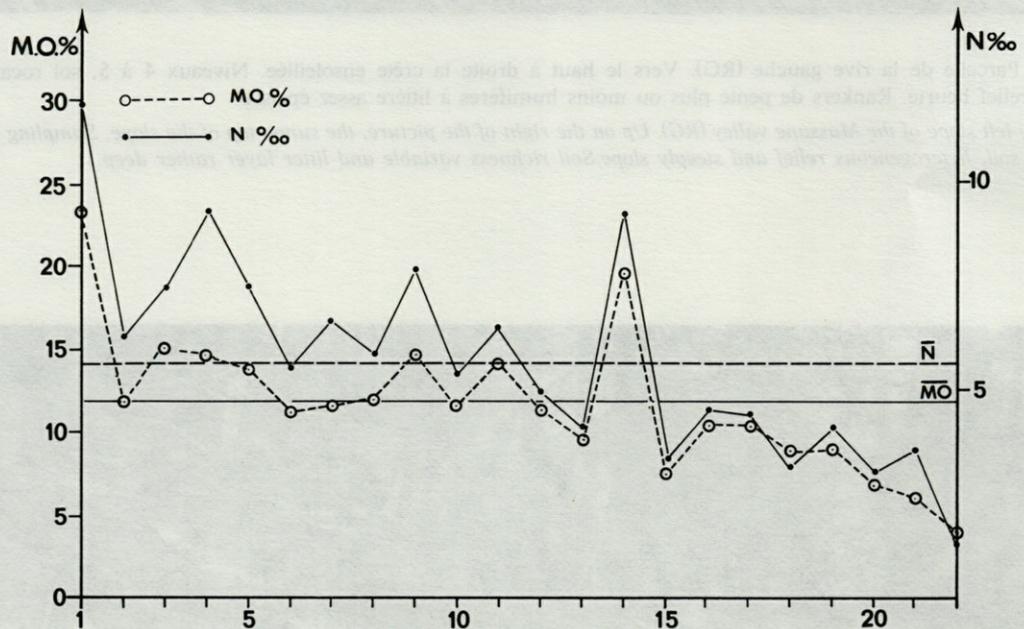
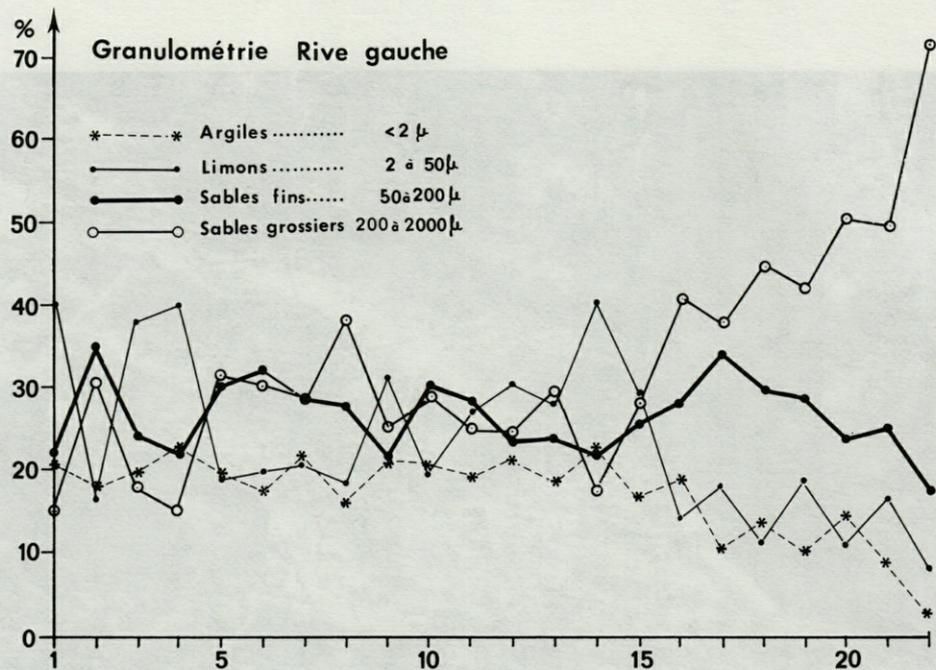
Cliché 1. - Parcelle de la rive gauche (RG). Vers le haut à droite la crête ensoleillée. Niveaux 4 à 5, sol rocailleux, pente accentuée et relief heurté. Rankers de pente plus ou moins humifères à litière assez épaisse.

*The plot of the left slope of the Massane valley (RG). Up on the right of the picture, the sunny top of the slope. Sampling levels n° 4 to 5, with rocky soil, heterogeneous relief and steeply slope. Soil richness variable and litter layer rather deep.*



Cliché 2. - Station RG. Niveau 10 pris de G en regardant A (voir texte), niveau 11 à gauche. Pente faible et homogène, mull acide sous litière permanente et épaisse.

*RG plot. Level n° 10 seen from G to A (see text). Declivity weakly marked; acid mull under thick and permanent litter layer.*



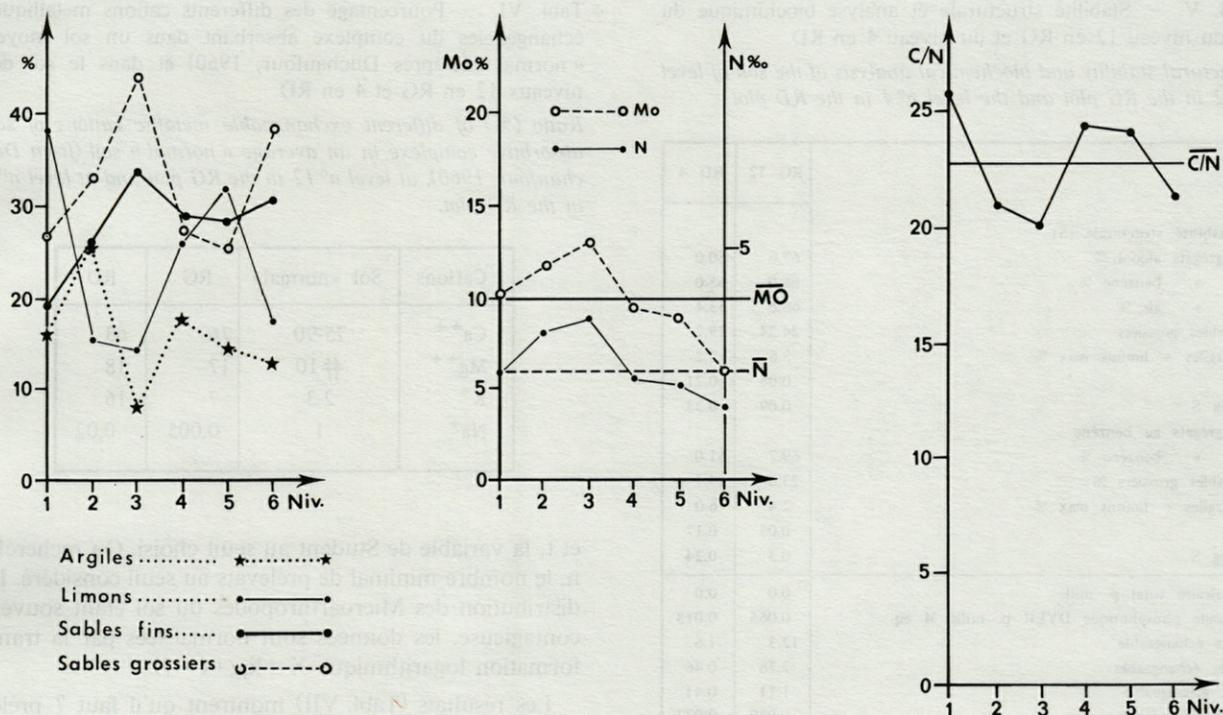


Fig. 6. - Parcelle RD - Caractéristiques pédologiques, même légende que fig. 5.  
RD plot. Pedological features. Same legend as in fig. 5.

dans l'autre station. L'ensemble des bases échangeables ( $S = Ca + Mg + K + Na$ ) atteint 16,2 m. équivalents en RG (les bons sols forestiers ont une capacité d'échange voisine de 20 m. équi.). Les sols de la station RG sont désaturés ( $S = 2,54$ ), ce qui provient du déficit en calcium échangeable dû à la roche-mère granitoïde. Le schiste est par contre plus favorable à la formation d'un mull par sa richesse en calcium. Comparée à un sol « moyen », la proportion des différents cations métal est déséquilibrée (Tabl. V et VI). Avec un rapport K/Mg de 0,9, le sol de la rive droite présente une carence en Mg; ce rapport n'est que de 0,4 sur l'autre rive. Il semble en revanche ne pas avoir de carence en calcium pour la nutrition des arbres, la balance K/Ca étant de 0,25, soit une valeur plus faible que l'unité. Ce rapport n'est que de 0,09 sur la rive gauche.

L'azote minéral total a un taux 7 fois plus élevé dans la station RG (Tabl. V); la minéralisation est extrêmement faible dans la parcelle RD et apparente son humus au type mor. Dans les 2 stations, la minéralisation de l'azote n'est pas très active car le taux d'azote ammoniacal est très bas.

Les sols de la catena de la rive gauche sont des sols bruns forestiers se dégradant en rankers plus ou moins

humifères sur les pentes. L'humus est dans le meilleur des cas un mull acide forestier proche des earth-mulls (niveaux 9 à 14, 13 excepté), à la transition plus ou moins acide, voire à amphi-mull, selon la pente.

La station de la rive droite appartient aux rankers de pente très érodée. La coloration et la structure suggèrent une dégradation de type ocre podzolique de pente sur roche cristalline. La pauvreté en matière organique fixée contribue à l'entraînement des argiles (Guillet *et al.*, 1979). Les humus, lorsqu'ils existent, appartiennent aux moders et se dégradent en moders acides et mors forestiers à *Deschampsia flexuosa* (Duchaufour, 1960).

#### 4. ÉCHANTILLONNAGE, EXTRACTION ET TRI DE FAUNE, TRAITEMENT DES DONNÉES

##### 4.1. Protocole d'échantillonnage

Le nombre de relevés étant limités par des impératifs pratiques, on se base sur un échantillonnage préliminaire pour calculer le nombre optimal de prélèvements (Athias, 1973; Elliot et Descamps, 1973; Athias-Henriot

Fig. 5. - Station RG. Valeurs de la granulométrie (%), des taux de matière organique (MO%) et d'azote (N%) et du rapport C/N le long de la catena.  $\bar{MO}$ ,  $\bar{N}$ ,  $\bar{C/N}$ : moyennes; Niv: niveaux de prélèvements.

RG plot. values of Granulometry (%), organic matter content (MO%), nitrogen content (N%) and C/N ratio along the slope.  $\bar{MO}$ ,  $\bar{N}$ ,  $\bar{C/N}$ : average values for the whole plot; Niv: sampling levels.

Tabl. V. – Stabilité structurale et analyse biochimique du sol du niveau 12 en RG et du niveau 4 en RD.

*Structural stability and biochemical analysis of the soil of level n° 12 in the RG plot and the level n° 4 in the RD plot.*

	RG 12	RD 4
Stabilité structurale (S)		
Agrégats alcool %	67.6	60.0
» benzène %	66.0	65.0
» air %	66.6	53.4
Sables grossiers	24.24	29.2
Argiles + limons max %	3.6	7.2
S	0.08	0.21
log S	0.09	0.33
Agrégats au benzène		
» benzène %	69.7	61.0
Sables grossiers %	23.6	29.1
Argiles + limons max %	2.4	6.0
S	0.05	0.17
log S	0.3	0.24
Calcaire total p. mille	0.0	0.0
Acide phosphorique DYER p. mille M eq.	0.065	0.013
Ca échangeable	12.3	1.6
Mg échangeable	2.78	0.46
K échangeable	1.11	0.41
Na échangeable	0.089	0.072
Ne échangeable ppm	3.4	20.6
N minéral soluble eau (NO <sub>3</sub> + NH <sub>4</sub> ) p. mille	0.14	0.02
N nitrique NO <sub>3</sub>	0.13	0.01
N ammoniacal NH <sub>4</sub>	0.00	0.00

et Cancela da Fonseca, 1976), par ex. avec la méthode de Healy (1962).

$$\text{Soit } T = \bar{x} \sqrt{n} / \hat{\delta}$$

avec  $\bar{x}$ , le nombre d'animaux par prélèvement,  $\hat{\delta}$ , l'écart-type



Cliché 3. – Station RG. Niveau 14, un « piège à litière » du fait de la rupture de pente aval, de la densité des arbres et des entassements de brindilles. Niveau le plus riche en faune du sol.

*RG plot. Sampling level n° 14. Litter layer very thick because of a step of the slope, the number of trees and piles of branches. The level the richest in soil fauna.*

Tabl. VI. – Pourcentage des différents cations métalliques échangeables du complexe absorbant dans un sol moyen « normal » (d'après Duchaufour, 1960) et dans le sol des niveaux 12 en RG et 4 en RD.

*Ratio (%) of different exchangeable metallic cations of soil absorptive complexe in an average « normal » soil (from Duchaufour, 1960), at level n° 12 in the RG plot and at level n° 4 in the RD plot.*

Cations	Sol «normal»	RG	RD
Ca <sup>++</sup>	75-90	76	63
Mg <sup>++</sup>	# 10	17	18
K <sup>+</sup>	2-3	7	16
Na <sup>+</sup>	1	0,005	0,02

et t, la variable de Student au seuil choisi. On recherche n, le nombre minimal de prélèvements au seuil considéré. La distribution des Microarthropodes du sol étant souvent contagieuse, les données sont normalisées par la transformation logarithmique  $X = \log(x + 1)$ .

Les résultats (Tabl. VII) montrent qu'il faut 7 prélèvements hebdomadaires au minimum pour les Uropodides. L'ensemble de la mésofaune est trié dans 3 prélèvements extraits de cette série. Dans la station RD où la faune est moins abondante, mais où la surface est moindre, les Uropodides sont extraits de 4 prélèvements hebdomadaires; le reste de la faune étant trié dans 2 relevés.

On a utilisé comme méthode complémentaire une courbe de type aire-effectifs où les aires sont portées en abscisses et les effectifs moyens par prélèvement en ordonnées (effectifs cumulés/nombre cumulé de prélèvements). On détermine graphiquement le seuil à partir duquel les

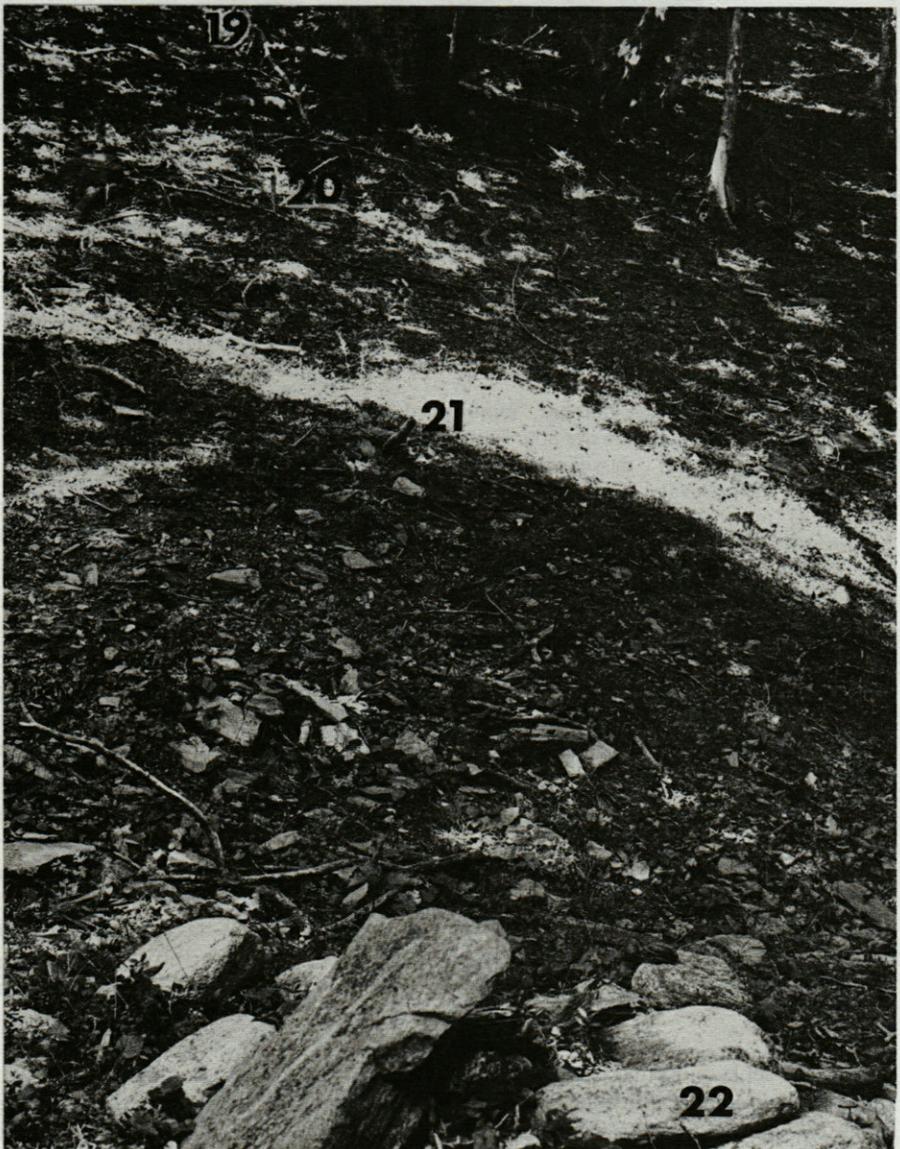
Cliché 4. – Station RG, niveau 17. Déclivité importante, litière pauvre, nombreuses brindilles sur un sol caillouteux. Rankers de transition.

*RG plot, level n° 17. Marked slope, litter poorly developed and many branches on stony soil. Transition ranker.*



Cliché 5. – Station RG, le bas du versant vu du niveau 22. Pente forte à pavage d'érosion important entre les niveaux 19 et 21. Niveau 22 sableux à blocs et galets alluviaux. Litière pratiquement absente du fait du vent qui souffle de la rivière vers le haut du versant.

*RG plot, the foot of the slope seen from level n° 22. Marked eroded slope from levels n° 19 to 21; level n° 22 sandy, with stones and pebbles from the river. Almost no litter because of the wind blowing from the river to the top of the slope.*





Cliché 6. — Parcelle de la rive droite (RD) Ranker de pente à pavage d'érosion, attaques en marches d'escalier. Remarquer les touffes éparses de *Deschampsia fluxuosa*, les brindilles à terre et l'absence de litière de feuilles.

RD plot on the right slope of the valley. Strongly eroded ranker on marked slope. Notice the scattered *Deschampsia fluxuosa*, grass clumps, branches on soil, and lack of litter layer.

Tabl. VII. — Calcul du nombre minimal de prélèvements (20 cm<sup>2</sup>) par la méthode de Healy pour le total des Acariens et pour les Uropodides.  $\bar{x}$  : moyenne arithmétique du nombre d'individus par prélèvement;  $\sigma$  : écart-type; N = nombre de prélèvements;  $\bar{G}$  : moyenne géométrique (transformation  $X = \log(x + 1)$ );  $s \log$  = écart-type des données transformées; nP : nombre minimal de prélèvements aux seuils de probabilité 0,05 et 0,01.

Minimum number of samples (20 cm<sup>2</sup>) according to the Healy's method for the Acari in total (Acariens totaux) and for the Uropodina (Uropodides).  $\bar{x}$  = arithmetic mean of individuals per sample;  $\sigma$  = standard deviation; N = number of samples;  $\bar{G}$  = geometrical mean of transformed data ( $X = \log(x + 1)$ );  $s \log$  = standard deviation of normalized data; nP : minimum sample number at the 0,05 and 0,01 t-statistics significance level.

	$\bar{x}$	$\sigma$	N	$\bar{G}$	$s \log$	nP 0,05	nP 0,01
Acariens totaux	70.4	41.4	18	1.2374	0.648135	2	3
Uropodides	3.44	3.76	18	0.35139	0.27061	7	14

moyennes se stabilisent c'est-à-dire lorsqu'un prélèvement supplémentaire n'apporte plus d'information. Cette méthode est tributaire de l'homogénéité de la distribution

spatiale des animaux. Les seuils varient de 11 prélèvements au niveau 14 et 14 aux niveaux 11 et 12 (Fig. 7).

Le minimum de 14 prélèvements nécessaires à l'analyse quantitative des Uropodides est réalisé en groupant 2 séries successives de 7 relevés hebdomadaires.

Deux espèces représentent 65 % des effectifs pour un peuplement total de 10 espèces (Athias-Binche, 1979). La courbe aire-espèce de la figure 7 indique qu'il faut explorer une surface de 280 cm<sup>2</sup> (soit 14 prélèvements de 29 cm<sup>2</sup>) à 380 cm<sup>2</sup> pour obtenir toutes les espèces. Pour augmenter la probabilité de capture des espèces rares, les prélèvements quantitatifs ont été complétés par 3 relevés semi-quantitatifs de 250 cm<sup>2</sup> en RG et 1 relevé en RD.

Les 7 coordonnées des prélèvements hebdomadaires sont tirées au hasard chaque semaine, puis 3 coordonnées sont ensuite extraites de ce lot pour le tri de la faune totale. Pour la station RD, 4 coordonnées sont tirées au hasard pour les Uropodides et 2 pour le reste des Microarthropodes. Le tirage au hasard des prélèvements quantitatifs s'effectue à part des tirages précédents pour augmenter le nombre des niveaux prospectés. En 2 ans d'études sur le terrain (juin 1975-juin 1977), 585 relevés quantitatifs et 197 prélèvements qualitatifs ont été effectués dans la parcelle RG. Pour la station RD, on compte 488 prélèvements quantitatifs et 85 relevés qualitatifs.

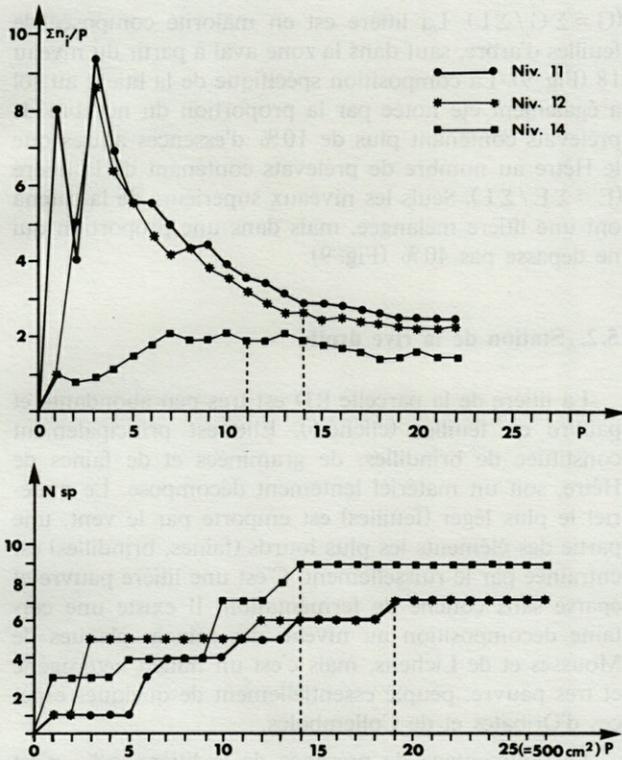


Fig. 7. — Station RG. Effectif moyen des Uropodides ( $N = \sum n_i/P$ ) par nombre de prélèvements ( $P$ ) de  $20 \text{ cm}^2$  dans le sol aux niveaux 11, 12, et 14 et courbe aire/espèces ( $N_{sp}$ ) aux mêmes niveaux.

RG plot. Average number of Uropodid mites ( $N = \sum n_i/P$ ) per  $20 \text{ cm}^2$  soil sample ( $P$ ) at the sampling levels n° 11, 12 and 14, and species : area curves ( $N_{sp}$ ) at these levels.

#### 4.2. Prélèvements de faune sur le terrain

La litière et le sol d'une même coordonnée sont traités séparément. Les prélèvements de sols s'effectuent au moyen d'une sonde cylindrique d'acier épais de  $20 \text{ cm}^2$  de section pour  $2 \text{ cm}$  de hauteur. La minceur du sol et sa nature caillouteuse endommageraient rapidement une sonde de tôle du type Vannier et Alpern (1968). Pour éviter les tassements, on a utilisé une sonde de  $80 \text{ cm}^2$  pour les prélèvements de litière. Les prélèvements qualitatifs sont effectués au moyen d'une petite pelle sur une surface d'environ  $250 \text{ cm}^2$ . Comme précédemment, la couche de litière est d'abord prélevée, puis le sol est découpé sur une profondeur de  $2 \text{ cm}$ .

#### 4.3. Extraction de la faune

Dès le retour au laboratoire, les prélèvements sont placés dans une batterie d'extracteurs de type Berlese-Tullgren à entonnoir de cuivre. L'intensité de la lumière et de la chaleur est réglée par un rhéostat. Les températures varient de  $22^\circ\text{C}$  en début d'extraction à  $50^\circ\text{C}$  au 7<sup>e</sup> et dernier jour d'extraction.

Plusieurs observations montrent que les Gamasides, et donc les Uropodides, fuient la lumière et que les

extracteurs à lumière se révèlent pour ce groupe plus efficace que les appareils sans lumière (appareils à air conditionné par ex.). Plusieurs auteurs ont fait les mêmes constatations (Edwards & Fletcher, 1971). Lazebikan *et al.* (1978) estiment que les Uropodides, *Olodiscus minimus* en particulier, sont mieux extraits lorsque la température et l'humidité varient lentement, comme c'est le cas des appareils utilisés lors du présent travail.

La faune est recueillie dans de l'alcool à 75%. La litière des prélèvements est conservée et séchée à  $70^\circ$  pendant 24 h, puis pesée. La nature de la litière est ensuite notée : composition et nature, essence dominante, présence d'une couche de fermentation.

#### 4.4. Tri et comptage de la faune

Les grands groupes de Microarthropodes sont identifiés et comptés sous la loupe binoculaire, puis conservés en alcool à 75%.

Les adultes d'Uropodides peuvent être déterminés sous la loupe binoculaire, mais une grande partie d'entre eux a été examinée et mesurée au microscope. Les femelles gravides sont recensées et leurs œufs mesurés lorsque cela est possible.

Les immatures doivent généralement être identifiés sous le microscope. A la suite des études démographiques chez *Allodinychus flagelliger* (Athias-Binche, 1978/79), tous les juvéniles ont été mesurés afin de préciser les périodes principales de mue.

Les individus examinés au microscope sont éclaircis en acide lactique comme pour les observations morphologiques (Athias-Binche, sous presse), mais il ne faut pas conserver les immatures plus de 5 à 6 jours en acide lactique afin d'éviter des gonflements préjudiciables à la validité des mesures.

#### 4.5. Traitement mathématique des données

Pour alléger les calculs, les résultats des prélèvements quantitatifs sont exprimés en nombre d'individus/ $100 \text{ cm}^2$ . Lorsque les calculs portent sur des proportions, on utilise le total des données prélèvements quantitatifs + qualitatifs pour améliorer l'information.

Les calculs classiques (statistiques paramétriques, coefficients écologiques courants, indice de diversité) ont été effectués au moyen d'un calculateur programmable TI 59. Les données dont l'analyse nécessite l'usage d'un ordinateur ont été traitées par le Centre de Calcul Inter-universitaire de l'Université de Montpellier (C.I.T.I.M.).

### 5. CARACTÈRES ET QUANTITÉS DE LITIÈRE

On a vu ci-dessus qu'à la Massane, les quantités de litière au sol dépendent de la topographie et surtout du vent. La station de la rive droite est pratiquement paral-

lèle au vent qui descend des crêtes orientales vers la rivière, ce qui explique sa pauvreté en litière (cliché 6). La parcelle de la rive gauche est aussi parallèle au vent, mais il remonte alors de la rivière vers les crêtes en amont de la catena. Les ruptures de pente du niveau 13 et 15 constituent des obstacles qui brisent le courant éolien (cliché 3), les zones amont de la parcelle sont ainsi relativement protégées et la litière reste sur place dans les zones les moins déclives.

### 5.1. Parcelle de la rive gauche

La persistance de la litière au sol est exprimée par le rapport des prélèvements contenant de la litière aux prélèvements totaux ( $q\% = \sum q_i/N$ ). Ce rapport  $q\%$  varie de 80 à 100% au centre de la catena (Fig. 8 A) et diminue rapidement dans les zones déclives surtout au bas du versant.

La persistance à 100% de la litière au sol ne rend pas compte des qualités et des quantités de celle-ci. Les quantités sont exprimées par la moyenne des poids secs de litière récoltée dans chaque prélèvement quantitatif ( $L = \sum L_i/N$ ) à chaque niveau. Les quantités de litière sont maximales entre les niveaux 9 et 14 (Fig. 8, cliché 3); elles sont très faibles dans la zone aval très exposée au vent (niveaux 19 à 21). Le niveau 1, bien que situé en haut de versant et de pente nulle, est pauvre en litière à cause du passage du bétail dont le piétinement écarte la litière au sol.

J'ai recherché un indice qui synthétise quantité et persistance de litière. Après divers essais, c'est finalement le simple produit quantités de litière par persistance ( $R = L \times q\%/100$ ) qui se révèle le plus fidèle, les valeurs obtenues étant proportionnelles à la fois à  $L$  et  $q\%$ . La courbe obtenue est très dissymétrique (Fig. 8 B), le bas de la catena étant beaucoup plus pauvre que les zones amont de pente comparable. L'allure de la courbe est voisine de celle des quantités car le rapport  $R$  corrige les indices  $q\%$  élevés aux niveaux où les quantités de litière sont en fait très faibles (par ex. niveaux 1 à 3, 17, 18 et 22).

Notons également la présence d'une couche de fermentation, ou de fragmentation, qui est l'un des facteurs importants de la présence des Uropodides (Athias-Binche, 1977). Pour la Massane, on rend compte de la fréquence de cet horizon par la proportion des nombres de prélèvements présentant une couche de fermentation au nombre total de prélèvements ( $CF = \sum CF_i/N$ ). On observe une dissymétrie marquée (Fig. 9) entre le haut et le bas du versant; la couche de fragmentation disparaît totalement vers le bas de la pente; sa présence est par contre quasi-permanente entre les niveaux 9 et 15. L'ensemble des résultats soulignent la différence des caractères de la litière entre les zones déclives supérieures, peu soumises au vent, et les zones aval très ventées.

La composition de la litière a été évaluée par le nombre de prélèvements contenant plus de 80% d'éléments autres que les feuilles (graminées, bractées, faines, brindilles) au nombre de prélèvements contenant de la litière

( $G = \sum G_i/\sum L$ ). La litière est en majorité composée de feuilles d'arbre, sauf dans la zone aval à partir du niveau 18 (Fig. 9). La composition spécifique de la litière au sol a également été notée par la proportion du nombre de prélèvements contenant plus de 10% d'essences autres que le Hêtre au nombre de prélèvements contenant de la litière ( $E = \sum E_i/\sum L$ ). Seuls les niveaux supérieurs de la catena ont une litière mélangée, mais dans une proportion qui ne dépasse pas 40% (Fig. 9).

### 5.2. Station de la rive droite

La litière de la parcelle RD est très peu abondante et pauvre en feuilles (cliché 6). Elle est principalement constituée de brindilles, de graminées et de faines de Hêtre, soit un matériel lentement décomposé. Le matériel le plus léger (feuilles) est emporté par le vent, une partie des éléments les plus lourds (faines, brindilles) est entraînée par le ruissellement. C'est une litière pauvre et éparse sans couche de fermentation. Il existe une certaine décomposition au niveau des minces plaques de Mousses et de Lichens, mais c'est un milieu hétérogène et très pauvre, peuplé essentiellement de quelques espèces d'Oribates et de Collembolés.

Le pourcentage de présence de la litière,  $q\%$ , n'est que 9% en moyenne contre 63% pour l'ensemble de la catena de la rive gauche (Fig. 8A). Les quantités de litières sont extrêmement faibles avec  $68 \text{ g/m}^2$  pour l'ensemble de la parcelle. Le rapport  $R$  est très bas (0,078), il varie peu d'un niveau à l'autre (Fig. 8B). Par l'ensemble de ses caractères, la parcelle RD se rapproche des niveaux les plus pauvres de la catena RG (niveaux 19-21).

### 5.3. Discussion

La présence et l'abondance de la litière, principale source d'énergie du sous-système sol, ont une importance trophique évidente, même pour les organismes qui ne la consomment pas directement. L'existence d'une couche de fragmentation, la strate la plus riche en organismes, est aussi essentielle à l'activité biologique du sol. Outre son importance biologique, la litière joue un rôle physique qui est essentiel à la conservation des sols. Une litière épaisse protège efficacement les horizons superficiels du sol et ses microstructures du battement des pluies. Sur les pentes, les entassements de feuilles et de brindilles brisent les flux de ruissellement transportant surtout des fractions fines, éléments les plus importants de la fertilité des sols. La couverture de litière favorise en outre la stabilité hydrique du substrat en limitant l'évaporation, mais aussi en ralentissant les pertes en limons et argiles, la litière contribue à conserver au sol un potentiel capillaire élevé. Un sol riche en éléments fins retient plus énergiquement l'eau qu'un substrat sableux (Vannier, 1970). A quantité d'eau égale, le sol plus limoneux de la parcelle de la rive gauche sera biologiquement plus humide que le ranker de la rive droite.

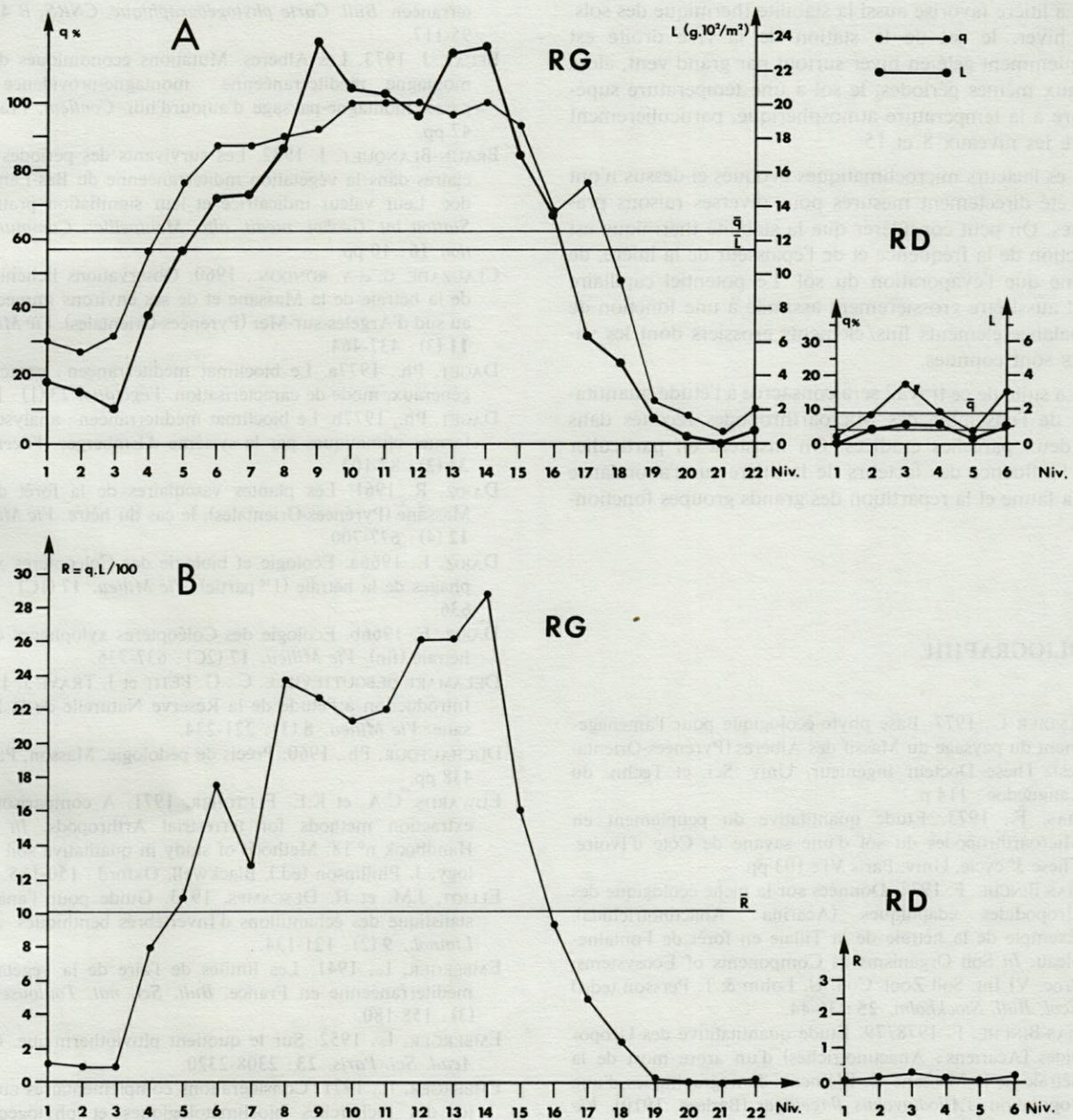
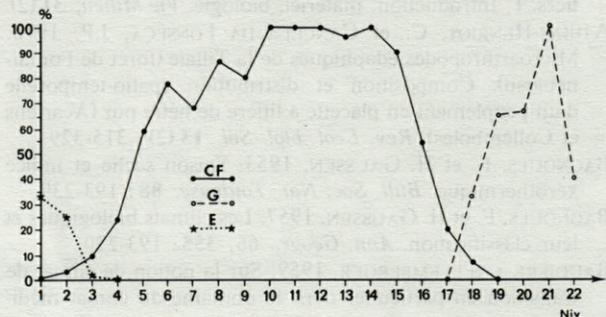


Fig. 8. - A, pourcentage moyen de présence de litière dans les prélèvements (q%) le long de la catena RG ( $\bar{q}$  : 62,7%, la moyenne de la catena), quantités de litière L ( $\bar{L}$  = 1155 g/m<sup>2</sup>) et mêmes variables pour RD. B, indice R moyen à chaque niveau en RG ( $\bar{R}$  = 9,97) et en RD. Niv. : Niveaux de prélèvement.

A, mean percentage of litter occurrence in samples (q%) along the RG slope (with  $\bar{q}$  = 62,7%, the average of the whole plot), litter quantity (L) ( $\bar{L}$  = 1155 g/m<sup>2</sup>) and same data in the RD plot. B, average R index value at each sampled level in RG plot ( $\bar{R}$  = 9,97) and same data for RD plot. Niv. : n° of sampled levels.

Fig. 9. - Pourcentage de présence d'une couche de fermentation (CF), pourcentage de prélèvements comportant plus de 10% d'essences autres que le hêtre (E) et pourcentage de prélèvements contenant plus de 80% d'éléments autres que les feuilles (G).

Percentage of occurrence of fermentation layer in the litter (Cf), percentage of samples containing more than 10% of species different from beech (E), and percentage of samples with more than 80% of litter components other than leaves (G).



La litière favorise aussi la stabilité thermique des sols. En hiver, le sol de la station de la rive droite est fréquemment gelé en hiver surtout par grand vent, alors qu'aux mêmes périodes, le sol a une température supérieure à la température atmosphérique, particulièrement entre les niveaux 8 et 15.

Les facteurs microclimatiques évoqués ci-dessus n'ont pas été directement mesurés pour diverses raisons pratiques. On peut considérer que la stabilité thermique est fonction de la fréquence et de l'épaisseur de la litière, de même que l'évaporation du sol. Le potentiel capillaire peut aussi être grossièrement assimilé à une fonction de la balance éléments fins/éléments grossiers dont les valeurs sont connues.

La suite de ce travail sera consacrée à l'étude quantitative de l'ensemble des Microarthropodes récoltés dans les deux parcelles étudiées. On insistera en particulier sur l'influence des facteurs de la litière sur l'abondance de la faune et la répartition des grands groupes fonctionnels.

## BIBLIOGRAPHIE

- AMANDIER L., 1977. Base phyto-écologique pour l'aménagement du paysage du Massif des Albères (Pyrénées-Orientales). Thèse Docteur ingénieur, Univ. Sci. et Techn. du Languedoc : 114 p.
- ATHIAS, F., 1973. Étude quantitative du peuplement en Microarthropodes du sol d'une savane de Côte d'Ivoire. Thèse 3<sup>e</sup> cycle, Univ. Paris VI : 103 pp.
- ATHIAS-BINCHE, F. 1977. Données sur la niche écologique des Uropodides édaphiques (Acarina : Anactinotrichida). Exemple de la hêtraie de la Tillaie en forêt de Fontainebleau. In *Soil Organisms as Components of Ecosystems*. Proc. VI Int. Soil Zool. Coll. U. Lohm & T. Persson (eds.) *Ecol. Bull. Stockholm*, **25** : 36-44.
- ATHIAS-BINCHE, F. 1978/79. Étude quantitative des Uropodides (Acarins : Anactinotriches) d'un arbre mort de la hêtraie de la Massane. 2. Éléments démographiques d'une Population d'*Allodinychus flagelliger* (Berlese, 1910). *Vie Milieu*, **28/29** (1 C) : 35-60.
- ATHIAS-BINCHE, F. 1979 - Effects of some soil features on an Uropodine mites community in the Massane forest (Pyrénées-Orientales, France). In *Recent Advances in Acarology*. J.G. Rodriguez (ed.), Academic Press N.Y. **1** : 567-473.
- ATHIAS-BINCHE, F. 1981. Écologie des Uropodides édaphiques (Arachnides : Parasitifformes) de trois écosystèmes forestiers. I. Introduction, matériel, biologie. *Vie Milieu*, **31** (2).
- ATHIAS-HENRIOT, C. et CANCELA DA FONSECA, J.P. 1976. Microarthropodes édaphiques de la Tillaie (forêt de Fontainebleau). Composition et distribution spatio-temporelle d'un peuplement en placette à litière de hêtre pur (Acarins et Collembolés). *Rev. Ecol. biol. Sol*, **13** (2) : 315-329.
- BAGNOULS, F. et H. GAUSSEN, 1953. Saison sèche et indice xérothermique. *Bull. Soc. Nat. Toulouse*, **88** : 193-239.
- BAGNOULS, F. et H. GAUSSEN, 1957. Les climats biologiques et leur classification. *Ann. Géogr.*, **66**, **355** : 193-220.
- BAUDIERE A. et L. EMBERGER, 1959. Sur la notion de climat de transition en particulier dans le domaine du climat méditerranéen. *Bull. Carte phytogéographique, CNRS, B 4 (2) : 95-117.*
- BECAT, J. 1973. Les Albères. Mutations économiques d'une montagne méditerranéenne : montagne-providence du passé, montagne-paysage d'aujourd'hui. *Conflent, Prades* : 47 pp.
- BRAUN-BLANQUET, J. 1932. Les survivants des périodes glaciaires dans la végétation méditerranéenne du Bas-Languedoc. Leur valeur indicatrice et leur signification pratique. *Station int. Géobot. médit. alp., Montpellier. Communication* **16** : 10 pp.
- CLAUZADE, G. et Y. RONDON., 1960. Observations lichéniques de la hêtraie de la Massane et de ses environs immédiats, au sud d'Argelès-sur-Mer (Pyrénées-Orientales). *Vie Milieu*, **11** (3) : 437-464.
- DAGET, Ph., 1977a. Le bioclimat méditerranéen : caractères généraux, mode de caractérisation. *Vegetatio*, **23** (1) : 1-20.
- DAGET, Ph., 1977b. Le bioclimat méditerranéen : analyse des formes climatiques par le système d'Emberger. *Vegetatio*, **34** (2) : 87-103.
- DAJOZ, R. 1961. Les plantes vasculaires de la forêt de la Massane (Pyrénées-Orientales), le cas du hêtre. *Vie Milieu*, **12** (4) : 677-700.
- DAJOZ, E. 1966a. Écologie et biologie des Coléoptères xylophages de la hêtraie (1<sup>re</sup> partie). *Vie Milieu*, **17** (1C) : 525-636.
- DAJOZ, E. 1966b. Écologie des Coléoptères xylophages de la hêtraie (fin). *Vie Milieu*, **17** (2C) : 637-736.
- DELAMARE DEBOUTTEVILLE, C., G. PETIT et J. TRAVE J. 1977. Introduction à l'étude de la Réserve Naturelle de la Massane. *Vie Milieu*, **8** (3) : 221-234.
- DUCHAUFOUR, Ph., 1960. Précis de pédologie, Masson, Paris : 438 pp.
- EDWARDS, C.A. et K.E. FLETCHER, 1971. A comparison of extraction methods for terrestrial Arthropods. In *IBP Handbook n° 18. Methods of study in quative soil ecology*. J. Phillipson (ed.), Blackwell, Oxford : 150-185.
- ELLIOT, J.M. et H. DESCAMPS, 1973. Guide pour l'analyse statistique des échantillons d'Invertébrés benthiques. *Ann. Limnol.*, **9** (2) : 121-134.
- EMBERGER, L., 1941. Les limites de l'aire de la végétation méditerranéenne en France. *Bull. Sci. nat. Toulouse*, **78** (3) : 158-180.
- EMBERGER, L., 1952. Sur le quotient pluviothermique. *C.R. Acad. Sci. Paris*, **23** : 2308-2320.
- EMBERGER, L., 1971. Considérations complémentaires au sujet des recherches bioclimatologiques et phytogéographiques-écologiques (pp. 291-301). In *Travaux de botanique et d'écologie*. Masson, Paris, 520 pp.
- GAUSSEN, H., 1921. Les forêts de la moitié orientale des Pyrénées. *Assoc. fr. avanc. sci., Congr. Rouen* : 553-558.
- GAUSSEN, H., 1926. Végétation de la moitié orientale des Pyrénées. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, **55** : 1-552.
- GAUSSEN, H., 1962. La flore de la Massane. *Vie Milieu*, **13** (2) : 392-394.
- GIACOBBE, A., 1959. Nouvelles recherches écologiques sur l'aridité dans les pays de la Méditerranée occidentale. *Nat. Monsp.*, **11** : 7-28.
- GODRON, M., DAGET, P., EMBERGER, L., LONG, G., LE FLOCH, E., POISSONNET, J., SAUVAGE, C. et WAQUANT, J.P., 1968. Code pour le relevé méthodique de la végétation et du milieu. CNRS, Paris : 169 pp.
- GUILLET, B., VEDY, J.C., ROUILLE, J. et SOUCHIER, B., 1969. Migration de particules argileuses dans les milieux de géochimie organique très acides : exemple de podzols sur colluvions de grès vosgien. *Sci. Géol. Strasbourg*, **53** : 13-18.

- HEALY, M.J.R., 1962. Some basic statistical techniques in soil zoology. In : Murphy, P.W. (ed.) *Progress in Soil Zoology*, London : Butterworths : 3-9.
- IABLOKOFF, A. Kh., (1954). Les faunes relictées de la Massane dans la biogéographie des glaciations quaternaires. *Vie Milieu*, 5 (1) : 1-13.
- JACQUEMART, S. et Y. COINEAU, 1962. Mission S. JACQUEMART dans les Pyrénées-Orientales (2<sup>e</sup> note). Les Trichoptères Hydroptilides des Albères. *Bull. Inst. Roy. Sci. nat. Belg.*, 38 (24) : 1-81.
- KÖPPEN, 1918. Une nouvelle classification générale des climats. *Rev. Gen. Sc.*, 30 : 550-554.
- LAZEBIKAN, B.A., W. BELFIED et N.H.E. GIBSON, 1978. Comparison of relative efficiency of methods for the extraction of soil microarthropods. *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, 15 (1) : 39-66.
- MARTONNE, E. de, 1927. *Traité de géographie physique. I. Notions générales. Hydrographie.* A. Colin, Paris : 496 pp.
- PUIG, J.-N. 1981. La répartition de la végétation dans la Réserve Naturelle de la Massane. In 106<sup>e</sup> Congr. Soc. Sav. Perp. Sci., 2 : 149-158.
- PUIG, J.-N., et NOVOA, C., 1978. Carte de la végétation de la réserve naturelle de la Massane. 1/5000<sup>e</sup>. Inst. Carte International Tapis Végétal Toulouse. Ministère Culture et Environnement.
- THIEBAUT, B. 1979. Étude écologique de la hêtraie de l'arc montagneux nord-méditerranéen de la vallée du Rhône à celle de l'Ebre. Thèse d'État, U.S.T.L. Montpellier, 3 vol. : 267 pp.
- TRAVE, J., 1963. Écologie et biologie des Oribates (Acariens) saxicoles et arboricoles. *Vie Milieu*, suppl. 14 : 267 pp.
- TREWARTHA, C., 1954. *An introduction to climate.* McGraw-Hill, N.Y. : 102 pp.
- TURC, L., 1961. Nouvelle formule pour le calcul du bilan de l'eau en fonction des valeurs moyennes des précipitations et de la température. *C.R. Acad. Sci., Paris* : 633-635.
- VANNIER, G. 1970. Réactions des Microarthropodes aux variations de l'état hydrique du sol. Techniques relatives à l'extraction des Arthropodes du sol. C.N.R.S., Paris : 320 pp.
- VANNIER, G. et ALPERN, I. 1968. Techniques de prélèvement pour l'étude des distributions horizontales et verticales des microarthropodes du sol. *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, 5 (2) : 225-235.



# *CIONA EDWARDSI* (ROULE, 1886) ESPÈCE LITTORALE DE MÉDITERRANÉE DISTINCTE DE *CIONA INTESTINALIS* LINNÉ, 1767

Marco COPELLO <sup>(1)</sup>, Louis DEVOS <sup>(2)</sup> et Françoise LAFARGUE <sup>(3)</sup>

(1) Università Degli Studi di Padova,  
Stazione Idrobiologia di Chioggia,

30015 Chioggia (Venezia), Via Canali 3, Italia

(2) Laboratoire de Biologie animale et Cellulaire  
Université libre de Bruxelles,

50 av. F.D. Roosevelt, 1050 Bruxelles, Belgique

(3) Laboratoire Arago, Université Pierre et Marie Curie  
66650 Banyuls-sur-Mer, France.

*CIONA*  
SYSTEMATIQUE  
ÉVOLUTION

RÉSUMÉ. — L'Ascidie Phlébobranche *Ciona edwardsi* (Roule, 1886) espèce voisine mais distincte de *C. intestinalis* Linné, 1767, a été récoltée dans la région de Banyuls-sur-Mer. Une description morphologique détaillée est donnée ainsi que quelques éléments concernant sa répartition et son écologie. La discussion systématique présente quelques informations sur l'évolution des Ascidies Aplousobranches (Didemnidae, Polycitoridae).

*CIONA*  
SYSTEMATIC  
EVOLUTION

ABSTRACT. — *Ciona edwardsi* (Roule, 1886) a Phlebobranchiate ascidian species similar but distinct from *C. intestinalis* Linné, 1767 has been collected in the region of Banyuls-sur-Mer. A detailed morphological description is given in addition to its distribution and ecology. The discussion dealing with systematics presents some new information about the evolution of Aplousobranchiate ascidians (Didemnidae, Polycitoridae).

## INTRODUCTION

Il existe dans la faune ascidiologique française des espèces encore mal définies. Parmi les Phlébobranches, tel est le cas de *Ciona edwardsi* (Roule, 1886) que nous avons cherché à étudier de manière approfondie dans le but de mieux la situer au plan faunistique et phylogénétique.

## SYNONYMIE

Roule, L., 1884, p. 240 : *Pleurociona edwardsi*  
pars Lahille, F., 1890 p. 271  
pars Harant H. et P. Vernières, 1933, p. 52  
pars Salfi M., 1932 p. 320.  
Fiala-Medioni, A., 1974, p. 200.

Cette espèce a, en effet, été mise à tort en synonymie avec *C. intestinalis*.

## MATÉRIEL EXAMINÉ ET MÉTHODE

- une dizaine d'exemplaires fixés ;
- un exemplaire vivant élevé au laboratoire ;
- *in situ* : une trentaine d'exemplaires.
- Anesthésie : Menthol + MS 222 ; — fixation : Formol 7% eau mer, neutralisé ; Bouin Salé ; — pour l'examen au M.E.B. : préfixation Glutaraldéhyde 2% tampon phosphate, 0,2 M pH 7,5 (60 minutes) surfixation acide osmique (2%), séchage au point critique (CO<sub>2</sub>), métallisation à l'or. Observation à l'aide d'un microscope à balayage ISI DS 130.

## DESCRIPTION

**Habitus** : Corps cylindrique de grande taille dépassant 20 cm en extension, de couleur générale jaune soufre. L'Ascidie est fixée sur une grande longueur de la

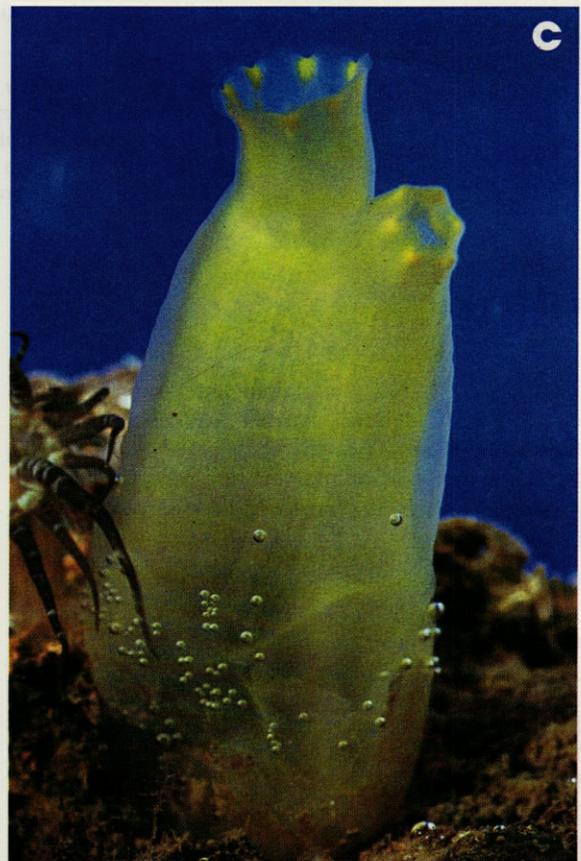
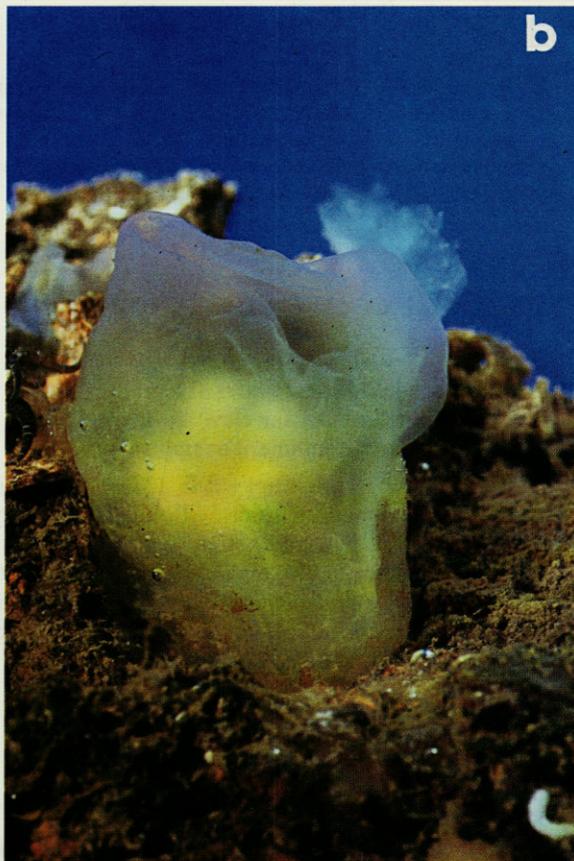


Fig. 1. — *Ciona edwardsi* (Roule) a, en fissure *in situ*, siphons seuls visibles; en aquarium : b, individu contracté; c, le même en extension. Photos J. Lecomte, C.N.R.S., Lab. Arago.

*Ciona edwardsi* (Roule) a, animal in situ in its clefts, only the siphons are visible; in the aquarium : b, contracted animal; c, the same individual extended.

tunique et donc difficile à obtenir intacte. La couleur semble être un caractère constant. La tunique comprend 2 parties :

- une partie latéro-basale épaisse, munie parfois de villosités, qui recouvre les 3/4 de la hauteur de l'animal :

- une partie apicale fine, recouvrant la partie supérieure de la branchie à partir du niveau de l'anus jusqu'aux siphons.

On n'observe pas de transformations graduelles entre ces deux parties.

La zone de fixation intéresse la partie latéro-basale de la tunique ou seulement latérale (dans ce dernier cas cf. Roule 1886, p. 243-244). Contrairement à *Ciona intestinalis*, la tunique de *C. edwardsi* ne porte pas d'épibiontes. Ce caractère est lié à la grande mobilité de la tunique apicale. Lorsque l'animal est inquiet, il se rétracte profondément dans la partie latéro-basale, laissant une sorte de cylindre vide à la partie supérieure (Fig. 1b).

Le siphon buccal se caractérise par la forme dentée des lobes (Fig. 1a). Le nombre de lobes est de 8-10. Le siphon cloacal a 6-8 lobes. Il y a une accumulation de pigment jaune à la jointure des lobes.

Les tentacules buccaux sont simples, leur nombre n'a pu être compté avec précision.

Le manteau porte 6 bandes musculaires longitudinales de chaque côté. Chaque bande comprend un nombre variable de fibres musculaires très étroitement accolées et placées en plusieurs couches superposées, plus serrées que chez *C. intestinalis*, et, des fibres transversales beaucoup plus développées que chez cette dernière. Lorsque l'animal est contracté, les bandes deviennent jointives. La bande L 3 définie par Millar (1953) chez *C. intestinalis*, est chez *C. edwardsi*, divisée toujours à la base (et non à une hauteur variable). Selon nous, il y a 6 bandes.

Le corps de *C. edwardsi* est cylindrique. L'ensemble du tube digestif est situé à la base de la branchie. L'anse intestinale décrit une simple courbure (Fig. 2 b). Ces caractères sont liés au degré d'extension de l'animal, c'est-à-dire à la réussite de l'anesthésie. Ainsi chez *Ciona intestinalis* l'usage de menthol et de MS 222 pendant 48 heures sur une population de 140 individus, a permis d'obtenir des spécimens en état d'extension parfaite (Fig. 3 a et b). Chez les individus incomplètement anesthésiés (4 à 6 heures) le tube digestif remonte le long de la branchie et décrit une deuxième courbure (Fig. 2 a). Cette dernière est plus ou moins marquée selon les échantillons (Plough 1978, Pl. 1, p. 23).

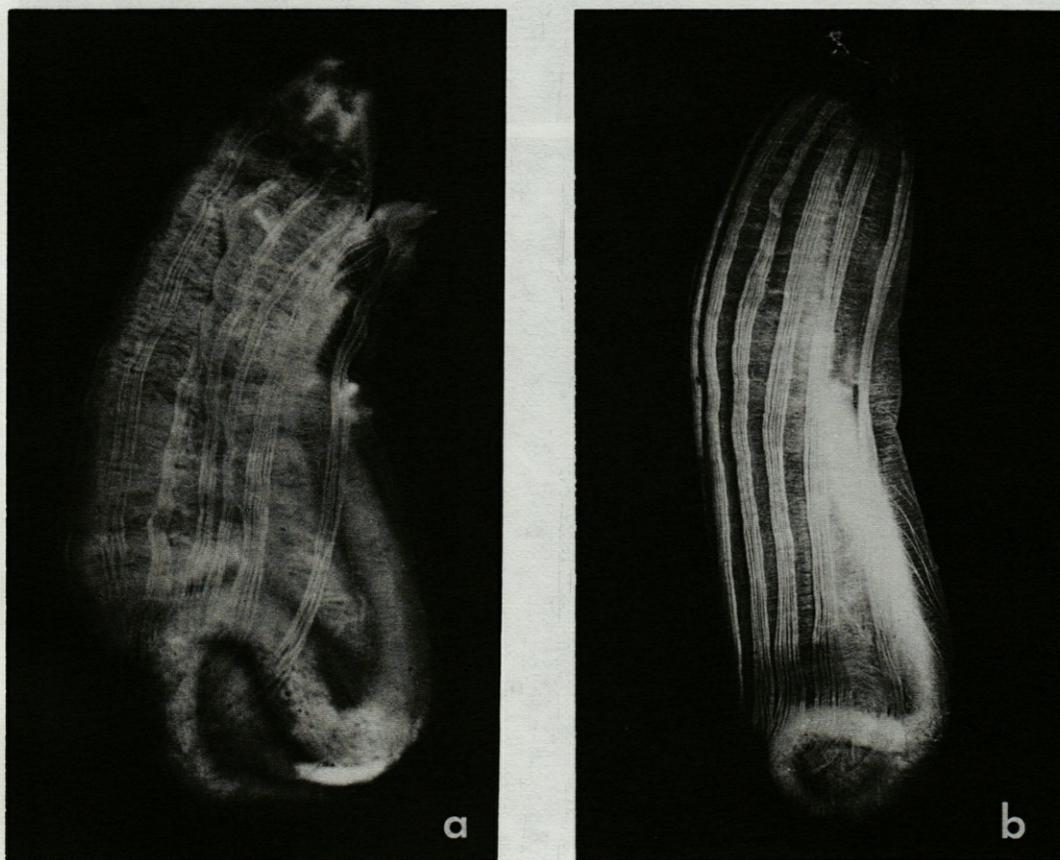


Fig. 2. — Animal fixé, tunique enlevée : a, *C. intestinalis* Linné ; b, *C. edwardsi* (Roule). Photos J. Lecomte, C.N.R.S., Lab. Arago.

Fixed specimen, tunic removed : a, *C. intestinalis* Linné ; b, *C. Edwardsi* (Roule).

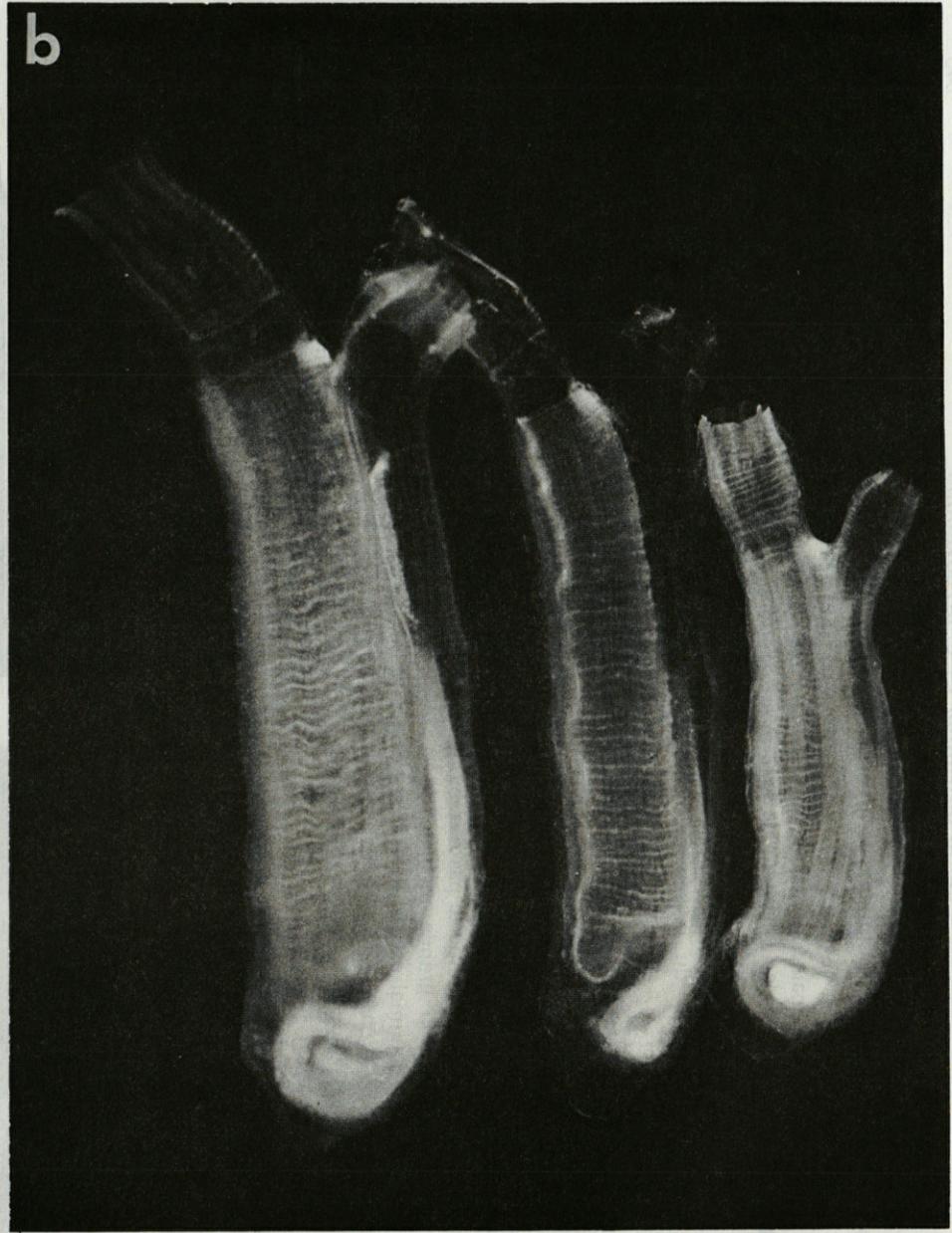


Fig. 3. — *C. intestinalis* Linné : animaux fixés après 48 heures d'anesthésie, tunique enlevée : a et b. Taille : 3,8; 4,8; 3,4; 3,2; 2,2 cm.  
Photos J. Lecomte, C.N.R.S., Lab. Arago.

*C. intertinalis* Linné : Specimens fixed under anaesthesia during 48 h., tunic removed : a and b. Size : 3,8; 4,8; 3,4; 3,2; 2,2 cm.

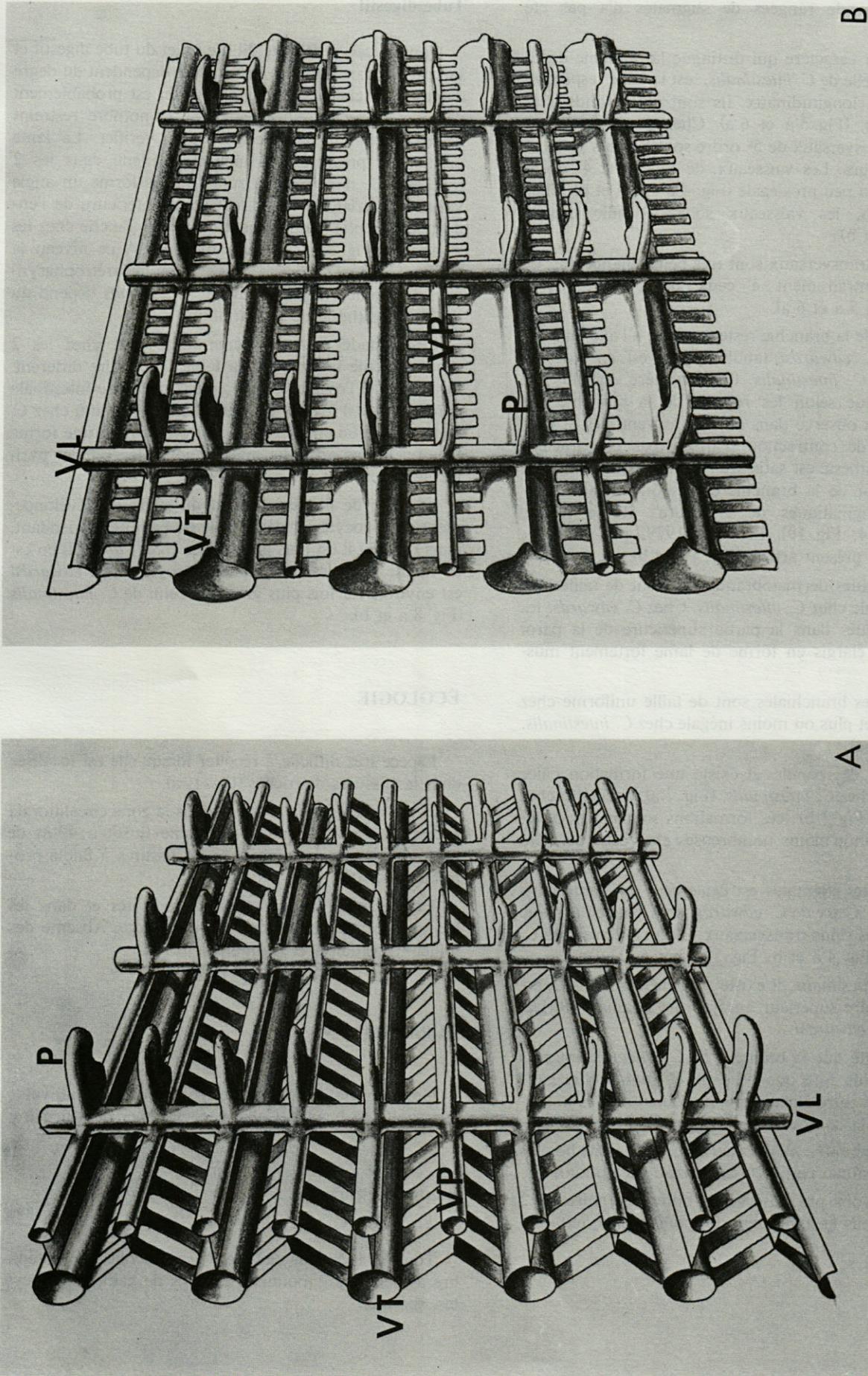


Fig. 4. - Schéma de la structure branchiale : a, *C. intestinalis* Linné, b, *C. edwardsi* (Roule); V.L. : vaisseaux longitudinaux. V.T. : vaisseaux transversaux. V.P. : vaisseaux parasigmatiques. P : papilles.

Diagram of the branchial structure : a, *C. intestinalis* Linné, b, *C. edwardsi* (Roule), V.L. : Longitudinal vessel, V.T. : Transversal vessel; V.P. b, Parasigmatic vessel. P. : papilla.

Le nombre de rangées de stigmates n'a pas été compté.

Le premier caractère qui distingue la branchie de *C. edwardsi* de celle de *C. intestinalis*, est la taille respective des vaisseaux longitudinaux. Ils sont plus grands chez *C. intestinalis*, (Fig. 5 a et 6 a). Chez *C. edwardsi* les vaisseaux transversaux de 5<sup>e</sup> ordre sont les plus petits et parastigmatiques. Les vaisseaux, de 1, 2, 3 et 4<sup>e</sup> ordre sont de taille à peu près égale (Fig. 4 b et 5 a et b). Chez *C. intestinalis*, les vaisseaux sont de taille inégale (Fig. 4a, 6 a et b).

Les sinus transversaux sont très peu saillants chez *C. edwardsi* contrairement à ceux de *C. intestinalis*, (Fig. 4 a et b; 5 a et 6 a).

La trame de la branchie reste parallèle à l'axe longitudinal chez *C. edwardsi* tandis qu'elle est en « accordéon » chez *C. intestinalis*. (Ce caractère est plus ou moins accentué selon les régions de la branchie. Le maximum est observé dans les parties ventrales et dorsales. L'état de contraction n'affecte pas ce caractère lorsque l'anesthésie est satisfaisante). Les points saillants vers l'intérieur de la branchie correspondent aux vaisseaux parastigmatiques de 5<sup>e</sup> ordre: Roule (1886, p. 242, Pl. 14, Fig. 19), Brunetti (1979, pl. IV, Fig. A; Pl. V, Fig. C), présent article (Fig. 4 a et b).

Les trabécules dermatobranchiaux sont de taille sensiblement égale chez *C. intestinalis*. Chez *C. edwardsi* les trabécules situés dans la partie supérieure de la paroi dorsale sont élargis en forme de lame fortement musclée.

Les papilles branchiales sont de taille uniforme chez *C. edwardsi* et plus ou moins inégale chez *C. intestinalis*, (Fig. 5 a et 6 a).

A la base des papilles il existe une formation ciliée triangulaire chez *C. intestinalis*, (Fig. 7 a), circulaire chez *C. edwardsi* (Fig. 7 b); ces formations sont moins développées et plutôt moins nombreuses chez cette dernière espèce.

La taille des stigmates est également différente dans les 2 espèces. Ceux de *C. edwardsi* sont plus courts que la hauteur des sinus transversaux. C'est l'inverse chez *C. intestinalis*, (Fig. 4 a et b; Fig. 5 a; Fig. 6 a).

Chez *C. intestinalis*, il existe souvent des sinus transversaux d'ordre supérieur au 5<sup>e</sup> ordre (Damas, 1901) et non chez *C. edwardsi*.

Il en résulte que la branchie de *C. edwardsi* est plus délicate et plus fine que celle de *C. intestinalis*; cette finesse de structure alliée à une musculature plus importante facilite la contractilité de l'animal.

L'organe vibratile n'a pu être observé dans de bonnes conditions (animal contracté au niveau du siphon).

Nous n'avons pas observé de différence entre les 2 espèces, hormis la dimension du ganglion nerveux.

### Tube digestif

Comme cela a déjà été dit : le trajet du tube digestif et sa position par rapport à la branchie dépendent du degré d'anesthésie chez *C. intestinalis*. Il en est probablement de même chez *C. edwardsi*, mais le nombre restreint d'échantillons n'a pas permis de le vérifier. La lame péritonéale présente une inclinaison nette dans les 2 espèces. Elle n'est pas horizontale mais forme un angle variable inférieur à 60°. L'extrémité inférieure de l'endostyle se replie ventralement et vers la gauche chez les 2 espèces (Fig. 3 b : individu médian). A ce niveau la lame péritonéale s'insère dans le raphée rétropharyngien. Le point d'insertion chez *C. intestinalis* dépend du degré d'anesthésie de l'échantillon.

Les gonades ont la même disposition chez les 2 espèces. Seule la forme et la taille de l'ovaire diffèrent. La forme de l'ovaire est liée à celle de l'anse intestinale dans laquelle il loge. Il est plus allongé et pointu chez *C. intestinalis*, que chez *C. edwardsi* où il prend une forme plus ou moins arrondie mais toujours légèrement pyriforme (Fig. 2 a et b).

La taille de l'ovaire dépend du stade de développement des ovocytes et de la taille de l'adulte. Cependant, dans l'absolu il est plus grand chez *C. edwardsi*. Il en est de même pour les ovocytes. L'ovocyte de *C. edwardsi* est environ 1,5 fois plus gros que celui de *C. intestinalis* (Fig. 8 a et b).

### ÉCOLOGIE

Espèce très difficile à récolter lorsqu'elle est localisée dans les fissures de roches (Fig. 1, a).

Typique des fonds rocheux dans la zone circalittorale accessible au scaphandre autonome (jusqu'à 40 m de profondeur) elle remonte dans les fissures à faible profondeur < 10 m.

Espèce sciaphile, dans les microcavités et dans les grottes. Caractéristique des eaux du large. Absente des milieux portuaires et lagunaires.

### RÉPARTITION

Golfe de Marseille (localité-type), région de Banyuls/mer, golfe de Naples, Calabre, Sicile, mer de Marmara.

### REPRODUCTION

Tous les individus de *C. edwardsi* récoltés en septembre avaient des gonoductes remplis de gamètes (ovocytes, sperme).

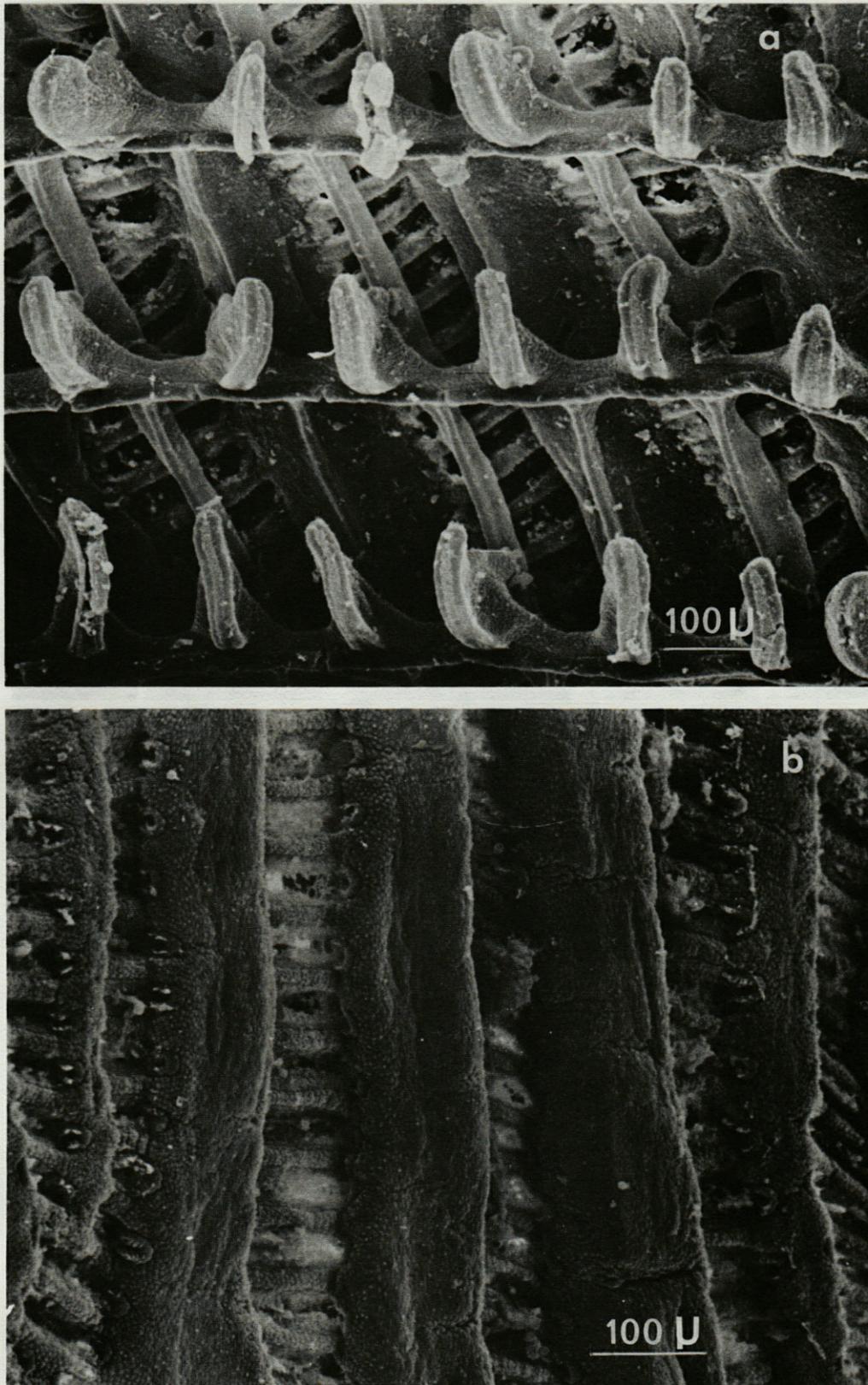


Fig. 5. - *C. edwardsi* (Roule), branchie vue au Microscope Electronique à Balayage : a, face interne; b, face externe.  
*C. edwardsi* (Roule). Scanning electron microscopic view of a gill : a, internal face; b, external face.

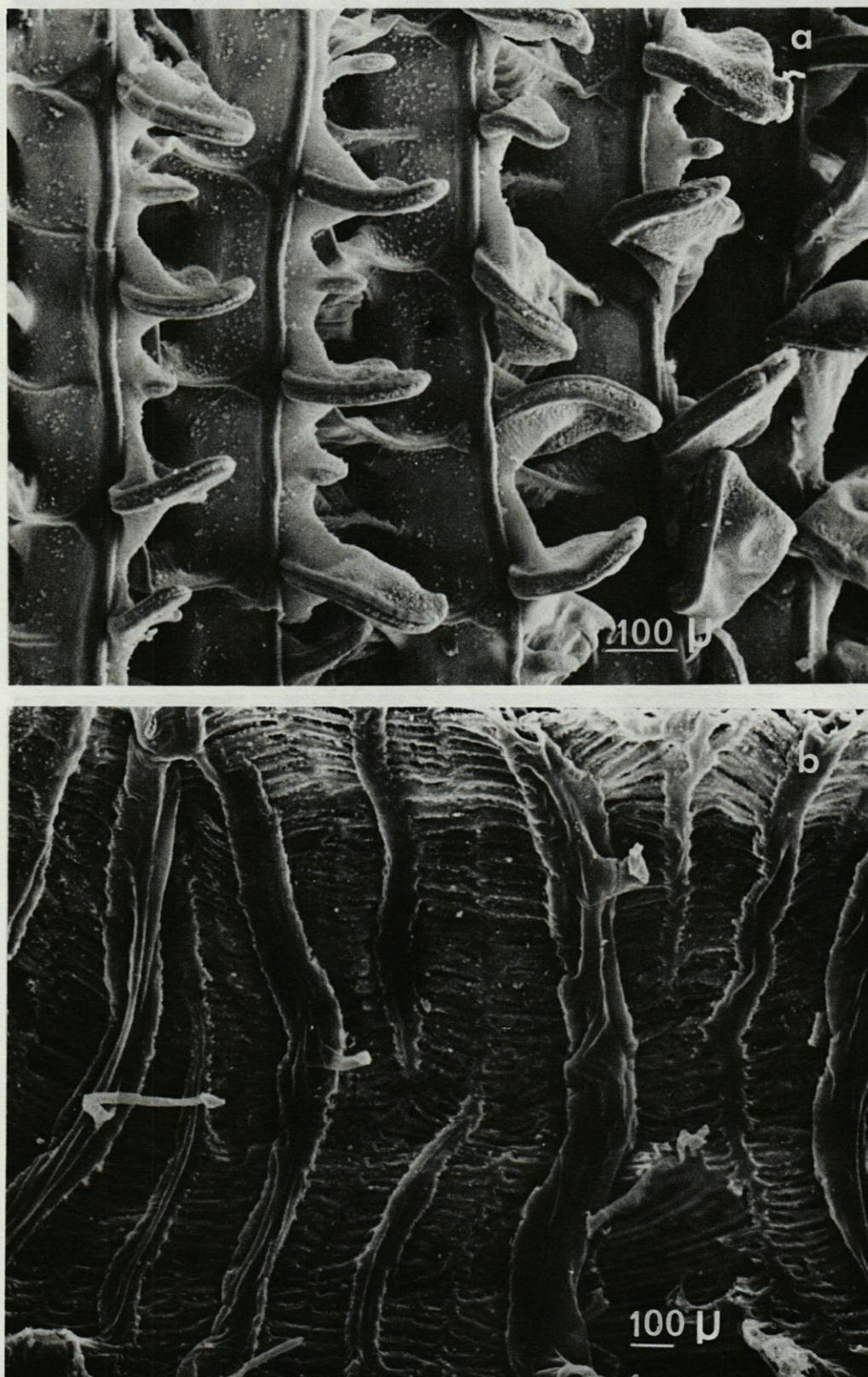


Fig. 6. — *C. intestinalis* Linné, branchie vue au Microscope Electronique à Balayage : a, face interne; b, face externe.  
*C. intestinalis* Linné. Scanning electron microscopic view of a gill : a, internal face; b, external face.

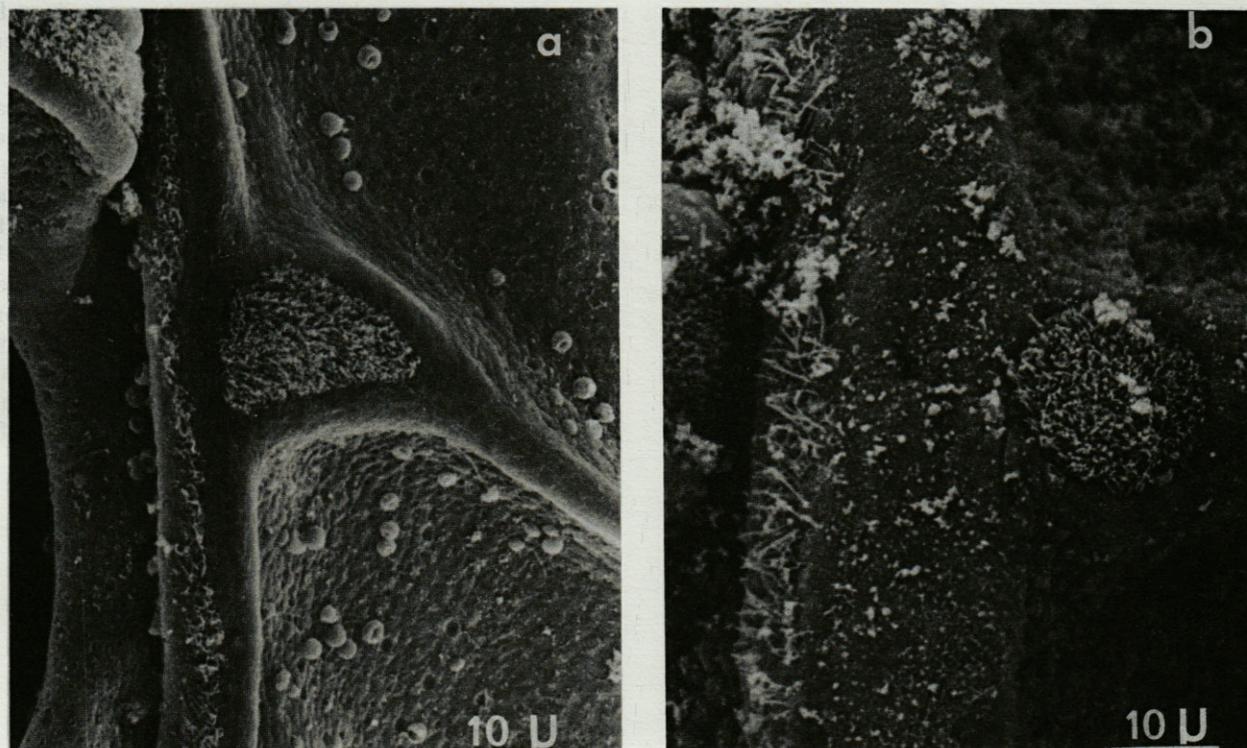


Fig. 7. - Détail des touffes ciliées situées à la base des papilles branchiales (M.E.B.) : a, *C. intestinalis* Linné; b, *C. edwardsi* (Roule).

Detail of tuft of cilia at the base of the branchial papilla (S.M.E.) : a, *Ciona intestinalis* Linné; b, *C. edwardsi* (Roule).

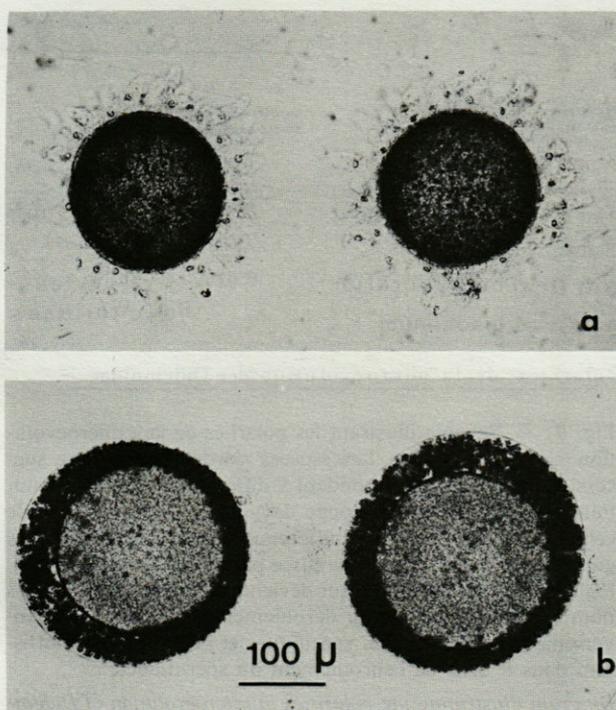


Fig. 8. - Ovocytes : a, *C. intestinalis* Linné; b, *C. edwardsi* (Roule). Photos J. Lecomte, C.N.R.S., Lab. Arago.

Oocytes : a, *Ciona intestinalis* Linné; b, *C. edwardsi* (Roule).

## ÉTHOLOGIE

Les 2 espèces ont un comportement différent. Elle ne réagissent pas également aux stimuli tactiles. La contraction chez *C. edwardsi* est plus violente et plus durable que chez *C. intestinalis*, comme cela a déjà été signalé il se produit une véritable rétraction à l'intérieur de la tunique latéro-basale qui peut durer jusqu'à une dizaine de minutes et même davantage. L'extension se produit par à-coups. L'ouverture des siphons précède la remontée de l'animal qui est lente et graduelle. La sensibilité semble supérieure à celle de *C. intestinalis*, (observée *in situ* en plongée). Les 2 espèces réagissent différemment également à l'anesthésie. Nous n'avons pas encore réussi à obtenir *C. edwardsi* en état d'extension parfaite (les siphons restent contractés).

## REMARQUE

Une interprétation des différences de comportement en fonction des différences de structure peut être envisagée. Chez *C. edwardsi*, la finesse de la tunique apicale et de la branchie, combinée à l'épaisseur de la couche musculaire du derme et même de la musculature bran-

chiale, favorise la contraction. Le caractère sciaphile de *C. edwardsi* et sa plus grande sensibilité paraissent être une adaptation liée à une prédation plus importante. En effet, jusqu'ici les exemplaires observés *in situ* sont pratiquement inaccessibles à la récolte (cavité très profonde et étroite).

## DISCUSSION

Les différences spécifiques sont indéniables entre les deux espèces de *Ciona*; Roule les avait pour la plupart décelées. Cependant, nous ne sommes pas d'accord sur la position de la lame péritonéale observée par Roule. Selon nous, cette divergence d'opinion provient de la blessure présentée par le spécimen de Roule (1886, hernie de la partie inférieure Pl. 14, Fig. 15).

Les différences de structure entre *C. intestinalis*, et *C. edwardsi* n'ont pas, à notre sens, une valeur générique mais seulement spécifique (Monniot et Monniot, 1972).

Par contre Lahille (1890), Harant et Vernières (1933) et Salfi (1932) ont placé, à tort, en synonymie les deux espèces. Selon nous, ils n'ont jamais eu l'occasion d'étudier directement *C. edwardsi*. Leurs observations coïncident seulement avec *C. intestinalis*, (en ce qui concerne par ex. le mode de fixation de la tunique). D'une manière générale, la description de *C. intestinalis*, faite par de nombreux auteurs (Trausted 1883, Millar 1953, 1966, Roule 1884, Van Name 1945) passe sous silence le trajet du tube digestif, sans doute en raison des difficultés de son observation sur des individus en extension complète.

*Ciona savignyi* Herdman, 1882, originaire du Japon rappelle par certains caractères *C. edwardsi*, mais sa description est trop insuffisante pour permettre actuellement la mise en synonymie de l'espèce de Roule avec celle de Herdman.

L'espèce japonaise *Ciona robusta* Hoshino et Tokioka, 1967 a fait, par contre, l'objet d'une étude très détaillée. Elle diffère de *C. edwardsi* en particulier par l'habitus caractérisé par la présence de protubérances au voisinage des siphons.

Par ailleurs, *C. intestinalis*, *F. longissima* et *f. gelatinosa* originaires de l'Arctique (Arnback-Christie-Linde et Brien, 1932) pourvues d'un post-abdomen ne peuvent être rapprochées de *C. edwardsi*. Une révision des *Cionidae* apparaît souhaitable.

## Quelques considérations phylogénétiques

Il est hors de question de spéculer sur les grandes lignes de l'évolution des Ascidiées que nous ignorons totalement en l'absence de fossiles comme le souligne Tokioka (1971). Il s'agit simplement de résumer quelques éléments indéniables concernant les transformations présentées par ces deux espèces de *Ciona* qui

peuvent être rapprochées de celles observées dans la lignée évolutive des Didemnidae (Lafargue et Laubier, 1980).

Chez les Didemnidae les côtes de France, la classification selon le déroulement graduel du spermiducte met en évidence un faisceau de tendances qui évoluent en corrélation, dont les plus importantes sont l'augmentation de taille du zoïde (essentiellement de la branchie), le raccourcissement du tube digestif par disparition de la deuxième courbure, et, la séparation plus marquée des espèces qui traduit une expansion accélérée des transformations. Inversement, le classement des espèces selon l'enroulement graduel du spermiducte conduit à un amortissement accéléré des transformations (avec diminution de taille du zoïde et allongement du tube digestif).

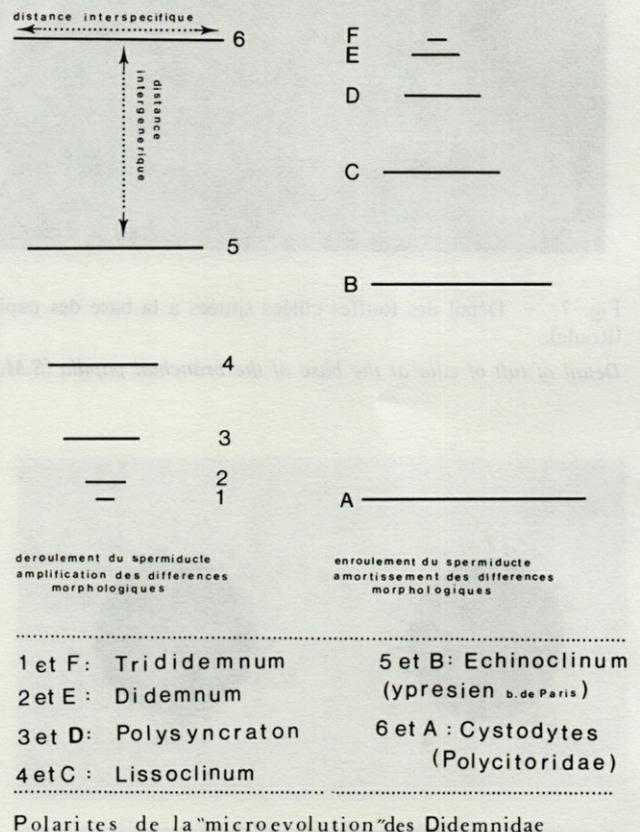


Fig. 9. — Schéma illustrant les polarités de la « microévolution » des Didemnidae. Les espèces s'ordonnent en une succession de genres correspondant à différents niveaux d'évolution. Chaque niveau développe davantage les acquisitions de celui qui, l'a précédé. La différence (ou distance) entre les genres et les espèces est concrétisée par les caractères morphologiques de détermination qui deviennent plus marqués et plus nombreux dans le sens du déroulement du spermiducte. Inversement, les différences spécifiques et génériques s'amortissent dans le sens de l'enroulement du spermiducte.

Diagram illustrating the polarities in microevolution of Didemnidae. The line of evolution of Didemnidae consists of a succession of genera corresponding to different levels of evolution. The distance between genera and species corresponds to the differences of both qualitative and quantitative criteria.

Le sens de la direction évolutive de cette lignée est inconnu en l'absence de documents paléontologiques. En effet, le rapprochement qui peut être fait, actuellement, entre les spicules de *Micrascidites irregularis* Buge et Monniot, 1972 (Jurassique, Toarcien, Deux-Sèvres) avec le genre actuel *Trididemnum*, et, entre ceux de *Cystodytes (?) brachiatus* Buge et Monniot, 1972 (Éocène, Ypésien, Aisne) avec l'espèce tropicale actuelle *Echinoclinum philippinense* Tokioka, 1967, n'est pas significatif car la famille des Didemnidae est certainement beaucoup plus ancienne. La question qui se pose donc actuellement est de savoir si l'extrémité de la lignée groupant les espèces à spermiducte fortement spiralé du genre *Trididemnum* est la plus proche de la souche ou la plus éloignée. Les deux possibilités ont été figurées schématiquement dans le tableau ci-joint (Fig. 9) qu'il faut lire de bas en haut. Ce tableau illustre également l'augmentation rapide de la discontinuité observée dans cette série au fur et à mesure du déroulement du spermiducte. Les auteurs anciens distinguaient deux familles, celle des Didemnidae groupant les espèces à spermiducte spiralé et celle des Diplosomidae groupant les espèces à spermiducte droit. Il est actuellement possible de « raccorder » le genre *Cystodytes* (Polytoridae) au genre *Echinoclinum* (Didemnidae) situé à l'extrémité de la lignée groupant les espèces à spermiducte droit (*Lissoclinum*). En effet les spicules de *E. philippinense* ont une forme plane rappelant celle en disque des *Cystodytes*. La formation des spicules et leur migration dans la tunique est comparable dans les deux familles bien que la localisation soit différente : ectoderme abdominal chez les Polycitoridae (Lambert, 1979), ectoderme thoracique chez les Didemnidae (Kniprath et Lafargue, 1980).

Chez *Ciona edwardsi* nous observons par rapport à *Ciona intestinalis* une augmentation de taille. Il est probable que les espèces de *Ciona* de grande taille, seront plus faciles à identifier que celles de petite taille. Vraisemblablement, *C. intestinalis*, espèce cosmopolite et ubiquiste, renferme plusieurs espèces très voisines qui sont encore confondues.

## CONCLUSION

*Ciona edwardsi* (Roule, 1886) est une espèce distincte de *Ciona intestinalis* Linné, 1767, avec laquelle elle a été souvent confondue à tort. Les Cionidae sont encore mal connues. Leur révision devrait permettre de mettre en évidence une lignée évolutive qu'il serait intéressant de comparer à celle des Didemnidae car les Cionidae sont généralement considérées comme des formes archaïques.

## BIBLIOGRAPHIE

- ARNBACK-CHRISTIE-LINDE, A. et P. BRIEN, 1932. Remarques au sujet du postabdomen des Cionidae. *Annals Soc. r. zool. Belg.*, **53** : 41-53.
- BUGE, E. et F. MONNIOT, 1972. Nouveaux spicules d'Ascidies de l'Ypésien du bassin de Paris et du Toarcien des Deux-Sèvres. *Geobios*, **5** (1) : 83-90.
- DAMAS, D., 1901. Étude du sac branchial chez *Ciona intestinalis* (L.). *Archs. Biol. Paris*, **17** : 1-32.
- FIALA-MEDIONI, A., 1974. Ascidies du benthos rocheux de Banuyls-sur-mer. Inventaire faunistique et notes écologiques. *Vie Milieu*, **24** (1 B) : 193-207.
- HARANT, H. et P. VERNIERES, 1933. Tuniciers. *Faune Fr.*, **27** (1) : 1-93.
- HOSHINO, Z. et T. TOKIOKA, 1967. An unusually robust *Ciona* from the Northeastern coast of Honsyu Island, Japan. *Publ. Seto mar. Biol. Lab.*, **15** (4) : 275-290.
- KNIPRATH, E. et F. LAFARGUE, 1980. Spicule formation in Didemnidae (Compound ascidians). In : The mechanism of biomineralisation in animals and plants. *Proc. Of the 3rd. intern. Biomineralisation symp.* (1977) Masae Omori and Norimitsu Watabe Ed. Tokai Univ. press : 31-36.
- LAFARGUE, F. et L. LAUBIER, 1980. Lignée évolutive chez les Didemnidae des côtes de France. Valeur systématique des spicules. *Annls. Inst. océanogr., Monaco*, **56** (1) : 21-44.
- LAHILLE, F., 1890. Recherches sur les Tuniciers des côtes de France. Toulouse, 1-330.
- LAMBERT, G. 1979. Early post-metamorphic growth, budding and spicule formation in the compound ascidian *Cystodytes lobatus*. *Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole*, **157** : 464-477.
- MILLAR, R.H., 1953. *Ciona*. (Monogr.). The University Press of Liverpool, 1-122.
- MILLAR, R.H. 1966. Tunicata, Ascidiacea. In : Marine invertebrate of Scandinavia, **1** : 1-123.
- MONNIOT, C. et F. MONNIOT, 1972. Clé mondiale des genres d'Ascidies *Archs. Zool. exp. gén.*, **113** : 311-367.
- PLOUGH, H.H., 1978. Sea squirt of the atlantic continental shelf from Maine to Texas. The Johns Hopkins Univ. press, Baltimore, Maryland, 1-118.
- ROULE L., 1884. Recherches sur les ascidies simples des côtes de Provence. Phallusiadées. *Thèse sc. Univ. Paris* : 1-270.
- ROULE L., 1886. Révision des espèces de Phallusiadées des côtes de Provence, *Recueil Zoologique Suisse*, **3** : 209-259.
- SALFI M., 1932. Gli ascidiacei del golfo di Napoli. *Pubbl. Staz. zool Napoli*, **11** : 293-360.
- TOKIOKA, T., 1967. Pacific Tunicata of the United States National Museum. Smithsonian Press Washington, D.C. **251** : 1-247.
- TOKIOKA, T., 1971. Phylogenetic speculations of the Tunicata. *Publ. Seto mar. Biol. Lab.*, **19** (1) : 43-63.
- TRAUSTEDT, M.P.A., 1883. Die einfachen Ascidien (Ascidiae simplices) des Golfes von Neapel. *Mitt. zool. Stn. Neapel*, **4** : 448-488.
- VAN NAME W.G., 1965. The north and south American ascidians *Bull. Mus. Nat. Hist.* **84** : 1-476.



# MORPHOLOGIE DE L'OEUF ET MODE DE PONTE CHEZ *PTEROCTOPUS TETRACIRRHUS* (MOLLUSCA, CEPHALOPODA)

Sigurd v. BOLETZKY

C.N.R.S. - Laboratoire Arago  
F- 66650 Banyuls-sur-Mer

A Katharina Mangold, Maitre de Recherche au C.N.R.S., responsable du groupe des teuthologues de Banyuls, à l'occasion de son soixantième anniversaire.

REPRODUCTION  
PONTE  
CÉPHALOPODES  
OCTOPODES

**RÉSUMÉ.** - La ponte chez *Pteroctopus tetracirrhus* a été observée en aquarium. Les œufs sont déposés individuellement et fixés au substrat. La tige du chorion qui sert à la fixation est relativement courte; sa longueur est assez variable. Un cas aberrant de suppression complète de la tige est décrit.

REPRODUCTION  
SPAWNING  
CEPHALOPODA  
OCTOPODA

**ABSTRACT.** - Egg-laying in *Pteroctopus tetracirrhus* has been observed in the aquarium. The eggs are laid singly and are directly attached with the egg stalk to the substrate. The egg stalk is comparatively short; its length may vary considerably. An aberrant case of total lack of an egg stalk is described.

## INTRODUCTION

*Pteroctopus tetracirrhus* (Delle Chiaje) est un Octopodé connu des deux côtés de l'Atlantique et de la Méditerranée. La biologie et la biogéographie de cette espèce ont été étudiées par Mangold (1963, 1965, 1973) qui s'est particulièrement intéressée au problème de la distribution amphi-atlantique. Voss (1954, 1956) a en effet trouvé *Pteroctopus tetracirrhus* dans le Golfe du Mexique, à très faible profondeur à une température de l'eau de 27°C. En revanche dans les autres régions de son aire de répartition, l'espèce vit généralement en bordure du plateau continental et sur le talus jusqu'à une profondeur de 700 m, toujours à des températures inférieures à 15°C.

Dans ces conditions, il s'est avéré difficile de ramener ces animaux en bon état au laboratoire et de les maintenir en aquarium. Les premières expériences couronnées de succès ont permis d'obtenir en aquarium la maturation sexuelle complète d'une femelle de *Pteroctopus te-*

*tetracirrhus* (Boletzky, 1976). Une expérience effectuée récemment a enfin abouti à la ponte. Les œufs ne se sont pas développés, mais les observations faites en aquarium permettent déjà de définir la morphologie de l'œuf au moment de la ponte et le mode de fixation. Ces observations ont révélé une particularité concernant la différenciation de la structure impliquée dans la fixation de l'œuf au substrat, en l'occurrence la tige du chorion.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les 2 femelles de *Pteroctopus tetracirrhus* décrites ici ont été capturées au chalut, entre 150 et 400 m de profondeur au large de Banyuls, le 3 mai 1981. Elles ont été maintenues par la suite dans un bac de 400 l, en eau de mer courante, sous faible lumière artificielle continue; elles ont été nourries au Crabe (*Carcinus mediterraneus*). La température de l'eau est montée de 14,5°C (début mai) à 21°C (début août).

Les œufs déposés par une des 2 femelles à partir du 2 juillet ont été photographiés. Quelques échantillons ont été prélevés pour l'étude *in vivo* et après la fixation. Des œufs ovariens ont été prélevés *post mortem*.

## OBSERVATIONS

### 1. Comportement des femelles

Les 2 femelles de *Pteroctopus tetracirrhus* étaient de taille différente (8 et 10 cm de longueur dorsale du manteau). Chez le plus petit individu, la prise de nourriture n'a pas été observée, l'animal refusant des Crabes mis en contact avec ses bras, alors que l'autre individu acceptait régulièrement des Crabes vivants pendant plus de 2 mois.

Entre le 2 et le 3 juillet (température de l'eau 19°C), la petite femelle a déposé environ 75 œufs sur la paroi du bac, très près de la surface, sur une largeur d'environ 20 cm (Pl. I, 1).

L'animal montrait le comportement typique d'une femelle d'Octopodidé couvant ses œufs. Elle les touchait et les manipulait continuellement avec ses ventouses. Cependant le nombre des œufs déposés diminuait au cours des 2 semaines suivant le début de la ponte. Ce phénomène est fréquent en aquarium, surtout lorsqu'il s'agit d'œufs non fécondés qui sont probablement mangés par la femelle (*cf.* Boletzky et Boletzky, 1969). La femelle restait toutefois à l'endroit où elle avait déposé les œufs, sans reprendre la ponte. Lorsqu'elle est morte, le 8 août, l'ovaire contenait environ 350 œufs mûrs.

L'autre femelle, de taille plus grande, a cessé de se nourrir quelques jours après le début de la ponte chez la première. Elle est morte le 20 juillet sans avoir pondu. La dissection a montré que l'ovaire était rempli d'œufs de stades très avancés (Pl. I, 5), mais il n'y avait qu'un seul œuf libre, entièrement mûr (Pl. I, 6).

### 2. Morphologie de l'œuf et mode de fixation

L'œuf ovarien mûr mesure environ 7 mm. La longueur de la tige du chorion varie généralement de 3,5 à 4,5 mm, mais elle peut être inférieure. Cette tige présente l'aspect d'un tuyau fin dont la cavité est remplie

d'une matière transparente. Il ne s'agit pas cependant d'une simple continuation de l'espèce péri-embryonnaire contenant le liquide périvitellin. En coupant la tige à différents niveaux, on se rend compte de la solidité du contenu qui forme un bouchon (Pl. I, 6).

L'extrémité de la tige, légèrement enflée, sert à la fixation de l'œuf. Chaque œuf est collé individuellement au substrat (Pl. I, 1) à l'aide d'une sécrétion (provenant des glandes de l'oviducte, *cf.* Frösch et Marthy, 1975) qui durcit au contact de l'eau. La superposition de 2 tiges est possible (Pl. I, 2, 3), mais il n'y a pas formation de grappes ou de cordons comprenant plusieurs œufs.

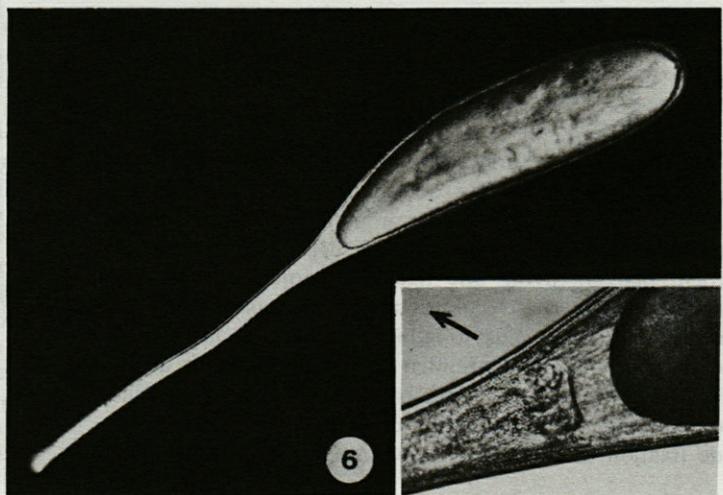
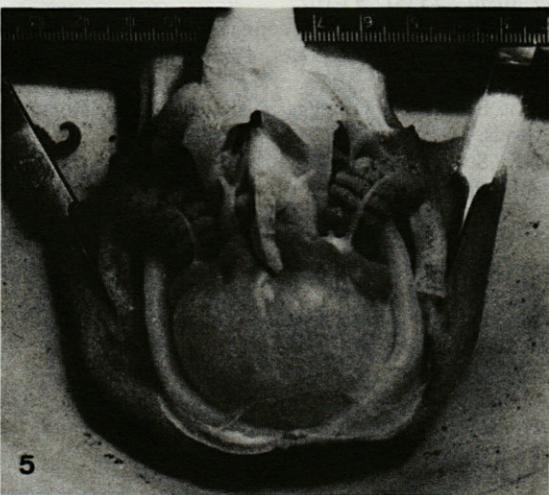
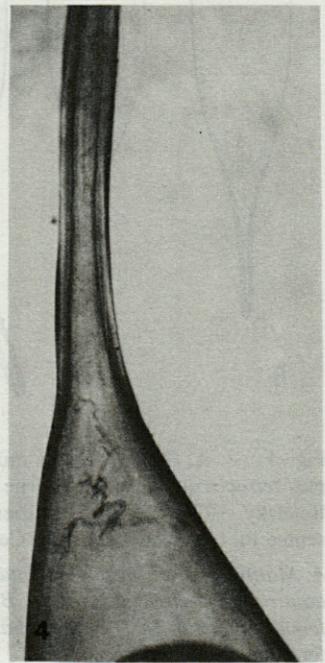
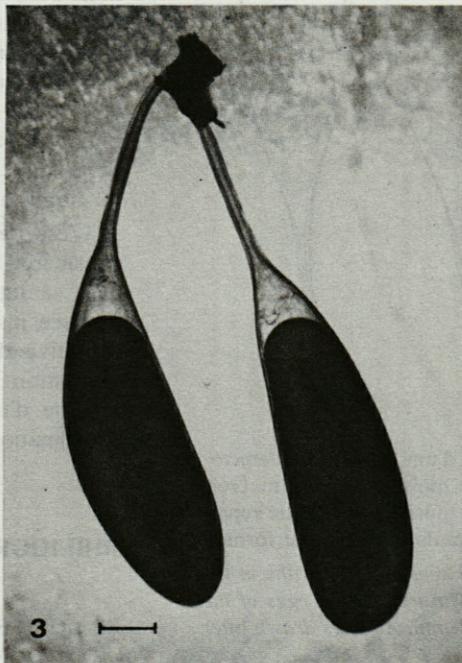
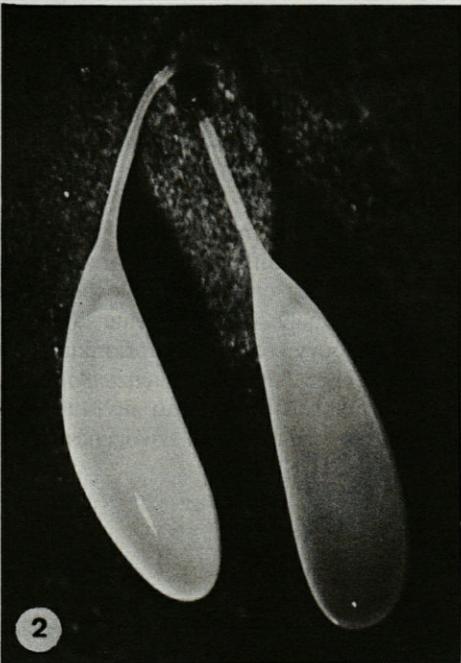
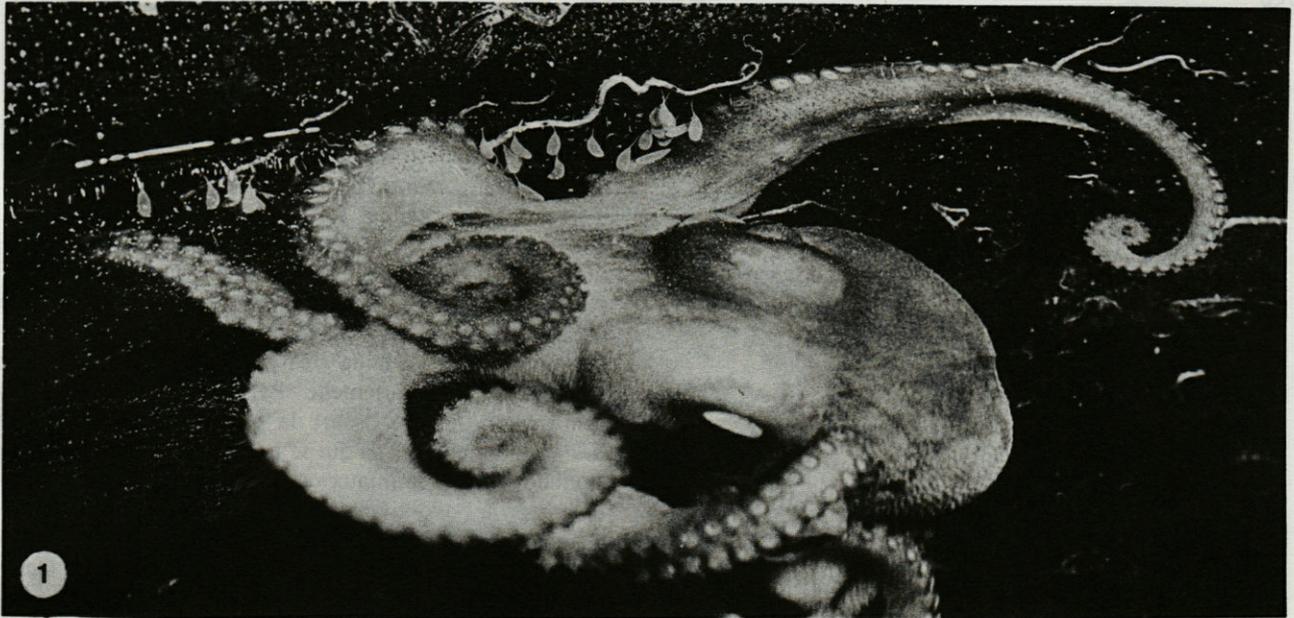
### 3. Différenciation de la tige du chorion

Mangold (1963) a présenté dans une figure un stade de maturation avancée de l'œuf ovarien. La longueur finale de la tige du chorion ne peut pas encore être déterminée à ce stade. Morales (1973) décrit l'effilement progressif de cette tige au cours des derniers stades de maturation, mais n'indique pas la longueur finale. Celle-ci a enfin été déterminée à partir des œufs ovariens libres, entièrement mûrs, prélevés chez une femelle de *Pteroctopus tetracirrhus* qui avait atteint la maturité sexuelle en aquarium (Boletzky, 1976). Ces œufs, d'une longueur de 7 mm, avaient une tige très courte de 2 à 2,5 mm de longueur, alors que les œufs observés plus récemment avaient des tiges plus longues (Pl. I 3 à 6). Comment expliquer cette différence ?

Afin de pouvoir répondre à cette question, le matériel fixé provenant de la première femelle mûre a été examiné à nouveau. Or, il n'y a rien à ajouter aux indications données précédemment (Boletzky, 1976) au sujet de la longueur maximale de la tige observée chez cet individu. Il faut cependant noter que bon nombre d'œufs, également mûrs, avaient des tiges encore plus courtes et que quelques-uns n'avaient pas de tige, bien qu'un épaississement de la paroi du chorion indique sa position (Fig. 1, A). En comparant cette série de réduction avec les œufs ovariens mûrs prélevés chez la femelle qui a pondu (Fig. 1, B), il s'est avéré qu'une certaine variabilité existe même chez cette dernière. Les longueurs minimales observées au niveau de la tige du chorion chez les œufs ovariens de cet individu correspondent à la longueur maximale observée précédemment.

Pl. I. — 1, Femelle de *Pteroctopus tetracirrhus* avec sa ponte en aquarium; 2, deux œufs fraîchement déposés, détachés du substrat et photographiés sous lumière incidente; 3, comme fig. 2, mais photographié en lumière transmise (échelle 1 mm); 4, détail de la fig. 3 (à gauche) montrant la base de la tige du chorion qui apparaît « vide » (voir texte); 5, vue ventrale du complexe viscéral d'une femelle presque mûre, l'ovaire (en bas) étant rempli d'œufs de stades très avancés; 6, œuf ovarien mûr provenant de la femelle représentée fig. 5 avec détail de la base de la tige du chorion.

1, female *Pteroctopus tetracirrhus* with eggs laid in the aquarium; 2, two newly laid eggs, detached from the substrate and photographed in incident light; 3, same as fig. 2, but photographed with transmitted light; 4, detail of fig. 3 (left side) showing the basal part of the egg stalk; 5, ventral aspect of the visceral complex of a nearly mature female, with the ovary (lower part) filled with eggs at very advanced stages of maturation; 6, mature ovarian egg from the female shown in fig. 5 with detail of the basal part of the chorion stalk.



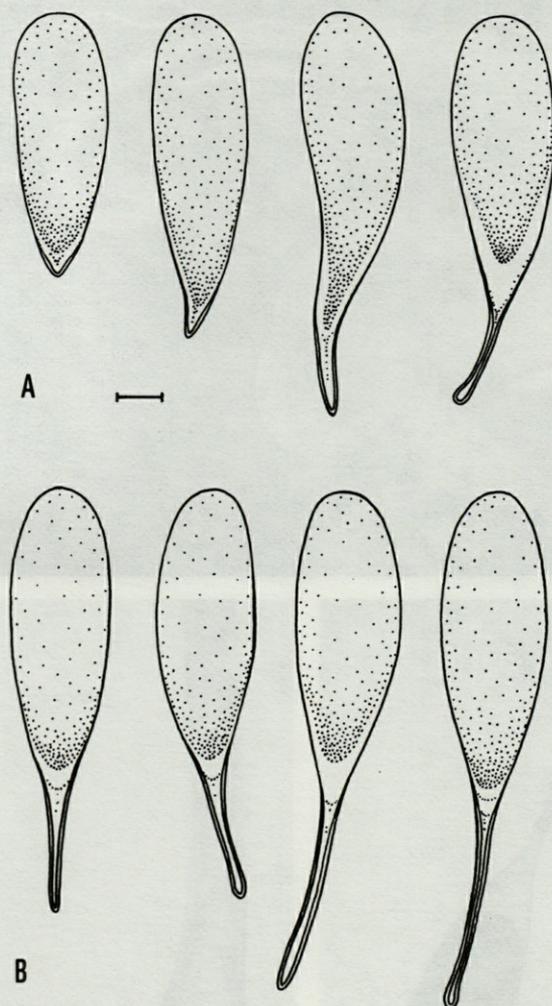


Fig. 1. - A, Œufs ovariens mûrs d'une femelle de *Pteroctopus tetracirrhus* ayant séjourné 4 mois en aquarium (voir Boletzky, 1976). B, Œufs ovariens mûrs de la femelle représentée Pl. I, 1. Échelle 1 mm. Ces œufs sont fixés au formol.  
A, Mature ovarian eggs of a female kept over 4 months in the aquarium (see Boletzky, 1976). B, Mature ovarian eggs of the female shown in Pl. I, 1. Scale bar 1 mm. All eggs drawn after formalin-preserved specimens.

## DISCUSSION

Dans certaines limites, la variabilité constatée dans le façonnement de la tige du chorion chez *Pteroctopus tetracirrhus* est parfaitement compatible avec le mode de ponte observé. En effet les œufs déposés individuellement peuvent avoir une tige relativement courte. En revanche, l'alternative (cordon d'œufs) implique la présence d'une tige plus longue permettant la formation d'un axe. Quant au premier mode, la réduction de la longueur de la tige ne peut pas cependant aller au-delà d'une longueur minimale qui est déterminée par le mode de fixation. Des œufs de type similaire aux œufs ova-

riens représentés dans la partie gauche de la figure 1, A ne pourraient être fixés au substrat que de manière rigide.

Notons en passant que la fixation rigide de l'œuf existe effectivement chez les Octopodes cirromorphes (Cirrata), mais chez ces formes, généralement abyssales, le chorion de l'œuf est entièrement couvert par la sécrétion de la glande de l'oviducte (Boletzky, 1978-79). Après durcissement, cette sécrétion forme une véritable coque qui est très résistante (Boletzky, 1982). Ainsi protégés, ces œufs de taille très grande sont certainement abandonnés par la femelle. Par contre, chez tous les Incirrata, la femelle assure la protection des œufs par des « soins maternels » qui se poursuivent jusqu'à l'éclosion des jeunes animaux. A l'exception du cas d'*Ocythoe*, forme ovo-vivipare, la fixation de l'œuf à un « support » s'impose. Dans la plupart des espèces, parmi les Incirrates pélagiques aussi bien que parmi les Octopodidés benthiques, les œufs sont réunis dans des cordons dont l'axe est formé avec la sécrétion de la glande de l'oviducte (Frösch et Marthy, 1975). Le mode de ponte observé chez *Pteroctopus tetracirrhus* et quelques autres espèces, comme par ex. *Octopus joubini* (Boletzky et Boletzky, 1969), semble représenter un système simplifié, probablement en relation avec une augmentation de la taille de l'œuf et, par conséquent, une diminution du nombre d'œufs.

C'est dans ce contexte de modification qu'il faut considérer le processus de la différenciation du chorion avec sa tige. Dans certaines conditions, elle peut être poussée jusqu'à une anomalie qui représente la forme primitive de l'œuf dépourvu de tige chorionique. La réalisation de cet état chez *Pteroctopus tetracirrhus* témoigne d'une remarquable flexibilité au niveau de la coordination des phases terminales de l'ovogenèse.

## BIBLIOGRAPHIE

- BOLETZKY, S.V., 1976. Quelques observations sur *Pteroctopus tetracirrhus* (Mollusca, Cephalopoda). *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, **23** (8) : 95-102.
- BOLETZKY, S.V., 1978-79. Nos connaissances actuelles sur le développement des Octopodes. *Vie Milieu*, **28-29** (1 AB) : 85-120.
- BOLETZKY, S.V., 1982. On eggs and embryos of cirromorph octopods. *Malacologia*, **22** (1-2) : 197-204.
- BOLETZKY, S.V. et M.V. v. BOLETZKY, 1969. First results in rearing *Octopus joubini* Robson 1929. *Verh. Naturforsch. Ges. Basel*, **80** (1) : 56-61.
- FRÖSCH, D. et H.-J. MARTHY, 1975. The structure and function of the oviducal gland in *Octopus* (Cephalopoda). *Proc. R. Soc. Lond.*, **188** : 95-101.
- MANGOLD, K., 1963. Biologie des Céphalopodes benthiques et nectoniques de la Mer Catalane. *Vie Milieu*, suppl. **13**, 285 p.
- MANGOLD, K., 1965. Contribution à l'étude de la biologie de *Pteroctopus tetracirrhus* (Delle Chiaje). *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, **18** (2) : 261-264.

MANGOLD, K., 1973. Distribution géographique de *Pteroctopus tetracirrhus* (Delle Chiaje). Contribution au problème de la taille des œufs chez les Octopodidae. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, **21** (10) : 785-787.

MORALES, E., 1973. Contribucion al estudio de la morfologia, estructura y anatomia microscopica de la region visceral de

*Pteroctopus tetracirrhus* D. Ch. (Octopoda, Incirrata). *Invest. Pesq.*, **37** (2) : 353-516.

VOSS, G. L., 1954. Cephalopoda of the Gulf of Mexico. *Bull. Fish. U.S.*, **89** : 475-478.

VOSS, G. L., 1956. A Review of the Cephalopods of the Gulf of Mexico. *Bull. Mar. Sci.*, **6** (2) : 85-178.



# AUTOÉCOLOGIE, DISTANCES PHÉNOTYPIQUES ET GÉNÉTIQUES ENTRE POPULATION DES TERMITES DU COMPLEXE *RETICULITERMES LUCIFUGUS*

Jean-Luc CLÉMENT

Université Pierre et Marie Curie  
RCP 317 - 645 - ERA 620  
Laboratoire d'Évolution des Êtres Organisés  
105, bd Raspail - 75006 Paris

AUTOÉCOLOGIE  
TERMITES  
*RETICULITERMES*  
DISTANCE GÉNÉTIQUE  
POLYMORPHISME  
SÉLECTION

**RÉSUMÉ.** - Les populations des Termites du complexe *Reticulitermes lucifugus* occupent des zones climatiques très variées allant du climat océanique au climat méditerranéen subaride. Ces espèces sont très polymorphes aussi bien morphologiquement que biométriquement, enzymatiquement et chimiquement (substances de défense et de contact). Une analyse statistique multivariée des distances permet de mettre en évidence différents clines significativement corrélés avec les distances géographiques et les indices climatiques suggérant que certains allèles sont sélectionnés.

AUTOECOLOGY  
TERMITES  
*RETICULITERMES*  
GENETIC DISTANCES  
POLYMORPHISM  
SELECTION

**ABSTRACT.** - Populations of the complex *Reticulitermes lucifugus* are present in various climates (oceanic to subaride). Enzymatic, biometric, morphological and chemical (defensive and contact secretions) polymorphisms of different species are very marked. A multivariate statistical analysis of distances shows different clinal variations, significantly correlated with geographical distances and climatic variations. This can be attributed mainly to selective effects.

Les Termites du genre *Reticulitermes* appartiennent en Europe occidentale à une espèce : *R. santonensis* et à un complexe d'espèces *R. lucifugus* (Clément, 1979). De nombreux caractères morphologiques (Clément, 1978), biochimiques (Clément 1981 a), chimiques (Parton, Howse, Baker, Clément, 1981) et biométriques (Clément 1979) différencient les espèces, les sous-espèces et les populations. Les populations du complexe *lucifugus* occupent une aire de répartition importante hétérogène sur le plan climatique (Fig. 1).

Cette aire de répartition a été divisée en zones relativement homogènes définies par leur végétation et leurs paramètres climatiques. Les distances génétiques qui séparent les populations de chaque zone ont été calculées à partir des données biométriques, biochimiques, chimiques et éthologiques (agression); ces dernières mettent en évidence une variation probable des phéromones de contact (Clément 1981 b). Les distances ont ensuite été analysées en projection des coordonnées principales. Les distances génétiques, les indices climatiques et les distances géographiques assurent une comparaison des populations. Les coefficients de corrélation permettent d'envisager

le rôle des facteurs du milieu dans l'établissement des divergences entre les populations naturelles et de proposer des hypothèses quant aux valeurs adaptatives et évolutives des génotypes.



Fig. 1. - Aire de répartition des espèces du complexe *Reticulitermes lucifugus* (LI, LII, LIII...) et de l'espèce *R. santonensis* (s). Les chiffres renvoient à la description des lacunes de l'aire de répartition.

Geographical distribution of *Reticulitermes* spp. S : *R. santonensis* (s). LI, LII, LIII... different zones occupied by populations of the complex *Reticulitermes lucifugus*.

## I. AUTOÉCOLOGIE COMPARÉE DES POPULATIONS

La caractérisation des différentes zones de peuplement, la connaissance des limites de l'aire de répartition tiennent compte:

- de l'état et de la nature de la végétation méditerranéenne (Fig. 2; UNESCO - FAO, 1970);
- du quotient pluviothermique (EM d'Emberger (1971)); ce quotient associé aux moyennes des minimums du mois le plus froid définit le climagramme d'Emberger qui subdivise la zone méditerranéenne en sous-unités (Fig. 3 et 1).
- du degré d'aridité P/ETP (P : hauteur moyenne des précipitations annuelles; ETP : évapotranspiration potentielle moyenne calculée selon la méthode de Penman (1953)).

### A) Limites des aires de répartition des différentes populations

Les limites des aires de répartition sont faciles à découvrir. L'expansion en « taches d'huile » des sociétés par le système de bouturage permet de bien localiser les populations. La pérennité des sociétés, l'absence de diapause et le cycle des mues « nymphales » et imaginales réglé par la température, rendent les Termites sensibles aux constantes climatiques de longues durées et peu sensibles aux variations sporadiques. L'aire de réparti-

tion est limitée par le froid hivernal au nord et en montagne et par la sécheresse des zones sub-désertiques. Les contraintes non surmontées au nord des zones I et II ont été décrites précédemment (Clément 1977) ainsi que la présence de la lacune 1 (Fig. 1) du seuil de Naurouze. La lacune 6 dans la plaine du Pô est une limite nordique; cette zone a un climat de type collinéen occidental humide, identique à celui rencontré dans la zone II. L'absence de Termites dans cette zone suggère que les populations italiennes et françaises n'ont pas le

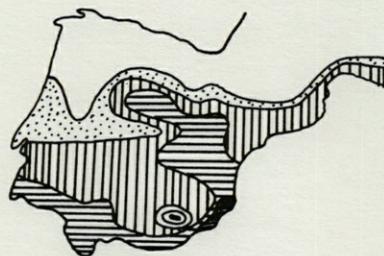


Fig. 3. - Régions climatiques méditerranéennes (d'après Emberger 1971); pointillé : climat méditerranéen humide; lignes verticales : climat méditerranéen tempéré; lignes horizontales : climat méditerranéen semi-aride; lignes obliques serrées : climat méditerranéen aride; noir : climat montagnard.

*Climatic regions in the Iberian peninsula from Emberger 1971; white : oceanic; dotted : humid mediterranean; vertical hatching : temperate mediterranean; horizontal hatching : semi-arid mediterranean; oblique hatching : arid mediterranean; black : high mountain.*

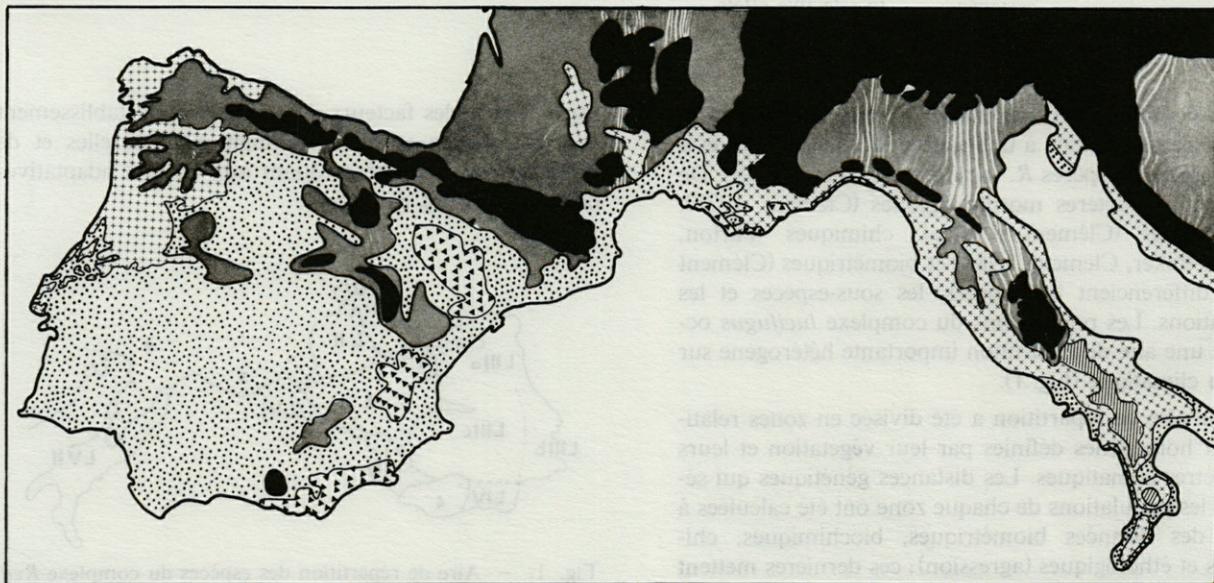


Fig. 2. - Zones bioclimatiques (d'après la carte UNESCO-FAO 1970); noir : étage montagnard; grisé : étage collinéen humide occidental; petites croix : étage subméditerranéen occidental; pointillé : étage méditerranéen; triangles : steppes et pseudosteppes subarides.

*Bioclimatic map (UNESCO-FAO 1970); black : mountain formations; grey : western wet submountain belt; cross : western submediterranean oaks and pines; dotted : mediterranean climate; triangles : steppes and tree pseudosteppes.*

même type de résistance au froid en hiver. Le froid limite aussi l'extention des Termites au centre de l'Espagne (Monts ibériques).

Les autres lacunes correspondent à des zones sèches couvertes de steppes ou de pseudosteppes subarides. La lacune 2 est causée par un climat froid en hiver (entre 0 °C et 10 °C); la lacune 4 a un climat tempéré en hiver (entre 10 °C et 20 °C) et un indice d'Emberger supérieur à 25, elle a l'aspect d'un désert (désert d'Almería). La lacune 5 est caractérisée par un fort indice d'évapotranspiration potentiel, supérieur à 1 050.

### B) Description des zones occupées par *Reticulitermes lucifugus* en Europe occidentale

L'aire biogéographique, limitée par les contraintes climatiques est très hétérogène. Elle peut être scindée en 3 grands ensembles (Fig. 2): un ensemble océanique tempéré (zones I et II), un ensemble subméditerranéen occidental (zones III a et VII) et un ensemble méditerranéen (zones III b, III c, IV, V, VI), subdivisé en sous-ensembles (Fig. 3).

- *Ensemble océanique tempéré.* Les zones I et II occupent l'étage occidental humide ( $P/ETP > 0,75$ ) dans lequel les zones sèches ont une tendance subméditerranéenne (chêne pubescent). L'extension de *Pinus pinaster* (espèce normalement présente sur le littoral) a été favorisée par l'homme dans les landes. Le climagramme place ces zones dans le type méditerranéen humide.
- *Ensemble subméditerranéen occidental.* Les zones III a et VII (Italie) couvrent l'étage des Chênes et des Pins subméditerranéens. Le rapport  $P/ETP$  est supérieur à 0,75. En Italie, les espèces forestières les plus abondantes sont le Chêne pubescent, *Quercus cerris*, *Quercus conferta* et *Quercus pedunculatus*. La zone IIIa (Galice) est caractérisée par l'existence de *Pinus mesogeensis* et *Pinus pinaster*. Dans le système d'Emberger, ces deux zones appartiennent à l'étage méditerranéen tempéré. La zone IIIa a des hivers plus froids (aux alentours de 0°C) que la zone VII (5°C environ).
- *Ensemble méditerranéen.* Cet ensemble est caractérisé par la présence des Chênes sempervirents occidentaux (*Quercus ilex* et *Quercus suber*) et de *Pinus pinea*. Le climagramme d'Emberger et sa représentation cartographique (Fig. 3) montrent qu'à l'ouest il y a passage progressif du climat humide puis tempéré ( $0,5 < P/ETP < 0,75$ ) au climat semi aride. Au Sud et à l'Est (Zone IV et V) ( $0,2 < P/ETP < 0,5$ ), le climat redevient tempéré au Nord, en Catalogne et en Roussillon (VI).

La superposition de la carte des zones climatiques et de l'aire de répartition des *Reticulitermes* révèle que les populations couvrent une surface en forme de V de la zone I à la zone VI. Les zones I et II (type océanique) et V, VI (type méditerranéen tempéré) varient peu, alors que les zones III et IV présentent un gradient climatique nord-sud. On a calculé le coefficient de corrélation entre

les distances normalisées des points centraux des zones I à VI (distances entre les projections de ces points centraux sur une ligne longeant les côtes) et les distances des barycentres zonaux du climagramme d'Emberger (chaque barycentre représente l'ensemble des points correspondant à chaque site de prélèvement dans la zone). Le coefficient de corrélation est de 0,479, pour 28 distances.

Entre les distances qui séparent les latitudes des points centraux et les distances des barycentres du climagramme, le coefficient de corrélation est de 0,805. Ils sont significatifs au risque 0,01.

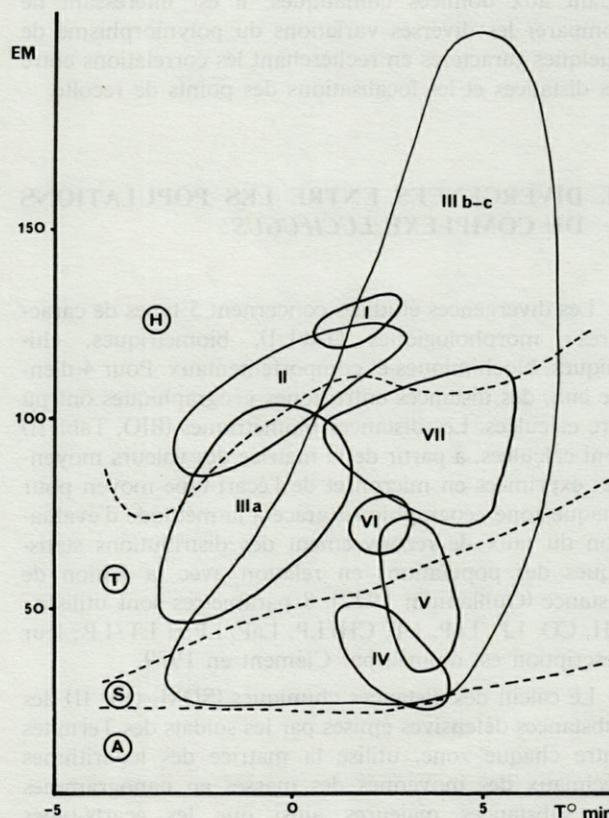


Fig. 4. - Climagramme d'Emberger des sites de récolte regroupés par zones géographiques. Abscisse : température du mois le plus froid, coordonnée : indice d'Emberger (EM). H : climat méditerranéen humide; T : climat méditerranéen tempéré; S : climat méditerranéen semi-aride.

$$EM = \frac{P \times 100}{2 ((M + m) \times (M - m))}$$

P = pluviométrie

m = moyenne des minimums du mois le plus froid;

M = moyenne des minimums du mois le plus chaud.

Climagram of collection areas. Abscissa : temperature of the coldest month; Ordinate : Emberger indice EM. H : humid mediterranean climate; T : temperate mediterranean climate; S : semi-arid mediterranean climate; A : arid mediterranean climate.

$$EM = \frac{P \times 100}{2 ((M + m) \times (M - m))}$$

P = pluviometry

m = mean of minima of the coldest month; M = mean of minima of the warmest month.

Ces données climatiques doivent être considérées avec précaution; on s'aperçoit, en effet, que les zones occupées sont en fait formées de nombreux microclimats étroitement imbriqués; alors que l'indice d'Emberger est calculé d'après des mesures effectuées à l'air libre dans des villes proches des sites de récolte. Les Termites occupent des morceaux de bois dont les variations de température et d'humidité sont tamponnées. En première approximation, on peut considérer qu'il y a passage progressif d'un climat méditerranéen océanique humide à un climat méditerranéen tempéré des zones I à V puisque les sociétés se rencontrent surtout le long du littoral dans des bois de pins. Malgré ces imprécisions quant aux données climatiques, il est intéressant de comparer les diverses variations du polymorphisme de quelques caractères en recherchant les corrélations entre les distances et les localisations des points de récolte.

## II. DIVERGENCES ENTRE LES POPULATIONS DU COMPLEXE *LUCIFUGUS*

Les divergences étudiées concernent 5 types de caractères: morphologiques (Tabl. I), biométriques, chimiques, biochimiques et comportementaux. Pour 4 d'entre eux, des distances entre zones géographiques ont pu être calculées. Les distances biométriques (BIO, Tabl. II) sont calculées, à partir de la matrice des valeurs moyennes exprimées en micron et de l'écart-type moyen pour chaque zone géographique, grâce à la méthode d'évaluation du taux de recouvrement des distributions statistiques des populations en relation avec la notion de distance (Guillaumin 1972). 8 paramètres sont utilisés: CH, CO, LP, LaP, LT, CH/LP, LaP/LP et LT/LP; leur description est donnée par Clément en 1979.

Le calcul des distances chimiques (SDM, tabl. II) des substances défensives émises par les soldats des Termites entre chaque zone, utilise la matrice des logarithmes décimaux des moyennes des masses en nanogrammes des substances majeures ainsi que les écarts-types moyens correspondants. Ce sont les alcanes et alcènes légers, le germacrène A, le géranyl linalool, des acétates et propionates et des alcanes et alcènes lourds (Parton, Howse, Baker et Clément, 1981). Les distances sont calculées comme les distances biométriques par la méthode décrite par Guillaumin en 1972.

La méthode décrite par Nei en 1972 a servi au calcul d'un second type de distance chimique (SDP, tabl. II). Elle concerne 4 groupes de substances défensives émises par les soldats (alcanes et alcènes légers, germacrène géranyl linalool, acétates et propionates), exprimées en pourcentage par rapport à la sécrétion totale.

C'est aussi la méthode de Nei (1972) qui a servi au calcul des distances enzymatiques (ENZ tabl. II) pour 5 allèles qui codent pour le locus Esterase 3 et 2 allèles qui codent pour le locus phosphatase acide 2 (Clément 1981a). Chaque locus est représenté par les fréquences de ses différents allèles dans chaque zone géographique.

Les variations des phéromones de contact sont fonction de l'indice d'agressivité (Clément 1981 b) de chaque population vis-à-vis d'une population type de *Reticulitermes santonensis*.

Les distances globales ont été calculées par la recherche des coefficients de ressemblance de Gower (1966) sur la matrice complète des moyennes des différents paramètres biométriques décrits précédemment dont la valeur en micron est divisée 10 fois, des fréquences moyennes des 4 substances défensives utilisées pour le calcul de SDP, exprimées par rapport à la sécrétion totale, des fréquences des 7 allèles enzymatiques pour 2 loci (Esterase 3 et phosphatase acide 2) et des valeurs moyennes de l'indice d'agressivité divisées 100 fois. Les différents paramètres après pondération, varient de 0 à 1 pour les substances défensives, les enzymes et l'agressivité. Les données biométriques varient de 0,6 à 2,4 avec des variations dans chaque groupe géographique de l'ordre de 10% au maximum.

Seules les moyennes de chacun des paramètres ont été utilisées car les diverses mesures ne proviennent pas de société identique.

Les coefficients de corrélation (Tabl. III) entre les distances phénotypiques et géographiques, ont permis de vérifier les éventuelles liaisons entre les variations des paramètres et les variations du climat. On a aussi confronté les données ressortant de l'analyse en coordonnées principales aux caractéristiques climatiques de chaque zone.

### A) Morphologie

Le tableau I indique que seules les couleurs des tibias et du postclypeus varient en fonction de l'origine géographique des populations. Les tibias s'éclaircissent de la Charente au nord de l'Espagne alors que le postclypeus reste clair puis les tibias et le postclypeus noircissent progressivement en allant vers le sud et l'est. Les tibias s'éclaircissent ensuite progressivement dans le Roussillon, en Italie et en Yougoslavie alors que le postclypeus reste sombre (Fig. 5).

Ces variations suggèrent l'existence d'un cline nord-sud pour les zones I à VI bien que les différences puissent être uniquement phénotypiques et dépendre de la température extérieure durant la pigmentation qui suit la mue imaginale, ce qui expliquerait la forte variation entre les colonies des mêmes populations (EYF, PYF, BAF, UNF), étudiées plusieurs années de suite.

### B) Biométrie

La variation des paramètres biométriques (Tabl. II (BIO) et Fig. 6 A) permet de regrouper les résultats acquis dans les zones I, II, III a, ainsi que dans les zones III b, III c, V, VI. Les points IV et VII se dissocient des 2 groupes.

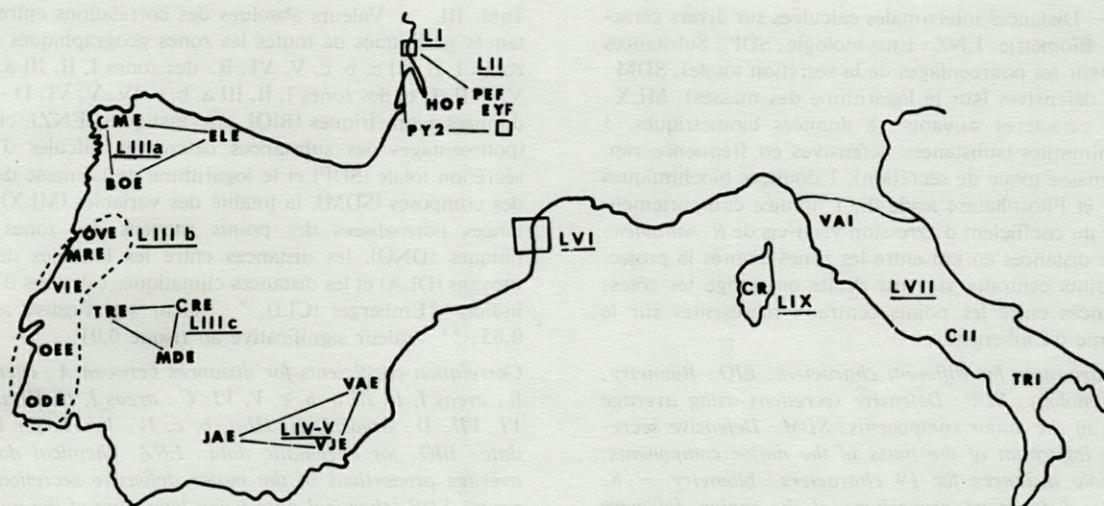


Fig. 5. - Sites de récolte des sexués ailés.  
Collection sites of winged sexuals.

Tabl. 1. - Variations chromatiques des sexués ailés des populations de *Reticulitermes lucifugus*. Les numéros des zones renvoient à la fig. 1 et les identifications de colonies à la fig. 5.

Chromatic variations of winged sexuals in different populations of *Reticulitermes lucifugus*. Key for area as in fig. 1, key for colony as in fig. 5.

Zone	Colonie	TIBIA				POSTCLYPEUS						
		Jaune	Jaune Marron	Marron	Noir	Couleur			Niveau de son sommet par rapport à celui de la tête			
						Jaune	Marron	Noir	Dessous	Au même niveau	Dessus	
I-II	LCF			+		+	+				+	+
	PYF		+	+		+					+	+
	EYF	+	+	+	+	+				+	+	
IIIa	CME	+				+						+
	BOE	+				+					+	
IIIb	OVE		+			+					+	
	CRE		+				+		+			
	VIE		+				+		+			
	ODE		+				+		+			+
IIIc	TRE		+			+	+					+
	MDE		+	+			+	+	+	+	+	
IV	JAE			+			+	+				+
	VJE				+		+	+				+
V	LJE				+		+		+	+		
	VAE				+			+		+		
VI	BAF		+	+			+	+	+	+		
	VNF		+	+				+	+	+		
VII	CII		+					+	+	+		
	TRI			+			+		+	+		
	MEI		+				+		+	+		
VIII	UDY	+						+		+		
IX	CR	+				+			+			

Tabl. II. - Distances interzonales calculées sur divers caractères; BIO : Biométrie; ENZ : Enzymologie; SDP : Substances défensives (sur les pourcentages de la sécrétion totale); SDM : Substances défensives (sur le logarithme des masses); MLX : sur les 19 caractères suivants : 8 données biométriques, 3 données chimiques (substances défensives en fréquence rapporté à la masse totale de sécrétion), 7 données biochimiques (Estérase 3 et Phosphatase acide 2), 1 donnée comportementale (valeur du coefficient d'agression vis-à-vis de *R. santonensis*); DNO : distances en km entre les zones d'après la projection des points centraux sur une droite qui longe les côtes; CLI : distances entre les points centraux représentés sur le climagramme d'Emberger.

Interzonal distances for different characters; BIO : Biometry; ENZ : Enzymology; SDP : Defensive secretions using average proportions of the major components; SDM : Defensive secretions using logarithm of the mass of the major components; MLX : Whole distances for 19 characters : biometry - 8; chemical - 3 (average proportions of the major defensive secretion components); Enzymatic - 7 (Esterase - 3 and Acid-phosphatase - 2); Ethology - 1 (aggressive indice against *R. santonensis*); DNO : Kilometric distances established on a line running parallel to the coast from the northern limit in France, down through Portugal and Spain to the eastern end of the Pyrenees; CLI : Climatic distances for central points of the different areas.

Couples de populations	B10	ENZ	SDP	SDM	MLX	DNO	CLI
I-II	1,01	0,019	-	-	0,9943	120	35
I-IIIa	1,97	0,454	-	-	0,9381	700	61
I-IIIb	3,51	-	-	-	-	920	76
I-IIIc	2,72	0,253	-	-	0,9646	920	76
I-IV	4,97	0,062	-	-	0,9435	1240	95
I-V	4,97	0,716	-	-	0,9055	1750	78
I-VI	3,16	0,808	-	-	0,9045	2160	54
I-VII	2,96	0,776	-	-	0,8851	3110	39
II-IIIa	2,54	0,327	0,010	0,15	0,9507	580	30
II-IIIb	4,08	-	-	-	-	800	54
II-IIIc	3,14	0,161	0,008	0,34	0,9762	800	54
II-IV	5,31	0,020	0,191	0,32	0,9560	1120	79
II-V	5,31	0,628	0,052	0,45	0,9100	1630	67
II-VI	3,28	0,728	0,022	2,29	0,9212	2040	46
II-VII	2,47	0,685	0,254	1,23	0,9116	2990	44
IIIa-IIIb	3,77	-	-	-	-	220	28
IIIa-IIIc	3,60	0,031	1 x 10 <sup>-3</sup>	0,27	0,9913	220	28
IIIa-IV	5,31	0,256	0,302	0,35	0,9366	544	57
IIIa-V	5,31	0,115	0,016	0,40	0,9726	1050	51
IIIa-VI	3,46	0,166	0,061	2,19	0,9656	1460	32
IIIa-VII	2,89	0,321	0,385	1,15	0,9204	2410	50
IIIb-IIIc	1,87	-	-	-	-	230	0
IIIb-IV	2,59	-	-	-	-	320	29
IIIb-V	2,59	-	-	-	-	830	28
IIIb-VI	3,14	-	-	-	-	1240	16
IIIb-VII	4,35	-	-	-	-	2190	51
IIIc-IV	2,75	0,110	0,290	0,40	0,9478	310	29
IIIc-V	2,75	0,189	0,019	0,36	0,9668	550	28
IIIc-VI	1,82	0,235	0,057	2,06	0,9653	960	16
IIIc-VII	4,17	0,362	0,371	0,95	0,9242	1910	51
IV-V	-	0,592	0,500	0,69	0,8847	510	19
IV-VI	2,70	0,698	0,079	2,20	0,9025	920	40
IV-VII	5,56	0,707	0,004	0,80	0,8893	1870	60
V-VI	2,70	0,072	0,147	2,08	0,9693	410	20
V-VII	5,56	0,095	0,621	1,26	0,9132	1360	41
VI-VII	3,96	0,284	0,118	1,87	0,9466	950	24

Tabl. III. - Valeurs absolues des corrélations entre les distances génétiques de toutes les zones géographiques : A : des zones I, II, III a, b, c, V, VI; B : des zones I, II, III a, b, c, V, VI, VII; C et des zones I, II, III a, b, c, IV, V, VI; D : pour les données biométriques (BIO), enzymatiques (ENZ), chimiques (pourcentages des substances défensives calculés d'après la sécrétion totale (SDP) et le logarithme de la masse de chacun des composés (SDM), la totalité des variables (MLX), les distances normalisées des points moyens des zones géographiques (DNO), les distances entre les latitudes des points moyens (DLA) et les distances climatiques calculées d'après les indices d'Emberger (CLI). \* : valeur significative au risque 0,05; \*\* : valeur significative au risque 0,01.

Correlation coefficients for distances between A : every areas; B : areas I, II, III a, b, c, V, VI; C : areas I, II, III a, b, c, V, VI, VII; D : areas I, II, III a, b, c, IV, V, VI; for biometric data : BIO; for enzymatic data : ENZ; chemical data using average proportions of the major defensive secretion components : SDP; chemical data using logarithm of the mass of the major defensive secretion components : SDM; whole data : MLX; standardized geographic distances between central points of each area : DNO; climatic distances from Emberger : CLI. \* significant at the 5 % level; \*\* significant at the 1 % level.

		A							
	n=36	B10	ENZ	SDP	SDM	MLX	DNO	DLA	CLI
	B	n=21	-	0,008	0,223	0,359*	0,317	0,240	0,509*
	B10	-	-	0,054	0,260	0,833*	0,645*	0,154	0,112
	ENZ	0,341	-	-	0,028	0,476*	0,155	0,224	0,016
	SDP	0,183	0,125	-	-	0,140	0,282	0,439*	0,368*
	SDM	0,365	0,183	0,624*	-	-	0,645*	0,198	0,175
	MLX	0,428*	0,976*	0,062	0,173	-	-	0,046	0,336
	DNO	0,468*	0,853*	0,034	0,441*	0,837*	-	-	0,728*
	DLA	0,680*	0,418	0,121	0,547*	0,493*	0,312	-	-
	CLI	0,490*	0,567*	0,343	0,377	0,564*	0,464*	0,756*	-

		C							
	n=28	B10	ENZ	SDP	SDM	MLX	DNO	DLA	CLI
	D	B10	-	0,098	0,306	0,246	0,349*	0,245	0,406*
	ENZ	0,055	-	0,019	0,153	0,844*	0,769*	0,387*	0,458*
	SDP	0,244	0,100	-	0,159	0,625*	0,474*	0,402*	0,184
	SDM	0,450*	0,345	0,141	-	0,164	0,259	0,529*	0,395*
	MLX	0,314	0,873*	0,532*	0,166	-	0,851*	0,235	0,408*
	DNO	0,413*	0,637*	0,345	0,438*	0,520*	-	0,048	0,344
	DLA	0,720*	0,147	0,161	0,413*	0,372*	0,342	-	0,658*
	CLI	0,615*	0,111	0,104	0,343	0,203	0,479*	0,805*	-

Le coefficient de corrélation entre les différentes latitudes des points centraux de prélèvement et les distances biométriques (BIO) est de 0,720 (significatif au risque 0,01). Pour ce calcul, les données qui concernent les populations de la zone VII qui s'isole de l'ensemble, ont été éliminées.

Le coefficient de corrélation entre les distances climatiques (CLI) et les distances biométriques (BIO) est de 0,615 (significatif au risque 0,01).

Le calcul société par société des distances par le D2 de Mahalanobis (Clément 1981 c) et un découpage selon la latitude des zones III et IV fait apparaître une bonne corrélation entre la valeur des distances et les subdivisions du climat méditerranéen selon Emberger. Une

variation clinale apparaît entre les zones I, II, III a, (climat collinéen humide) et la zone définie par le sud de III, de IV et de la zone V (climat méditerranéen semi-aride); la zone VI se rapproche alors du centre de la zone III (climat méditerranéen tempéré).

### C) Agression

La corrélation entre les valeurs de l'agression *lucifugus-santonensis*, exclusion faite de VII et la distance en kilomètres entre les points moyens est de 0,91 (significatif au risque 0,01). L'agressivité entre *lucifugus* et *santonensis* croit en descendant vers le sud. Elle pourrait être due à des variations de phéromones de contact (Clément 1980).

### D) Enzymologie

La variation enzymatique pour 2 loci (Estérase 3 et Phosphatase acide 2) fait apparaître une cline circulaire des zones I à VII. Le coefficient de corrélation entre les distances enzymatiques (ENZ) et les distances géographiques normalisées (DNO) est de 0,64 (significatif au risque 0,01); si l'on élimine la zone IV, le coefficient de corrélation devient 0,77 qui est significatif au risque 0,01.

Si l'on exclut également les distances qui concernent la zone VII, le coefficient de corrélation devient égal à 0,85. On peut d'autre part rassembler les points de l'analyse multivariée en 4 ensembles: I + II + IV, III a + III c, V + VI et VII (Fig. 6 B).

### E) Substances défensives

Le calcul des distances chimiques a été effectué de deux façons:

1<sup>er</sup> en calculant la distance selon Nei sur les pourcentages des différents composés rapportés au volume total de la sécrétion (SDP, Fig. 6 C); l'analyse en coordonnées principales montre que les groupes I, II, III a, III c, sont proches, ainsi que IV et VII, les groupes V et VI sont éloignés des autres.

2<sup>e</sup> en calculant les distances d'après le taux de recouvrement en utilisant la moyenne des logarithmes des masses des différents composés (SDM), il révèle que (Fig. 6 D) le groupe VII et le groupe VI se différencient d'un ensemble qui varie de I à V progressivement sur le 3<sup>e</sup> axe, à l'exception de IV. L'éloignement de VI est dû à l'absence de composés volatils chromatographiables dans la sécrétion de la glande frontale des soldats pour de nombreuses sociétés de cette zone.

On calcule les coefficients de corrélation entre le logarithme de la masse de chaque composé dans une société et la position géographique de cette société projetée sur une ligne qui suit la côte. Les coefficients de corrélation sont hautement significatifs pour les petits

alcènes, les sesquiterpènes et le diterpène (Parton, Howse, Baker, Clément 1981). Le cline est donc circulaire pour 3 groupes de composés des substances défensives.

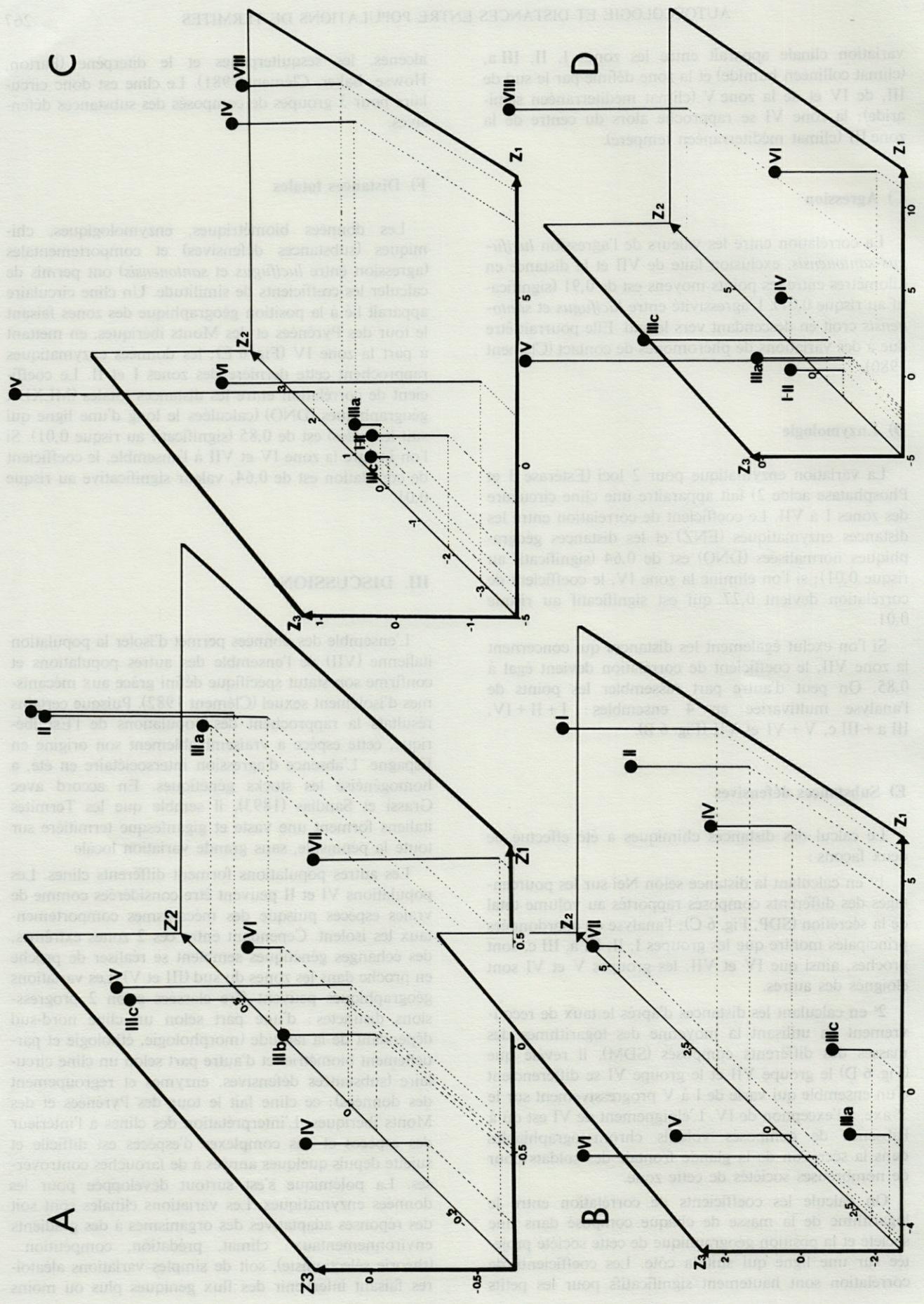
### F) Distances totales

Les données biométriques, enzymologiques, chimiques (substances défensives) et comportementales (agression entre *lucifugus* et *santonensis*) ont permis de calculer les coefficients de similitude. Un cline circulaire apparaît lié à la position géographique des zones faisant le tour des Pyrénées et des Monts ibériques, en mettant à part la zone IV (Fig. 6 E); les données enzymatiques rapprochent cette dernière des zones I et II. Le coefficient de corrélation entre les distances totales (MLX) et géographiques (DNO) (calculées le long d'une ligne qui suit les côtes) est de 0,85 (significatif au risque 0,01). Si l'on intègre la zone IV et VII à l'ensemble, le coefficient de corrélation est de 0,64, valeur significative au risque 0,01.

## III. DISCUSSION

L'ensemble des données permet d'isoler la population italienne (VII) de l'ensemble des autres populations et confirme son statut spécifique défini grâce aux mécanismes d'isolement sexuel (Clément 1982). Puisque certains résultats la rapprochent des populations de l'Est ibérique, cette espèce a vraisemblablement son origine en Espagne. L'absence d'agression intersociétaire en été, a homogénéisé les stocks génétiques. En accord avec Grassi et Sandias (1893), il semble que les Termites italiens forment une vaste et gigantesque termitière sur toute la péninsule, sans grande variation locale.

Les autres populations forment différents clines. Les populations VI et II peuvent être considérées comme de vraies espèces puisque des mécanismes comportementaux les isolent. Cependant entre ces 2 zones extrêmes, des échanges génétiques semblent se réaliser de proche en proche dans les zones du sud (III et V). Les variations géographiques peuvent être classées selon 2 progressions distinctes: d'une part selon un cline nord-sud dépendant de la latitude (morphologie, éthologie et partiellement biométrie) et d'autre part selon un cline circulaire (substances défensives, enzymes et regroupement des données); ce cline fait le tour des Pyrénées et des Monts ibériques. L'interprétation des clines à l'intérieur des espèces et des complexes d'espèces est difficile et sujette depuis quelques années à de farouches controverses. La polémique s'est surtout développée pour les données enzymatiques. Les variations clinales sont soit des réponses adaptatives des organismes à des gradients environnementaux: climat, prédation, compétition... (théorie sélectionniste), soit de simples variations aléatoires faisant intervenir des flux génétiques plus ou moins



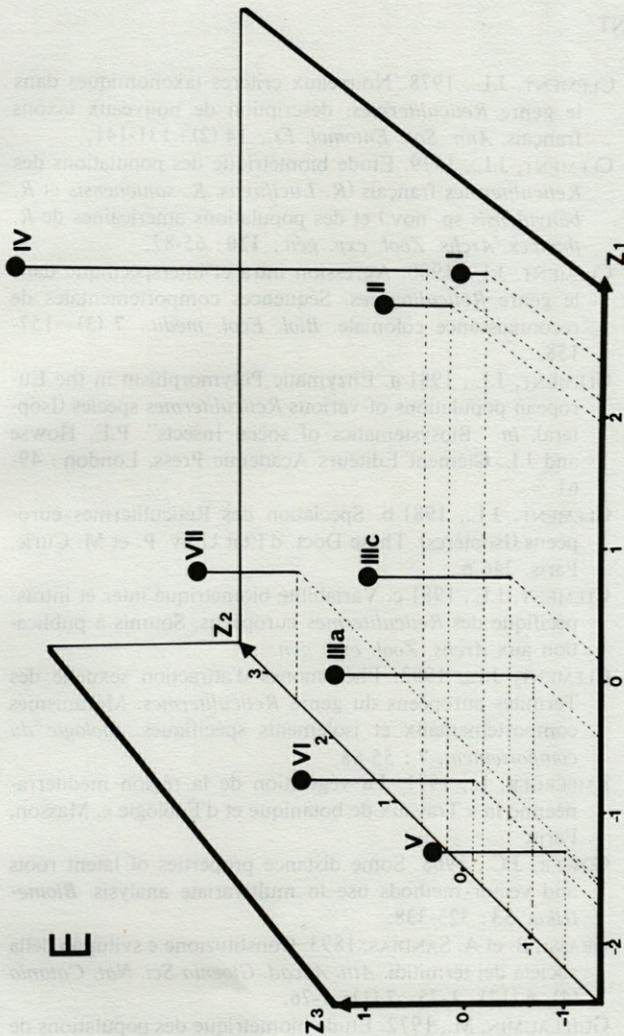


Fig. 6. — Représentation des trois premières coordonnées principales des points centraux des populations de *R. Lucifugus*. A : d'après les distances biométriques (BIO); B : d'après les distances enzymatiques (ENZ); C : d'après les distances chimiques (SDM); D : d'après les distances totales (MLX).  
The three first principal components of central points of *R. lucifugus* populations for : A : biometric distances (BIO); B : enzymatic distances (ENZ); C : chemical distances (SDP); D : chemical distances (SDM); E : whole distances (MLX).

rapides entre les populations (théorie neutraliste développée par Kimura et Ohta en 1971). Dans le complexe d'espèces *lucifugus*, le cas du cline circulaire des substances défensives est le plus simple; en effet ces variations sont immédiatement liées à un moyen de défense et les pressions de sélection interviendraient directement sur ce polymorphisme. La corrélation avec la distance géographique (donc le climat) peut s'expliquer par des différences d'espèces prédatrices ou compétitrices dont les aires de distribution sont sous la dépendance du climat. Pour confirmer cette hypothèse il faut tester ces substances contre les prédateurs réels des diverses populations. Des expériences actuellement en cours laissent supposer que les terpènes découverts sont de bons insecticides. Les effets répulsifs et antibiotiques seront ensuite recherchés.

La variation du locus enzymatique de l'estérase 3 (Clément 1981 a) est plus difficile à interpréter. Le cline circulaire pourrait être dû aux variations climatiques qui ont un cline identique. La non linéarité de la variation en III est facilement explicable si l'on considère que les sites de prélèvement occupent des microclimats et surtout que les sociétés de cette zone sont fondées, en majorité, par un seul couple de reproducteurs ailés (Clément, 1981 a). On n'a, en fait, étudié qu'un faible nombre de producteurs. L'homogénéité des résultats en II et VII s'explique par l'ouverture des sociétés en été (Clément, 1981 b) qui permet les échanges de reproducteurs néoténiques et qui tend à homogénéiser les génotypes dans l'ensemble de chaque zone. La faible distance entre I, II et IV est difficilement conciliable avec une hypothèse sélectionniste puisque les climats de ces 2 zones sont diamétralement opposés. Il faut d'autre part considérer que l'estérase 3, qui possède des allèles diagnostiques, détermine à elle seule la distance génétique. Les allèles communs à IV et II ne le sont peut-être qu'en apparence vu la « rusticité » des méthodes employées. En effet l'électrophorèse sur gel n'est intéressante que lorsqu'il y a des différences de vitesse de migration. L'identité des vitesses n'implique absolument pas l'identité structurale donc fonctionnelle. Des travaux utilisant des méthodes électrophorétiques plus fines (Isofocusing par exemple) seront mis en œuvre et permettront peut-être de différencier des allèles. L'absence en Italie de la totalité des allèles présents en III a peut s'expliquer par l'origine des populations, venant de l'est de la péninsule ibérique après la dernière glaciation. L'allèle C de l'estérase 3 fut favorisé en Italie comme en III a.

La variation des données biométriques (Clément 1981 c) étudiée société par société affecte dans la Péninsule ibérique et en France, très précisément les variations climatiques de la zone méditerranéenne en formant un cline Nord-Ouest – Sud-est. L'explication de ce phénomène et surtout l'expérimentation sont difficiles. La distinction de la population italienne semblerait plaider en faveur d'une neutralité de ces allèles liée à une dérive génétique. Les théories neutralistes seraient plus aptes à expliquer les données morphologiques et comportementales. On peut considérer le cline nord-sud comme le

résultat d'une extension de l'aire de répartition, lié à un faible flux génique. Les échanges à longues distances entre les sociétés sont difficiles : les fondateurs doivent constamment former un couple (Clément, 1981 b) donc s'attirer mutuellement de loin par leurs phéromones ou marcher en tandem longtemps. Il existe, en outre, des goulots d'étranglement entre certaines zones (Pays Basque entre les zones II et III a et diverses Sierra entre les zones III et V); la zone de plus grande diversité pourrait alors être considérée comme le centre d'origine des populations. On peut envisager que la population IV serait reliée depuis peu aux autres; le cline nord-sud s'expliquerait alors par une introgression graduelle liée à un faible flux génique.

#### IV. CONCLUSIONS

L'aire de répartition des populations des Termites du complexe *Reticulitermes lucifugus* couvre des zones bioclimatiques fort variables qui forment, si l'on excepte les populations italiennes, un cline circulaire autour des Pyrénées et des Monts ibériques. Les populations varient pour de nombreux caractères. Leurs distances génétiques forment des distributions clinales soit linéaires, soit circulaires. Les clinés circulaires (substances défensives et enzymologie) et semi-circulaires (biométrie) pourraient être causés par des différences de valeur adaptative des divers allèles. Des essais expérimentaux seront tentés sur les substances défensives pour vérifier le pouvoir insecticide, répulsif et antibiotique vis-à-vis des différents prédateurs et compétiteurs de chaque zone. Cette hypothèse s'avère plus difficile à vérifier pour les alléomorphes enzymatiques puisqu'il faudrait les isoler et calculer leurs vitesses et constantes d'activité dans diverses conditions (température, ...). On peut penser que les variations morphologiques et biométriques, difficiles à interpréter, puissent résulter de l'apport d'une population venant du sud dont la dilution des gènes soit lente ou bien puissent être liées à d'autres gènes sélectionnés par les facteurs du milieu.

#### BIBLIOGRAPHIE

- CLÉMENT, J.L., 1977. Écologie des *Reticulitermes* français; position systématique des populations. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **102** (2) : 169-185.
- CLÉMENT, J.L., 1978. Nouveaux critères taxonomiques dans le genre *Reticulitermes*: description de nouveaux taxons français. *Ann. Soc. Entomol. Fr.*, **14** (2) : 131-141.
- CLÉMENT, J.L., 1979. Étude biométrique des populations des *Reticulitermes* français (*R. Lucifugus*, *R. santonensis* et *R. banyulensis* sp. nov.) et des populations américaines de *R. flavipes*. *Archs. Zool. exp. gén.*, **120** : 65-87.
- CLÉMENT, J.L., 1980. Aggression intra et interspécifique dans le genre *Reticulitermes*. Séquences comportementales de reconnaissance coloniale. *Biol. Ecol. médit.*, **7** (3) : 157-158.
- CLÉMENT, J.L., 1981 a. Enzymatic Polymorphism in the European populations of various *Reticulitermes* species (Isoptera), in "Biosystematics of social Insects". P.E. Howse and J.L. Clément Éditeurs Academic Press, London : 49-61.
- CLÉMENT, J.L., 1981 b. Spéciation des Réticulitermes européens (Isoptères). Thèse Doct. d'État Univ. P. et M. Curie, Paris. 246 p.
- CLÉMENT, J.L., 1981 c. Variabilité biométrique inter et intraspécifique des *Reticulitermes* européens. Soumis à publication aux *Archs. Zool. exp. gén.*
- CLÉMENT, J.L., 1982. Phéromones d'attraction sexuelle des Termites européens du genre *Reticulitermes*. Mécanismes comportementaux et isolements spécifiques. *Biologie du comportement*, **7** : 55-68.
- EMBERGER, L., 1971. La végétation de la région méditerranéenne in « Travaux de botanique et d'Écologie », Masson, Paris.
- GOWER, J.C., 1966. Some distance properties of latent roots and vector methods use in multivariate analysis. *Biometrika*, **53** : 325-338.
- GRASSI, B. et A. SANDIAS, 1893. Costituzione e sviluppo della societa dei termitidi. *Atti. Accad. Gioenia Sci. Nat. Catania* (4), **6** (13) : 1-75; **7** (1) : 1-76.
- GUILLAUMIN, M., 1972. Étude biométrique des populations de *Pyrgus carlinae* et de *P. Cirsii*. I Méthode simple d'évaluation du taux de recouvrement des distributions statistiques de deux populations en relation avec la notion de distance. *Archs. Zool. exp. gén.* **113** : 579-606.
- KIMURA, M. et T. OTHA, 1971. Theoretical aspects of population genetics. Princeton : Princeton University Press.
- LEFEBVRE, J. 1980. Introduction aux analyses statistiques multidimensionnelles. Masson, 259 pages.
- NEI, M., 1972. Genetic distance between populations. *Ann. Natur.*, **106** : 283-292.
- PARTON, A.H., P.E. HOWSE, R., BAKER, J.L. CLÉMENT., 1981. Variation in the chemistry of the frontal gland sécrétion of european *Reticulitermes* species. In « Biosystematics of social Insects » P.E. HOWSE and J.L. CLÉMENT Éditeurs, Academic Press, London : 193-209.
- PENMAN, H.L., 1953. The physical basis of irrigation control. *report 13 th Int. Hort. Congr.*, **2** : 913-924. London Royal Horticultural Society.
- UNESCO - FAO. 1970. Étude écologique de la zone méditerranéenne. Carte de la végétation de la région méditerranéenne. Unesco.

# BENTHIC FAUNA OF THE NORTH AEGEAN SEA II. CRINOIDEA AND HOLOTHURIOIDEA (ECHINODERMATA)

Athanasios S. KOUKOURAS and Apostolos I. SINIS

Laboratory of Zoology, University of Thessaloniki,  
Thessaloniki, Greece

BENTHOS  
CRINOÏDES  
HOLOTHURIDES  
MÉDITERRANÉE  
MER ÉGÉE

RÉSUMÉ. – Deux espèces de Crinoïdes et 22 espèces d'Holothurioidea ont été récoltées au Nord de la Mer Égée. 7 espèces, *Holothuria (H.) stellati*, *H. (H.) mammata*, *Paracucumaria hyndmanni*, *Havelockia inermis*, *Phyllophorus granulatus*, *Leptosynapta makrankyra*, *Labidoplax thomsoni* sont nouvelles pour la Méditerranée orientale (20° plus à l'est), 3 espèces, *Holothuria (Thymiosycia) impatiens*, *H. (Platyperona) sanctori*, *H. (Panningothuria) forskali* sont nouvelles pour la Mer Égée, et 5 espèces, le Crinoïde *Leptometra phalangium* et les Holothurides *Holothuria (H.) helleri*, *Leptopentacta tergestina*, *Thyone fusus* et *T. cherbonnieri* sont nouvelles pour le Nord de la Mer Égée. La distribution géographique (et en particulier celle de la Mer Égée), des données écologiques et quelques observations sont indiquées et discutées.

BENTHOS  
CRINOIDS  
HOLOTHUROIDS  
MEDITERRANEAN  
AEGEAN

ABSTRACT. – During the sampling that was made in the North Aegean Sea, 2 species of crinoids and 22 species of holothuroids were found. 7 of these species (*Holothuria (H.) stellati*, *H. (H.) mammata*, *Paracucumaria hyndmanni*, *Havelockia inermis*, *Phyllophorus granulatus*, *Leptosynapta makrankyra*, *Labidoplax thomsoni*) are new for the fauna of the eastern Mediterranean (east of 20°), 3 (*Holothuria (Thymiosycia) impatiens*, *H. (Platyperona) sanctori*, *H. (Panningothuria) forskali*) are new for the fauna of the Aegean Sea, and 5 (the crinoid *Leptometra phalangium*, and the holothuroids *Holothuria (H.) helleri*, *Leptopentacta tergestina*, *Thyone fusus* and *T. cherbonnieri*) are new for the fauna of the North Aegean Sea. For the 24 species found, the geographical distribution (mainly in the Aegean) as well as ecological and other information are given and discussed.

## INTRODUCTION

Our knowledge on the qualitative composition of the benthic fauna of the North Aegean Sea is very limited. For this reason, a research on this subject has begun since 1970. This paper, which is the second of the series, includes the information that was obtained on crinoids and holothuroids.

The review of the literature showed that the little existing information is given by Tortonese & Demir (1960), Makkavieva (1963), Geldiay & Kocatas (1972) and Ünsal (1973). Little is also the information for the South Aegean Sea and the west coasts of Greece (Ionian Sea) given by Forbes (1843), Steindahner (1891), Marenzeller (1893), Panagiotopoulos (1916), Politis (1928), Bel-

loc (1948), Pérès & Picard (1958), Vamvakas (1970, 1971) and Salvini-Plawen (1977) correspondingly.

The few existing information about the environmental conditions in the North Aegean Sea are given by Spratt (1848), Golemis (1936), Lacombe *et al.* (1958, 1960), Blanc (1964), Miller & Stanley (1965), Pérès (1967), Stanley (1969), Bacescu *et al.*, (1971) and Koukouras (1979).

## MATERIALS AND METHODS

The 1512 specimens that were examined, were collected from 120 sampling stations in the North Aegean

Sea (see map). Several samples were taken in every one station. The sampling was carried out by otter trawl (in this case the sampling stations are marked with capital letters), by free or SCUBA diving, by various types of dredge and a van Veen sampler. Because of technical difficulties the sampling was carried out, with only a few exceptions, down to a depth of 200 m, but intensively only down to 100 m. However, we believe that sampling will be soon carried out in greater depths, so that the whole North Aegean Sea will be covered.

### THE SAMPLING STATIONS

In the following tables, information is given for the sampling stations where crinoids and holothuroids were found. In the column of the "gear used" the free diving is marked with FD, the SCUBA diving with SD, the use of an otter trawl with OT, the use of dredge with D and the use of grab with G.

TABLEAU I

St.	Locality	Depth m	Substratum	Gear used
A	North of Samothraki	20-90	sand silt, silt	OT
B	NE, E, SE of Thassos	45-160	silt sand, silt	OT
C	Gulf of Kavala	36-90	silt sand, silt	OT, D, G
D	SW of Kavala	40-120	silt sand, silt	OT, D, G
E	Strymonikos Gulf	25-105	silt sand, silt	OT, D, G
F	SW of Thassos	90-460	silt	OT
G	Singitikos Gulf	140-350	silt	OT
H	Toroneos Gulf	140-270	silt	OT
I	Gulf of Thessaloniki	25-36	sand silt, silt	OT, D, G
J	Thermaikos Gulf	35-70	silt sand, silt	OT, D
K	Thermaikos Gulf	60-145	silt sand, silt	OT, D
L	Diavlos Trikeri	45-105	maërl, silt sand, silt	OT, D
M	SW of Skiathos	70-190	maërl, silt sand, silt	OT, D
O	NE, E, S of Alonnisos	80-450	silt	OT
P	W, SW, S of Limnos	90-210	silt	OT
Q	SW, S of Lesvos	90-250	silt	OT
R	West of Chios	85-480	silt	OT
S	SE of Chios	15-230	sand, silt sand, silt	OT
U	NE of Magnisia	80-280	silt	OT
V	Thermaikos Gulf	30-85	silt sand, silt	OT, D, G
W	Pagasitikos Gulf	25-95	silt sand, silt	OT, D

### RESULTS

#### I. CRINOIDEA

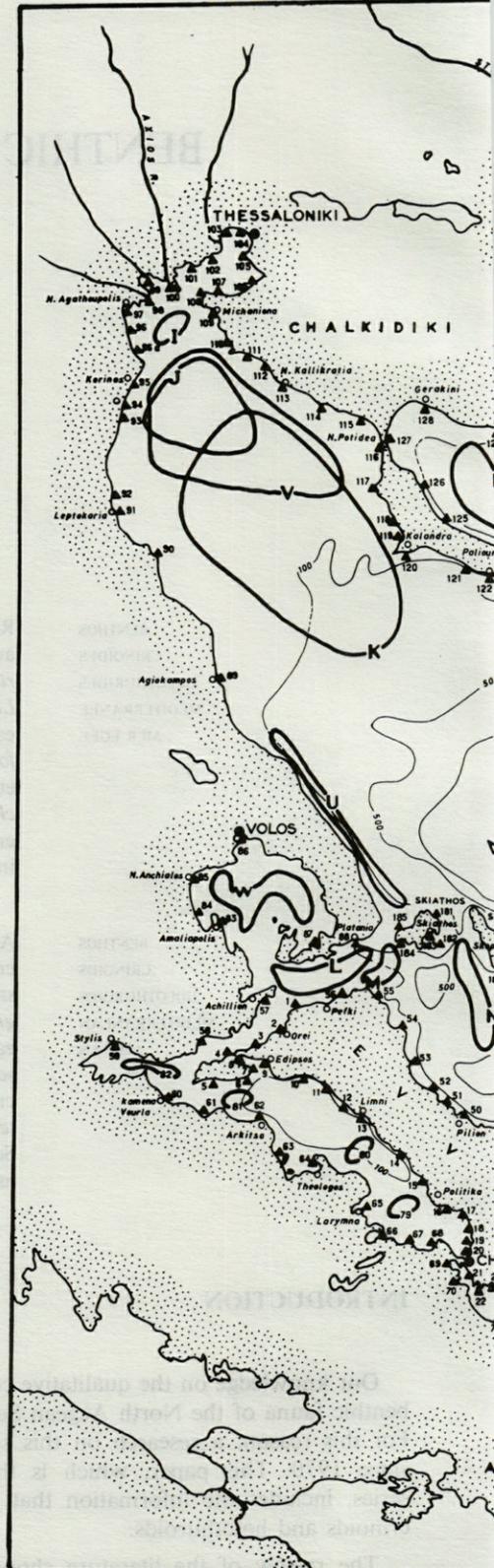
##### *Antedonidae*

*Antedon mediterranea* (Lamarck, 1816).

*Antedon mediterranea*, Koehler, 1921, p. 195, fig. 149 b, 150; 1927, p. 123, pl. 11 fig. 7. — Tortonese, 1952, p. 168, fig. 2; 1965, p. 29, fig. 6 A-C, 7, 8.

*Antedon adriatica*, Kolosvary, 1938, p. 47, fig. 1-3.

Material: 524 specimens, stations 80, 198, A, C, D, E, I, J, K, L, R, S, V, W. Max. number of cirri 49;





Map showing location of sampled areas, in the North Aegean Sea.

*Carte de prélèvements, au Nord de la mer Égée.*

TABLEAU II

Station number	Locality	Depth m	Substratum	Gear used
19	Manika, Chalkis	0-5	stones, pebbles, sand	FD, SD
20	Chalkis	0-6	sand, sand silt	FD, SD
21	Lampsakos, Chalkis	0-4	sand, silt sand	FD, SD
25	Eretria	1-5	<i>Zostera</i> , sand	FD, SD
31	Paliobori, N. Styra	0-6	stones, pebbles, sand	FD, SD
34	Karystos	0-5	stones, <i>Cystoseira</i> , sand	FD, SD
39	Tsakei	0-6	stones, sand	FD, SD
42	Petries	0-7	stones, <i>Posidonia</i> , sand	FD, SD
45	Sutsini, Kymi	0-8	stones, sand, sand silt	FD, SD
65	Larymna	0-6	sand, silt sand	FD, SD
68	Eglezonisi, Chalkis	0-7	stones, pebbles, sand	FD, SD
69	Glypha, Chalkis	0-6	<i>Zostera</i> , sand silt	FD, SD
77	Southern Evvoia Gulf	55-65	silt sand, silt	OT, D
78	Southern Evvoia Gulf	35-60	silt sand, silt	OT, D
79	Northern Evvoia Gulf	65-85	silt sand, silt	OT, D
80	Northern Evvoia Gulf	110-120	silt sand, silt	OT, D
82	Maliakos Gulf	25-30	silt sand	OT, D
83	Amaliapolis	0-8	stones, pebbles, sand	FD, SD
85	N. Anchiolos	0-7	stones, <i>Posidonia</i> , sand	SD, D
87	Trikeri	0-8	stones, pebbles, sand	FD, SD
91	Leptokaria	0-3	stones, pebbles	FD
92	Litochoron	0-5	stones, pebbles, sand	FD, SD
96	Makrygialos	0-20	<i>Posidonia</i> , sand, sand silt	FD, SD
96a	Alykes, Katerini	1-20	pebbles, <i>Posidonia</i> , <i>Zostera</i> , sand, sand silt	SD, D, G
97	N. Agathoupolis	0-6	sand, silt sand	FD, SD
98	Aliakmon River estuary	0-18	<i>Posidonia</i> , fine sand, silt	FD, SD, D
99	Loudias River estuary	1-8	fine sand, silt	SD, D, G
100	Axios River estuary	1-19	<i>Posidonia</i> , fine sand, silt	SD, D, G
101	Lefkoudi	1-10	<i>Zostera</i> , fine sand, silt	SD, D, G
102	Paliomana	1-15	<i>Posidonia</i> , fine sand, silt	SD, D, G
105	Mikro Emvolo	2-10	silt sand, silt	SD, D, G
106	Trimini	2-10	pebbles, sand, sand silt	SD, D, G
107	Agia Triada	3-20	pebbles, sand, silt sand	SD, D, G
108	Megalo Emvolo	10-25	maërl, sand, sand silt, silt	SD, D, G
109	Michaniona	0-20	<i>Posidonia</i> , sand, sand silt	SD, D, G
110	Epanomi	0-25	pebbles, <i>Posidonia</i> , sand, sand silt	SD, D, G
112	N. Iraklia	0-5	pebbles, <i>Zostera</i> , sand	FD, SD, D
114	N. Plagia	0-6	pebbles, <i>Zostera</i> , sand	FD, SD, D
116	N. Potidea	0-8	<i>Zostera</i> , sand, sand silt	FD, SD, D
117	Ak. Pirgos	0-7	<i>Zostera</i> , sand, sand silt	FD, SD, D
120	Kalandra	0-6	pebbles, <i>Zostera</i> , sand	FD, SD
125	Polychrono	0-7	<i>Zostera</i> , sand	FD, SD
127	N. Potidea	0-6	<i>Zostera</i> , sand	FD, SD
128	Gerakini	0-6	pebbles, <i>Zostera</i> , sand	FD, SD
129	Nikiti	0-5	stones, pebbles, sand	FD, SD
130	N. Marmaras	0-3	stones, pebbles, sand	FD, SD
131	Porto Koufo	0-25	rocks, stones, sand, sand silt	FD, SD
132	Sykia	0-5	rocks, <i>Zostera</i> , sand	FD, SD
134	Agios Nikolaos	0-6	pebbles, <i>Zostera</i> , sand	FD, SD

Station number	Locality	Depth m	Substratum	Gear used
135	Pyrgadikia	0-8	rocks, <i>Posidonia</i> , sand	FD, SD
136	Xiropotamos	0-5	<i>Zostera</i> , sand	FD, SD
137	Ouranoupolis	0-6	pebbles, <i>Zostera</i> , sand	FD, SD
140	Moni Megistis Lavras	0-15	stones, <i>Posidonia</i> , sand	FD, SD
142	Agios Dimitrios	0-9	rocks, stones, <i>Posidonia</i> , sand	FD, SD
143	N. Roda	0-5	stones, <i>Cystoseira</i> , <i>Zostera</i> , sand	FD, SD
145	Marmari	0-6	<i>Zostera</i> , sand, sand silt	FD, SD
146	Olympiada	0-27	<i>Zostera</i> , sand, sand silt	FD, SD, D
147	Stavros	0-15	<i>Posidonia</i> , sand, silt sand	SD, D, G
148	Asprovalta	0-20	pebbles, sand, silt sand	SD, D, G
148a	Kyani akti	0-15	<i>Zostera</i> , sand, silt sand	SD, D, G
149	Strymonas River estuary	0-10	fine sand, silt sand, silt	D, G
150	Kariani	0-10	<i>Zostera</i> , sand, silt sand	SD, D, G
151	Loutra Eleftheron	0-6	stones, pebbles, sand	FD, SD
152	Ormos Eleftheron	0-15	<i>Zostera</i> , sand, silt sand	SD, D, G
153	Iraklitsa	15-35	maërl, silt sand	D, G
154	Kalamitsa	0-15	<i>Zostera</i> , sand, silt sand	SD, D, G
155	Kavala	0-30	rocks, <i>Posidonia</i> , sand, silt sand, silt	SD, D, G
156	Karvali	1-28	maërl, sand, silt sand	D, G
157	Keramoti	0-10	<i>Zostera</i> , sand, silt sand	SD, D
159	Porto Lagos	0-7	sand, silt sand	FD, SD
162	Makri	0-6	rocks, <i>Posidonia</i> , sand	FD, SD
167	Kallirachi, Thassos	0-8	pebbles, <i>Zostera</i> , sand	FD, SD
168	Limenaria, Thassos	0-6	<i>Zostera</i> , sand	FD, SD
169	Theologos, Thassos	0-7	<i>Zostera</i> , sand	FD, SD
171	Plaka, Limnos	0-7	pebbles, <i>Zostera</i> , sand	FD, SD
172	Moudros, Limnos	0-5	stones, pebbles, <i>Zostera</i> , sand	FD, SD
173	Kondia, Limnos	0-6	stones, <i>Zostera</i> , sand	FD, SD
174	Myrina, Limnos	0-8	stones, <i>Zostera</i> , sand	FD, SD
175	Agios Efstratios	2-10	rocks, <i>Posidonia</i> , sand	FD, SD
176	Votsi, Alonnisos	0-4	rocks, stones, pebbles	FD, SD
177	Patiri, Alonnisos	0-5	stones, <i>Zostera</i> , sand	FD, SD
178	Chora, Skopelos	0-6	stones, pebbles, sand	FD, SD
179	Stafilos, Skopelos	0-7	stones, pebbles, sand	FD, SD
180	Agnodas, Skopelos	0-6	pebbles, <i>Zostera</i> , sand	FD, SD
185	Mandraki, Skiathos	0-8	stones, <i>Zostera</i> , sand	FD, SD
188	Linaria, Skyros	0-16	stones, <i>Zostera</i> , sand	FD, SD
191	NE of Skyros	20-45	maërl, silt sand	SD, OT
192	Sigri, Lesvos	0-8	rocks, stones, <i>Posidonia</i> , sand	FD, SD
193	Petra, Lesvos	0-6	stones, <i>Zostera</i> , sand	FD, SD
195	Makrys Gialos, Lesvos	0-7	stones, pebbles, sand	FD, SD
198	Baria, Lesvos	0-15	stones, <i>Posidonia</i> , <i>Zostera</i> , sand	FD, SD
199	Loutra, Lesvos	0-6	pebbles, <i>Zostera</i> , sand	FD, SD
200	Perama, Lesvos	0-8	stones, <i>Cystoseira</i> , sand	FD, SD
201	Kalloni, Lesvos	0-10	pebbles, <i>Zostera</i> , sand	FD, SD
203	Psara Island	0-15	stones, <i>Cystoseira</i> , sand	FD, SD
204	Volissos, Chios	0-15	stones, <i>Posidonia</i> , sand	FD, SD
207	Chora, Chios	0-8	stones, <i>Zostera</i> , sand	FD, SD
208	Katarraktis, Chios	0-22	pebbles, sand, sand silt	FD, SD
209	Stefanos, Chios	0-12	rocks, stones, pebbles	FD, SD

Lmax. of cirri 26 mm. Max. number of segments in a cirri 32; min. 10. Lmax. of branches 168 mm.

Ecology: depths from 10 m to 230 m (infralittoral and circalittoral zones), in *Zostera* or *Posidonia* meadows and on maërl or detritic substrates. 6 individuals of the parasite *Myzostomum glabrum* were found on a specimen.

Distribution: many localities of the Aegean Sea (Forbes 1843, as *Comatula rosacea*; Tortonese 1946, 1947, 1965; Belloc 1948; Peres & Picard 1958; Tortonese & Demir 1960; Kisseleva 1961, 1963; Jacquotte 1962; Vamvakas 1971; Ünsal 1973).

*Leptometra phalangium* (J. Müller, 1941)

*Leptometra phalangium*, Koehler, 1921, p. 197, fig. 151-153 a; 1927, p. 131, pl. 9, fig. 4-6. — Tortonese, 1965, p. 33, fig. 6 D, 9.

Material: 32 specimens, stations G, M, O, R, U. Lmax. of cirri 70 mm. Max. number of segments in a cirri 50; min. 23. Other measurements were not permitted because the specimens had been damaged in part, during the sampling.

Ecology: We found it on silt substrates, in depths between 180 m and 300 m (circalittoral and bathyal zones). It has been found, however, by «Pola» in the South Aegean Sea, between 660 m and 1292 m (Steindachner 1891). According to Picard (1965), it is exclusive characteristic species of the biocoenosis of the shelf-edge detritic (DL).

Distribution: This is the first time it is mentioned in the North Aegean Sea. In the South Aegean Sea its occurrence has been mentioned by Steindachner (1891), Marenzeller (1893), Belloc (1948) and Kisseleva (1963).

## 2. HOLOTHURIOIDEA

### *Holothuriidae*

*Holothuria (Holothuria) tubulosa* Gmelin, 1788

*Holothuria tubulosa*, Koehler, 1927, p. 215, pl. 16, fig. 25. — Tortonese, 1965, p. 53, fig. 16-17.

*Holothuria (Holothuria) tubulosa*, Rowe, 1969, p. 152, fig. 17.

Material: 105 specimens from the stations 20, 39, 77, 79, 82, 83, 85, 87, 92, 105, 108, 109, 110, 112, 127, 128, 130, 131, 134, 143, 146, 151, 152, 157, 159, 162, 174, 178, 179, 185, 199, 200, I, V. Lmax. 213 mm.

Ecology: It was found in *Zostera* or *Posidonia* meadows, on sand, silty sand and stones, in depths from 0.3 m to 83 m (infralittoral and circalittoral zones), but usually down to 10 m. According to Peres & Picard (1964) and Peres (1967) it is component species of the biocoenosis SVMC.

Distribution: in the North Aegean Sea it is known from the Turkish coasts (Geldiay & Kocatas 1972, Ünsal 1973). In the South Aegean Sea its occurrence has been mentioned by Panagiotopoulos (1916) and (Pères & Picard 1958).

*Holothuria (Holothuria) stellati* Delle Chiaje, 1823

*Holothuria stellati*, Koehler, 1921, p. 176, fig. 131; 1927, p. 219, pl. 16, fig. 27.

*Holothuria (Holothuria) stellati*, Rowe, 1969, p. 153.

Material: One specimen, 129 mm long. Station W.

Ecology: depth of 30 m (infralittoral zone) on a silt sandy substratum. According to Cherbonnier (1958) it can be found in other types of substrata, too.

Distribution: This species is known from the western Mediterranean and the Adriatic Sea (Carus 1885, Koehler 1927, Cherbonnier 1958, Tortonese 1965, Fredj 1974); so far, it had not been reported from the eastern Mediterranean.

*Holothuria (Holothuria) mammata* Grube, 1840

*Holothuria mammata*, Koehler, 1921, p. 177, fig. 132, 133; 1927, p. 220, pl. 16 fig. 22. — Cherbonnier, 1960, p. 118, fig. 1. — Tortonese, 1965, p. 57, fig. 18.

*Holothuria (Holothuria) mammata*, Rowe, 1969, p. 153.

Material: 33 specimens, stations 31, 91, 114, 130, 131, 135, 137, 145, 146, 153, 168, 169, 171, 172, 173, 179, 203, 207, 209, L. Lmax. 200 mm.

Ecology: We found it in depths between 1 m and 26 m (infralittoral zone), on substrata consisted of smaller or greater stones and more or less sand some times mixed with some silt.

Distribution: This species is also reported for the first time from the eastern Mediterranean. In the central and western Mediterranean it is known from the gulf of Naples and Nice (Carus 1885), from the coasts of Algeria (Tortonese 1956) and from Banyuls (Cherbonnier 1960, Cherbonnier & Guille 1967).

*Holothuria (Holothuria) helleri* Marenzeller, 1878

*Holothuria helleri*, Koehler, 1921, p. 180, fig. 136; 1927, p. 234, pl. 16 fig. 23. — Tortonese, 1935, p. 317, fig. 1-2; 1965, p. 63, fig. 23.

*Holothuria (Holothuria) helleri*, Rowe, 1969, p. 153.

Material: 9 specimens, stations 129, 140, 142, 168, 172, 180, 192, 203. Lmax. 48 mm.

Ecology: on sand or among the rhizomes of *Posidonia* and also among various algae, and in depths from 1 m to 6 m (upper infralittoral zone). It is also a rather rare species for the North Aegean Sea.

Distribution: It is mentioned for the first time from the North Aegean Sea. The only record of this species for the eastern Mediterranean, up to now, was from NW Saronikos Gulf (Vamvakas, 1971).

*Holothuria (Lessonothuria) polii* Delle Chiaje, 1832

*Holothuria polii*, Koehler, 1921, p. 178, fig. 134; 1927, p. 222, pl. 16 fig. 32. — Mayer, 1937, p. 18, fig. 7-8. — Tortonese, 1965, p. 58, fig. 29-20.

*Holothuria (Lessonothuria) polii*, Rowe, 1969, p. 149.

Material: 100 specimens, stations 21, 25, 42, 78, 83,

87, 105, 108, 109, 110, 112, 116, 117, 125, 128, 129, 130, 132, 134, 136, 143, 145, 146, 151, 152, 153, 159, 167, 169, 173, 174, 177, 178, 179, 185, 188, 192, 193, 195, 198, 199, 201, 204, 207, C. Lmax. 151 mm.

Ecology : depths between 0.5 m and 40 m (infralittoral zone), on stones, pebbles, sand, silty sand, *Posidonia* or *Zostera* meadows and among algae. The most common species in the coastal waters of the North Aegean Sea. According to Pérès & Picard (1964) and Pérès (1967) it is one of the component species of the biocoenosis SVMC.

Distribution : In the North Aegean Sea it is known from the Turkish coasts (Geldiay & Kocatas 1972, Ünsal 1973). It is also known from the South Aegean Sea (Politis 1928, Pérès & Picard 1958).

*Holothuria (Thymiosycia) impatiens* (Forsk., 1775)

*Holothuria impatiens*, Koehler, 1921, p. 173, fig. 129; 1927, p. 214, pl. 16, fig. 19. – Mayer, 1937, p. 14, fig. 4.

*Holothuria (Thymiosycia) impatiens*, Rowe, 1969, p. 145, fig. 13. – Clark & Rowe, 1971, p. 173, fig. 85 a, a', pl. 26, fig. 2, pl. 28, fig. 8.

Material : 26 specimens, stations 19, 20, 31, 68, 69, 83, 105, 110, 112, 134, 173, 200, 209. Lmax. 92 mm.

Ecology : In depths between 1 and 8 m (upper infralittoral zone), on substrata consisted of smaller or greater stones, or sand, but usually in *Zostera* or *Posidonia* meadows or among algae.

Distribution : This species was known up to now in the eastern Mediterranean only from the coasts of Israel (Tortonese, 1956). In the western and central Mediterranean it is known from various regions (Tortonese 1961, Bruno 1972, etc.).

*Holothuria (Platyperona) sanctori* Delle Chiaje, 1823

*Holothuria sanctori*, Koehler, 1921, p. 171, fig. 127; 1927, p. 207, pl. 16, fig. 21. – Tortonese, 1965, p. 61, fig. 21 A, 22.

*Holothuria (Platyperona) sanctori*, Rowe, 1969, p. 145.

Material : 11 specimens, stations 34, 120, 130, 132, 134, 174, 176, 188; Lmax. 131 mm.

Ecology : In depth of 2 to 15 m (infralittoral zone) on substrata of stones and sand or among algae, but usually in crevices or under rocks. Rather rare species for the North Aegean Sea.

Distribution : It is reported for the first time from the Aegean Sea. In the eastern Mediterranean it is known from the coasts of Egypt and Lebanon (Tortonese, 1966). It is also known from other regions in the Mediterranean (Tortonese 1965, Sibuet 1974, etc.).

*Holothuria (Panningothuria) forskali* Delle Chiaje, 1823.

*Holothuria forskali*, Koehler, 1921, p. 179, fig. 135; 1927, p. 226, pl. 16, fig. 20. – Mayer, 1937, p. 20, fig. 10-11. – Tortonese, 1965, p. 64, fig. 23 B.

*Holothuria (Panningothuria) forskali*, Rowe, 1969, p. 141, fig. 10.

Material : 26 specimens, stations 79, 153, 157, 169, 171, 172, 173, 175, 191, Lmax. 112 mm.

Ecology : depths between 1 and 80 m (infralittoral and circalittoral zones), on substrata of silt and silty sand, in *Posidonia* or *Zostera* meadows and among algae. According to Pérès & Picard (1964) it is one of the component species of the biocoenosis RL.

Distribution : This is the first record of this species from the Aegean Sea. In the eastern Mediterranean it was known up to now only from the coasts of Israel (Tortonese 1965). In the rest Mediterranean it is known from various regions (Mayer 1937, Cherbonnier & Guille 1967, Zavodnik 1968, etc.).

### Stichopodidae

*Stichopus regalis* (Cuvier, 1817).

*Stichopus regalis*, Koehler, 1921, p. 182, fig. 138; 1927, p. 237, pl. 16, fig. 24. – Mayer, 1937, p. 22, fig. 12-13. – Tortonese, 1952, p. 227, fig. 8; 1965, p. 66, fig. 24-25.

Material : 40 specimens, stations 45, A, B, C, E, F, G, H, I, L, P, R, V, W. Lmax. 207 mm.

Ecology : In depths from 6 to 200 m (Infralittoral and circalittoral zones) on silty and sand silty substrata. In the South Aegean Sea, however, it was found by « Pola » in a depth of 834 m (Steindachner 1891). According to Pérès & Picard (1964) it is component species of the biocoenoses VTC and VP.

Distribution : Known from several regions of the Aegean Sea (Steindachner, 1891, Tortonese & Demir, 1960, Vamvakas, 1971, Ünsal, 1973).

### Cucumariidae

*Stereoderma kirschbergi* (Heller, 1868)

*Cucumaria kirschbergi*, Koehler, 1921, p. 156, fig. 108; 1927, p. 173, pl. 16, fig. 7. – Mayer, 1937, p. 24, fig. 16-17. – Tortonese, 1965, p. 78, fig. 30.

*Stereoderma kirschbergi*, Panning, 1949, p. 422.

Material : One specimen 11 mm long from the station 153.

Ecology : In depth of 30 m (infralittoral zone) on a maërl substratum. Component species of the biocoenosis DC (Pérès & Picard 1964).

Distribution : In the eastern basin of the Mediterranean it was known only from SW Saronikos Gulf (Vamvakas, 1971) and from the Turkish Aegean coasts (Ünsal, 1973). However, it has been reported from the Sea of Marmara, Bosphorus and Black Sea (Tortonese 1965, Caspers 1968, Bacescu *et al.* 1971).

*Ocnus planci* (Brandt, 1835)

*Cucumaria planci*, Koehler, 1921, p. 153, fig. 101-104; 1927, p. 164, pl. 16, fig. 3. – Mayer, 1937, p. 23,

- fig. 14-15. — Tortonese, 1952, p. 229, fig. 32-33; 1965, p. 81. — Cherbonnier, 1956, p. 20.
- Ludwigia planci*, Panning, 1949, p. 433, fig. 26. — Cherbonnier, 1958, p. 60.
- Pentacucumis planci*, Deichman, 1957, p. 13, fig. 54-71.
- Ocnus planci*; Rowe, 1970, p. 686. — Panning, 1971, p. 30, fig. 1-2, pl. 3.
- Material: 98 specimens, stations 42, 78, 79, 85, 105, 108, E, I, L, V, W. Lmax. 110 mm
- Ecology: In depths between 6 and 90 m (infralittoral and circalittoral zones), on silty and sand silty substrata, as well as in *Posidonia* meadows.
- Distribution: The first time it was found in the Aegean Sea is the one by Tortonese & Demir (1960). Its presence in the Aegean Sea and the Black Sea has been reported later by Bacescu *et al.* (1971), Geldiay & Kocatas (1972) and Ünsal (1973).
- Paracucumaria hyndmanni* (Thompson, 1840)
- Cucumaria hyndmanni*, Koehler, 1921, p. 157, fig. 109; 1927, p. 174, pl. 16, fig. 8. — Tortonese, 1965, p. 74.
- Paracucumaria hyndmanni*, Panning, 1949, p. 419. — Cherbonnier, 1958, p. 58.
- Material: 4 specimens, stations 106, 107, 110. Lmax. 18 mm.
- Ecology: depths between 7 and 25 m (infralittoral zone), on substrata consisted of coarse sand mixed with a great enough quantity of pebbles as well as with many shells of molluscs. According to Fredj (1974), its bathymetrical distribution ranges between 50 and 150 m. At the station 106 the salinity was 33.2‰.
- Distribution: Although this species is known from the central and western basin of the Mediterranean, this is its first report from the eastern basin. Also known (as *Skleroderma hyndmanni*) from the Black Sea (Caspers 1968).
- Leptopentacta tergestina* (M. Sars, 1857)
- Cucumaria tergestina*, Koehler, 1921, p. 158, fig. 110-111; 1927, p. 175, pl. 16, fig. 9. — Mayer, 1937, p. 26, fig. 18-19. — Tortonese, 1952, p. 231, pl. 1, fig. 10.
- Trachythyone tergestina*, Panning, 1949, p. 426. — Tortonese, 1965, p. 83, fig. 34-35 A.
- Leptopentacta tergestina*, Panning, 1966, p. 66.
- Material: 10 specimens, stations 96a, 153 E, L, V, W. Lmax. 76 mm.
- Ecology: In depths between 8 and 70 m (infralittoral and circalittoral zones) on silty and sand silty substrata. According to Pérès & Picard (1964) it is one of the component species of the biocoenosis VTC.
- Distribution: Known in the eastern Mediterranean, up to now, from the NW Saronikos Gulf (Vamvakas 1970, 1971), from the Turkish Aegean coasts (Ünsal 1973) and from the Sea of Marmara (Tortonese & Demir, 1960).
- Leptopentacta elongata* (Düben & Koren, 1844)
- Cucumaria elongata*, Koehler, 1921, p. 160, fig. 112-113; 1927, p. 177, pl. 16, fig. 10. — Mayer, 1937, p. 28, fig. 20-21.
- Trachythyone elongata*, Panning, 1949, p. 429, fig. 18. — Cherbonnier, 1958, p. 60. — Tortonese, 1965, p. 85, fig. 35 B-36.
- Leptopentacta elongata*, Panning, 1966, p. 62, fig. 7.
- Material: 133 specimens, stations 96, 96a, 97, 98, 99, 100, 101, 102, 105, 106, 107, 108, 145, 146, 147, 150, 154, 156, 157, C, E, I, J, V. Lmax. 81 mm.
- Ecology: depths from 2 to 100 m (infralittoral and circalittoral zones), on various types of substrata (silt, sand silt, pebbles, *Zostera* or *Posidonia* meadows). It is also considered component species of the biocoenosis VTC (Peres & Picard, 1964).
- Distribution: Mentioned in several regions of the Aegean Sea (Forbes 1843 as *Cucumaria pentactes*, Pérès & Picard 1958, Ünsal 1973).
- Thyone fusus* (O.F. Müller, 1788)
- Thyone fusus*, Koehler, 1921, p. 164, fig. 118; 1927, p. 190, pl. 16 fig. 13 (*partim*). — Tortonese, 1935, p. 322, fig. 3; 1965, p. 88, fig. 37A. — Mayer, 1937, p. 30, fig. 23-24.
- Thyone fusus mediterranea*, Madsen, 1941, p. 17, fig. 12-16. — Tortonese, 1952, p. 233.
- Material: 7 specimens, stations 131, 146, J, L. Lmax. 18 mm.
- Ecology: depths between 20 and 60 m (infralittoral and circalittoral zones) on a sand silty substratum.
- Distribution: This is the first report of this species from the North Aegean Sea. Its only previous report for the eastern Mediterranean is the one by Vamvakas (1971) from the NW Saronikos Gulf.
- Thyone cherbonnieri* Reys, 1959
- Thyone cherbonnieri* Reys, 1959, p. 173, fig. 1-6. — Tortonese, 1965, p. 88.
- Material: 19 specimens, stations 96, 96a, 97, 106, 107, 108, 110, 147, 156, C, I, J. Lmax. 47 mm.
- Ecology: In depths from 3 to 44 m (infralittoral zone) on substrata of silt, sand silt, pebbles, or in *Zostera* and *Posidonia* meadows.
- Distribution: New for the fauna of the North Aegean Sea. In the eastern Mediterranean it was known, up to now, only from Saronikos Gulf (Vamvakas, 1970, 1971). In the rest Mediterranean it is known only from the French and Spanish coasts (Reys 1960; Cherbonnier & Guille 1967; Guille 1970, 1976).
- Havelockia inermis* (Heller, 1868)
- Thyone inermis*, Koehler, 1921, p. 167, fig. 123; 1927, p. 193, pl. 16, fig. 15. — Mayer, 1937, p. 32, fig. 27.
- Havelockia inermis*, Cherbonnier, 1958, p. 62. — Tortonese, 1965, p. 90, fig. 37B.

Material : 4 specimens, stations 208, H, Q. Lmax. 12 mm.

Ecology : depths between 20 and 200 m (infralittoral and circalittoral zones) on silty or sand silty substrata.

Distribution : reported here for the first time from the eastern Mediterranean. In the rest Mediterranean it has been reported from the Adriatic, Ionian, west coasts of Italy and Banyuls (Carus 1885, Marenzeller 1893, Mayer 1937, Cherbonnier 1958).

#### Phyllophoridae

*Phyllophorus urna* Grube, 1840

*Phyllophorus urna*, Koehler, 1921, p. 169, fig. 126; 1927, p. 198, pl. 16 fig. 18. – Mayer, 1937, p. 34, fig. 28-29. – Tortonese, 1965, p. 93, fig. 39-40.

Material : 4 specimens, stations 96a, 207, E. Lmax. 37 mm.

Ecology : In depths between 2 and 90 m (infralittoral and circalittoral zones), on silty or sand silty substrata, or in *Posidonia* and *Zostera* meadows.

Distribution : The only reports of this species known to us from the eastern Mediterranean are from the NW Saronikos Gulf (Vamvakas 1971) and from the gulf of Smyrna (Geldiay & Kocatas 1972).

*Phyllophorus granulatus* (Grube, 1840)

*Phyllophorus granulatus*, Koehler, 1927, p. 199, pl. 14, fig. 14. – Cherbonnier & Guille, 1972, p. 281, fig. A-N.

Material : One specimen 30 mm long, station 96a.

Ecology : depth of 3 m (upper infralittoral zone) in a *Zostera* meadow.

Distribution : This is the first report of the species from the eastern Mediterranean. In the rest Mediterranean it is known from the coasts of Sicily and Naples (Carus, 1885), the coasts of Tunisia (Cherbonnier 1956) and the gulf of Rosas (Cherbonnier & Guille 1972).

#### Synaptidae

*Leptosynapta makrankyra* (Ludwing, 1898)

*Leptosynapta makrankyra*, Koehler, 1921, p. 187. – Tortonese, 1965, p. 105. – Cherbonnier, 1968, p. 1214, fig. a-k.

Material : 3 specimens, stations 96a, 152, I. Lmax. 12 mm.

Ecology : depths of 3 m, 8 m and 36 m (infralittoral zone), on sand silty bottom and in *Zostera* meadows.

Distribution : reported here for the first time from the eastern basin of the Mediterranean. In the rest Mediterranean, known from the Italian coasts (Clark 1907) and the French coasts (Guille 1970).

*Labidoplax digitata* (Montagu, 1815)

*Labidoplax digitata*, Clark, 1907, p. 95. – Koehler, 1921, p. 188, fig. 143-144; 1927, p. 274, pl. 16,

fig. 30. – Heding, 1931, p. 672, fig. 11 (1-12). – Tortonese, 1935, p. 263; 1965, p. 106, fig. 46.

*Oestergrenia digitata*, Tortonese, 1959, p. 290.

Material : 319 specimens, stations 96a, 98, 100, 105, 107, 108, 109, 110, 145, 146, 147, 148, 148a, 149, 150, 152, 154, 155, 156, 157, C, D, E, I, K, L, P, R, V. Lmax. 310 mm.

The examined specimens agree very well with the description of the species, with the exception of some specimens, from the stations E and I, in which the number of the tentacles is increased (thirteen or fourteen).

Ecology : In depths from 10 to 90 m (infralittoral and circalittoral zones), in silty or sand silty substrata. According to Perès & Picard (1964), this species is the characteristic one of the homonymous facies that are shown by the biocoenosis VTC in the estuaries. It is also a component species of the biocoenosis VP.

Distribution : In Aegean Sea, mentioned by Steindachner (1891), Marenzeller (1893), Tortonese (1958), Tortonese & Demir (1960), Vamvakas (1971) and Ünsal (1973).

*Labidoplax thomsoni* (Herapath, 1865)

*Labidoplax thomsoni*, Clark, 1907, p. 97. – Koehler, 1921, p. 190, fig. 145; 1927, p. 275, pl. 16, fig. 31. – Mayer, 1937, p. 37, fig. 33. – Tortonese, 1965, p. 108, fig. 47.

Material : One specimen, 40 mm long, from the station 156.

Ecology : depth of 27 m (infralittoral zone) in a sand silty substratum.

Distribution : This is the first report of the species from the eastern basin of the Mediterranean. In the rest Mediterranean, known from the gulf of Naples, the Adriatic (Clark 1907) and from the coasts of Libya (Tortonese, 1965).

#### DISCUSSION

The examined specimens of each species didn't show any remarkable morphological differentiations, with the exception of some specimens of *Labidoplax digitata* (stations E and I) that were found to have 13 or 14 tentacles instead of 12.

Nearly all of the 24 identified species are not well known or are new for the fauna of the North Aegean Sea. Seven of these species are reported here for the first time from the eastern basin of the Mediterranean, three are new for the fauna of the Aegean Sea and five new for the fauna of the North Aegean Sea.

The species *Holothuria (H.) stellati*, *Stereoderma kirschbergi*, *Phyllophorus granulatus* and *Labidoplax thomsoni* can be considered rare for the region examined, and the species *Paracucumaria hyndmanni*, *Havelockia inermis*, *Phyllophorus urna* and *Leptosynapta makrankyra*, moderately rare.

The crinoids *Antedon mediterranea* and *Leptometra phalangium* are endemic species of the Mediterranean (Tortonese 1965, Gamulin-Brida, 1976). Five of the holothuroid species (*Holothuria* (*H.*) *helleri*, *Thyone cherbonnieri*, *Phyllophorus urna*, *P. granulatus*, *Leptosynapta makrankyra*) are known only from the Mediterranean, while the rest seventeen are also inhabitants of the Atlantic (Fredj, 1974). *Holothuria* (*Thymiosycia*) *impatiens* lives also in the Indo-Pacific Ocean (Clark & Rowe, 1971).

The review of the bibliographical information showed that nine more species of holothuroids are known from the Aegean Sea and the greek coasts of the Ionian Sea. These species as well as their finding regions are given below :

*Kolga ludwigi* Marenzeller : north of Krete, 35° 47' 40" N 23° 33' 30" E and 35° 36' 30" N 24° 32' 10" E; near Kithera, 36° 19' 40" N 23° 16' 20" E (Marenzeller 1893).

*Mesothuria intestinalis* (Ascanius) : near Antikithera, 35° 37' N 22° 56' 10" E, south of Krete, 34° 46' 20" N 24° 22' 50" E, 35° 3' 40" N 24° 16' 30" E and 35° 11' 30" N 23° 41' 30" E (Marenzeller 1893, as *Holothuria intestinalis*).

*Pseudostichopus occultatus* Marenzeller : SW of Milos Island, 36° 40' 30" N 23° 51' E SE of Kithera, 36° 5' 30" N 23° 9' 30" E; SW of Kithera, 35° 56' N 22° 55' 40" E, 35° 37' N 22° 56' 10" E and 36° 0' 12" N 22° 59' 6" E; NW of Krete, 35° 47' 40" N 23° 33' 30" E; south of Krete, 34° 46' 20" N 24° 22' 50" E and 35° 3' 40" N 24° 16' 30" E (Marenzeller, 1893).

*Pseudocnus koellikeri* (Semper) : turkish coasts of the Aegean (Ünsal 1973, as *Cucumaria koellikeri*).

*Pseudocnus syracusanus* (Grube) : Aegean Sea (Makka-vieva, 1963), turkish coasts of the Aegean (Ünsal, 1973), as *Cucumaria syracusana*.

*Leptosynapta inhaerens* (Müller) : NE Aegean Sea (Tortonese & Demir 1960); east coasts of Kerkyra-Corfu - (Salvini - Plaven 1977).

*Labidoplax (Oestergrenia) adriatica* Heding : Ionian Sea, east coasts of Corfu (Salvini - Plaven 1977).

*Labidoplax (Labidoplax) buski* (McIntosh) : Ionian Sea, east coasts of Corfu (Salvini - Plaven 1977).

*Labidoplax media* Oestergren : West Saronikos Gulf (Vamvakas 1971, as *Oestergrenia media*).

Including the above species, the number of the known holothuroids from the Aegean Sea is 29, while from the North Aegean Sea is 25. It is possible that the species *Labidoplax (Oestergrenia) adriatica* Heding and *Leptosynapta hispida* (Heller), known from the Adriatic and Black Sea (Bacescu *et al.* 1971; Salvini - Plaven 1972, 1977), exist also in the Aegean Sea.

Up to now, in the entire Mediterranean, five species of crinoids and fifty two species of holothuroids have been found (Sinis 1977). Consequently, the holothuroid fauna of the Aegean Sea constitutes the 56 percent of the entire holothuroid fauna of the Mediterranean and that of the

North Aegean Sea constitutes the 48 percent. Perès (1967) noted that "one finds in the northern Aegean Sea a flora and fauna very similar to those of the northern area of the Western Basin, although some species are missing". If we accept this aspect, it is logical to expect that a more intensive research in the North Aegean Sea, in depths between 100 and 500 m, will prove the existence of at least the most common species of the NW area of the Mediterranean or other mediterranean areas, that have not been found up to now, as the species *Leptosynapta minuta* (Becher), *Neocucumis marioni* (Marenzeller), *Pseudothyone raphanus* (Duben & Koren), *P. sculponea* Cherbonnier and *Thyone gadeana* Perrier. Out of the known mediterranean species that live in depths greater than 500 m, only *Mesothuria verrilli* (Theel) and *Molpadia musculus* Risso have not been reported from the Aegean Sea up to now.

## REFERENCES

- BACESCU, M., G. MÜLLER, M.-T. GOMOIU, 1971. Ecologie Marină. Cercetări de ecologie bentală in Marea Neagră-Analiza cantitativă, calitativă și comparată a faunei bentală pontice. *Acad. Répub. Pop. Rom., IV* : 1-271.
- BELLOC, G., 1948. Echinodermata In : Inventory of the fishery resources of the greek water. Appendix B; Catalogue of the resources of greek waters, *UNRRA-FAO* : 74-75.
- BLANC, J.-J., 1964. Campagne de la Calypso en Méditerranée Nord-Orientale (1960). 5. Recherches géologiques et sédimentologiques. *Ann. Inst. Océanogr.*, **41** : 219-270.
- BRUNO, C., 1972. Echinodermi di Boka Kotorska (Bocche di Cattaro, Adriatico). *Thalassia Salentina*, **6** : 37-46.
- CARUS, J., 1885. Prodrromus Faunae Mediterraneae. Vol. 1. *Stuttgart*.
- CASPERS, H., 1968. La macrofaune benthique du Bosphore et les problèmes de l'infiltration des éléments méditerranées dans la mer Noire. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, **19** (2) : 107-115.
- CHERBONNIER, G., 1956. Les Echinodermes de Tunisie. *Bull. Stn. Océanogr. Salammbo*, **53** : 1-23.
- CHERBONNIER, G., 1958. Faune marine des Pyrénées-Orientales. Echinodermes. 2. 67 p. Hermann, édit., Paris.
- CHERBONNIER, G., 1960. Complément à la faune Échinodermique des Pyrénées-Orientales. *Vie Milieu*, **11** (1) : 118-123.
- CHERBONNIER, G., 1968. Considérations sur l'Holothurie apode *Leptosynapta makrankyra* (Ludwing). *Bull. Mus. nat. Hist. nat.*, **39** (6) : 1214-1218.
- CHERBONNIER, G., & A. Guille, 1967. Complément à la faune des Échinodermes de la mer de Banyuls. *Vie Milieu*, **18** (2) : 317-330.
- CHERBONNIER, G. et A. GUILLE, 1972. Note sur l'Holothurie dendrochirote *Phyllophorus granulatus* (Grube). *Vie Milieu*, **22** (2) : 281-288.
- CLARK, H.L. 1907. The apodous Holothurians. A monograph of the Synaptidae and Molpadiidae. *Smith. contr. knowl.*, **1723** : 1-231.
- CLARK, A. & F. ROWE, 1971. Monograph of shallow-water Indo-West Pacific Echinoderms. 1-238 pp., 31 pls. Trustees British Museum (Natural History), London.
- DEICHMAN, E., 1957. The Littoral Holothurians of the Bahama Islands. *Amer. Mus. Novit.*, **1821** : 1-20.

- FORBES, E., 1943. Report on the Mollusca and Radiata of the Aegean Sea, and on their distribution, considered as bearing on Geology. *Brit. Ass. Adv. Sci.*, **13**: 130-193.
- FREDJ, G., 1974. Stockage et exploitation des données en écologie marine. C.-Considérations biogéographiques sur le peuplement benthique de la Méditerranée. *Mém. Inst. oceanogr.* **7**: 1-88.
- GAMULIN-BRIDA, H., 1976. Characteristic and dominant species of echinoderms in benthic biocoenoses of the Adriatic Sea. *Thalassia Jugosl.*, **12** (1): 145-152.
- GELDIAY, R. & A. KOCATAS, 1972. Note préliminaire sur les peuplements benthiques de golfe d'Ismir (en turc). *Sci. Monogr., Fac. Sci., Ege Univ.*, **12**: 1-34.
- GOLEMIS, A., 1936. Contribution to the study of the water circulation in the Mediterranean Sea and especially in the greek seas (in greek). *Bull. com. thalassogr. Hellen.* **1**: 1-36.
- GUILLE, A., 1970. Bionomie benthique du plateau continental de la côte catalane française. II. Les communautés de la macrofaune. *Vie Milieu*, **21** (1): 149-280.
- GUILLE, A., 1976. Echinodermes de la côte catalane espagnole (Méditerranée). *Amphiura lacazei* nov. sp., ophiure nouvelle de la famille des Amphiuridae. *Thalassia Jugosl.*, **12** (1): 165-171.
- HEDING, S., 1931. Über die Synaptiden des Zoologischen Museums zu Hamburg. *Zool. Jb. Syst.*, **61**: 637-696.
- JACQUOTTE, R., 1962. Étude des fonds de Maërl de Méditerranée. *Recl. Trav. Stn. mar. Endoume*, **26** (41): 141-235.
- KISSELEVA, M., 1961. Répartition qualitative et quantitative du benthos dans la région des Dardanelles en mer Egée (en russe). *Tr. Sevastop. Biol. Stn.*, **14**: 135-146.
- KISSELEVA, M., 1963. La distribution du benthos quantitative et qualitative dans la mer Egée (en russe). *Tr. Sevastop. Biol. Stn.*, **16**: 192-200.
- KOEHLER, R., 1921. Faune de France. I. Echinodermes. 1-101 pp., P. Lechevalier, Paris.
- KOEHLER, R., 1927. Les Echinodermes des mers d'Europe. Tome II. 1-339 pp., G. Doin, Paris.
- KOLOSARY, G., 1938. Über die variation der Art *Antedon adriatica* Cl. *Zool. Anz.*, **121**: 47-48.
- KOUKOURAS, A., 1979. Bionomic study of the macrofauna of the mediolittoral soft substratum in Strymonikos and Thermaikos Gulfs (in greek). *Sci. Annals., Fac. Phys. & Mathem., Univ. Thessaloniki*, **16** (Suppl. 4): 1-283.
- LACOMBE, H., P. TCHERNIA & G. BENOIST, 1958. Contribution à l'étude de l'hydrologie de la mer Égée en période d'été. *Extrait du Bull. d'information du comité Central d'Océanographie et d'Étude des Côtes*, **10** (8): 454-468.
- LACOMBE, H., 1960. Contribution à l'étude de l'hydrologie de la mer Égée en période d'été. *Rapp. P.V. Réunion. Cons. Int. Explor. Mer*, **15** (3): 15.
- MADSEN, F.J., 1941. On *Thyone wahrbergi* n. sp., a new Hotothurian from the Skagerrak, with remarks on *T. fusus* (O.F.M.) and other related species. *K. Vet. O. Vitterh. Samh. Handl.*, **1**: 1-31.
- MAKKAVIEVA, E.B., 1963. Quelques peuplements des zones sableuses de la Mer Égée (en russe). *Tr. Sevastop. biol. stn.* **16**: 211-214.
- MARENZELLER E., 1893. Zoologische ergebnisse. I. Echinodermen, gesammelt 1890, 1891 und 1892. *Denkschr. Akad. Wiss. Wien*, **60**: 1-24.
- MAYER, B., 1937. Die Hotothurien der Adria. *Thalassia*, **2**: 1-54.
- MILLER, A.R. & J. STANLEY, 1965. Volumetric T-S diagrams for the Mediterranean Sea. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, **18** (3): 755-759.
- PANAGIOTOPOULOS, P., 1916. An account of the Hydrobiological station. *Edition of the Ministry of National Economy* (in greek). Athens.
- PANNING, A., 1949. Versuch einer Neuordnung der Familie Cucumariidae (Hotothurioida, Dendrochirota). *Zool. Jahrb.*, **78** (4): 404-470.
- PANNING, A., 1966. Bemerkungen über die Hotothurien-Familie Cucumariidae (Ordnung Dendrochirota). 5. Die Gattungen *Heterothyone* Panning 1949 und *Leptopentacta* H.L. Clark, 1938. *Mitt. Hamb. Zool. Mus. Inst.* **63**: 51-69.
- PANNING, A., 1971. Bemerkungen über die Hotothurien-Familie Cucumariidae (Ordnung Dendrochirota). 6. Die Gattungen um *Ocnus* FORBES 1841 und um *Pentacta* GOLDFUSS 1820. *Mitt. Hamb. Zool. Mus. Inst.*, **67**: 29-51.
- PERES, J.M., 1967. The mediterranean benthos. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.*, **5**: 449-533.
- PERES, J.M., & J. PICARD, 1958. Campagne de la « Calypso » en Méditerranée Nord-Orientale. 2. Recherches sur les peuplements benthiques de la Méditerranée Nord-Orientale. *Ann. Inst. Oceanogr.*, **34**: 213-281.
- PERES, J.M. & J. PICARD, 1964. Nouveau manuel de bionomie benthique de la mer Méditerranée. *Recl. Trav. Stn. mar. Endoume*, **31**: 1-137.
- PICARD, J., 1965. Recherches qualitatives sur les biocoenoses marines des substrats meubles dragables de la région Marseillaise. *Recl. Trav. Stn. mar. Endoume*, **52**: 1-160.
- POLITIS, J., 1928. Étude sur la flore maritime de l'île de Syra, Cyclades (en grec). *Bull. comm. Thalassogr. Hellenique*, **8**: 1-31.
- REYS, J.P., 1959. *Thyone cherbonnieri* nov. sp. et remarques sur le genre *Thyone* en Méditerranée. *Recl. Trav. Stn. mar. Endoume*, **29** (17): 173-178.
- ROWE, F., 1969. A review of the family Hotothuriidae (Hotothurioida: Aspidochirotida). *Bull. br. Mus. (Nat. Hist.) Zool.*, **18** (2): 119-170.
- ROWE, F., 1970. A note on the British species of cucumarians, involving the erection of two new nominal genera *J. mar. Biol. Assoc. U.K.*, **50**: 683-687.
- SALVINI-PLAWEN, L., 1972. Die nordatlantische *Labidoplax buski* (Hotothuroidea - Synaptidae in der Adria). *Zool. Anz.*, **188** (5/6): 301-304.
- SALVINI-PLAWEN, L., 1977. Caudofoveata (Mollusca), Priapulida und apode Hotothurien (*Labidoplax*, *Myriostrochus*) bei Banyuls und im Mittelmeer allgemein. *Vie Milieu*, **27** (1): 55-81.
- SIBUET, M., 1974. Echinodermes de la mer d'Alboran. *Bull. Mus. nat. Hist. nat.*, **231** (155): 789-798.
- SINIS, A., 1977. Keys for the identification of the Mediterranean Echinoderms (Echinodermata). I. Crinoidea and Hotothurioida (in greek). *Sci. Annals, Fac. Phys. & Mathem., Univ. Thessaloniki*, **17** (2): 223-265.
- SPRATT, R.N., 1848. On the influence of the temperature upon the distribution of the fauna in the Aegean Sea. *Rep. Brit. An. Sci.*, **18**: 81-82.
- STANLEY, R.J., 1969. Volumetric  $\Theta/0_2$  diagrams for the Mediterranean Sea. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, **19** (4): 673-676.
- STEINDACHNER, F., 1891. Veröffentlichungen der Commission für Erforschung des östlichen Mittelmeeres. Vorläufiger Bericht über die zoologischen Arbeiten im Sommer 1891. *Sitz. Akad. wiss. Wien*, **100**: 435-443.
- TORTONESE, E., 1935. Note intorno a due Oloturie del golfo di Genova. *Boll. Zool.*, **6**: 317-324.
- TORTONESE, E., 1946. Echinoderms from the Eastern Mediterranean (Island of Rhodes). *Ann. Mag. Nat. Hist.*, **13**: 715-719.

- TORTONESE, E., 1947. Note intorno alla fauna e flora marine dell'isola di Rodi (mar Egeo). *Boll. Pesca Pesci. Idrob. Roma*, **23**: 13-20.
- TORTONESE, E., 1952. Gli Echinodermi del mar Ligure e delle zone vicine. *Atti. Accad. Lig. Sci. Lett.*, **8**: 163-242.
- TORTONESE, E., 1956. Catalogo delgi Echinodermi della collezione E. Tortonese. *Ann. Mus. Stn. Nat. Genova*, **68**: 177-233.
- TORTONESE, E., 1958. Il popolamento di Echinodermi nelle zone profonde del Mediterraneo. *Rapp. Comm. int. Mer Medit.*, **14**: 485-491.
- TORTONESE, E., 1959. Résultats scientifiques des campagnes de la « Calypso ». 2. Echinodermes : Golfe de Genes. *Ann. Inst. Océanogr.*, **37**: 289-294.
- TORTONESE, E., 1961. Echinodermi di Taranto (Mar Jonio). *Thalassia Jonica*, **6**: 190-194.
- TORTONESE, E., 1965. Fauna d'Italia. Echinodermata. **6**: 1-422, Calderini, Bologna.
- TORTONESE, E., 1966. Echinoderms from the coast of Lebanon. *Misc. Rap. mat. Sci. Amer. Univ. Beirut*, **5**: 1-5.
- TORTONESE, E., & M. DEMIR, 1960. The Echinoderm fauna of the Sea of Marmara and the Bosphorus. *Hidrobiologi Istanbul*, **5**: 1-16.
- ÜNSAL, S., 1973. Ege Denizinin Türkiye Karasularında Yasmakta Olan Derisi Dikenliler (Echinodermata). Üzerine Bio-Ecologik Arastirmalar. *Doctora Tezi. Ismir*.
- VAMVAKAS, C., 1970. Peuplements benthiques des substrats meubles de l'étage bathyal du Sud de la Mer Égée. *Téthys*, **2**: 89-130.
- VAMVAKAS, C., 1971. Contribution to the study of soft substrata benthic biocoenoses of Greek seas. Area W. Saronikos Gulf (in greek). *Hellenic Oceanol. Limnol.*, **10**: 1-152.
- ZAVODNIK, D., 1968. Dynamisme annuel de quelques zoocoenoses des fonds meubles dans les environs de Rovinj (Adriatique du nord). *Rapp. Comm. int. Mer medit.*, **19**: 97-99.

Accepté le 25 février 1980



# QUELQUES OBSERVATIONS SUR LA CROISSANCE DES ALGUES ROUGES CALCAIRES DU GENRE *FOSLIELLA* (RHODOPHYCOPHYTA, CORALLINACEAE) \*

Guido BRESSAN et Isabella TOMINI

Istituto ed Orto Botanico, Università di Trieste,  
via A. Valerio 30, 34100 Trieste - Italie

**FOSLIELLA**  
CROISSANCE  
CALCIFICATION  
ÉCOLOGIE

**RÉSUMÉ.** - Les auteurs essayent d'établir l'influence de quelques facteurs écologiques sur la croissance et la différenciation des thalles des Algues rouges calcaires du genre *Fosliella*. Les données ont été obtenues en culture dans l'eau de mer en laboratoire (variations de la température de l'eau et de l'intensité lumineuse, renouvellement de l'eau) et *in situ* pour comparaison. L'analyse statistique permet de donner des conclusions préliminaires en ce qui concerne l'influence de ces variations sur les thalles : a) un rythme pendant la croissance de ces Algues se traduit par la formation d'anneaux concentriques sur le thalle dépendant probablement des modalités de calcification et qui à son tour pourrait être contrôlé par l'intensité de la photosynthèse; b) la température et le renouvellement d'eau agissent sur la croissance des Algues; c) les auteurs supposent que *F. cruciata* est une espèce polyploïde en raison de sa vitesse de croissance, de ses caractères somatiques et de sa résistance aux « stress » de laboratoire.

**FOSLIELLA**  
GROWTH  
CALCIFICATION  
ECOLOGY

**ABSTRACT.** - The Authors tried to establish the influence of some ecological factors on growth and differentiation of the thalli in the red calcareous algae of the genus *Fosliella*. Data were obtained from laboratory cultures (with different sea water temperatures and light intensities, water exchange) and from field stations for comparison. The statistical analysis allows to draw some preliminary conclusions, particularly about the influence of environmental variations on the thalli : a) these algae have a rhythmical growth that is shown by a concentric ring structure in the thallus. These rings are probably due to cyclic calcification that could be controlled by photosynthesis; b) temperature and water exchanges are ecological factors that have the greatest influence on the growth of these algae; c) the Authors think that *F. cruciata* could be a polyploidic species considering growth rate somatic characters and resistance to stress conditions.

## INTRODUCTION

L'étude de la vitesse de croissance chez les Algues présente des difficultés et jusqu'ici elle a eu pour but d'évaluer la productivité de la mer. Les auteurs se sont

intéressés principalement au phytoplancton. Le développement des Algues rouges calcaires a été étudié surtout du point de vue du cycle de reproduction (Chemin, 1937; Kylin, 1956) et de la morphogénèse (Chemin, 1937; Cabioch, 1969; Bressan, 1972).

\* Travail réalisé pour le programme : « Modèles de fonctionnement de l'écosystème marin (CNR : CT 75.00302.04) à l'Institut de Botanique de l'Université de Trieste, au Parco du Maramare (Trieste) du WWF et à la fondation C. et D. Callerio.

Des essais autoécologiques ont été récemment tentés en culture sur le développement des Corallinacées soumises à des variations des facteurs physicochimiques (Notoya, 1976, *in* Chamberlain, 1978) comme l'éclaircissement, le pH et les orthophosphates qui en concentration élevée paraissent empêcher la formation des cristaux de calcite (Brown *et al.*, 1977 *in* Chamberlain, 1978).

Nous avons entrepris nos recherches après avoir observé des anneaux de croissance sur les thalles encroûtants de l'Algue rouge *Fosliella* (Fig. 1); ces anneaux pourraient être l'expression de rythmes de développement variable au cours de l'année en réponse aux variations des facteurs écologiques.

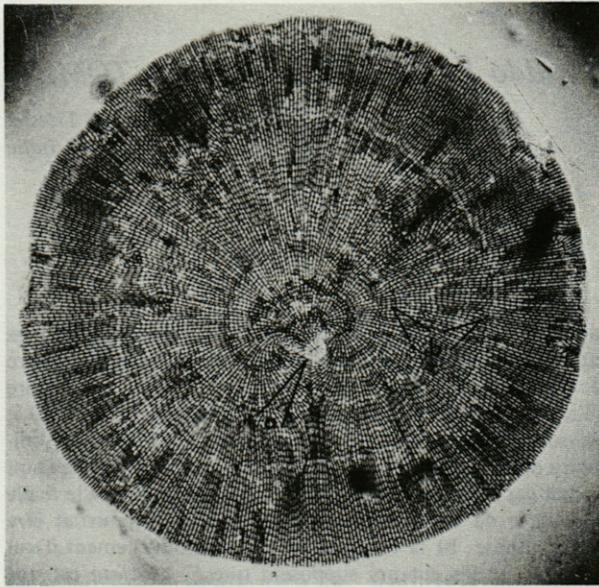


Fig. 1. - *Fosliella lejolisii*. (a) disque germinatif; (b) anneaux de croissance.

*Fosliella lejolisii* (a) disk of growth; (b) bands of growth.

Nous nous proposons de déterminer l'influence de ces facteurs écologiques sur la physiologie des Algues rouges calcaires et leur interaction avec le génotype.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

Nos recherches poursuivies entre 1972 et 1977 portent sur 3 espèces de *Fosliella* (*Rhodophycophyta*, *Coralinaceae*): *F. lejolisii* (Rosanoff) Howe, *F. farinosa* (Lamouroux) howe et *F. cruciata* Bressan, aux thalles encroûtants à structure cladomienne (Cabioc, 1972), calcifiés et qui forment de petits éventails (diam. max. 1-2 mm environ), sur le substrat. Les thalles fertiles utilisés pour ensemercer les lames de culture vivent en épiphytes sur *Cymodocea nodosa* Ascherson (1896), recueilli devant les laboratoires de Biologie Marine de Aurisina (Trieste, Italie). Ces espèces forment des thalles

se développant lentement en restant unistratifiés jusqu'à environ 3 mois. Nous n'avons pas pu expérimenter sur *F. zonalis* Feldmann, qui ne présente pas ce dernier caractère.

Les cultures ont été réalisées au laboratoire et en mer (Parco Marino de Miramare, Trieste).

Au laboratoire nous avons utilisé une installation d'eau de mer courante en circuit fermé (Bressan, Tomini et Feoli, 1980), permettant d'assurer aux thalles en culture des conditions de « bounding layer » nécessaires à un développement correct.

La température de l'eau de mer en chambre thermostatique est de  $17\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 1,2\text{ }^{\circ}\text{C}$ ; au cours des 5 années d'expérience, la température de l'eau de mer *in situ* a varié entre  $9,4\text{ }^{\circ}\text{C}$  en hiver et  $24,5\text{ }^{\circ}\text{C}$  en été.

Le flux rayonnant (Knaggs, 1967) est assuré par un système de lampes artificielles fluorescentes chronorégulées sur une photopériode constante (8 : 16, ou 10 : 14) ou variable comme dans la nature; 3 types d'éclaircissement sont utilisés :

a) lumière incidente : lampes Philips (Cool White fluorescent TL 33 placées environ à 20 cm au-dessus des bassins (lux : 250-300; watt/m<sup>2</sup> : 2, 5-3).

b) lumière incidente à spectre solaire : lampes (Gro lux 40 W; Cool White fluorescent TL 33; True Lite 40 W) placées environ à 20 cm au-dessus des bassins (lux : 280; watt/m<sup>2</sup> : 2, 8).

c) lumière diffusée : lampe comme en a) placées de côté à 1,50 m presque à la même hauteur au-dessous des bassins (lux : 27; watt/m<sup>2</sup> : 0,27).

En mer les lames ensemençées par des spores provenant de thalles d'une même population sont enchassées dans des « collecteurs » (Bressan et Comelli, 1977).

Les paramètres mesurés sont : l'accroissement moyen du nombre de cellules; l'accroissement moyen de la surface du thalle; les variations moyennes des dimensions cellulaires, soit L (longueur), l (largeur), R (rapport L/l). Les variables considérées sont : 3 espèces (*F. lejolisii*, *F. farinosa* et *F. cruciata*), 2 milieux (laboratoire et nature), 4 lumières (lumière incidente, artificielle et à spectre solaire, lumière diffuse artificielle, lumière naturelle), 4 photopériodes (2 constantes et 2 variables, nature et laboratoire), 4 saisons. Toutes ces conditions, avec leurs combinaisons, sont codifiées pour la programmation.

Les comptages de cellules, ainsi que les mesures de la surface des thalles, sont effectués sur dessins.

Lors de la mesure des dimensions cellulaires, nous ne tenons pas compte des cellules dont les dimensions sont particulièrement variables (par ex. : celles du disque germinatif, etc.). Ces données sont partiellement publiées (Bressan, Miniati-Radin, Smundin, 1977).

5857 données ont été récoltées pendant 5 ans sur 200 individus; pour chaque individu on a tracé 2 courbes (accroissement de la surface du thalle et du nombre des cellules) et par interpolation on a obtenu une courbe moyenne de croissance pour chaque condition d'expéri-

mentation. Pour la programmation à l'ordinateur on a utilisé 2 566 données relatives à l'accroissement superficiel (il y a corrélation linéaire entre les courbes de ce dernier et celles de l'accroissement du nombre des cellules). Nous avons ainsi examiné 580 courbes moyennes dont nous avons tiré, par interpolations successives à l'ordinateur, 55 courbes des équations « y estimate ».

Le programme de régression polynomiale introduit dans l'ordinateur se compose d'un programme principal « POLRG » (IBM 1969) et de 4 sous-programmes. L'équation modèle qui décrit le mieux l'aspect des courbes de croissance est un polynôme de 3<sup>e</sup> degré. Le traitement des valeurs obtenues des dérivées premières des polynômes de 3<sup>e</sup> degré permet d'obtenir un dendrogramme où l'on met en évidence les valeurs de similitude entre les courbes de développement des espèces par rapport aux saisons et aux conditions de culture; il s'agit donc de techniques de « sum of squares agglomeration » (Orloci, 1967) et « average linkage clustering » (Sneath & Sokal, 1973) dont l'emploi permet d'obtenir dans ce cas des groupes de courbes de croissances susceptibles d'être assimilées en introduisant des « seuils » d'affinité (Feoli et Gregori, 1977). Ces « seuils » d'affinité sont choisis en fonction de la structure des dendrogrammes (Tabl. I).

La « cluster analysis » sur le dendrogramme est appliquée par le test de « X<sup>2</sup> » utilisé pour estimer la dépendance entre la classification des courbes de croissance à des niveaux différents d'affinité et 3 autres facteurs : a) facteurs génétiques (appartenance à l'espèce); b) les 4 saisons; c) conditions de culture différentes.

Nos recherches sur la vitesse de croissance des Algues rouges calcaires du genre *Fosliella* ont pour objet :

- 1) La croissance, considérée comme la variation des dimensions des cellules;
- 2) La croissance des thalles dans des peuplements « purs »;
- 3) L'accroissement moyen du nombre des cellules des thalles;
- 4) L'accroissement moyen de la surface des thalles.

## RÉSULTATS

### 1) Variations des dimensions cellulaires

Les résultats relatifs aux variations des dimensions cellulaires (longueur et largeur) sont partiellement publiés (Bressan, Miniati-Radin, Smudin, 1977).

Nous avons enregistré les dimensions des cellules au laboratoire et dans la nature durant presque toutes les saisons. La longueur et la largeur des cellules peuvent varier suivant 3 modalités :

a) variations de concert et en phase (cas de *F. cruciata*).

b) variations en phase mais non de concert, quand la longueur moyenne des cellules augmente alors que la largeur moyenne diminue (cas de *F. farinosa*).

Dans les cas a) et b) les 2 dimensions semblent varier du fait que les cellules des thalles s'agrandissent selon des rythmes indépendants des conditions de laboratoire. Ces rythmes ne semblent être influencés que par les saisons, considérées surtout comme des variations de température de l'eau de mer et du contenu en oligo-éléments. Nous avons appliqué l'analyse statistique à toutes ces données pour essayer de voir si les variations de ces critères quantitatifs (longueur L et largeur l des cellules) peuvent suggérer des implications taxonomiques.

La comparaison entre *F. cruciata* – *F. farinosa* et *F. cruciata* – *F. lejolisii* permet de souligner que l'emploi des caractères quantitatifs est souvent douteux, puisqu'il est soumis à l'influence des facteurs écologiques.

### 2) Vitesse de développement des thalles des peuplements purs

Nous avons déterminé la vitesse de développement des thalles sur des peuplements monogénériques de *Fosliella*, et observé le degré de dispersion de ces résultats par rapport au nombre d'individus, dispersion qui est très proche de la dispersion théorique (Fig. 2). En fonction de la variabilité, nous avons pu ainsi déterminer le nombre d'individus à étudier pour avoir une valeur significative de la vitesse de développement et donc de la croissance (accroissement moyen du nombre de cellules et de la surface des thalles).

### 3) Accroissement moyen du nombre de cellules des thalles

Dans les enregistrements de l'accroissement moyen du nombre des cellules des thalles nous avons presque toujours obtenu des courbes « logistiques » (Fig. 3). Souvent, mais non nécessairement, ces courbes présentent une série de fléchissements; il s'agit d'une « courbe à poussées ».

A ce propos, il convient de remarquer que l'on peut parfois observer ces poussées après 2 interpolations successives. Ceci pourrait signifier que dans certains cas, il y a une introduction de facteurs écologiques ou une influence de biorythmes synchrones. En effet nous avons pu constater dans plusieurs cas que les variations de vitesse sont influencées au laboratoire tant par le renouvellement de l'eau de mer tous les 15 jours – et donc par le nouvel apport de macro- et micro-éléments – que par la variation de la température de l'eau au laboratoire et dans la nature (Fig. 3).

Dans ce cas nous avons pu mettre en évidence l'influence des variations de la température de l'eau de mer : entre 11°C et 20°C il n'y a aucune influence apparente de la température; au-dessous de 11°C (mais de façon faible) et au-dessus de 20°C, toute variation de température vers le bas est suivie d'une accélération de la vitesse de croissance (Fig. 4).

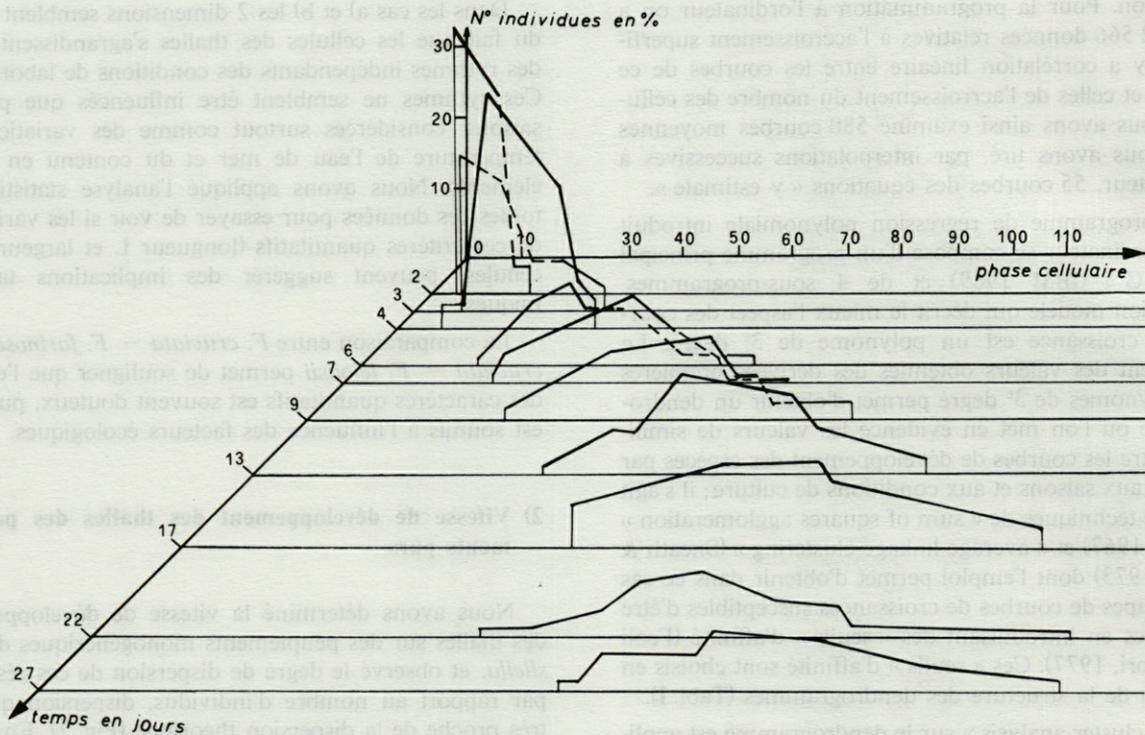


Fig. 2. — Développement des thalles sur des peuplements monogénériques de *Foslilla*.  
 Thallis development on the monogenic populations of *Foslilla*.

Lorsqu'on analyse ensemble l'aspect des 2 courbes superposées relatives à l'enregistrement de la vitesse de croissance conçue comme accroissement moyen du nombre de cellules des thalles et les courbes relatives à l'accroissement moyen de la surface des thalles, on peut observer (Fig. 5) que les variations de croissance du nombre de cellules ne sont pas suivies d'une variation de vitesse (poussée) de croissance de la surface des thalles. Dans une poussée il y a donc un temps durant lequel le nombre moyen des cellules ne croît presque pas et tout de suite après, un moment au cours duquel le nombre de cellules croît très rapidement. Au contraire la courbe de l'accroissement moyen de la surface du thalle ne présente aucune altération sensible par rapport aux poussées. Cette observation pourrait permettre de justifier la présence des anneaux de croissance produits à 2 périodes différentes : premier temps, les cellules s'agrandissent (moins de cellules pour plus de surface), ensuite elles s'amointrissent (plus de cellules pour moins de surface). Ce fait pourrait être mis en corrélation avec le processus de calcification : en effet, les cellules les plus petites possèdent une paroi plus calcifiée, les plus grandes ont une paroi moins calcifiée. L'image des anneaux serait donc produite par les variations de la lumière cellulaire plus ou moins large. Mais si cette hypothèse pouvait être vérifiée il faudrait penser que le processus de calcification suit des rythmes d'intensité et donc, que ce processus est en relation avec la photosynthèse (Okazaki et col., 1970; Borowitzka et col., 1974), et que le

processus photosynthétique suit lui aussi des rythmes dépendants de différents facteurs.

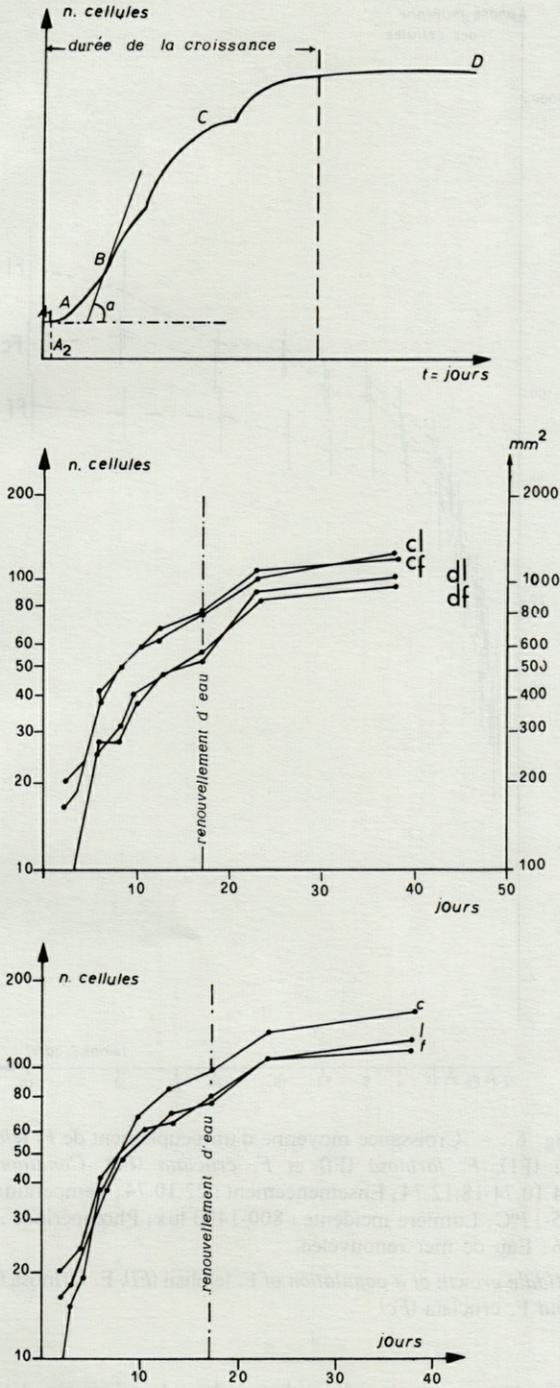
4) Accroissement moyen de la surface des thalles

Nous avons mis en évidence que : a) ces 3 espèces suivent une vitesse de croissance différente pendant la même saison (Fig. 3); b) chaque espèce suit elle aussi différentes vitesses de croissance au cours des diverses saisons (Fig. 5).

Fig. 3. — En haut : modèle théorique. A = point d'origine de la courbe; A<sub>1</sub> = nombre de cellules du disque germinatif en phase progénétique; A<sub>2</sub> = temps de différenciation du disque germinatif; B = angle d'incidence (= vitesse de croissance); C = croissance « à poussées »; D = taille typique pour l'espèce.

Upper diagram, theoretical pattern. A = curve starting point; A<sub>1</sub> = cell number of the disk of growth (progenetical stage); A<sub>2</sub> = differentiation time of disk of growth; B = angle of incidence (growth velocity); C = « à poussée »; D = typical size of the species.

— Au milieu : effets du renouvellement d'eau sur la vitesse de croissance de *Foslilla*. cl = accroissement moyen du nombre de cellules de *F. lejolisii*; cf = accroissement moyen de la surface de *F. lejolisii*; df = accroissement moyen de la surface de *F. farinosa*.



Middle diagram, effects of the water rechange on the growing speed of *Foslarella*. *cl* = middle increment of the cell number of *F. lejolisii*; *cf* = middle increment of the cell number of *F. farinosa*; *dl* = middle increment of the surface of *L. lejolisii*; *df* = middle increment of the surface of *F. farinosa*.

En bas : comparaison entre l'accroissement moyen du nombre de cellules entre les espèces dans la période estivale. Conditions : 4.9.1975-10.10.1975; Ensemencement : 2.9.1975; Température : 15-17°C; Photopériode : 8-16. *l* = *F. lejolisii*; *f* = *F. farinosa*; *c* = *F. cruciata*.

Lower diagram : Comparison between the middle increment of the cell number among the present species during the summer.

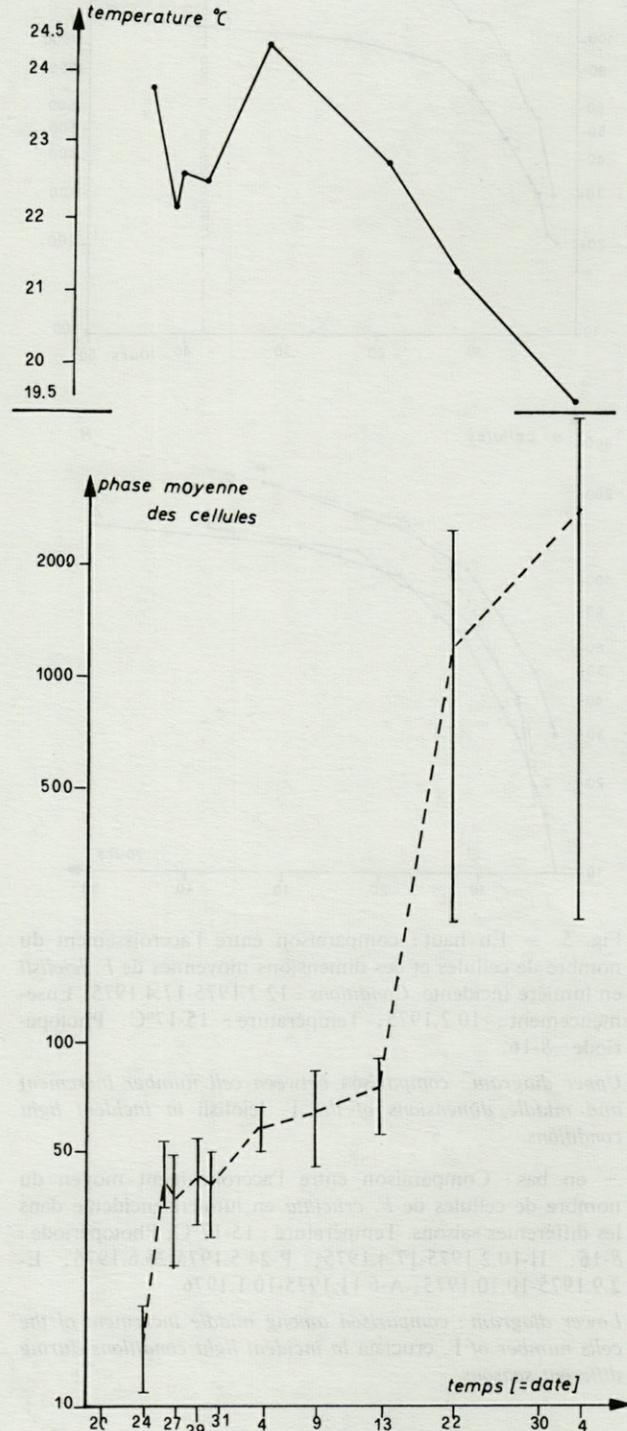


Fig. 4. - Comparaison entre la vitesse de croissance moyenne de *F. lejolisii* dans la nature et les variations thermiques de l'eau de mer (20.8 au 4.10.1974).

Comparison between middle growing speed of *F. lejolisii* in the sea and the variations of temperature of the sea water.

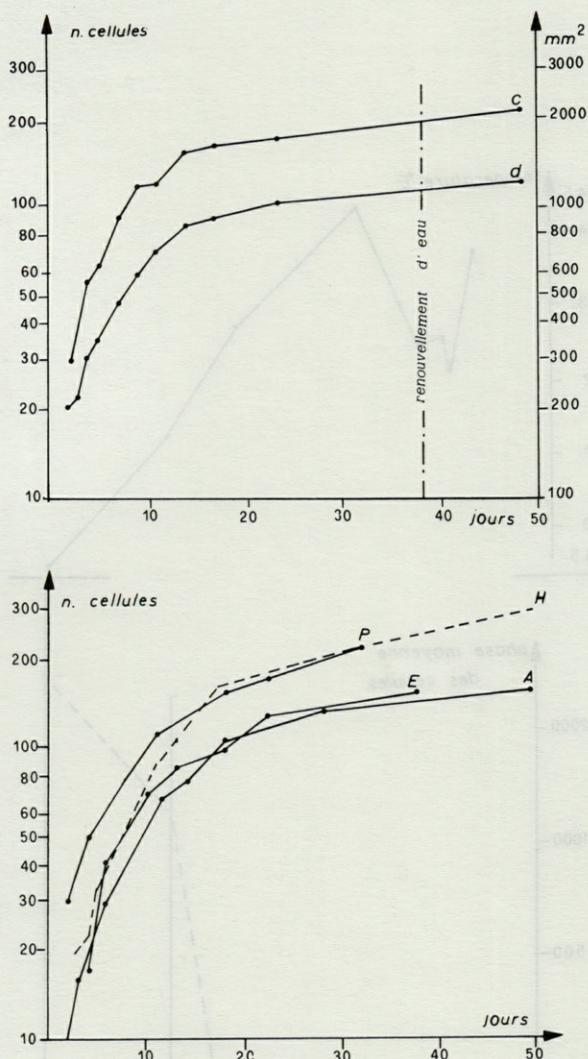


Fig. 5. — En haut : comparaison entre l'accroissement du nombre de cellules et des dimensions moyennes de *F. lejolisii* en lumière incidente. Conditions : 12.2.1975-17.4.1975; Ensemencement : 10.2.1975; Température : 15-17°C; Photopériode : 8-16.

Upper diagram : comparison between cell number increment and middle dimensions of the *F. lejolisii* in incident light conditions.

— en bas : Comparaison entre l'accroissement moyen du nombre de cellules de *F. cruciata* en lumière incidente dans les différentes saisons. Température : 15-17°C; Photopériode : 8-16; H-10.2.1975-17.4.1975; P-24.5.1976-25.6.1976; E-2.9.1975-10.10.1975; A-6.11.1975-10.1.1976.

Lower diagram : comparison among middle increment of the cells number of *F. cruciata* in incident light conditions during different seasons.

En ce qui concerne la vitesse de croissance des 3 espèces pendant la même saison (a) nous avons pu remarquer les différences suivantes :

— en hiver et au printemps la vitesse de croissance de ces Algues est fort lente; en effet les courbes relatives à l'enregistrement des cultures, ont, par rapport à l'axe

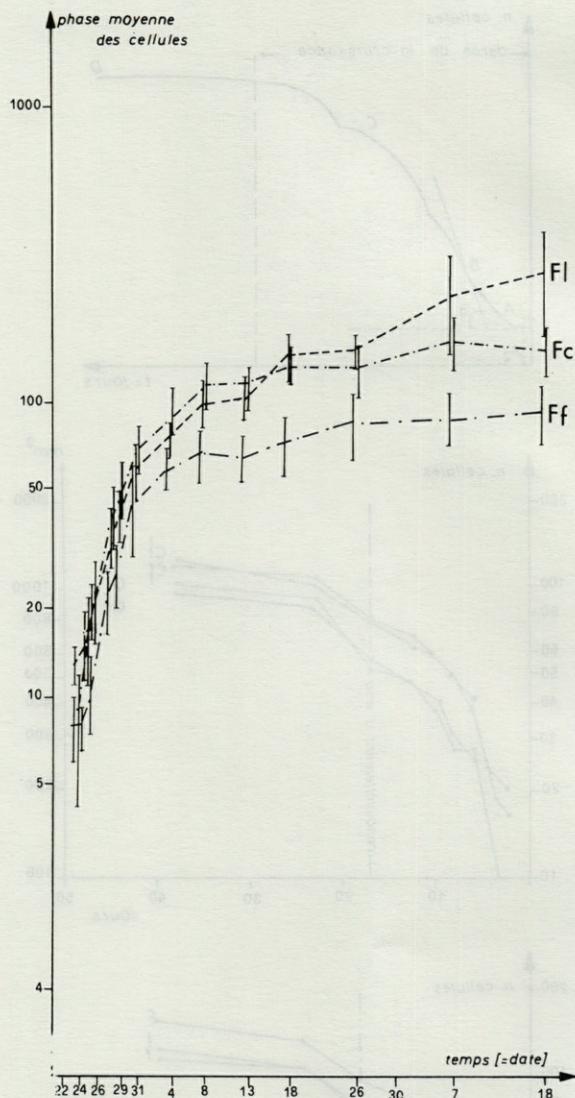


Fig. 6. — Croissance moyenne d'un peuplement de *F. lejolisii* (Fl), *F. farinosa* (Ff) et *F. cruciata* (Fc). Conditions : 24.10.74-18.12.74; Ensemencement : 22.10.74; Température : 15-17°C; Lumière incidente : 800-1400 lux; Photopériode : 8-16; Eau de mer renouvelée.

Middle growth of a population of *F. lejolisii* (Fl), *F. farinosa* (Ff) and *F. cruciata* (Fc).

des abscisses, moins d'incidence dans le trimestre débutant fin janvier et plus d'incidence dans le trimestre qui commence en mai;

— en été cette vitesse de croissance grandit. En effet, au cours du trimestre qui commence en août, l'angle d'incidence augmente à peu près de deux fois autant, puis (Fig. 6), la vitesse diminue jusqu'à l'arrêt du développement qui apparaît sur les graphiques comme un plateau;

— en automne la croissance de ces Algues a une vitesse moyenne, si nous la comparons à celle des autres saisons. En octobre nous avons observé que le développement de *Fosliella* est le plus proche de la normale,

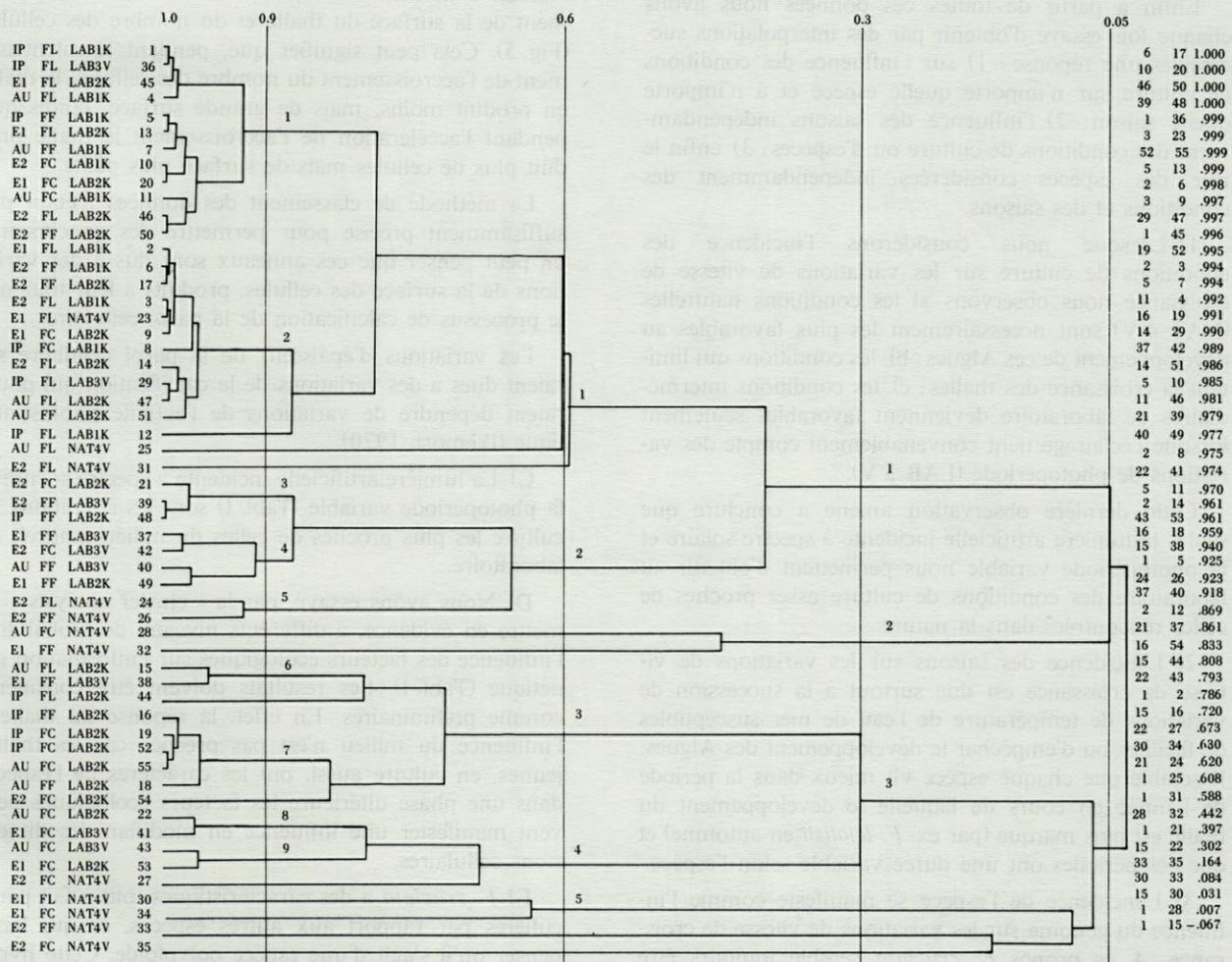
d'après la physiologie de cette Algue. En effet la période initiale ressemble beaucoup à celle d'août jusqu'au point de changement de pente qui sera par la suite identique à celles de janvier et mars.

En ce qui concerne la vitesse de croissance d'une espèce au cours des différentes saisons (b), *F. farinosa* et *F. cruciata* montrent un développement et une croissance plus ou moins semblables (vitesse élevée en été, faible en hiver) tandis que les cultures de *F. Lejolsinii* trouvent en août les conditions les plus défavorables.

Les résultats obtenus sont interpolés, comme les précédents, à différents niveaux de probabilité. Les 55 courbes de croissance (voir « matériel et méthodes ») sont classées et analysées à des niveaux hiérarchiques différents. On a établi 4 « seuils » d'affinité au niveau de

similitude de 0,90, 0,60, 0,30 et 0,05. Ces 4 niveaux engendrent respectivement 9, 5, 4, 2 groupes principaux de courbes de croissance. La correspondance entre les groupes de courbes de croissance, les espèces, les conditions de culture et les saisons, est vérifiée sur des tableaux de contingence bâtis sur la fréquence des espèces, des conditions de culture et des saisons dans les principaux groupes de courbes; cette correspondance ne s'est avérée significative que pour 5 cas.

On a obtenu la plus grande signification à un niveau de similitude de 90% entre 9 groupes de courbes et les conditions de culture ( $X^2 = 51,76$ ); la dépendance est significative à 60% de similitude tant pour les conditions de culture ( $X^2 = 36,62$ ) que pour les espèces ( $X^2 = 21,82$ ).



Tabl. I. - Dendrogramme. Colonne 1, saisons : IP (HP) = Hiver-Printemps; E1 = Été 1; E2 = Été 2; AU = Automne. Colonne 2, espèces : FL = *F. lejolsinii*; FF = *F. farinosa*; FC = *F. cruciata*. Colonne 3, conditions de culture : LAB 1K = Laboratoire à lumière diffuse; LAB 2K = Laboratoire à lumière incidente artificielle; LAB 3V = Laboratoire à lumière incidente à spectre solaire; NAT 4V = conditions naturelles.

Dendrogram : 1st column, seasons : IP (HP) = Winter-Springtime; E1 = Summer 1; E2 = Summer 2; AU : Autumn. 2nd column, species : FL = *F. lejolsinii*; FF = *F. farinosa*; FC = *F. cruciata*. 3rd column, conditions of culture : LAB 1K = Diffuse light laboratory; LAB 2K = Incident light laboratory (spectrum); NAT 4V = Natural conditions.

Puisqu'au niveau de 60% la dépendance entre conditions de culture et 5 « clusters », et entre espèces et 5 « clusters » s'avère significative, nous employons ce niveau dans nos conclusions finales, bien qu'elles soient préliminaires.

Si nous analysons les dérivés du polynôme, groupés en « espèces et saisons égales, dans des conditions de culture différentes », nous pouvons remarquer que :

- a) en conditions naturelles de culture (NAT 4 V), les 3 espèces croissent plus rapidement en été;
- b) au laboratoire et à la lumière incidente artificielle (LAB 2 K), par contre, ces 3 espèces croissent mieux en automne;
- c) au laboratoire et à la lumière diffuse (LABIK), elles croissent moins rapidement en automne (AU), en hiver et au printemps (I-P).

Enfin à partir de toutes ces données nous avons chaque fois essayé d'obtenir par des interpolations successives une réponse : 1) sur l'influence des conditions de culture sur n'importe quelle espèce et à n'importe quelle saison; 2) l'influence des saisons indépendamment des conditions de culture ou d'espèces; 3) enfin le rôle des espèces considérées indépendamment des conditions et des saisons.

1) Lorsque nous considérons l'incidence des conditions de culture sur les variations de vitesse de croissance nous observons a) les conditions naturelles (NAT 4 V) sont nécessairement les plus favorables au développement de ces Algues; b) les conditions qui limitent la croissance des thalles; c) les conditions intermédiaires de laboratoire deviennent favorables seulement lorsque l'éclairage tient convenablement compte des variations de photopériode (LAB 3 V).

Cette dernière observation amène à conclure que seules la lumière artificielle incidente à spectre solaire et la photopériode variable nous permettent d'obtenir au laboratoire des conditions de culture assez proches de celles rencontrées dans la nature.

2) L'incidence des saisons sur les variations de vitesse de croissance est due surtout à la succession de variations de température de l'eau de mer susceptibles de faciliter ou d'empêcher le développement des Algues. Il semble que chaque espèce vit mieux dans la période de l'année en cours de laquelle le développement du thalle est plus marqué (par ex. *F. lejolisii* en automne) et que ces périodes ont une durée variable selon l'espèce.

3) L'incidence de l'espèce se manifeste comme l'influence du génome sur les variations de vitesse de croissance. A ce propos *F. cruciata* semble toujours être l'espèce la plus résistante dans les différentes conditions de culture proposées pendant nos essais.

## CONCLUSIONS

L'étude de la vitesse de croissance chez les Algues rouges calcaires du genre *Fosliella* permet de tirer les conclusions suivantes :

A) Les variations des dimensions cellulaires pendant les 4 saisons ont mis en évidence le risque qu'il y a à utiliser les caractères quantitatifs en taxonomie, surtout quand ils peuvent être soumis à l'influence des facteurs écologiques. Il s'agit d'une observation déjà formulée par plusieurs auteurs pour d'autres groupes systématiques (*Bacillariophyceae*, *Cyanophyceae*).

B) Les anneaux de croissance des thalles (Fig. 1) pourraient être dus à des variations d'épaisseur de la paroi cellulaire. En effet ces variations semblent être le résultat d'un défaut de synchronisme entre l'accroissement de la surface du thalle et du nombre des cellules (Fig. 5). Cela peut signifier que, pendant le ralentissement de l'accroissement du nombre des cellules, le thalle en produit moins, mais de grande surface, tandis que pendant l'accélération de l'accroissement le thalle produit plus de cellules mais de surface plus petite.

La méthode de classement des données n'étant pas suffisamment précise pour permettre des conclusions, on peut penser que ces anneaux sont dus à des variations de la surface des cellules, produits à leur tour par le processus de calcification de la paroi cellulaire.

Les variations d'épaisseur de la paroi cellulaire seraient dues à des variations de la calcification qui pourraient dépendre de variations de l'activité photosynthétique (Ikemori, 1970).

C) La lumière artificielle incidente à spectre solaire et la photopériode variable (Tabl. I) sont les conditions de culture les plus proches de celles du milieu naturel, au laboratoire.

D) Nous avons essayé, par la « cluster analysis » de mettre en évidence, à différents niveaux de probabilité, l'influence des facteurs écologiques sur l'information génétique (Tabl. I). Les résultats doivent être considérés comme préliminaires. En effet, la réponse du thalle à l'influence du milieu n'est pas précoce car les thalles jeunes, en culture aussi, ont les caractères de l'espèce; dans une phase ultérieure les facteurs écologiques peuvent manifester une influence en modifiant les dimensions cellulaires.

E) *F. cruciata* a des caractéristiques tout à fait particulières par rapport aux autres espèces, ce qui laisse penser qu'il s'agit d'une espèce polyploïde. Cette hypothèse est à vérifier par des méthodes cytologiques en cours d'étude. En effet cette espèce a des caractères somatiques qui la distinguent nettement des autres espèces du même genre : dimensions plus grandes, plus grande vigueur des thalles en culture, résistance au « stress » de laboratoire et plus grande vitesse de croissance indépendante de la saison considérée.

## BIBLIOGRAPHIE

- ASCHERSON, P., 1896. Synopsis der mitteleuropäischen Flora. 1 : 357-359.
- BOROWITZKA, M.A., LARKUM W.D. et NOCKOLDS, C.E., 1974. A scanning electron microscope study of the structure and organisation of the calcium carbonate deposits of algae. *Phycologia*, **13** (3) : 195-204.
- BRESSAN, G., D. MINIATI-RADIN et L. SMUNDIN, L. 1977. Ricerche sul genere *Fosliella* (Corallinaceae, Rhodophyta) : *Fosliella cruciata* sp. nov. (Bressan). *Giorn. Bot. Ital.*, **3** (1-2) : 27-44.
- BRESSAN, G., et E. COMELLI 1977. Observations en culture sur les phases initiales de développement de *Peyssonnelia squamaria*. *Mar. Biol.*, **40** : 299-302.
- BRESSAN, G., et I. TOMINI 1979. Individuazione di ritmi di sviluppo nelle alghe : problemi metodologici (sous-presse).
- BRESSAN, G., I. TOMINI, et E. FEOLI, 1980. Note preliminari sui ritmi di accrescimento nelle alghe calcaree del genere *Fosliella* (Rhodophycophyta, Cryptonemiales). *Boll. Soc. Adriat. Sci. Trieste*, **63** : 109-119.
- BROWN, V., S.C. DUCKER, et K.S. ROWAN, 1977. The effect of orthophosphate concentration on the growth of articulated coralline algae (Rhodophyta). *Phycologia*, **16** : 125-288.
- CABIOCH, J., 1969. Sur quelques problèmes de la morphogénèse des Corallinacées. *Mém. Soc. Bot. Fr.*, **115** : 110-119.
- CHAMBERLAIN, Y.M., 1978. Investigation on Taxonomic Relationship amongst Epiphytic, Crustose Corallinaceae. Systematic Association Special vol. 10. « Moder, approaches to the Taxonomy of Red and Brown algae », **10** : 223-246. Academic Press, London and Nex York.
- CHEMIN E., 1937. Le développement des spores chez les Rhodophycées. *Rev. gén. Bot.*, **49** : 1-205.
- FEOLI, E. et P. GREGORI, 1977. L'uso della tassonomia numerica nella classificazione di tracciati. *Inf. Bot. Ital.* **9** : 107-112.
- HAAS, S.P., T.G. HILL, et W.K.H. KARSTEENS, 1935. The metabolism of calcareous algae. II. The seasonal variation in certain metabolic products of *Corallina squamata*. *Ellis. Ann. Bot.*, (Lond.) **49** : 152-162.
- HOWE, M.T., 1920. In Britton land Millspaugh, Bahaman Flora.
- IKEMORI M., 1970. Relation of calcium uptake to photosynthetic activity as a factor controlling calcification in marine algae. *Bot. Mag. Tokyo*, **83** : 152-162.
- KNAGGS, F.W., 1967. *Rhodochorton floridulum* (Dillw.) Näg. I. Observation on the relationship between reproduction and environment. *Nova Hedwigia*, **14** : 31-38.
- KYLIN, H., 1956. Die Gattungen der Rhodophyceen. *CWK Gleerups Forlag*, Lund : 1 : 676.
- LAMOUREUX, J.V., 1812. Classification des Polypiers coralligènes. *Bull. Phyl.*, **63** (3) : 181-188.
- NOTOYA, M., 1976. On the influence of various culture conditions on the early development of spore germination in three species of crustose Corallines (Rhodophyta) (preliminary report). *Bull. jpn. Soc. Phycol.*, **24** : 137-142.
- OKAZAKI, IKAWA, FURUYA, NISIKAWA et MIWA, 1970. Studies on calcium carbonate deposition of a calcareous Red Alga *Serraticardia marina*. *Bot. Mag. Tokyo*, **83** : 193-201.
- ORLOCI, L., 1967. An agglomerative method for classification of plant communities. *J. Ecol.*, **55** : 193-206.
- ROSANOFF, S., 1866. Recherches anatomiques sur les Melobesiées. *Mém. Soc. Impér. Sci. Nat. Math.*, Charborough, **2** (2-12) : 1-112.
- SNEATH, P.H.A., et R.R. SOKAL, 1973. Numerical taxonomy, the principles and practice of numerical classification. Freeman. San Francisco.



# FORMAL GENETICS OF TWO LOCI, AP-1 AND PGI-1 IN THE MARINE COPEPOD *TISBE HOLOTHURIAE* (1)

P.M. BISOL, P. PASQUALI and V. VAROTTO

Istituto di Biologia Animale  
Università degli Studi,  
Via Loredan, 10 35100 Padova - Italy

Genotype	Phenotype
Ap-1 <sup>1</sup> Pgi-1 <sup>1</sup>	Ap-1 <sup>1</sup> Pgi-1 <sup>1</sup>
Ap-1 <sup>2</sup> Pgi-1 <sup>1</sup>	Ap-1 <sup>2</sup> Pgi-1 <sup>1</sup>
Ap-1 <sup>1</sup> Pgi-1 <sup>2</sup>	Ap-1 <sup>1</sup> Pgi-1 <sup>2</sup>
Ap-1 <sup>2</sup> Pgi-1 <sup>2</sup>	Ap-1 <sup>2</sup> Pgi-1 <sup>2</sup>

ELECTROPHORÈSE  
GENE-ENZYME  
DIPEPTIDES  
COPEPODE  
*TISBE HOLOTHURIAE*

RÉSUMÉ. - Une méthode d'analyse électrophorétique des organismes de petite taille est décrite. Elle est appliquée à l'étude de deux systèmes gène-enzyme, Ap et Pgi, chez le Copépode *Tisbe holothuriae*. Les résultats obtenus pour les descendance de quelques croisements sont en accord avec les lois de ségrégation prévues pour les mono- et déhybrides. Des expériences sur différents dipeptides ont montré une activité différenciée pour les Locus des Aminopeptidases.

ELECTROPHORESIS  
GENE-ENZYME  
DIPEPTIDES  
COPEPOD  
*TISBE HOLOTHURIAE*

ABSTRACT. - A method for electrophoretical analysis of small size organisms specimens is described. Two gene-enzyme systems, Aminopeptidase and Phosphoglucoseisomerase, were investigated in the marine Copepod *Tisbe holothuriae*. The results of the electrophoretical analysis of offsprings in different crosses were in agreement with the Mendelian laws of monohybrid and dihybrid segregation. Moreover, a differential specificity for the substrate has been pointed out in the two loci of Aminopeptidase of this species.

## 1. INTRODUCTION

An electrophoretical survey of several gene-enzyme systems in population of the Copepod *Tisbe holothuriae* from different marine habitats, has shown that this species possesses a high degree of genetic variability (Battaglia, Bisol and Fava, 1978). In order to test if the observed polymorphism is maintained by natural selection and, is so, to identify the selective agents, laboratory populations with known genotypic compositions have been established (Battaglia, Bisol and Varotto, 1978). In the course of this experiments, the formal genetics of some loci is being investigated, as while in general there exists little doubt as to the genetic basis of observed electrophoretic variation, breeding experiments which test the Mendelian basis of such variation are relatively infrequent, especially in marine organisms.

The present paper reports the data obtained for the Aminopeptidase, Ap-1, and Phosphoglucoseisomerase, Pgi-1, loci.

These loci are highly polymorphic, each being represented by five alleles (Battaglia, Bisol and Varotto, 1978).

## 2. MATERIALS AND METHODS

The specimens employed for this research derived from a laboratory population started with females collected in Southern France (Banyuls-sur-Mer).

The rearing techniques were those described by Battaglia (1970). The electrophoresis was carried out according to Bisol *et al.* (1976). It is a vertical acrylamide gel slab technique.

(1) This work supported by Institute of Marine Biology Venice (C.N.R.), Italy.

The slab thickness is 1 mm and it is created by a sandwich of two parallel glass plates, two vertical side spacers (5 × 80 mm), and one comb (200 × 40 mm). The slab area is 200 × 65 mm. The deposition places are made by the comb teeth (3 × 5 mm). The cell is made watertight by a plasticine layer on the three sides with the spacers. The fourth side is free and the acrylamide solution is spilled through it. Usually, the concentration of acrylamide in 7.5% with 4% of bis-acrylamide.

22 samples, each consisting of an individual specimen, are assayed in a slab.

Each sample is squashed by means of a little glass stick in a microhole excavated in a glass plate, with 0.003 ml of 0.01 M Tris-HCl buffer, pH 8, containing 10% sucrose and 1% bromophenol blue. The deposition in the slab is performed by a Hamilton microsyringe. The staining conditions were those described by Bisol (1976); in addition the following substrates were assayed for the peptidase: Ala-Gly, Ala-Asp, Gly-Leu, Gly-Phe, Gly-Try, Leu-Gly, Leu-Ala, Ser-Met. The stains were made in 0.05 Tris-HCl buffer, at two different pH, 7.5 and 8.5.

By means of crosses and subsequent electrophoretic analysis, two stocks homozygous for the fastest alleles at Ap-1 and Pgi-1, were made: Ap *a/a*, Pgi *b/b*, and Ap *b/b*, Pgi *a/a* (*a* and *b* are, respectively, the faster and the slower allele).

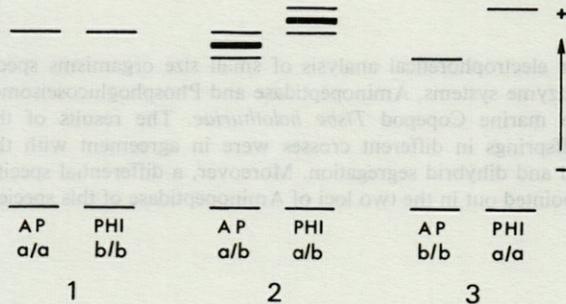


Fig. 1. - Diagram illustrating the electromorphes of the parental classes (1 and 3) and of the F<sub>1</sub> (2).

Diagramme illustrant les électromorphes des classes parentales (1 et 3) et de F<sub>1</sub> (2).

### 3. RESULTS AND CONCLUSIONS

Several dipeptides were used in order to characterize the two loci of peptidase known in *Tisbe holothuriae*. The results are described in Table 1. The activities, estimated on the basis of intensity of bands, are different in these two loci and differentially affected by the pH of the staining mixture. Moreover, the staining times are different: Ap-1 dyes much earlier than Ap-2 when Ser-Met or Ala-Gly are used, and much later when the substrate is Leu-Gly or Leu-Ala. Although our measurements are coarse and the staining of peptidase largely conditioned by the specificity of snake venom (Shoaf *et*

*al.*, 1974; Harris and Hopkinson, 1976), these results suggest that Ap-1 and Ap-2 have different physiological roles. It is possible that also in *T. holothuriae* there are distinct classes of peptidases.

Tabl. 1. - Relative activity of the peptidases of *Tisbe holothuriae* with 8 dipeptides and 2 different pH.

Activité relative des peptidases de *Tisbe holothuriae* avec 8 dipeptides et 2 pH différents.

Peptide	Peptidase			
	Ap-1		Ap-2	
	pH 7.5	pH 8.5	pH 7.5	pH 8.5
Ala-Gly	++	+++	±	+
Ala-Asp	+	+	-	-
Gly-Leu	++	++++	-	-
Gly-Phe	++	+	+++	++
Gly-Try	++	+	++	±
Leu-Ala	+++	++	++++	++++
Leu-Gly	+++	+++	++++	++++
Ser-Met	++++	++++	++	+++

The research on the independence or association of the loci, could be made only on two loci: Ap-1 and Pgi-1. Due to the small size of these organisms, each individual cannot be utilized for more than a single electrophoretic run, and it is therefore necessary to stain the same acrylamide gel twice for different systems. This is possible for the Ap-1 and Pgi-1 loci, as the conditions for electrophoresis are the same, but not for the Ap-2 locus because of its too short mobility.

The F<sub>1</sub> and F<sub>2</sub> from crosses between the two stocks, as well as offspring from backcross, were analysed electrophoretically (Fig. 1). The alleles are codominant and the 3 bands present in the heterozygotes suggest that both enzymes have a dimer molecule.

Table 2 shows the results of dihybrid segregation. The observed monohybrid distributions, which can be drawn from Table 2, are in agreement with the expected

Tabl. II. - Results of F<sub>1</sub> × F<sub>1</sub> crosses and backcrosses (F<sub>1</sub> × Ap *a/a*, Pgi *b/b*) demonstrating the independent segregation of the Aminopeptidase and Phosphoglucoseisomerase.

Résultats des croisements F<sub>1</sub> × F<sub>1</sub> et F<sub>1</sub> × Ap *a/a*, Pgi *b/b* montrant la ségrégation des Aminopeptidase et Phosphoglucoseisomérase.

Cross	Total	Genotypes of offspring									G	p
F <sub>1</sub> × F <sub>2</sub>	161	Aminopeptidase									6.543	>.50
		<i>a/a</i>			<i>a/b</i>			<i>b/b</i>				
		Phosphoglucoseisomerase										
		<i>a/a</i>	<i>a/b</i>	<i>b/b</i>	<i>a/a</i>	<i>a/b</i>	<i>b/b</i>	<i>a/a</i>	<i>a/b</i>	<i>b/b</i>		
		10	20	7	22	45	14	11	17	15		
		10.06	20.12	10.06	20.12	40.25	20.12	10.06	20.12	10.06	d.f.8	
Backcross	196	Aminopeptidase									1.841	>.60
		<i>a/a</i>			<i>a/b</i>			<i>b/b</i>				
		Phosphoglucoseisomerase										
		<i>b/b</i>	<i>a/b</i>	<i>b/b</i>	<i>a/b</i>	<i>a/b</i>	<i>a/b</i>	<i>a/b</i>	<i>a/b</i>	<i>a/b</i>		
		46	52					55	43			
		49.0	49.0					49.0	49.0		d.f.3	

ratio, as indicated by the following values of G (Sokal and Rohlf, 1969): Ap-1, 1:2:1 ratio,  $G = 0.228$ , p.80; Ap-1, 1:1 ratio,  $G = 0.0$ ,  $p = 1$ ; Pgi-1, 1:2:1 ratio,  $G = 0.665$ , p.70; Pgi-1, 1:1 ratio,  $G = 0.184$ , p.60.

Data demonstrate that the elctromorphes in the two systems considered are controlled by a single locus and that two loci belong to different linkage groups.

They represent the first attempt to map in *Tisbe holothuriae*. A research has just been started in order to adapt at the same electrophoresis condition other enzymes which have already been analysed in *Tisbe*: Phosphoglucomutase, Phosphoargininekinase, Hexokinase, Amylase etc.

It can made a chromosomal map of biochemical characters.

ACKNOWLEDGEMENTS. We are grateful to Prof. Bruno Battaglia and Prof. John A. Beardmore for their critical reading of the manuscript. For help in obtaining material and in providing facilities, we wish to thank the Director and staff of the Laboratoire Arago, Banyuls-sur-Mer.

## REFERENCES

- BATTAGLIA, B., 1970. Cultivation of marine Copepods for genetics and evolutionary research. *Helgoländer wiss. Meeresunters.*, **20**: 385-392.
- BATTAGLIA, B., P.M. BISOL and G. FAVA, 1978. Genetics variability in relation to the environment in some marine invertebrates. *Marine Organisms. Genetics, Ecology and Evolution*. B. Battaglia & J.A. Beardmore Eds., 53-70, Plenum Press, New York.
- BATTAGLIA, B., P.M. BISOL, and V. VAROTTO, 1978. Variabilité génétique dans des populations de *Tisbe holothuriae* (Copepoda, Harpacticoida) marine et d'eau saumâtre. *Archs. Zool. exp. gén.*, **119**, 251-264.
- BISOL, P.M., 1976. Polimorfismi enzimatici ed affinità tassonomiche in *Tisbe* (Copepoda, Harpacticoida). *Atti Accad. naz. lincei. Rc.*, **60**, 864-870.
- BISOL, P.M., W. VAROTTO, and B. BATTAGLIA, 1976. Controllo genetico della delle fosfoesoisomerasi (PHI) in *Tisbe clodiensis* (Copepoda, Harpacticoida). *Atti Accad. naz. Lincei, Rc.*, **60**, 499-504.
- HARRIS H., and D.A. HOPKINSON, 1976. Handbook of enzyme electrophoresis in human genetics. North-Holland Publishing Company, Amsterdam.
- SHOAF, C.R., K.J. ISSELBACHER, and W.D. HEIZER, 1974. Rapid colorimetric assay for intestinal peptide hydrolases. *Analyt. Biochem.*, **61**, 72-85.
- SOKAL, R.R., and F. ROHLF, 1969. Biometry. The Principles and Practice of Statistics in Biological Research. W.H. Freeman and Co. San Francisco.



# LES PROTÉINES SÉRIQUES DE L'URODÈLE *EUPROCTUS ASPER* (DUGES) Éléments de différenciation génétique dans les Prépyrénées espagnoles

François GASSER et Monique CLERGUE-GAZEAU

Laboratoire de Biologie générale  
et équipe de Recherche associée au CNRS n° 327  
Laboratoire d'Hydrobiologie,  
Université Paul-Sabatier, 31062 Toulouse Cedex

URODÈLE  
PYRÉNÉES ESPAGNOLES  
POLYMORPHISME  
TRANSFERRINE SÉRIQUE  
DIFFÉRENCIATION GÉNÉTIQUE

**RÉSUMÉ.** – Les populations d'*Euproctus asper* présentent, dans les Prépyrénées espagnoles, un polymorphisme de la transferrine sérique dépendant de 2 allèles, Tf<sup>a</sup> (fréquence ≈0,6) et Tf<sup>b</sup> (≈0,4). Elles se distinguent ainsi des populations de la chaîne axiale qui sont monomorphes pour l'allèle Tf<sup>a</sup>. Des différences qui restent à préciser affectent également la sérumalbumine et l'alcool déshydrogénase. La différenciation génétique décrite intéresse en fait la bordure méridionale de l'aire géographique d'une espèce très monomorphe par ailleurs. Les particularités de cette variation sont discutées sur le plan paléobiogéographique.

URODELA  
SPANISH PYRENEES  
POLYMORPHISM  
SERUM TRANSFERRIN  
GENETIC DIFFERENTIATION

**ABSTRACT.** – The populations of *Euproctus asper* in the spanish Prepyrenees show a polymorphism of the serum transferrin controlled by two alleles Tf<sup>a</sup> (frequency ≈0,6) and Tf<sup>b</sup> (≈0,4). Thus, they differ from the populations of the axial Pyrenean range which are monomorphic for allele Tf<sup>a</sup>. There are also some differences, not completely clarified, for serum albumin and alcohol dehydrogenase. The genic differentiation just described concerns the meridional margin in the geographic area of a known highly monomorphic species. The peculiarities of this variation are discussed on the paleobiogeographic point of view.

## INTRODUCTION

Sténotherme d'eau froide, l'espèce endémique pyrénéenne *Euproctus asper* est considérée comme une forme relicte du Tertiaire (Herre, 1935; Steiner, 1950). Elle est cantonnée actuellement aux Pyrénées françaises et espagnoles, avec une large extension de l'Est à l'Ouest de la chaîne pyrénéenne (Despax, 1923; Combes et Knoepffler, 1963, 1964; Clergue-Gazeau, 1968, 1971; Martinez-Rica et Clergue-Gazeau, 1977; Clergue-Gazeau et Martinez-Rica, 1978). Les populations constituent pour la plupart des isolats de lacs glaciaires ou de réseaux hydrographiques indépendants.

Au vu de discrètes variations morphologiques, Wolterstorff (1925) avait décrit autrefois dans les Pyrénées

centrales quelques formes locales parmi lesquelles certains auteurs (Mertens et Wermuth, 1960; Steward, 1969) ont reconnu deux sous-espèces *E. asper asper* (Dugès, 1852) et *E. asper castelmouliensis* (Wolterstorff, 1925). L'existence de ces dernières est controversée en raison de différences morphologiques souvent mal définies et n'a pas été retenue par Thorn (1968), Clergue-Gazeau (1971) et Gasser (1973). Du reste, la cartographie électrophorétique des protéines sériques a montré que, malgré leur isolement géographique, les populations des Pyrénées centrales françaises et espagnoles ne présentaient ni polymorphisme génétique ni différences génétiques entre elles (Gasser, 1973). Finalement, cette stabilité des caractères biochimiques va de pair avec celle des caractères morphologiques.

Si les Pyrénées offrent entre 1 500 m et 2 500 m les

biotopes qui conviennent le mieux au mode de vie de *E. asper*, l'espèce se rencontre aussi, mais plus rarement, dans des stations périphériques de moyenne et basse altitude, de part et d'autre de la chaîne axiale (Combes et Knoepffler, 1963, 1964; Clergue-Gazeau, 1971; Martinez-Rica et Clergue-Gazeau, 1977). Sur le versant espagnol en particulier, de nouvelles stations très marginales par rapport à la chaîne ont été encore décrites récemment (Clergue-Gazeau et Martinez-Rica 1978; Montori et Pascual, 1981). Parmi ces dernières, la station du Rio Flumen (à l'ouest de la Sierra de Guara) présente des différences importantes par rapport au biotope traditionnel de l'espèce adaptée aux eaux claires et oxygénées des torrents à dénivellation rapide (Clergue-Gazeau et Martinez-Rica, 1978). On observe aussi quelques modifications morphologiques à vrai dire peu importantes sur les animaux de cette station.

Par l'éloignement géographique de la chaîne axiale et l'originalité de certains de leurs biotopes, les populations des Prépyrénées espagnoles posaient le problème d'une éventuelle différenciation génétique. Notre travail est ainsi consacré à la comparaison électrophorétique des protéines sériques et, accessoirement, de quelques enzymes tissulaires entre, d'une part, 3 populations des sierras aragonaises dont celle du Rio Flumen et, d'autre part, le groupe des Pyrénées centrales déjà étudié par l'un de nous (Gasser, 1973).

## I. MATÉRIEL ET MÉTHODES

### I.1. Stations étudiées (Fig. 1)

#### I.1.1. Prépyrénées espagnoles (Sierras aragonaises au sud-est de Jaca)

1. Source du Rio Flumen (1 450 m). Située près du Col de Montrepos, à la limite occidentale de la Sierra de Guara, cette station est éloignée de  $\approx 50$  km de la zone axiale. Une très faible déclivité sur une distance d'au moins 1 000 m, une forte proportion de  $\text{CaCO}_3$  dans l'eau entraînant la concrétion des végétaux très abondants autour de la source, une forte pollution organique que traduit la haute teneur en nitrates, la pauvreté en oxygène de l'eau et un épais dépôt vaseux sur le fond sont les principales caractéristiques de ce biotope tout à fait inhabituel pour l'espèce (Clergue-Gazeau et Martinez-Rica, 1978). 47 individus (29  $\sigma$ , 18  $\varphi$ ) analysés.

2. Torrent de Sabucos (720 m). Affluent de la rive droite du Flumen, au pied des Montes de Sabayes. Plus méridionale, cette station est distante de la précédente de  $\approx 10$  km. 8 individus (3  $\sigma$ , 5  $\varphi$ ) analysés.

3. Rio Guarga (1 200 m). Récoltes effectuées dans cet affluent de la rive gauche du Rio Gallego, près des sources, dans la région de Laguarda. Cette station, ap-

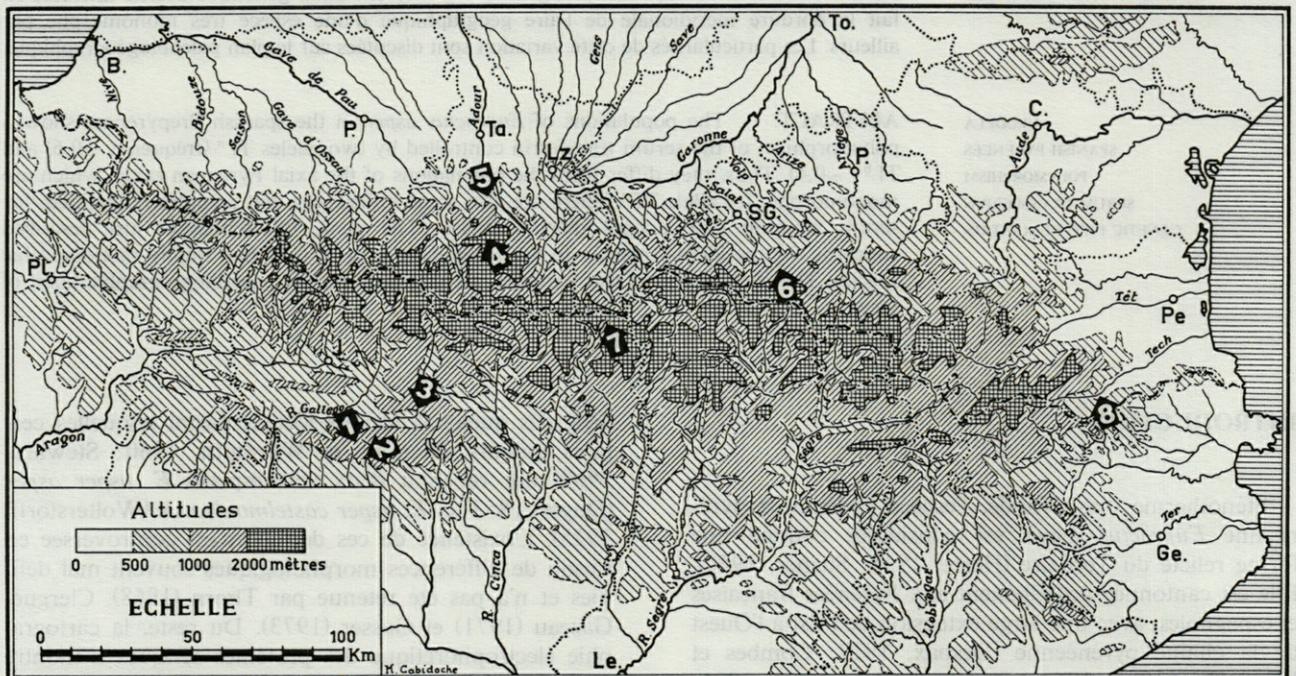


Fig. 1. — Carte des localités étudiées pour *Euproctus asper* dans les Prépyrénées espagnoles (1 à 3) et dans la chaîne axiale pyrénéenne (4 à 8). 1 = Source du Rio Flumen; 2 = torrent de Sabucos; 3 = Rio Guarga; 4 = lac d'oncet; 5 = torrent de Castelmouly; 6 = Aulus-les-Bains; 7 = Plan de los Baños; 8 = Affluent rive gauche du Mondony (Amélie-les-Bains).

Sampling localities of *Euproctus asper*: spanish Prepyrenees (1-3) and axial Pyrenean range (4-8). 1 = Rio Flumen spring; 2 = Sabucos torrent; 3 = Rio Guarga; 4 = Oncet lake; 5 = Castelmouly torrent; 6 = Aulus-les-Bains; 7 = Plan de los Baños; 8 = left side affluent of Mondony.

partenant à un autre réseau hydrographique, est située à  $\approx 25$  km des 2 précédentes, au nord-est. 7 individus (4 ♂, 2 ♀, 1 juvénile) analysés.

Mise à part la haute teneur en  $\text{CaCO}_3$ , les biotopes de Sabuccos et de Guarga sont classiques pour l'espèce.

### 1.1.2. Chaîne axiale

Pyrénées centrales (versants français et espagnol).

L'article consacré par Gasser (1973) à ce secteur des Pyrénées donne la liste détaillée des stations prospectées et servira de référence pour le présent travail. Toutefois, nous avons été amenés pour notre comparaison à utiliser de nouveau des échantillons des Pyrénées centrales. Certains proviennent de quelques-unes des stations déjà étudiées : (versant français) Lac d'Oncet, 2238 m (2 ♂, 2 ♀); torrent de Castelmouly, 750 m (4 ♂, 5 ♀); Aulus-Bains, 900 m (4 ♂, 5 ♀); (versant espagnol) Plan de los Baños, (2 ♂, 1 ♀).

Pyrénées orientales

En outre, nous avons retenu la station du Mondony, (Amélie-les-Bains) qui n'avait encore jamais été analysée (19 exemplaires : 12 ♂, 7 ♀). Il s'agit, en effet, d'une station de basse altitude (350 m) à la limite orientale de l'aire de répartition.

Au total, 106 Euproctes ont été utilisés pour l'analyse électrophorétique.

## 1.2. Analyse électrophorétique

Le sang est prélevé par ponction cardiaque et le sérum est recueilli après coagulation. Les sérums sont analysés de suite ou conservés jusqu'à leur emploi à  $-195^\circ\text{C}$  (azote liquide). Les organes utilisés pour l'analyse des enzymes (foie essentiellement) sont disséqués puis lavés 3 fois dans de l'eau physiologique glacée à 7,2‰. Après un cycle de congélation-décongélation, un broyage dans un tampon Tris-HCl 0,01 M, pH 7,5 à  $0^\circ\text{C}$  (Siciliano et Shaw, 1976) et une centrifugation à 12 000 g (20 minutes à  $4^\circ\text{C}$ ), on obtient le surnageant contenant les enzymes solubles. Ce dernier est éventuellement congelé dans les mêmes conditions que précédemment.

### Protéines sériques

Les sérums ont été analysés individuellement selon 2 techniques :

- Electrophorèse horizontale en gel d'amidon, principalement selon le système discontinu de tampons Tris-borate de Poulik (1957).

- Electrophorèse verticale en plaque de gel de polyacrylamide. Mise à part une dilution à 40% du tampon des cuves, la préparation des tampons (système discontinu Tris-glycine) et des gels (7% d'acrylamide dans le gel de séparation) suit la technique que Davis (1964) a décrite pour les gels colonnaires.

Les protéinogrammes sont colorés par le Noir amido

10 B et la transferrine sérique est mise en évidence spécifiquement par la réaction au Nitroso-R-Salt (Mueller *et al.* 1962).

### Enzymes tissulaires

L'étude des enzymes reste préliminaire, compte tenu du petit nombre d'individus analysés par station (entre 3 et 14). 13 locus au moins ont été examinés, codant pour les enzymes suivantes : lactate déshydrogénase (LDH), alcool déshydrogénase (ADH),  $\alpha$ -glycérophosphate déshydrogénase ( $\alpha$ -GPDH), malate déshydrogénase (MDH), enzyme malique (ME), glucose-6-phosphate déshydrogénase (G6PD), isocitrate déshydrogénase (IDH), 6-phosphogluconate déshydrogénase (6PGD), estérases.

La séparation a été obtenue par électrophorèse horizontale en gel d'amidon à 11%, soit en tampon-citrate à pH 7 (LDH, ADH,  $\alpha$ -GPDH, MDH, Estérases), soit en tampon Tris-EDTA borate à pH 8 (ME, G6PD, IDH, 6PGD). Les colorations spécifiques mises en œuvre pour révéler les enzymes correspondent à quelques détails près, aux techniques décrites par Siciliano et Shaw (1976).

## II. RÉSULTATS

### II.1. Protéines sériques (Fig. 2, Tabl. I)

La carte protéique du sérum, établie par électrophorèse bidimensionnelle acétate de cellulose - gel de poly-

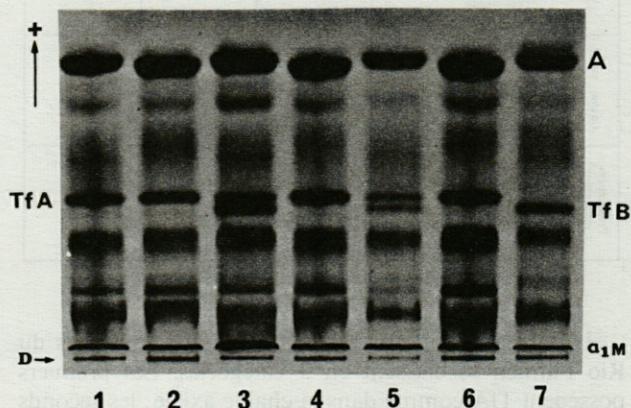


Fig. 2. - Electrophorèse des protéines sériques (gel de polyacrylamide en plaque verticale) : polymorphisme de la transferrine dans les Prépyrénées espagnoles; noter aussi la discrète variation de migration de la sérumalbumine 1 : Rio Flumen ( $\text{Tf}^a/\text{Tf}^a$ ); 2 : Station du Mondony ( $\text{Tf}^a/\text{Tf}^a$ ); 3 : Rio Flumen ( $\text{Tf}^a/\text{Tf}^b$ ); 4 : Station du Mondony ( $\text{Tf}^a/\text{Tf}^a$ ); 5 : Rio Sabucos ( $\text{Tf}^a/\text{Tf}^b$ ); 6 : Torrent de Castelmouly ( $\text{Tf}^a/\text{Tf}^a$ ); 7 : Rio Flumen ( $\text{Tf}^b/\text{Tf}^b$ ). A : Sérumalbumine; D : limite entre les gels d'espacement et de séparation; TfA et TfB : variants rapide et lent de la transferrine;  $\alpha_1\text{M}$  : macroglobuline  $\alpha_1$ .

*Serum protein electrophoresis (Vertical acrylamide gel slab): Transferrin polymorphism in the spanish Prepyrenees; note also the slight differences in the serumalbumin mobility. A : Serumalbumin; D = Boundary between stacking gel and separating gel; TfA and TfB : fast and slow transferrin variant;  $\alpha_1\text{M}$  :  $\alpha_1$  macroglobulin.*

acrylamide, se compose d'environ 50 fractions protéiques qui se sont révélées monomorphes dans les populations des Pyrénées centrales (Gasser, 1973). Il n'a été retenu de cette nomenclature que les éléments indispensables à notre propos.

En ce qui concerne les Prépyrénées espagnoles, notre comparaison fait apparaître maintenant des différences génétiques au niveau de la transferrine et peut-être aussi de la sérualbumine. Les autres fractions du sérum s'avèrent identiques pour toutes les populations étudiées dans l'aire géographique.

### Transferrine

L'un de nous avait montré que les échantillons des Pyrénées centrales étaient monomorphes pour la transferrine. Celle-ci avait été alors identifiée non seulement par la réaction chimique au Nitroso -R- salt mais aussi par autoradiographie après marquage au  $^{59}\text{Fe}$ . Le monomorphisme dans les Pyrénées centrales peut être retrouvé tableau I. On constate qu'il en est de même dans les Pyrénées-orientales pour la population du Mondony. Cette transferrine est appelée ici TfA en raison de sa migration plus rapide que celle du variant qui sera décrit plus loin. Le phénotype dans les Pyrénées correspond au génotype homozygote  $\text{Tf}^a/\text{Tf}^a$ .

Tabl. I. — Variation de la transferrine.  
*Variation of transferrin.*

Populations		Génotypes		
		$\text{Tf}^a/\text{Tf}^a$	$\text{Tf}^a/\text{Tf}^b$	$\text{Tf}^b/\text{Tf}^b$
Chaîne axiale	Lac d'Oncet (4)	4 (2d, 2g)		
	Torrent de Castelmouly (5)	5 (3d, 2g)		
	Aulus-les-Bains (2)	2 (2g)		
	Plan de los Baños (3)	3 (2d, 1g)		
	Mondony (15)	15 (9d, 6g)		
Prépyrénées espagnoles	Rio Flumen (39)	18 (10d, 8g) (14)*	11 (8d, 3g) (19)*	10 (7d, 3g) (6)*
	Rio Sabucos (8)	6 (1d, 5g)	2 (2d)	
	Rio Guarga (7)	7 (4d, 2g) 1 juvénile		

\* Distribution théorique selon l'équilibre de Hardy-Weinberg

Le tableau I montre par contre que les individus du Rio Flumen se classent en 3 catégories. Les premiers possèdent TfA comme dans la chaîne axiale; les seconds une fraction plus lente TfB qui se colore spécifiquement après la réaction au Nitroso -R- salt; les derniers présentent à la fois TfA et TfB, toutes deux colorées. A ces 3 phénotypes correspondent les 3 génotypes  $\text{Tf}^a/\text{Tf}^a$ ,  $\text{Tf}^b/\text{Tf}^b$ ,  $\text{Tf}^a/\text{Tf}^b$ . Ce polymorphisme se retrouve aussi dans la population du Rio Sabucos (absence toutefois du génotype  $\text{Tf}^b/\text{Tf}^b$ ), mais, dans celle du Rio Guarga, seule TfA a été observée. Il apparaît donc une nouvelle forme de transferrine, TfB, dans les Prépyrénées espagnoles.

L'importance de l'échantillon récolté dans le Rio Flumen étant suffisante, quelques précisions supplémentaires sur le polymorphisme observé peuvent être apportées dans le cas de cette population. Chacune des trois classes de génotypes est représentée par un pourcentage

sensiblement égal de mâles et de femelles. Le polymorphisme de la transferrine est en conséquence sous la dépendance de 2 allèles autosomiaux. Les fréquences géniques des allèles  $\text{Tf}^a$  et  $\text{Tf}^b$  s'établissent approximativement à 0,6 et 0,4. De plus, le test du  $\chi^2$  montre que la distribution des génotypes observés n'est pas conforme avec celle que prévoit l'équilibre de Hardy-Weinberg. Aucune explication ne peut-être donnée à cet écart.

### Serumalbumine

Une différence discrète dans la migration de la sérualbumine a été mise en évidence par ailleurs, mais uniquement après séparation en gel de polyacrylamide (Fig. 2). Les individus des Prépyrénées espagnoles se distinguent en effet, apparemment dans tous les cas, par une sérualbumine légèrement plus rapide que celle décrite comme monomorphe par l'un de nous dans la chaîne axiale. Quelques rares individus, dans les Pyrénées centrales, sembleraient posséder aussi cette forme plus rapide. Des figures d'hétérozygotie (fraction double de sérualbumine) n'ont été observées dans aucune des populations étudiées. La signification de cette variation de l'albumine, délicate à observer en raison de la différence minime de migration, reste posée. Le fait que cette hétérogénéité se manifeste seulement en gel de polyacrylamide, support beaucoup plus filtrant que le gel d'amidon, laisserait supposer la mise en évidence de variants de conformation (voir notamment Johnson 1977 et 1979).

## II.2. Enzymes

L'analyse des enzymes tissulaires qui a été seulement ébauchée dans ce travail conduit aux conclusions provisoires suivantes :

- Les LDH, MDH, ME, IDH, G6PD et 6PGD ne présentent aucune variation génétique.
- Un des locus codant pour l' $\alpha$  GPDH paraît polymorphe (biallélisme) dans la chaîne axiale.
- L'ADH révèle une variante lente qui n'existe que dans les Prépyrénées espagnoles.

## III. DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Le point essentiel de notre enquête est la mise en évidence d'un polymorphisme de la transferrine sérique dans deux populations des sierras aragonaises. De ce fait, par la présence de l'allèle  $\text{Tf}^b$  (fréquence voisine de 0,4), les populations des Rio Flumen et Sabucos se distinguent nettement des populations de la chaîne axiale monomorphes pour l'allèle  $\text{Tf}^a$ . Les différences concernant l'albumine et l'ADH dans les Prépyrénées espagnoles sont également à prendre en compte mais elles demandent à être mieux définies sur le plan électrophorétique. Quoi qu'il en soit, c'est la première fois

qu'une différenciation génétique indubitable est signalée dans l'aire de répartition de l'espèce et, plus précisément, à sa périphérie. On peut noter d'ailleurs qu'une situation analogue n'a pu être retrouvée sur le versant français pour les populations marginales ou de basse altitude (par exemple dans les stations du Castelmouly ou du Mondony; voir aussi Gasser, 1973). Il est vrai que l'aire géographique s'étend beaucoup moins sur le piémont du versant nord.

Le cas de la station du Rio Guarga est peut être à mettre à part compte tenu de l'absence de l'allèle Tf<sup>b</sup> dans cette population. Le fait que Tf<sup>b</sup> n'a pas été observé peut s'expliquer par une simple erreur d'échantillonnage dûe au nombre très limité d'individus analysés. Toutefois, cette station plus septentrionale que les précédentes, est isolée dans un autre réseau hydrographique; elle pourrait représenter une population de transition entre le groupe des Prépyrénées espagnoles et celui de la haute chaîne.

Les différences génétiques que nous venons de signaler relèvent de la variation géographique au sein d'une aire spécifique. Elles sont restreintes et ne nous autorisent pas à créer une nouvelle sous-espèce dans les Prépyrénées espagnoles. De plus, les particularités morphologiques, observées notamment dans la station du Rio Flumen par Clergue-Gazeau et Martinez-Rica (1978), sont très peu marquées et, en tout cas, difficiles à systématiser. Les données biométriques de Clergue-Gazeau et Bonnet (1979) et de Martinez-Rica (1981) nous incitent également, de ce point de vue, à la réserve. Nous rappelons que nous avons, contrairement à certains auteurs, opté pour le monotypisme de l'espèce dans les Pyrénées françaises.

On peut s'interroger finalement sur la signification d'une hétérogénéité génétique qui se manifeste exclusivement à la bordure méridionale de l'aire géographique. L'interprétation la plus simple est qu'elle traduit la différenciation indépendante d'un groupe de populations isolées et éloignées de la chaîne axiale. Toutefois, nous avons développé antérieurement une hypothèse paléobiogéographique plus générale (Clergue-Gazeau, 1971; Gasser, 1973): le massif pyrénéen aurait constitué un refuge post-glaciaire, donc récent, pour l'espèce qui aurait occupé les versants nord et sud, par colonisation ascendante et centripète, à partir d'une aire périphérique beaucoup plus large. On peut donc supposer que les morcellements de l'aire primitive et les effets de fondation qui résultaient de cette colonisation ont pu entraîner une perte de la variabilité originelle dans l'aire centrale actuelle. Dans le cadre de cette hypothèse, les Prépyrénées espagnoles pourraient représenter les vestiges de cette aire primitive. La mise en évidence d'une diversité génétique réellement plus grande à la périphérie qu'au centre de l'aire renforcerait notre interprétation.

## BIBLIOGRAPHIE

- CLERGUE-GAZEAU, M., 1968. *Euproctus asper*, limite occidentale de l'espèce dans les Pyrénées françaises (Batracien, Urodèle) *Ann. Limnol.*, **4**: 265-269.
- CLERGUE-GAZEAU, M., 1971. L'Euprocte pyrénéen. Conséquences de la vie cavernicole sur son développement et sa reproduction. *Ann. Spéol.*, **26**: 825-960.
- CLERGUE-GAZEAU, M., et J.-P. MARTINEZ-RICA., 1978. Les différents biotopes de l'Urodèle pyrénéen: *Euproctus asper*. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse.*, **114** (3-4): 461-471.
- CLERGUE-GAZEAU, M. et L. BONNET., 1979. Analyse biométrique de composants du squelette de l'Urodèle *Euproctus asper*. II. Populations d'altitude et de localisation géographique différentes. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse.*, **115** (3-4): 425-438.
- COMBES C. et L.P. KNOEPFFLER., 1963. *Euproctus asper* dans les Pyrénées Orientales. *Vie Milieu*, **14**: 149-154.
- COMBES C. et L.P. KNOEPFFLER., 1964. Une nouvelle station d'*Euproctus asper asper* (Dugès, 1852) dans les Pyrénées Orientales, *Vie Milieu*, **15**: 1071.
- DAVIS B.J., 1964. Disc. electrophoresis. - II. Method and application to human serum proteins. *Ann. N.Y. Acad. Sci.*, **121**: 404-427.
- DESPAX R., 1923. Contribution à l'étude anatomique et biologique des batraciens Urodèles du groupe des Euproctes et spécialement de l'Euprocte des Pyrénées. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, **51**: 185-440.
- GASSER F., 1973. Cartographie des protéines sériques de l'Urodèle pyrénéen *Euproctus asper* (Dugès): stabilité dans l'aire de répartition de l'espèce. *Comp. Biochem. Physiol.*, **45 B**: 419-443.
- HERRE W., 1935. Die Schwanzlurche der mitteleocänen (oberlutetischen) Braunkohle des Geiseltales und die Phylogenie der Urodelen unter Einschluss der fossilen Formen. *Zoologica*, (Stutt.) **87**: 1-85.
- JOHNSON G., 1977. Evaluation of the stepwise mutation model of electrophoretic mobility. Comparison of the gel sieving behavior of alleles at the esterase-5 locus of *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics*, **87**: 139-157.
- JOHNSON G., 1979. Increasing the resolution of polyacrylamide gel electrophoresis by varying the degree of gel crosslinking. *Biochem. Genet.*, **17** (5-6): 499-516.
- MARTINEZ-RICA J.P. et M. CLERGUE-GAZEAU., 1977. Données nouvelles sur la répartition géographique de l'espèce *Euproctus asper* (Dugès) Urodèle Salamandridae. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, **113** (3-4): 318-330.
- MARTINEZ-RICA J.P., 1981. Algunos datos sobre las poblaciones meridionales de triton pirenaico, *Euproctus asper* Dugès. *Studia Oecologica*, **1**(2) 135-154.
- MERTENS R. et H. WERMUTH., 1960. Die Amphibien und Reptilien Europas. Senckenb. **38**, W. Kramer, Frankfurt a. M.
- MONTORI A. et X. PASCUAL., 1981. Nota sobre la distribución de *Euproctus asper* (Dugès, 1852) en Cataluña: I. Primera localidad para el macizo del Montseny. *P. Dept Zool. Barcelona*, **6**: 85-88.
- MUELLER J.O., SMITHIES O. et M.R. IRWIN., 1962. Transferrin variation in Columbidae. *Genetics*, **47**: 1385-1392.
- POULIK M.D., 1957. Starch gel electrophoresis in a discontinuous system of buffers. *Nature (Lond.)*, **180**: 1477-1479.
- SICILIANO M.J. et C.R. SHAW., 1976. Separation and visualization of enzymes on gels. In: Chromatographic and electrophoretic techniques. II. Zone electrophoresis (I. Smith, ed.) p. 185-209, William Heinemann Medical Books, London.

STEINER H., 1950. Die Differenzierung der paläarktischen Salamandrinen während des Pleistozäns. *Rev. Suisse Zool.*, 57: 590-603.

STEWART J.W., 1969. The tailed Amphibians of Europe. David et Charles, Newton, 180 p.

THORN R., 1968. Les Salamandres d'Europe, d'Asie et d'Afrique du Nord. Lechevalier, Paris, 376 p.

WOLTERSTORFF W., 1925. Über mehrere Lokalformen des Pyrenäenmolches *Euproctus asper* Dugès *Abh. Ber. Mus. Naturk. Vorgesch. Magdeburg*, 4: 61-76.

Urbach, 1950. *Revue de la faune de l'Europe*, 4: 265-269.

CLERGUE-GAZEAU M., 1971. L'évolution phylogénétique de la vie caudale sur son développement et sa reproduction. *Ann. Zool.*, 18: 833-900.

CLERGUE-GAZEAU M. et J.-P. MARTINEZ-RIEJA, 1973. Les différents biotopes de l'espèce *Euproctus asper* (Dugès) dans les Pyrénées. *Ann. Zool.*, 20: 141-147.

CLERGUE-GAZEAU M. et J. BONNET, 1979. Analyse biogéographique de la répartition de l'espèce *Euproctus asper* (Dugès) dans les Pyrénées. *Ann. Zool.*, 26: 115-121.

CLERGUE-GAZEAU M. et J. BONNET, 1981. Les nouvelles stations de l'espèce *Euproctus asper* (Dugès) dans les Pyrénées. *Ann. Zool.*, 28: 151-154.

CLERGUE-GAZEAU M. et J. BONNET, 1984. Les nouvelles stations de l'espèce *Euproctus asper* (Dugès) dans les Pyrénées. *Ann. Zool.*, 31: 181-184.

DAVIS B.J., 1964. Die biogeographische - II. Method and application to human genetic problems. *Ann. N.Y. Acad. Sci.*, 111: 404-437.

DEVEREUX R., 1957. Contribution à l'étude anatomique et histologique des batraciens Urodèles du groupe des *Euproctus* et spécialement de l'espèce *Euproctus asper* (Dugès). *Ann. Zool.*, 24: 185-190.

DUSSAN F., 1973. Cartographie des provinces verticales de l'Urodèle pyrénéen *Euproctus asper* (Dugès) - stabilité dans l'aire de répartition de l'espèce. *Comp. Rend. Acad. Sci. Paris*, 276: 419-421.

HEBER W., 1935. Die Schwanzfurche der mittel-europäischen Urodelen (Anura) unter Berücksichtigung der fossilen Formen. *Zool. Jahrb. Anat.*, 57: 1-85.

JONSON G., 1977. Evolution of the stepwise mutation model of electrophoretic mobility. Comparison of the gel zoning patterns of alleles at the esterase-3 locus of *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics*, 87: 139-157.

JONSON G., 1979. Increasing the resolution of polyacrylamide gel electrophoresis by varying the degree of gel crosslinking. *Molec. Genet.*, 17 (2): 499-510.

MARTINEZ-RIEJA J.P. et M. CLERGUE-GAZEAU, 1977. Données nouvelles sur la répartition géographique de l'espèce *Euproctus asper* (Dugès) (Urodèle Salamandridae). *Ann. Zool.*, 24: 318-330.

MARTINEZ-RIEJA J.P., 1981. Algunas datos sobre las poblaciones meridionales de *Euproctus asper* (Dugès). *Studia Geobotanica*, 113: 123-124.

MERTENS R. et H. WERKLEIN, 1960. Die Amphibien und Reptilien Europas. *Spektrum*, 38. W. Koenig, Frankfurt a. M.

MONTEAU A. et X. BAZELAI, 1981. Note sobre la distribución de *Euproctus asper* (Dugès, 1852) en Cataluña. I. Primer localidad para el macho del Montseny. *P. Deut. Zool. Ber. Naturk.*, 8: 83-88.

MULLER I.O., SMITHS O. et M.R. JEWELL, 1963. Translocation variation in *Drosophila melanogaster*. *Genetics*, 47: 1385-1392.

POULIN M.D., 1957. Studies on electrophoresis in a diploid model system of *Drosophila melanogaster*. *Genetics*, 42: 1477-1479.

SICILIANO M.L. et C.R. SHAW, 1976. Selection and visualization of enzymes on gels. In: *Chromatography and electrophoresis techniques*. H. Zone electrophoresis (J. Smith, ed.), p. 182-208. William Heinemann Medical Books, London.

pour les populations de l'espèce *Euproctus asper* (Dugès) dans les stations de Castelnou et du Montseny; voir aussi Gasser, 1973. Il est vrai que l'aire géographique s'étend beaucoup moins sur le piémont du versant nord.

Le cas de la station de Rio Garça est peut-être à mettre à part compte tenu de l'absence de l'allele TP dans cette population. Le fait que TP n'a pas été observé peut s'expliquer par une simple erreur d'échantillonnage due au nombre restreint d'individus analysés. Toutefois, cette station plus septentrionale que les précédentes est isolée dans un sous-ensemble hydrographique qui pourrait représenter une population de transition entre le groupe des *Euproctus* pyrénéens et celui de la haute chaîne.

Les différences génétiques que nous venons de signaler relèvent de la variation géographique au sein d'une espèce spécifique. Elles sont restreintes et ne nous autorisent pas à créer une nouvelle sous-espèce dans les Pyrénées espagnoles. De plus, les particularités morphologiques observées notamment dans la station de Rio Garça par Clergue-Gazeau et Martinez-Rieja (1978), sont très peu marquées et, en tout cas, diluées à l'échelle nationale. Les données biométriques de Clergue-Gazeau et Bonnet (1979) et de Martinez-Rieja (1981) nous incitent également de ce point de vue à la réserve. Nous espérons que nous avons, contrairement à certains auteurs, évité pour le monotypisme de l'espèce dans les Pyrénées françaises.

On peut s'interroger finalement sur la signification d'une hétérozygotie génétique qui se manifeste exclusivement à la bordure méridionale de l'aire géographique. L'interprétation la plus simple est qu'elle traduit la différenciation indépendante d'un groupe de populations isolées et éloignées de la chaîne axiale. Toutefois, nous avons développé antérieurement une hypothèse paléogeographique plus générale (Clergue-Gazeau, 1977; Gasser, 1977) - le massif pyrénéen aurait constitué un centre post-glaciaire, donc récent, pour l'espèce qui aurait occupé les versants nord et sud, par colonisation ascendante et descendante à partir d'une zone périphérique beaucoup plus large. On peut donc supposer que les montchonnais de l'aire primitive et les effets de fondation ont entraîné de cette colonisation ont pu entraîner une perte de la variabilité originelle dans l'aire actuelle. Dans le cadre de cette hypothèse, les *Euproctus* pyrénéens pourraient représenter les vestiges de cette aire primitive. La mise en évidence d'une diversité génétique relativement plus grande à la périphérie du centre de l'aire renforcerait notre interprétation.

# ANALYSE DE LA DIVERSITÉ DE LA MACROFAUNE BENTHIQUE D'UNE LAGUNE LITTORALE MÉDITERRANÉENNE

M. AMANIEU <sup>(1)</sup>, O. GUELORGET <sup>(1)</sup>  
et J. NOUGUIER-SOULE <sup>(2)</sup>

<sup>(1)</sup> Laboratoire d'Hydrobiologie

<sup>(2)</sup> Laboratoire de Neuroendocrinologie

Université des Sciences et Techniques du Languedoc,  
place E. Bataillon, 34060 Montpellier Cedex - France

DIVERSITÉ  
MACROFAUNE  
LAGUNE  
ANALYSE FACTORIELLE  
BIOCÉNOSE

**RÉSUMÉ.** - Au cours de 13 mois d'échantillonnage, neuf stations ont été systématiquement inventoriées dans une lagune littorale méditerranéenne, l'étang de Prévost à Palavas. Sur chaque échantillon (par date et par station) a été calculée la diversité de Shannon rapportée à la biomasse de la macrofaune benthique. Une méthode d'analyse factorielle (méthode Statis) a été appliquée aux matrices de données en vue d'estimer les distances, du point de vue de la diversité des diverses stations entre elles et d'en déduire les regroupements de stations les plus cohérents. Les résultats font ressortir qu'il y a, selon le type d'analyse, deux (stations marines, stations lagunaires) ou trois (les stations marines étant en outre dissociées en deux ensembles) groupes mis en évidence; ces groupes correspondent aux ensembles biocénotiques fondamentaux déjà décrits dans l'étang. La diversité apparaît donc comme un bon indice des groupements biocénotiques; les estimations qu'elle permet à ce point de vue sont en outre d'autant meilleures que l'on prend en compte un plus grand nombre de groupes systématiques; en revanche les groupes systématiques isolés sont peu discriminants, les Mollusques étant toutefois plus utiles à cet égard que les Polychètes, qui sont eux-mêmes préférables aux Crustacés.

DIVERSITY  
MACROFAUNA  
LAGOON  
FACTORIAL ANALYSIS  
BIOCENOSIS

**ABSTRACT.** - The Prévost Lagoon of Palavas (France) has been studied over a period of 13 months at nine sampling stations. For each sample of a given date and station, Shannon diversity is calculated for the biomass of benthic macrofauna. Factor analysis (Statis method) is made on the data matrices in order to estimate distances in terms of diversity of the different stations and to define clusters of stations. The results show that there are, according to the type of analysis two (marine stations, lagoonal stations) or three clusters (the marine stations being subdivided into two distinct groups); these clusters correspond to the basic biocenotic entities already described in this lagoon. Diversity thus appears a good index of biocenotic clustering; the estimations become increasingly reliable with increasing numbers of systematic groups considered. In contrast, single systematic groups have little discriminating power, although molluscs are better in this respect than polychaetes and specially crustaceans.

## 1. SITE, NATURE DES DONNÉES, RAPPEL DES RÉSULTATS PRÉLIMINAIRES

Dans un précédent travail (Amanieu *et al.* 1977) nous avons étudié l'évolution saisonnière de la richesse et de la diversité de la macrofaune benthique d'une

lagune littorale méditerranéenne, l'étang du Prévost à Palavas (Hérault). Il apparaissait notamment que si la mesure de la diversité à un instant donné, en différentes stations de l'étang, ne permet aucun classement significatif des diverses stations entre elles, en revanche les profils des variations de la diversité par station, tout au long des 13 mois d'échantillonnage, conduisaient à des

regroupements cohérents et interprétables en termes biocénétiques. L'homogénéité de ces ensembles biocénétiques apparaissait plus ou moins marquée suivant les groupes systématiques considérés (Mollusques, Polychètes, Crustacés). Toutefois la comparaison à vue des profils des graphiques ne permettait pas une estimation totalement convaincante de la ressemblance, quant à l'évolution de leur diversité, des diverses stations entre elles. Aussi dans le présent travail nous nous attachons, par une méthode d'analyse factorielle, à préciser ces ressemblances par une mesure de proximité, au sens mathématique du terme, de la diversité des diverses stations entre elles.

L'étang du Prévost à Palavas est une lagune saumâtre littorale d'environ 400 ha dont une description détaillée est donnée dans le travail de Guelorget et Michel (1976). La macrofaune benthique de 9 stations, identifiées 3, 4, 7, 11, 12, 15, 16, X, Y, a été régulièrement échantillonnée mois par mois entre octobre 1973 et décembre 1974. Sur chaque échantillon, on calcule la diversité de Shannon définie par :

$$I = - \sum p_i \log_2 p_i \text{ avec } p_i = \frac{q_i}{Q} \quad (\text{J. DAGET, 1976})$$

expression dans laquelle  $Q$  est l'abondance totale et  $q_i$  l'abondance de l'espèce de rang  $i$ .

L'abondance peut être elle-même mesurée soit par un dénombrement, donc une densité, soit par une pesée, donc une biomasse. Dans notre note préliminaire (Amanieu *et al.*, 1977) nous avons montré que la diversité rapportée aux biomasses conduisait à des résultats cohérents avec la diversité rapportée aux densités, mais plus fins; nous nous limiterons donc ici à l'analyse structurale de la diversité rapportée aux biomasses. Les tableaux de données initiales (diversité par station, par date et par groupe systématique) sont présentés dans la note précitée et nous ne les reproduisons donc pas ici.

## 2. PRÉSENTATION DE LA MÉTHODE D'ANALYSE

Nous avons eu recours à la méthode dite S.T.A.T.I.S. (Structuration des Tableaux A Trois Indices de la Statistique) (1). Il s'agit d'une méthode d'analyse conjointe de plusieurs tableaux de données, basée sur une généralisation du modèle d'analyse factorielle et mise au point par l'Hermier des Plantes (1976). Elle permet de comparer d'une part globalement des tableaux de données entre eux, d'autre part les individus correspondants considérés dans chaque tableau sous une optique commune. En procédant par analogie avec les méthodes classiques d'analyse factorielle qui fournissent la meilleure représentation, au sens mathématique du terme, des individus dans les plans factoriels, il est naturel de chercher à représenter chaque matrice de données dans un même plan, sur la base de critères mathématiques satisfaisants; la suite logique de cette recherche est alors la représenta-

tion des individus de chaque matrice dans le meilleur plan de projection commun.

Les données initiales (ici la valeur numérique des indices de diversités) sont rassemblées dans  $m$  tableaux à double entrée, présentant  $n$  lignes formant  $n$  individus; il y a  $q$  colonnes si les données constituent des mesures de  $q$  variables sur chaque individu,  $n$  colonnes si les données mesurent des proximités (similarités, dissimilarités, produits scalaires, distances) entre les individus, une seule colonne si les données mesurent 1 seule variable sur les  $n$  individus. Suivant les cas, les tableaux de données se présentent donc respectivement sous la forme de  $m$  matrices rectangulaires,  $m$  matrices carrées ou  $m$  matrices colonnes. L'Hermier des Plantes (1976) propose de considérer l'ensemble des données  $n.p.n.$  (avec  $p = 1, q$  ou  $n$ ) comme un volume et démontre que cet ensemble peut toujours être ramené à un « cube ».  $n.n.m.$ ; on parle alors de « cube de proximité » dont chaque élément est une matrice  $n.n.$  de proximité entre individus.

Une telle matrice peut toujours être considérée comme le résultat d'un jugement, objectif ou subjectif, portant sur la ressemblance des individus; ainsi est-il proposé d'appeler « juge » une matrice de proximité quelconque entre  $n$  individus, chaque élément estimant la distance entre deux individus vus par le juge correspondant qui désigne donc la matrice.

La méthode STATIS comprend alors les étapes suivantes :

1) Obtention à partir des  $m$  tableaux de données initiaux, de  $m$  matrices  $M_i$  de produits scalaires, satisfaisantes du point de vue du centrage et de la normalisation.

2) Obtention de la matrice  $S$  dont les éléments sont constitués par les proximités entre les juges  $i$  et  $j$ , mesurées par les produits scalaires  $\langle M_i, M_j \rangle = \text{Tr}(M_i M_j)$ .

La factorisation de la matrice  $S$  fournit la meilleure représentation des juges en termes de ressemblance ou de différence. Elle permet l'analyse de la structure d'ensemble des juges ou INTERSTRUCTURE et conduit à figurer les matrices  $m_i$  par des vecteurs  $\vec{OP}_i$  dont les normes sont proportionnelles aux variances et covariances. En d'autres termes ce sont les *normes* des vecteurs  $\vec{OP}_i$  d'une part, et les *angles* de ces vecteurs avec le référentiel d'autre part, qui permettent d'apprécier les positions relatives des matrices ou juges  $M_i$ . dans le cas de données normalisées centrées, l'angle  $\vec{OP}_i, \vec{OP}_j$  est une mesure de la corrélation entre deux matrices  $M_i$  et  $M_j$  si les points  $P_i$  et  $P_j$  sont proches du cercle de rayon 1. L'éloignement des points hors du cercle indique que la contribution des matrices correspondantes à l'inertie totale du nuage n'est pas correctement prise en compte dans la représentation.

3) Obtention de la matrice  $M$  de référence ou « meilleur compromis » entre toutes les matrices  $M_i$ , en utilisant le vecteur propre de  $S$  associé à la plus grande valeur propre.

4) Représentation des individus dans le meilleur compromis, c'est-à-dire dans les plans factoriels de M. Cette représentation conduit à une analyse de la structure sur l'ensemble des sujets ou *INTRASTRUCTURE*. Lorsque les juges sont des tableaux de mesures effectuées à des instants différents, le cube représentant des données chronologiques, l'analyse de l'*Intrastructure* permet donc de suivre l'évolution des différents individus au cours du temps.

Dans le présent travail notre objectif est d'apprécier l'intérêt de la diversité quant à la définition des ensembles biocénotiques caractéristiques de chaque station. Nous avons donc procédé d'abord à une analyse d'*INTERSTRUCTURE*, donc des ressemblances ou des différences entre juges, en prenant les stations comme juges et les échantillons mensuels comme sujets; il y a alors 9 juges constitués par les 9 stations et 13 individus ou sujets correspondant aux 13 dates d'échantillonnage; il y a en général 1 seule variable, donc une seule colonne (matrice colonne) correspondant à la diversité rapportée suivant les cas à la biomasse totale, ou à la biomasse des Mollusques, puis des Polychètes, puis des Crustacés, étudiés séparément; dans un cas il y a 3 variables, donc 3 colonnes (matrice rectangulaire) lorsque nous procédons à l'analyse conjointe des 3 diversités rapportées à la biomasse des 3 groupes systématiques (Mollusques, Polychètes, Crustacés).

Nous avons procédé ensuite à une analyse de l'*INTRASTRUCTURE*, c'est-à-dire des proximités entre sujets, en prenant cette fois-ci les dates d'échantillonnage comme juges et les stations comme sujets; nous nous sommes limités dans ce cas à l'analyse de la biomasse totale qui conduit aux résultats les plus significatifs.

Les analyses d'*INTRASTRUCTURE*, les stations étant juges, ou d'*INTERSTRUCTURE*, les stations étant sujets, ne nous ont pas paru mériter d'être rapportées; elles confirment le caractère plus ou moins cyclique, car saisonnier, de l'évolution de la diversité, sans apporter d'éléments vraiment nouveaux.

### 3. RÉSULTATS DE L'INTERSTRUCTURE, LES JUGES ÉTANT LES STATIONS

Nous présenterons les résultats obtenus d'abord à partir des données brutes; ces résultats sont influencés par la valeur moyenne de la diversité de chaque station sur les 13 mois d'échantillonnage. Afin d'éliminer cet effet et de limiter la comparaison aux profils, nous analyserons ensuite les résultats obtenus à partir des données normalisées et centrées. Dans chaque cas, nous examinerons successivement l'interstructure résultant de la prise en compte de la biomasse des Mollusques, des Polychètes et enfin des Crustacés.

#### 3.1. Interstructure calculée sur la biomasse totale, tous groupes systématiques confondus.

Dans cette analyse les données originales sont rassemblées dans une matrice colonne, les individus ou sujets étant les dates d'échantillonnage, la variable étant la valeur numérique de la diversité rapportée, par date et par station, à la biomasse totale de l'ensemble de la macrofaune.

##### 3.1.1. Données brutes

La variable est constituée par la valeur numérique brute de la diversité par dates et stations. L'appréciation des positions respectives de chaque station ressort de l'examen du graphique 1A.

Les angles (Fig. 1A) des vecteurs  $\vec{OP}_i$  permettent une séparation claire des stations en 2 ensembles parfaitement distincts; les stations lagunaires (3, 4, 11, 12) forment un pinceau incliné à droite, les stations marines (X, Y, 15 et 16) forment un pinceau incliné à gauche, la station 7 occupant une position médiane. La séparation notée se traduit au niveau de l'axe 2 (horizontal) par une abscisse positive pour chacune des stations lagunaires, négative pour les stations marines, nulle pour la station 7.

En revanche, les normes des vecteurs  $\vec{OP}_i$  ne permettent aucun classement interprétable, ce qui se traduit en particulier au niveau de l'axe 1 (vertical) par une position anarchique des ordonnées des diverses stations, 3, 11 et 12 s'intercalent entre X et Y, puis 7 et 4 entre Y et 15.

##### 3.1.2. Données normalisées et centrées

Même type de matrice que précédemment mais la variable est la diversité corrigée après que les données originales aient été centrées et normalisées à 1. Les résultats apparaissent sur le graphique 1B. On retrouve très clairement la séparation entre stations marines d'une part, stations lagunaires d'autre part, la station 7 étant toujours en position médiane. La normalisation des données permet en outre une séparation des stations sur les deux axes, abscisses fortes, ordonnées faibles, pour les stations lagunaires, abscisses faibles, ordonnées fortes pour les stations marines. L'analyse montre donc dans ce cas que ce sont les profils d'évolution de la diversité plus que sa valeur moyenne qui sont discriminants quant aux caractères écologiques.

##### 3.1.3. Interprétation de l'Interstructure de la diversité calculée sur la biomasse totale.

Les deux analyses, données brutes ou données normalisées centrées, font ressortir une séparation des stations en deux groupes distincts correspondant à une réalité écologique certaine. Les profils des stations lagunaires 3,4,11,12 s'opposent clairement aux profils des stations marines X,Y,15 et 16; la station 7 occupe une position moyenne. L'analyse factorielle confirme objecti-

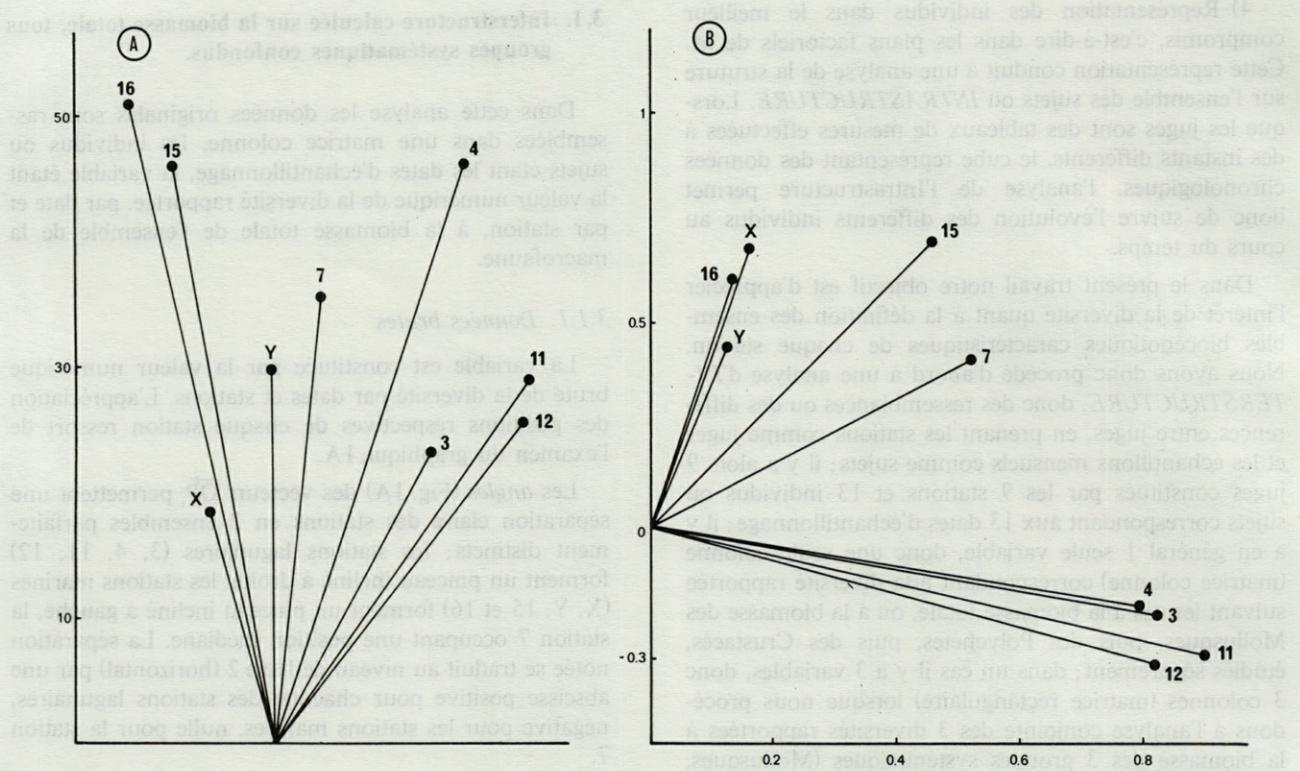


Fig. 1. - Interstructure de la diversité rapportée à la biomasse totale. A, données brutes. B, données normalisées et centrées. *Interstructure of diversity for total biomass. A. raw data. B. data normalized and centered.*

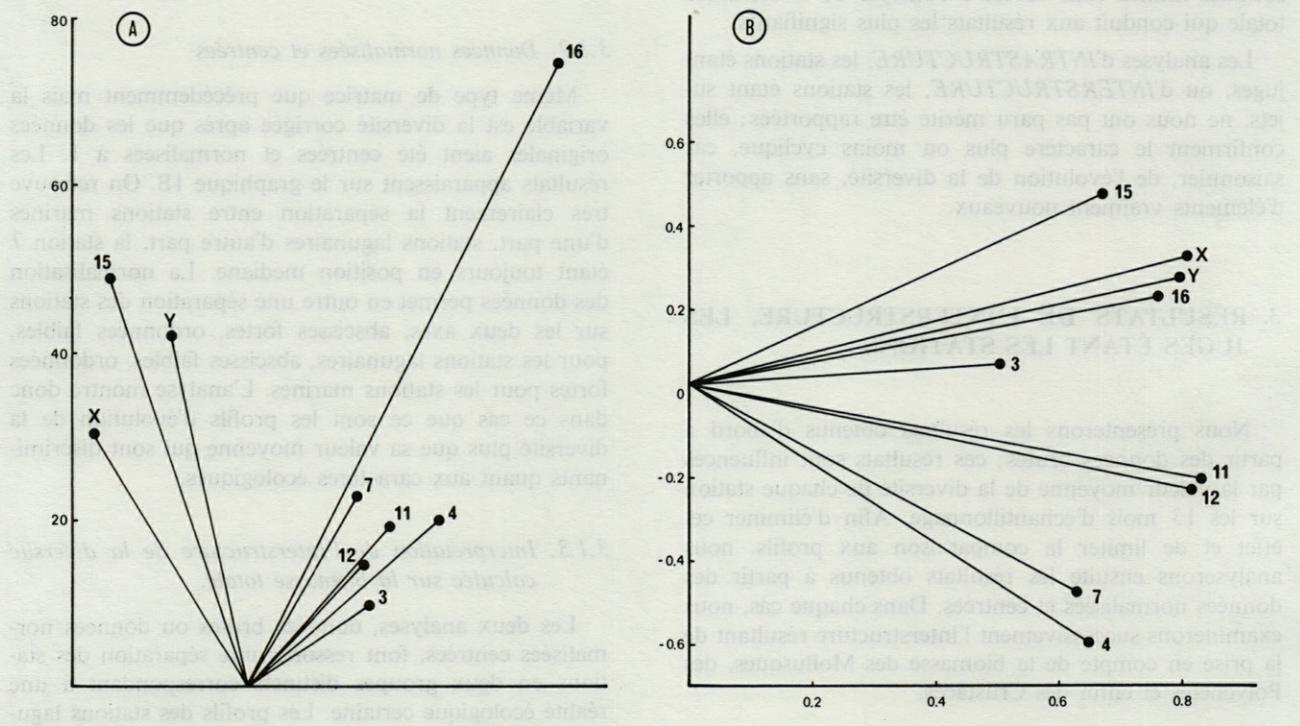


Fig. 2. - Interstructure de la diversité rapportée séparément aux trois groupes systématiques majeurs. A, données brutes. B, données normalisées et centrées. *Interstructure of diversity for the three major systematic groups. A. raw data. B. data normalized and centered.*

vement les résultats de l'interprétation écologique et permet de distinguer d'une part un ensemble que nous rapportons à la biocénose lagunaire eurytherme et euryhaline de Peres et Picard (1964), d'autre part un ensemble de stations rapportées à une biocénose marine littorale. En revanche la distinction, au sein de cette dernière, d'un sous-ensemble correspondant à la biocénose des sables fins superficiels (X et Y ?) distinct d'un sous-ensemble correspondant à la biocénose des sables vaseux de mode calme (15 et 16 ?) n'est pas confirmée par ce type d'analyse.

### 3.2. Interstructure calculée sur la biomasse des trois groupes systématiques

Dans ce type d'analyse, les données originales sont rassemblées dans une matrice rectangulaire, les individus ou sujets étant toujours les dates d'échantillonnage, les 3 variables inscrites dans trois colonnes étant les diversités respectives des Mollusques, des Polychètes et des Crustacés.

#### 3.2.1. Données brutes

Les variables sont constituées par la valeur numérique brute de la diversité par date, station et groupe systématique.

L'appréciation des positions respectives de chaque station ressort de l'examen du graphique 2A.

Les angles (Fig. 2A) des vecteurs  $\overline{OP}_i$  permettent d'isoler à gauche trois stations marines, X, Y et 15 et à droite non seulement les stations lagunaires 3,4,11,12 et 7 mais aussi la station 16 dont les affinités écologiques sont manifestement pourtant celles du groupe précédent.

En revanche, les normes des vecteurs  $\overline{OP}_i$  séparent bien d'un côté, normes faibles, les 5 stations lagunaires, y compris la 7, de l'autre côté, normes fortes, les quatre stations marines. Ainsi, contrairement au cas précédent les stations se classent en accord avec les observations écologiques de terrain sur l'axe 1 ou axe vertical mais moins bien sur l'axe horizontal 2; en particulier l'abscisse de la station 16 se situe bien au-delà de l'abscisse la plus élevée des stations lagunaires.

#### 3.2.2. Données normalisées centrées

Même matrice que dans le paragraphe précédent mais ici les variables sont les diversités corrigées après centrage et normalisation. Les résultats apparaissent figure 2B. L'axe vertical sépare bien les stations marines, dont les ordonnées sont élevées, des stations lagunaires, dont les ordonnées sont faibles. En revanche, l'axe 2 horizontal ne sépare plus les stations en deux groupes, toutes les abscisses étant relativement proches.

#### 3.2.3. Interprétation de l'Interstructure de la diversité calculée sur la biomasse des trois groupes systématiques

La séparation des deux ensembles, stations marines d'une part, stations lagunaires d'autre part est satisfai-

sante mais cependant moins bonne que dans les analyses précédentes. Que l'on considère les données brutes ou les données centrées et normalisées, seul un axe est totalement discriminant, l'axe vertical.

### 3.3. Interstructure calculée sur la biomasse des Mollusques

Données originales dans une matrice colonne, les individus étant les dates d'échantillonnage, la variable étant la valeur numérique de la diversité, par date et par station, de la biomasse des Mollusques.

#### 3.3.1. Données brutes

La variable est constituée par la valeur numérique brute de la diversité des Mollusques. L'appréciation des positions respectives de chaque station ressort de l'examen du graphique 3A.

Les angles (Fig. 3A) des vecteurs  $\overline{OP}_i$  ne permettent aucun classement des 9 stations qui s'étalent en un pinceau assez régulier.

Les projections sur l'axe horizontal des points stations  $P_i$  ne révèlent aucun ordre logique permettant de distinguer des groupements biocénétiques.

Les normes des vecteurs  $\overline{OP}_i$  permettent en revanche une séparation plus claire isolant les stations lagunaires à normes faibles, des stations marines à normes fortes; cela se traduit au niveau de la projection des points  $P_i$  sur l'axe 1, par des ordonnées faibles pour les stations lagunaires, l'ordonnée la plus élevée, celle de la station 7, culminant à 9,07 et par des ordonnées fortes pour les stations marines, l'ordonnée la plus faible, celle de la station X, ne descendant pas au-dessous de 13,9.

#### 3.3.2. Données normalisées et centrées

Même type de matrice que précédemment mais la variable est la diversité corrigée après que les données originales aient été centrées et normalisées. Les résultats apparaissent sur le graphique 3B. L'ensemble des stations lagunaires 3,4,11,12 est bien groupé en haut à droite du graphique; les stations marines X,Y,15 et 16, bien que plus dispersées, se situent au contraire en bas et à gauche; seule la position de la 7 paraît aberrante puisqu'elle vient se placer au voisinage des stations marines.

### 3.4. Interstructure calculée sur la biomasse des Polychètes

Données originales dans une matrice colonne, la variable étant la diversité rapportée à la biomasse des Polychètes.

#### 3.4.1. Données brutes

La variable est la valeur numérique brute de la diversité des Polychètes. Les positions des stations apparaissent sur le graphique 4A.

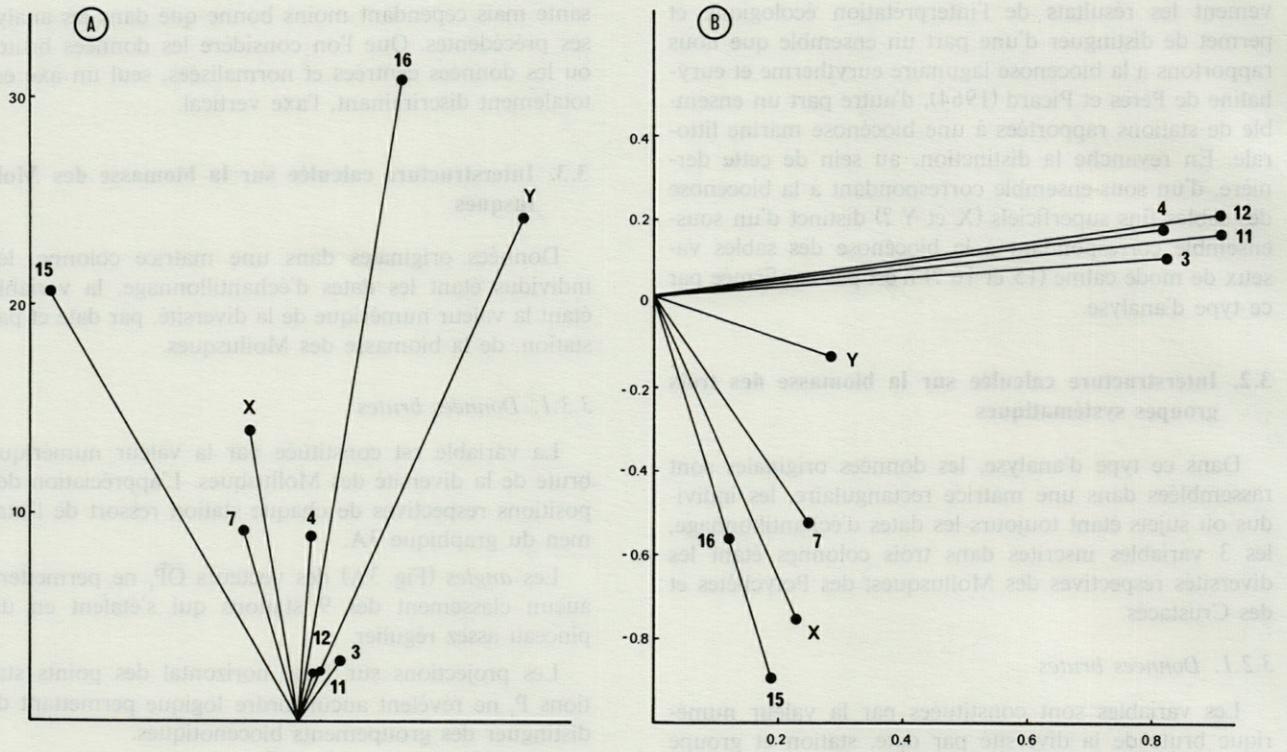


Fig. 3. - Interstructure de la diversité rapportée aux Mollusques. A, données brutes. B, données normalisées et centrées.  
*Interstructure of diversity for molluscs. A. raw data. B. data normalized and centered.*

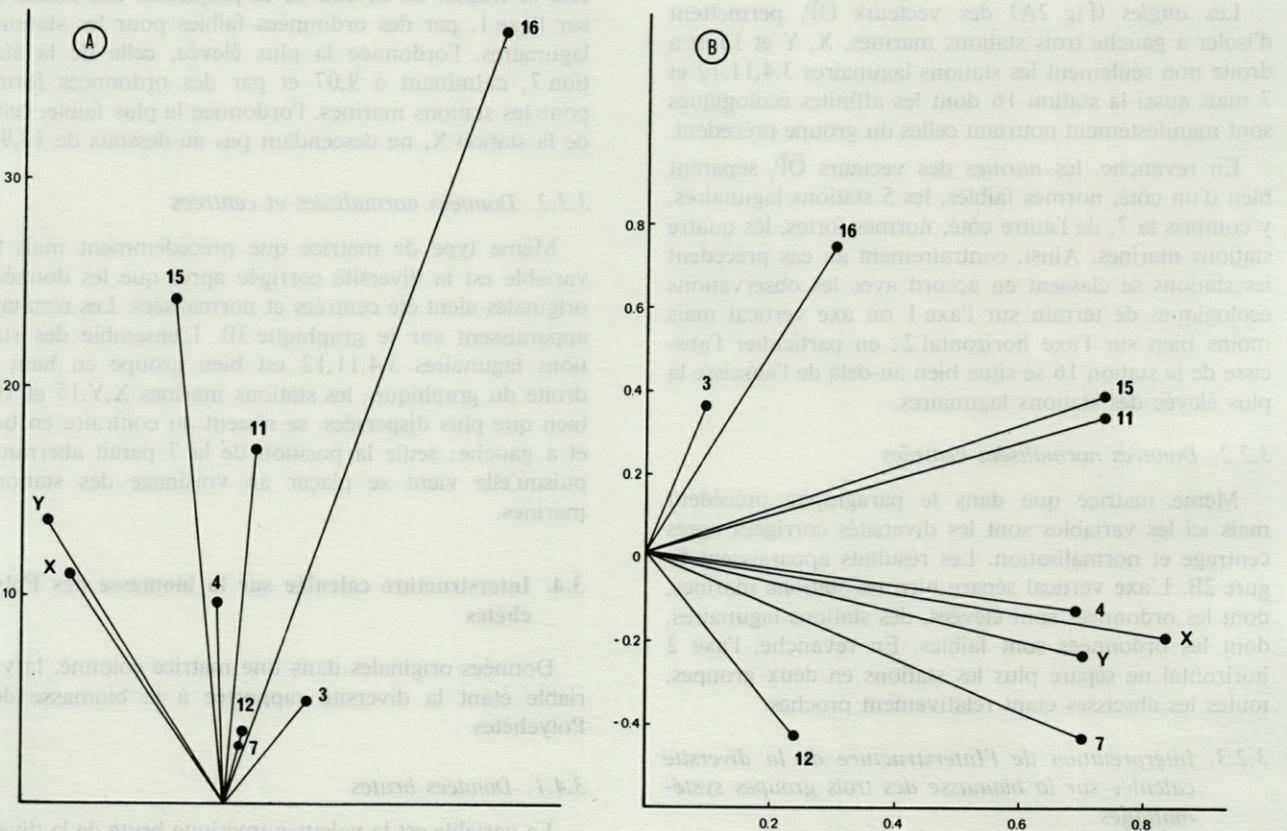


Fig. 4. - Interstructure de la diversité rapportée aux Polychètes. A, données brutes. B, données normalisées et centrées.  
*Interstructure of diversity for polychaetes. A. raw data. B. data normalized and centered.*

Les angles (Fig. 4A) des vecteurs  $\vec{OP}_i$  ne permettent aucun classement des 9 stations qui sont groupées dans un même pinceau.

Les normes permettent en revanche une distinction assez claire; normes faibles, stations lagunaires; normes fortes, stations marines; toutefois la norme de la station 11 la situe dans le cortège des stations marines, donc en position aberrante.

3.4.2. Données normalisées et centrées

La variable et la diversité corrigée après que les données originales aient été centrées et normalisées. Les résultats apparaissent sur le graphique 4B. Aucun classement logique n'apparaît ni par les angles, ni par les normes, ni sur l'axe 1, ni sur l'axe 2. L'ensemble des stations est très dispersé dans le plan.

3.5. Interstructure calculée sur la biomasse des Crustacés

Données originales dans une matrice colonne, les individus étant les dates d'échantillonnage, la variable étant la valeur numérique de la diversité, par date et par station, de la biomasse des Crustacés.

Le graphique relatif aux données brutes (Fig. 5A) ne permet aucun classement logique, ni par les angles, ni par les normes. Les stations 3, 4 et 11 sont assez bien groupées, de même que les stations X, Y et 15; en revanche les stations 7, 12 et 16 sont dispersées dans le

plan de telle sorte qu'elles ne suggèrent aucune interprétation écologique cohérente.

Le graphique relatif aux données centrées et normalisées (Fig. 5B) conduit aux mêmes remarques; regroupement relatif de 3, 4 et 11; dispersion de 7, 12 et 16; enfin X, Y et 15 se détachent en bas du graphique.

En définitive, les Crustacés se révèlent, du point de vue de la diversité, non discriminants des ensembles biocénotiques fondamentaux.

3.6. Synthèse des résultats de l'interstructure et interprétation

La synthèse des résultats ressort de l'examen du tableau I qui est construit de la manière suivante.

Éléments discriminants	DONNEES BRUTES		DONNEES NORMALISEES		INDICES Total des stations discriminées
	Axe 2 horizontal	Axe 1 vertical	Axe 2 horizontal	Axe 1 vertical	
Biomasse totale	3,4,7,11,12 15,16,X,Y	0	3,4,7,11,12 15,16,X,Y	3,4,7,11,12 15,16,X,Y	9 + 18 = 27
Biomasse des 3 groupes	3,4,7,11,12 15,X,Y	3,4,7,11,12 15,16,X,Y	0	3,4,7,11,12 15,16,X,Y	17 + 9 = 26
Mollusques	0	3,4,7,11,12 15,16,X,Y	3,4,11,12 15,16,X	3,4,11,12 15,16,X	9 + 14 = 23
Polychètes	3,4,7,11,12 15,X,Y	3,4,7,12 15,16,X,Y	0	0	16 + 0 = 16
Crustacés	4,7,11 15,X,Y	3,4,11	0	3,4,11 15,X,Y	9 + 6 = 15
Indice Total	31	29	16	31	
Indice Total	60		47		

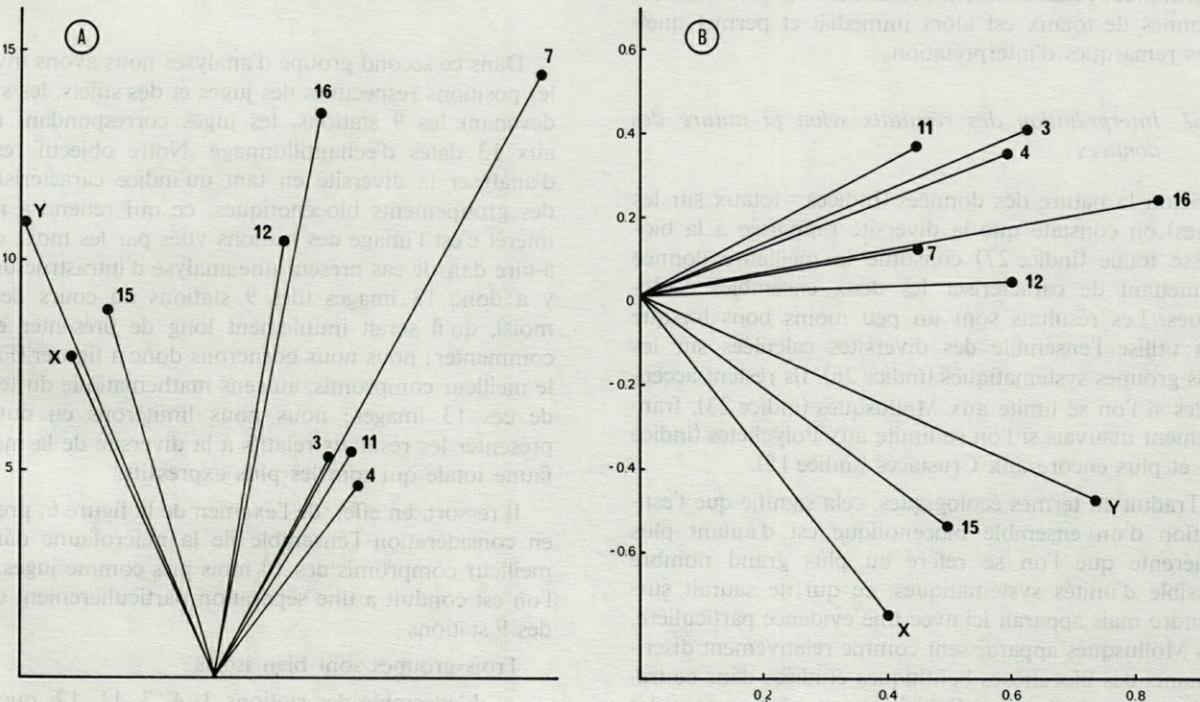


Fig. 5. - Interstructure de la diversité rapportée aux Crustacés. A, données brutes. B, données normalisées et centrées. Interstructure of diversity for crustaceans. A. raw data. B. data normalized and centered.

### 3.6.1. Schéma de raisonnement

Une appréciation globale de l'ensemble des analyses fait ressortir que les stations se répartissent en deux groupes, le groupe des stations 3, 4, 7, 11, 12, dites stations lagunaires et le groupe des stations 15, 16, X, Y, dites stations marines. Partant de cette constatation nous considérons comme discriminant tout élément qui permet de rattacher telle ou telle station à son groupe écologique. Nous considérons comme élément discriminant les axes 1 et 2 des plans factoriels, soit que l'on analyse les données brutes, soit que l'on analyse les données après qu'elles aient été normalisées et centrées; les éléments discriminants figurent en tête des colonnes. Nous désignons par nature des données, les diversités rapportées à tel ou tel type de biomasse; l'ensemble de la macrofaune, les 3 groupes systématiques pris conjointement, les Mollusques, les Polychètes ou enfin les Crustacés; la nature des données figure en tête des lignes.

Il n'y a aucune ambiguïté à déclarer discriminant tel élément (axe) qui sépare totalement, pour tel type de données, d'un côté les stations lagunaires, de l'autre les stations marines. En revanche, lorsque l'élément dit discriminant ne sépare qu'une partie du groupe des stations lagunaires ou marines, aucune décision objective ne permet de déclarer qu'il reste vraiment discriminant. Toutefois nous avons tenté une telle séparation en indiquant tableau I, au croisement des lignes et des colonnes, les stations que nous jugions bien discriminées. Le lecteur pourra éventuellement critiquer notre jugement personnel en se référant aux graphiques antérieurs. Si l'on admet la validité de notre démarche, alors on poursuivra en affectant de 1 point chaque station discriminée; l'établissement des indices figurant dans les colonnes de totaux est alors immédiat et permet quelques remarques d'interprétation.

### 3.6.2. Interprétation des résultats selon la nature des données

Selon la nature des données (Indices = totaux sur les lignes) on constate que la diversité rapportée à la biomasse totale (indice 27) constitue la meilleure donnée permettant de caractériser les deux ensembles écologiques. Les résultats sont un peu moins bons lorsque l'on utilise l'ensemble des diversités calculées sur les trois groupes systématiques (indice 26). Ils restent acceptables si l'on se limite aux Mollusques (indice 23), franchement mauvais si l'on se limite aux Polychètes (indice 16) et plus encore aux Crustacés (indice 15).

Traduit en termes écologiques, cela signifie que l'estimation d'un ensemble biocénétique est d'autant plus cohérente que l'on se réfère au plus grand nombre possible d'unités systématiques, ce qui ne saurait surprendre mais apparaît ici avec une évidence particulière. Les Mollusques apparaissent comme relativement discriminants des biocénoses benthiques étudiées dans ce travail; en revanche, les Polychètes et plus encore les Crustacés ne le sont plus. Il nous paraît intéressant de pouvoir ainsi chiffrer par un indice la valeur de défini-

tion de chaque groupe systématique vis-à-vis de la biocénose où on le situe.

### 3.6.3. Interprétation des résultats selon les éléments discriminants

Les indices se lisent maintenant en bas des colonnes. En ce qui concerne les données brutes, les 2 axes jouent un rôle presque équivalent, l'axe horizontal étant affecté de l'indice 31, l'axe vertical de l'indice 29. En ce qui concerne les données normalisées, en revanche, l'axe vertical (indice 31) sépare mieux les 2 groupes que l'axe horizontal (indice 16).

Globalement les données brutes (indice 60) séparent mieux les 2 groupes de stations que les données normalisées (indice 47). Cela fait ressortir que la diversité caractérise les unités écologiques tout autant par sa valeur moyenne que par son profil d'évolution, ce qui n'apparaissait pas clairement dans le détail des analyses ou des graphiques. Si l'on se réfère aux données les plus significatives, le résultat est meilleur tantôt avec les données brutes (3 groupes systématiques), tantôt avec les données normalisées (biomasse totale). De même l'interprétation des Polychètes est plus claire avec les données brutes qu'avec les données normalisées.

En définitive l'analyse fait ressortir la dualité, valeur moyenne d'une part, profil d'évolution d'autre part, et n'autorise pas à donner plus de poids à l'un ou l'autre de ces deux aspects de la diversité.

## 4. RÉSULTATS DE L'INTRASTRUCTURE, LES JUGES ÉTANT LES MOIS

Dans ce second groupe d'analyses nous avons inversé les positions respectives des juges et des sujets, les sujets devenant les 9 stations, les juges correspondant alors aux 13 dates d'échantillonnage. Notre objectif restant d'analyser la diversité en tant qu'indice caractéristique des groupements biocénétiques, ce qui retiendra notre intérêt c'est l'image des stations vues par les mois, c'est-à-dire dans le cas présent une analyse d'intrastructure. Il y a donc 13 images (des 9 stations au cours des 13 mois), qu'il serait inutilement long de présenter et de commenter; nous nous bornerons donc à figurer (Fig. 6) le meilleur compromis, au sens mathématique du terme, de ces 13 images; nous nous limiterons en outre à présenter les résultats relatifs à la diversité de la macrofaune totale qui sont les plus expressifs.

Il ressort, en effet, de l'examen de la figure 6, prenant en considération l'ensemble de la macrofaune dans le meilleur compromis des 13 mois pris comme juges, que l'on est conduit à une séparation particulièrement claire des 9 stations :

Trois groupes sont bien isolés :

- L'ensemble des stations 3, 4, 7, 11, 12, que l'on sait, par l'inventaire faunistique, devoir être rattachées à la biocénose lagunaire eurytherme et euryhaline.

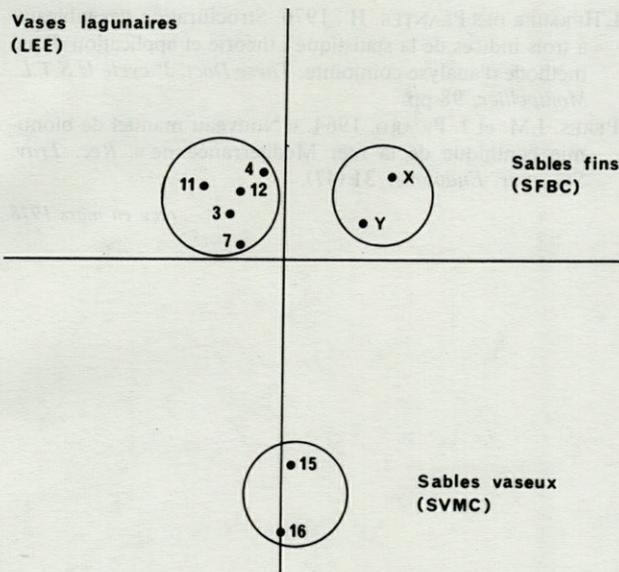


Fig. 6. - Intrastructure de la diversité rapportée à la biomasse totale, les juges étant les mois. Le graphique représente le meilleur compromis des 13 images mensuelles provenant des 13 mois échantillonnés.

*Intrastructure of diversity for total biomass based on monthly data. The graph represents the best compromise of the 13 monthly images of sample data.*

- Les deux stations X et Y, rattachées à la biocénose des sables fins.
- Les deux stations 15 et 16, rattachées à la biocénose des sables vaseux.

Les résultats graphiques sont suffisamment éloquentes pour qu'il soit inutile de les commenter davantage. Soulignons cependant qu'alors que les analyses d'interstructure ne permettaient d'isoler, dans les meilleurs cas, que les deux groupes de stations, marines d'une part, lagunaires d'autre part, l'analyse d'intrastructure permet de retrouver en outre, dans les stations marines, les deux composantes biocénotiques, sables fins et sables vaseux.

## 5. CONCLUSIONS GÉNÉRALES

L'analyse factorielle, par la méthode STATIS, des indices de diversité rapportés à la macrofaune benthique d'une lagune littorale méditerranéenne confirme et précise les conclusions proposées dans un travail antérieur (Amanieu *et al.*, 1977) qui ne reposaient que sur l'estimation à vue des similitudes graphiques dont l'objectivité ne peut être rigoureuse. Le classement biocénotique fondamental des 9 stations étudiées est clairement mis en évidence; le groupement de 5 stations dans un ensemble correspondant à la biocénose lagunaire eurytherme et euryhaline est homogène et ne permet pas la distinction de sous-ensembles; le groupement de 2 stations marines dans la biocénose des sables vaseux, distinctes de 2 autres stations également marines mais

rattachées à la biocénose des sables fins, correspondant à une réalité mise en évidence par une analyse d'intrastructure de manière plus convaincante que ne le permettait l'examen des similitudes des graphiques de diversité.

Les résultats sont clairs lorsque l'on travaille sur l'ensemble de la macrofaune en considérant soit l'interstructure (lorsque les stations « jugent » les échantillons), soit l'intrastructure (lorsque les échantillons « jugent » les stations). Ils s'obscurcissent progressivement lorsque l'on limite l'information exploitée à ce qui provient des Mollusques (situation encore assez claire), puis des Polychètes (situation confuse), enfin des Crustacés (situation très confuse).

Trois conclusions fondamentales s'imposent.

D'une part les groupements biocénotiques définis par Pérès et Picard (1964) correspondent à une réalité objective qui peut être perçue par l'analyse factorielle. Celle-ci ne remplace pas le talent de l'écologiste de terrain expérimenté qui perçoit plus vite la réalité que l'ordinateur ! En revanche une bonne méthode d'analyse des données conforte et précise des conclusions nuancées dont elle garantit en outre l'objectivité.

D'autre part, la réalité biocénotique est d'autant mieux perçue que l'on prend en compte un plus grand nombre d'informations. Il apparaît notamment que les taxocénoses ne recouvrent pas nécessairement les biocénoses; à ce titre, et dans l'exemple étudié, les Mollusques se révèlent nettement plus discriminants que les Polychètes et ces derniers légèrement plus que les Crustacés dont le rôle indicateur apparaît ici à peu près nul.

Enfin la diversité, et cela n'est pas le moins important, apparaît comme un bon indice des groupements biocénotiques. De façon plus pertinente il faut préciser que ce sont d'une part les profils d'évolution chronologique de la diversité, d'autre part sa valeur moyenne au cours de la période d'échantillonnage qui doivent être pris en considération.

Il apparaît dès lors intéressant d'incorporer dans de telles analyses non plus seulement la diversité mais encore d'autres indices tels que la densité, la biomasse, la richesse spécifique et divers paramètres démographiques, en vue de vérifier l'intérêt de la notion de Nomocénose, proposée par Daget *et al.* (1973) dans les écosystèmes lagunaires que nous étudions; c'est ce que nous proposons d'aborder dans un prochain travail.

(1) Nous adressons nos bien cordiaux remerciements à notre collègue Y. Escoufier qui nous a conseillés dans le choix de cette méthode et nous en a facilité l'accès et l'emploi.

## BIBLIOGRAPHIE

- AMANIEU, M., O. GUELORGET et P. MICHEL, 1977. Évolution saisonnière de la richesse et de la diversité de la macrofaune benthique d'une lagune littorale méditerranéenne. *Vie Milieu*, 28/29 (4 AB): 531-547.

DAGET, J., C. LECORDIER et C. LEVEQUE, 1973. « Notion de nomocénose : ses applications en écologie ». *Bull. Soc. Ecol.* 3 (4) : 448-462.

GUELORGET, O., P. MICHEL, 1976. « Recherches écologiques sur une lagune saumâtre méditerranéenne; l'étang du Pré-vost à Palavas ». *Thèse 3<sup>e</sup> cycle, U.S.T.L. Montpellier.*

DAGET, J., 1976. « Les modèles mathématiques en écologie ». Masson éd. Paris.

L'HERMIER DES PLANTES, H., 1976. Structuration des tableaux à trois indices de la statistique : théorie et application d'une méthode d'analyse coinjointe. *Thèse Doct. 3<sup>e</sup> cycle U.S.T.L. Montpellier*, 98 pp.

PERES, J.M. et J. PICARD, 1964. « Nouveau manuel de bionomie benthique de la mer Méditerranéenne ». *Rec. Trav. Stn. mar. Endoume*, 31 (47).

reçu en mars 1978

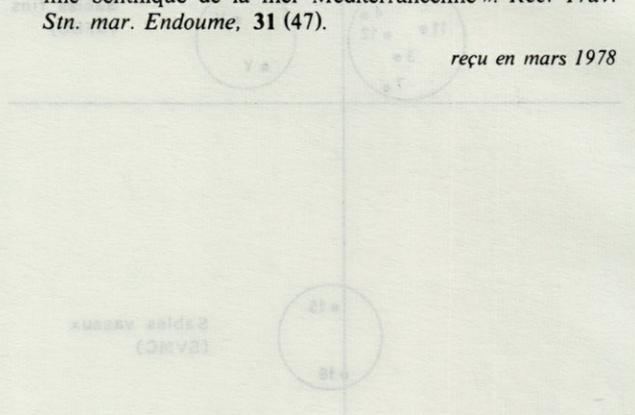


Fig. 6 - Intégration de la diversité rapportée à la biomasse totale les jours échantillonnés. Le graphique représente le meilleur compromis des 12 images mensuelles provenant des 3 mois échantillonnés.

Intégration de diversité par biomasse échantillonnée les jours échantillonnés. Le graphique représente le meilleur compromis des 12 images mensuelles provenant des 3 mois échantillonnés.

- Les deux stations X et Y, rattachées à la biocénose des sables fins.
- Les deux stations 1? et 16, rattachées à la biocénose des sables vaseux.

Les résultats graphiques sont suffisamment clairs pour qu'il soit inutile de les commenter davantage. Cependant, il faut noter que les analyses d'intégration ne permettent pas de saisir, dans les meilleurs cas, que les deux groupes de stations marines d'une part, lagunaires d'autre part, analysés d'intégration permettent de retrouver en outre, dans les stations marines, les deux composantes biocénologiques, sables fins et sables vaseux.

2. CONCLUSIONS GÉNÉRALES

L'analyse factorielle, par la méthode STATIS, des indices de diversité rapportés à la macrofaune benthique d'une lagune littorale méditerranéenne confirme et précise les conclusions proposées dans un travail antérieur (Amanieu et al., 1977) qui ne reposait que sur l'observation à visée des similitudes graphiques dont l'objectif n'a pu être rigoureux. Le classement biocénologique fondamental des 9 stations étudiées est clairement mis en évidence : le groupement de 2 stations dans un ensemble correspondant à la biocénose lagunaire curvithérme et curvithérme est homogène et ne permet pas la distinction de sous-ensembles ; le groupement de 2 stations marines dans la biocénose des sables vaseux, distinctes de 2 autres stations également marines mais

Trois conclusions fondamentales émergent :

D'une part, les groupements biocénologiques définis par Peres et Picard (1964) correspondent à une réalité objective qui peut être perçue par l'analyse factorielle. Celle-ci ne remplace pas le talent de l'écologiste de terrain expérimenté qui peut voir la réalité que l'ordinateur. En revanche, une bonne méthode d'analyse des données confirme et précise des conclusions nuancées dont elle garantit en outre l'objectivité.

D'autre part, la réalité biocénologique est d'autant mieux perçue que l'on prend en compte un plus grand nombre d'informations. Il apparaît notamment que les taxochorons ne recouvrent pas nécessairement les biocénoses : ce titre, et dans l'exemple étudié, les Molles, peut se révéler nettement plus discriminant que les Polychètes et ces derniers légèrement plus que les Crustacés dont le rôle indicateur apparaît ici à peu près nul.

Enfin la diversité, et cela n'est pas le moins important, apparaît comme un bon indice des groupements biocénologiques. De façon plus pertinente il faut préciser que ce sont d'une part les profils d'évolution chronologique de la diversité, d'autre part sa valeur moyenne au cours de la période d'échantillonnage qui doivent être pris en considération.

Il apparaît dès lors intéressant d'incorporer dans de telles analyses non plus seulement la diversité mais encore d'autres indices tels que la densité, la biomasse, la richesse spécifique et divers paramètres démographiques, en vue de vérifier l'intérêt de la notion de nomocénose, proposée par Daget et al. (1973) dans les écosystèmes lagunaires que nous étudions ; c'est ce que nous proposons d'aborder dans un prochain travail.

(1) Nous adressons nos bien cordiaux remerciements à notre collègue Y. Escoubert qui nous a conseillé dans le choix de cette méthode et nous en a facilité l'accès et l'emploi.

BIBLIOGRAPHIE

AMANIEU, M., O. GUELORGET et P. MICHEL, 1977. Evolution saisonnière de la richesse et de la diversité de la macrofaune benthique d'une lagune littorale méditerranéenne. *Néohelvetica*, 28(2) (4 AB) : 231-247.

# CONTRIBUTION À LA CONNAISSANCE DES MEGASCOLECIDAE ESPAGNOLS I. *PONTODRILUS LITORALIS* (GRUBE, 1855)

D.J. DIAZ COSIN et A.G. MORENO

Cátedra de Zoología de Invertebrados  
no Artrópodos. Facultad de Biología.  
Univ. Complutense. Ciudad Universitaria.  
Madrid 3 España

OLIGOCHAETA  
MEGASCOLECIDES ESPAGNOLS  
*PONTODRILUS LITORALIS*

OLIGOCHAETA  
SPANISH MEGASCOLECIDES  
*PONTODRILUS LITORALIS*

RÉSUMÉ. — *Pontodrilus litoralis* est signalé de San Pedro del Pinatar (Murcia, Spain). La morphologie et l'anatomie sont décrites, et à partir de la révision des exemplaires de plusieurs musées, la description de l'espèce est complétée et corrigée.

ABSTRACT. — The presence of *Pontodrilus litoralis* from San Pedro del Pinatar (Murcia, Spain) is cited. The external and internal morphology is described and after revision of specimens of several museums, the description of the species is corrected and completed.

## INTRODUCTION

17 espèces nominales ont été attribuées au genre *Pontodrilus* (Megascolecinae, Megascolecidae); la plupart sont marines, une est dulçaquicole et une terrestre. Michaelsen (1900) reconnaît 7 espèces valides, puis en 1910 seulement 4. Lee (1959) compte 5 espèces, dont 3 marines, 1 d'eau douce (*P. lacustris*) et 1 terrestre (*P. agnesae*). Jamieson (1971) considère *P. litoralis*, *P. bermudensis*, *P. matsushimensis* et *P. gracilis* comme sûres, et *P. lacustris* et *P. agnesae* comme douteuses. Les descriptions de *P. littoralis* (= *P. marionis*) signalée de plusieurs stations de la côte méditerranéenne, comportent des erreurs qui rendent l'identification difficile. Ainsi, Grube (1855) montre l'existence de 3 paires de papilles appariées en position 19, 20 et 21. Pierrier (1874, 1881) trouve 2 papilles médio-ventrales (20 et 21), ainsi que Bouché (1972) qui cite Perrier.

Michaelsen (1900) voit 2 papilles (position 19/20 et 20/21) et après examen des exemplaires de Grube, affirme que la description originale est incorrecte. Puis, Michaelsen (1910) étudiant les exemplaires de Portotorre en Sardaigne (Cognetti 1910), constate que quelques individus présentent 3 papilles (position 19/20, 20/21 et 21/22).

L'étude d'exemplaires provenant de San Pedro del Pinatar et la comparaison avec le matériel de divers musées nous a permis d'identifier *P. litoralis* et d'effectuer une révision de l'espèce.

## MATÉRIEL ET MÉTHODE

### Matériel étudié

— San Pedro del Pinatar (Murcia, Espagne), juil. 1978 : 126 ex., Perez leg. Avril 1979 : 5 ex. Laloumet leg (brise-lames Nord du port sur lequel s'accumulent des dépôts de plus d'1 m d'épaisseur de *Posidonia oceanica*).

— Otago Museum (Dunedin, Nouvelle-Zélande) : 4 ex. étiquetés *Pontodrilus chathamensis* Sea Beach, Chatham Is, coll. Jongere.

— Zoologisches Museum Humboldt Univers. (Berlin) : 2 ex. étiquetés *Pontodrilus litoralis* Gr. Nizza, Bedard leg. 2 ex. étiquetés *P. litoralis* Gr. Juv., Espagne, Mar Menor, Ehlers leg.

— Museo Zool. sist. Univer. Torino (Turin) : 57 ex. étiquetés *Pontodrilus litoralis* Gr. Portotorres, nella sabbia sulla spiaggia, Cognetti 1901.

— Muséum nat. Hist. nat. (Paris) : 4 ex. étiquetés *Pontodrilus litoralis*. Zone subterrestre, dans Posidonies, cap. Kara-Burnu, Salonique. P. Remy, 20 août 1933, A. Schweitzer dél. 3 ex. étiquetés *P. litoralis* coll Baron de S. Joseph N. 20 1911. 2 étiquettes peu lisibles.

Exemplaires de San Pedro del Pinatar : fixation dans l'alcool-formol, conservation au formol 10% (quelques exemplaires fixés et conservés directement dans du formol 10%).

L'anesthésie au  $\text{SO}_4 \text{Mg}$  à 7% dans l'eau courante permet des observations sur le vivant et est suivie d'une fixation par addition progressive d'alcool 96° goutte à goutte afin d'observer les modifications de quelques structures externes pendant la fixation.

L'étude topographique de quelques organes internes est réalisée après inclusion dans la paraffine (P.F. 56-60°), des coupes à  $7 \mu\text{m}$  et des colorations (méthode de Mallory).

## RÉSULTATS ET DISCUSSION

### Description des exemplaires de San P. del Pinatar

#### Morphologie externe (Fig. 1)

Coloration rose, plus ou moins foncée sur le vivant; à la fixation les exemplaires deviennent blanchâtres avec des tonalités grises, jaunes ou vertes, sauf le clitellum brun orangé. Longueur entre 68 et 180 mm, moyenne 114,23 mm; diamètre postclitellien entre 2,5 et 3,5 mm, moyenne de 2,93 mm. Nombre de segments de 75 à 130, moyenne 112, 18, présentant des sillons transversaux.

Corps allongé et cylindrique; clitellum volumineux s'effritant facilement à la fixation chez les exemplaires mûrs. Mucosité normale; à la fixation rejet d'un liquide jaunâtre par la bouche.

Prostomium épilobique 1/3 à 1/2 bien visible chez les exemplaires anesthésiés, car la fixation brutale provoque l'évagination partielle du pharynx, le prostomium pouvant rester caché.

8 soies par segment, simples, lisses, et sans ornementation; distances relatives dans le segment 11; aa = 54, ab = 19, bc = 57, cd = 52, dd = 152, similaires dans les segments postclitelliens.

Clitellum 14/17, quoique dans les exemplaires très mûrs il peut occuper la face dorsale (13 à 18); la forme n'est pas annulaire puisqu'il y a une ligne médioventrale non clitellienne moins évidente lorsque le clitellum est plus développé.

Pores mâles dans le segment 18 à la hauteur de la ligne de soies b. Chez les exemplaires vivants ils apparaissent au sommet des porophores latéraux arrondis, entourés de petits points rouges. Avec la fixation ces porophores se lient formant une zone-pont blanchâtre et

la paroi du segment s'enfonce pour former une profonde dépression rectangulaire ou ovale, à bords droits, et épais, au fond de laquelle se situent latéralement les pores mâles qui apparaissent comme des fissures allongées sur de petites éminences. L'enfoncement de ce champ ventral atteint les segments contigus, poussant le 17 en avant et le 19 en arrière, de ce fait les limites sont confuses et l'on peut les interpréter d'une façon erronée.

Chez la plupart des exemplaires le champ ventral reste très visible mais parmi les moins mûrs il se réduit à un petit repli entre les deux porophores mâles.

3 ventouses de puberté impaires médio-ventrales dans les inter-segments 19/20, 20/21 et 21/22 sont difficiles à localiser exactement à cause de l'enfoncement des segments et de par la présence de sillons, mais sont très nettes chez les exemplaires vivants. Ces ventouses sont ovales; sur le vivant elles apparaissent générale-

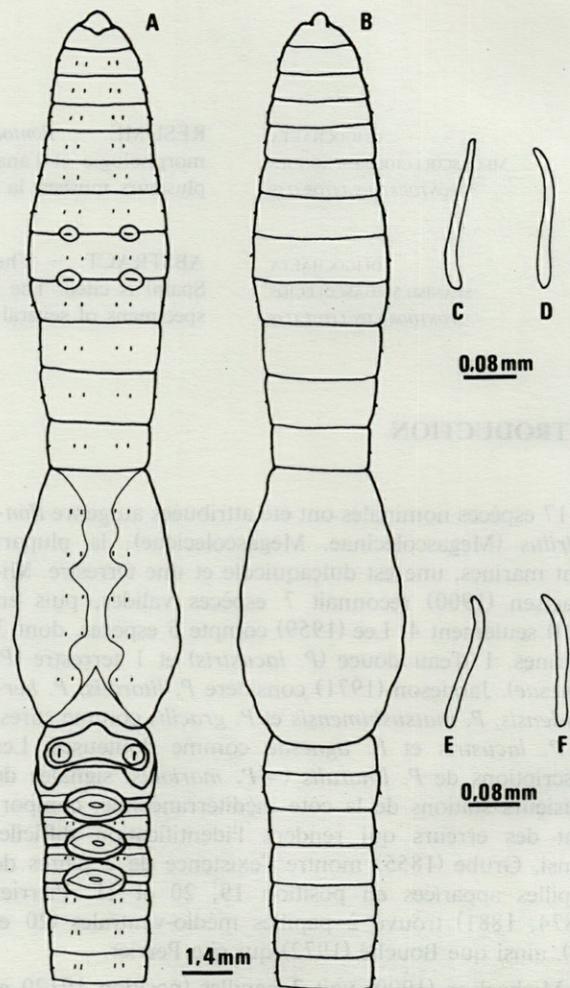


Fig. 1. — Représentation schématique du *Pontodrilus litoralis*. A, face ventrale; B, face dorsale; C à F, soies a, b, c, d du segment 14.

Diagrammatic representation of *Pontodrilus litoralis*. A, ventral face; B, dorsal face; C to F, setae a, b, c and d of the segment 14.

ment comme des enfoncements, mais peuvent saillir rapidement en prenant l'aspect de coussinets. Après fixation, elles restent enfoncées ou saillantes et chez un même individu elles peuvent apparaître soit comme des coussinets, soit comme des enfoncements.

Chez les jeunes apparaît tout d'abord la modification du segment 18, postérieurement la ventouse du sillon 19/20, puis celle du 20/21 et enfin celle du 21/22; aussi trouve-t-on des individus sans ventouses aux côtés d'autres qui en possèdent 1, 2 ou 3.

Pores femelles très petits, situés près de la ligne médio-ventrale dans le segment 14, sur une surface glandulaire ovale, visible chez les individus mûrs. 2 pores des spermathèques dans les sillons 7/8 et 8/9 à hauteur de la ligne de soies b sont entourés d'une petite auréole jaunâtre parfois absente. Aucun pores dorsaux visibles.

### Anatomie interne

L'intérieur du corps est plus ou moins plein d'un tissu de rembourrage blanchâtre qui masque les organes et rend l'observation difficile.

Dissépiments 5/6 à 12/13 épaissis, surtout les 9/10 à 12/13. Cœurs latéraux dans les segments 7 à 13, ceux du 13 étant les plus grands.

Pharynx musculéux avec des glandes pharyngiennes plus développées sur la face dorsale. Chez quelques espèces de *Pontodrilus* un petit gésier dans le segment 5 a été indiqué, tandis que chez nos exemplaires le pharynx s'étend jusqu'au segment 5, sa lumière est ventrale, couverte dorsalement par une musculature et par des glandes pharyngiennes.

Dans le segment 5 l'épithélium de la lumière pharyngienne présente une évagination dorsale dirigée vers le haut et en arrière (Pl. I, 2), qui peut correspondre au gésier, mais sa structure est différente d'un vrai gésier car la cuticule n'est pas épaissie et sa musculature ne peut se distinguer de celle du pharynx. En outre, le pharynx présente d'autres évaginations d'aspect identique; cette structure ne peut donc pas être assimilée à un gésier.

L'œsophage commence au-dessous de l'évagination dorsale et arrive jusqu'au segment 16. Dans les segments 13 à 16 ses parois sont légèrement épaissies par le développement d'un système de cavités et de vaisseaux sanguins représentant les glandes de Morren totalement incluses et peu développées (Pl. I, 3 et 4).

La première paire de néphridies apparaît dans le segment 13, très petite; celle du segment 14 est encore plus petite; on les remarque donc difficilement dans les dissections, mais elles sont nettement visibles sur coupes histologiques (Pl. I, 3). Leur dimension augmente progressivement des segments 15 à 18 et à partir du 19 elles sont très grandes (méganéphridies).

Pavillons mâles visibles en position 10 et 11; canaux déférents non repérés; vésicules séminales en 11 et 12 de type bothryoidal chez les exemplaires mûrs.

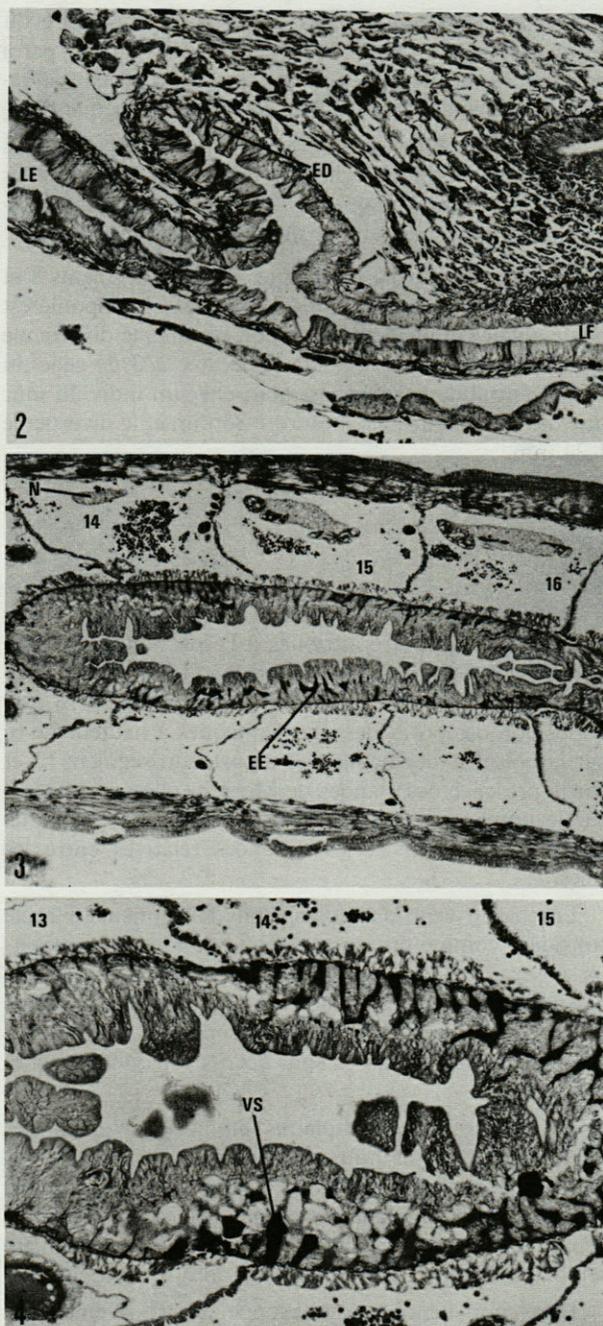


PLANCHE I. — 2, section longitudinale de la terminaison du pharynx. ED, évagination dorsale du segment 5; LE, lumière de l'œsophage; LF, lumière du pharynx. 116 x. Mallory; 3, section longitudinale des segments 14, 15 et 16: néphridies, N; épaisseur de la paroi de l'œsophage correspondant aux glandes de Morren, EE. 46 x. Mallory; 4, détail de la paroi de l'œsophage avec des vaisseaux sanguins vs, et le système de cavités des glandes de Morren. 116 x. Mallory.

2, longitudinal section of the pharynx ending. ED, dorsal evagination of the segment 5; LE, Lumen of œsophagus; LF, lumen of pharynx. 116 x. Mallory; 3, longitudinal section of segments 14, 15 and 16. The nephridia, N, and the thickness of œsophagus wall, due to Morren's glands, EE, are visible. 46 x. Mallory; 4, detail of the œsophagus wall with the blood vessels, VS and the cavities of Morren's glands. 116 x. Mallory.

Il existe de petits ovaires sur la paroi antérieure du segment 13; des pavillons femelles situés sur la paroi postérieure du même segment, partent 2 courts oviducles débouchant dans les pores femelles du segment 14.

Prostates tubulaires contournées chez les individus non mûrs, très dilatées chez les mûrs dans lesquels elles peuvent occuper 3 segments. Canaux prostatiques musculieux et lisses plus étroits que la portion glandulaire.

Deux paires de spermathèques dans les segments 8 et 9 débouchent dans les sillons 7/8 et 8/9. L'ampoule est ovale, dilatée et pleine de sécrétion opaque, le diverticule est iridescent d'une longueur égale aux 2/3 de celle du corps central de la spermathèque; chez un individu mûr une des spermathèques mesure 1,86 mm et le diverticule 1,24 mm.

## DISCUSSION

D'après les descriptions de la littérature, nos exemplaires pourraient être attribués à l'espèce indopacifique *P. matsushimensis* décrite par Iizuka (1898) par la présence du champ ventral enfoncé dans le segment 18, par la position des pores des spermathèques à hauteur de b, par la présence des néphridies à partir du segment 13 et par la présence des glandes de Morren; elles en diffèrent par le nombre et la position des ventouses de puberté, l'absence de gésier et les distances relatives entre les soies.

Le champ ventral enfoncé dans le segment 18 a été considéré comme critère spécifique de *P. matsushimensis*, absent chez *P. litoralis*; il est cependant présent chez presque tous nos exemplaires, quoique parmi les moins mûrs il devient peu net et les porophores mâles apparaissent dressés tels qu'ils sont décrits typiquement chez *P. litoralis*.

La plupart des exemplaires étudiés provenant des musées, ne sont pas mûrs ou sont peut mûrs et présentent des porophores mâles en position 18, sans champ ventral; chez quelques exemplaires de Portotorres l'ébauche du champ ventral se présente d'une manière semblable à celle des moins mûrs de nos exemplaires.

Le champ ventral se développe progressivement au fur et à mesure que murissent les individus, et il semble que les auteurs précédents aient étudié des exemplaires peu mûrs ou pas mûrs chez lesquels il n'était pas encore développé. Ce caractère est commun aux deux espèces et ne peut représenter un critère spécifique valable.

Les pores des spermathèques se situent, selon les descriptions antérieures, à hauteur des soies b chez *P. matsushimensis*, des soies a chez *P. litoralis*. Les exemplaires du *P. matsushimensis f. chathamiana* étudiés les montrent à hauteur des soies b, mais nos exemplaires et le matériel révisé les présentent plus près de b que de a. Cette différence n'est pas surprenante, puisque les soies a et b sont très rapprochées et les pores des spermathèques se situent sur de petites aréoles entre a et b, aussi l'exacte localisation est difficile à définir.

Selon Michaelsen (1900) la première néphridie se trouve dans le segment 13 chez *P. matsushimensis* et dans le 15<sup>e</sup> chez *P. litoralis*, mais Perrier voit chez *P. litoralis* un tube sinueux sous les ovaires qui doit représenter la première néphridie. Chez nos exemplaires on voit des néphridies en position 13 et 14, petites, difficiles à distinguer mais bien identifiables sur coupes histologiques; ce caractère ne sert donc pas non plus de critère distinctif et est commun aux 2 espèces.

Michaelsen (1900) signale que *P. litoralis*, n'a pas de glandes de Morren, tandis que *P. matsushimensis*, en a, et Lee (1959) trouve chez *P. m. f. chathamiana* une simple dilatation de l'œsophage. Chez nos exemplaires l'œsophage est légèrement dilaté au niveau des segments 13 à 16, mais cette dilatation est si peu évidente qu'on ne peut l'imputer à la présence de glandes de Morren, sauf sur des coupes histologiques, aussi n'est-il pas surprenant qu'on ait pu conclure à l'absence de glandes de Morren.

Les intervalles de variations de tailles, diamètre et nombre de segments des 2 espèces se superposent et nous ne pouvons les utiliser comme critère taxonomique.

Le nombre et la position des ventouses pubertaires des espèces du genre *Pontodrilus* semblent variables. Chez *P. litoralis*, le nombre de 3 paires de papilles segmentaires signalées par Grube (1855) semble douteux, de même que celui de 2 papilles impaires et segmentaires indiquées par Perrier d'après Bouche (1972); 1 à 3 ventouses inter-segmentaires en position 19/20 jusqu'à 21/22 semble correspondre à la réalité, signalée par Michaelsen (1910), disposition que présentent nos exemplaires.

*P. matsushimensis f. typica* présente une seule ventouse de puberté en 19/20 mais la *f. chathamiana* présente 2 postclitelliens en 19/20 et 20/21 à côté d'un nombre variable de ventouses de 11/12 à 14/15, ce qui permet de les reconnaître facilement.

Le gésier est une structure d'utilisation taxonomique problématique, puisque chez les différentes espèces ou formes il est cité comme absent, rudimentaire ou petit, ce qui est très subjectif. Nos exemplaires coïncident avec *P. litoralis*, par l'absence de gésier, bien que la petite évagination pharyngienne dorsale du segment 5 puisse être interprétée comme un gésier rudimentaire; les coupes histologiques permettent de trancher sur la présence de cette structure ou non. Chez les exemplaires de *P. matsushimensis f. chathamiana* on observe une dilatation nette, mais petite, dans le segment 5, qui peut être interprétée comme le gésier de ce type mais non étudié histologiquement.

Chez nos exemplaires la distance ab représente à peu près les 2/5 de cd, ce qui coïncide avec les descriptions de *P. litoralis*, et avec les exemplaires révisés, sauf ceux d'Ehlers du Mar Menor. Chez *P. matsushimensis f. typica* ab est plus petit que cd, et chez *P. matsushimensis f. chathamiana* ab est presque égal à cd. La différence est nette par rapport à la *f. chathamiana*, mais non par rapport à la *f. typica*.

Enfin les exemplaires de San Pedro del Pinatar présentent des caractères communs avec ceux de *P.litoralis*, tels que la disposition des ventouses de puberté, la situation des néphridies, l'absence de gésier et les distances entre les soies, mais ils présentent aussi des différences avec les descriptions de *P.litoralis*, comme la présence du champ ventral, des glandes de Morren, et la position des pores des spermathèques.

Le champ ventral n'apparaît que chez les exemplaires relativement mûrs, c'est pourquoi il a pu passer inaperçu lors de l'étude des individus peu mûrs bien qu'il apparaisse ébauché sur certains exemplaires de Cognetti. Les glandes de Morren sont très peu développées et les pores des spermathèques sont difficiles à situer avec précision.

On peut établir une différence entre *P.litoralis*, tel qu'il est décrit ici et *P. matsushimensis f. chathamiana* par les ventouses pubertaires et les distances entre les soies, mais des exemplaires peu mûrs possédant une seule ventouse pubertaire seraient difficiles à distinguer de la *f. typica* de l'espèce.

Le statut de *P. matsushimensis f. typica* est douteux; il est peut être synonyme de *P.litoralis*, qui reste prioritaire, mais ceci ne peut être affirmé sans observation d'exemplaires de cette forme qui n'ont pu être obtenus. Il en est de même de *P. bermudensis* et de *P. gracilis* (Gates, 1943); leur étude aurait pu permettre une révision du genre.

REMERCIEMENTS. Toute notre reconnaissance va au D<sup>r</sup> R.W. Sims et au D<sup>r</sup> E.G. Easton qui nous ont permis

d'effectuer la révision de notre matériel. Nous remercions le D<sup>r</sup> M.B. Bouché et les conservateurs des musées déjà nommés pour les prêts qu'ils nous ont faits.

## BIBLIOGRAPHIE

- BOUCHÉ, M.B., 1972. Lombriciens de France. Écologie et Systématique. *Annls. Zool. Ecol. anim.* Numéro hors-série.
- COGNETTI, L., 1910. Gli oligocheti della Sardegna. *Boll. Musei. Zool. Anat. Comp. R. Univ. Torino*, 27 (655): 1-76.
- GATES, G.E., 1943. On some American and Oriental earthworms. *Ohio J. Sci.*, 43 (3): 99-116.
- GRUBE, O., 1855. Beschreibungen neuer oder weniger bekannter Anneliden. *Arch. f. Naturgesch.*, 21 (1): 127-130.
- IIZUKA, A., 1898. On a new species of littoral Oligochaeta. (*Pontodrilus matsushimensis*.) *Annls. Zool. jap.*, 2: 21-27.
- JAMIESON, B.G.M., 1971. A review of the megascoleoid earthworm genera (Oligochaeta) of Australia. III. The subfamily megascolecinae. *Mem. Qd. Mus.*, 16 (1): 69-102.
- LEE, K.E., 1959. The earthworm fauna of New Zealand. *Bull. N.Z. Dept. scient. ind. res.*, 130: 1-486.
- MICHAELSEN, W., 1900. *Oligochaeta. Das Tierreich*. 10 Lieferung. Frieslander. Berlin. 575 pp.
- MICHAELSEN, W., 1910. Oligochäten von verschiedenen Gebieten. *Jb. Ham. wiss. Anst.*, 27: 47-169.
- PERRIER, E., 1874. Sur un nouveau genre de Lombriciens indigènes. *C. R. hebd. Séances acad. sci.*, 80: 15-82.
- PERRIER, E., 1881. Études sur l'organisation des lombriciens terrestres. IV. Organisation des *Pontodrilus* (E.P.) *Arch. Zool. exp. Gén.*, 9: 175-248.

Accepté le 21 avril 1980



# CONTRIBUTION À L'ÉTUDE DES DROSOPHILIDES DE LA VÉNÉTIE

Loredana NIGRO

Institut de Biologie Animale  
Université de Padoue  
Via Loredan 10, 35100 Padoue (Italie)

DISTRIBUTION  
DROSOPHILIDES  
VÉNÉTIE

RÉSUMÉ. - 7 909 spécimens de Drosophilides appartenant à 20 espèces ont été récoltés durant 6 mois en Vénétie. Les espèces les plus abondantes (*D. melanogaster*, *D. simulans*, *D. immigrans*, *D. subobscura*) offrent des cycles saisonniers comparables, avec des variations quantitatives. La comparaison avec les données disponibles en Europe ne montre pas de différence significative pour le nombre d'espèces capturées mais dans le nombre des individus et leurs fluctuations.

DISTRIBUTION  
DROSOPHILIDES  
VÉNÉTIE

ABSTRACT. - 7 909 specimens that belong to 20 species were collected over six months. The most abundant species (*D. melanogaster*, *D. simulans*, *D. immigrans*, *D. subobscura*) show similar seasonal cycles with quantitative variations. A comparison with the data known for Europe does not show a great difference between the species collected, but between the number of specimens and their fluctuations.

## INTRODUCTION

Les seules données dont on peut disposer aujourd'hui au sujet de la faune des Drosophilides en Italie sont les travaux classiques de Bezzi (1891, 1892, 1925), Buzzati-Traverso (1943), Canzanelli (1941), Pomini (1940) et Zangheri (1969) qui prennent presque uniquement en considération l'aspect taxonomique. Il semble donc nécessaire d'élargir les connaissances dans le domaine de la répartition des cycles saisonniers. Ce travail préliminaire concernant les espèces de Drosophilides de Vénétie (zone nord-orientale de l'Italie) caractérise les biotopes et indique les fluctuations saisonnières des espèces les plus abondantes.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

Deux lieux de récoltes différents par l'altitude, le type de végétation, l'exposition et la présence humaine ont été choisis. Le premier se trouve dans le centre de la ville de Padoue (12 m) près d'une route à circulation intense et près d'un fleuve, dans un jardin abandonné,

plat et en plein air. La végétation se compose essentiellement de Robiniers (*Robinia pseudoacacia*) et de Sureaux noir. Le second est situé dans le Mont Euganéen, à 20 km de Padoue, sur la côte nord du Mont Ventolone (408 m) dans un bois épais où la présence humaine est assez rare. La végétation comprend surtout des Châtaigniers (*Castanea sativa*), des Chênes (*Quercus pubescens*), des Charmes houblon (*Ostrya carpinifolia*).

Les récoltes ont été poursuivies pendant 6 mois, de mai à octobre 1979, le même jour dans les 2 stations à l'aide de pièges constitués par 2 boîtes en plastique contenant un appât de bananes en fermentation.

## RÉSULTATS ET CONCLUSIONS

7 909 individus appartenant à 20 espèces ont été capturés pendant les 6 mois et pour l'ensemble des échantillons. 13 espèces sont les mêmes dans les 2 stations; 4 espèces (*D. ambigua*, *D. deflexa*, *D. tristis*, *D. cameraria*) proviennent uniquement du Mont Ventolone et 3 espèces (*D. littoralis*, *D. bifasciata*, *S. pallida*) uniquement de la ville de Padoue. Le cycle saisonnier de

Tabl. I. - Nombre d'individus pour chaque espèce et pourcentages dans la ville de Padoue.  
 Number of specimens and percentage of all species collected in Padua.

Jours de récolte Espèces	19/05		02/06		12/06		21/06		05/07		13/07		24/07		02/08		17/08		10/09		21/09		28/09		09/10		22/10		30/10		Total	Rappel		
	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%				
<i>D. similans</i>					6	3.8	10	5.7	9	5.7	9	3.2	106	25.2	123	46.6	20	60.6	84	66.6	222	74.7	119	86.9	1118	94.2	1044	80.7	135	97.1	3005	Ds		
<i>D. immigrans</i>	2	7.1	34	42.5	100	66.5	54	31.1	62	39.6	132	46.8	41	9.8	18	6.8	6	18.2	17	13.5	53	17.8	14	10.2	39	3.3	128	9.9	2	1.5	702	Di		
<i>D. melanogaster</i>			6	7.5	24	15.6	28	16.0	13	8.3	25	8.9	60	14.3	82	31.1	3	9.1	17	13.5			4	2.9	8	0.7	16	1.2			286	Dm		
<i>D. phalerata</i>			12	15.0	6	3.8	20	11.5	20	12.8	10	3.5	43	10.2	22	8.3	1	3.0	2	1.6	13	4.4			7	0.6	60	4.7			216	Dp		
<i>D. subobscura</i>	20	71.4			2	1.2	50	28.8	21	13.3	17	6.1	37	8.8	7	2.6			2	1.6	7	2.4			10	0.8	30	2.3	1	0.7	204	Ds		
<i>D. limbata</i>	2	7.15					12	6.9	6	3.8	89	31.5	21	5.1	1	0.4			4	3.2					2	0.15	12	0.9	1	0.7	150	DI		
<i>D. rufifrons</i>									1	0.6			90	21.4	2	0.8																93	Dr	
<i>D. testacea</i>	2	7.15	26	32.5	14	9.1			20	12.8			9	2.1	7	2.6	3	9.1			2	0.7			3	0.25	4	0.3			90	Dt		
<i>D. funebris</i>	2	7.15							1	0.6			4	1.0																		7	Df	
<i>D. busckii</i>			2	2.5					1	0.6			2	0.5																		5	Db	
<i>D. obscura</i>													3	0.7	2	0.8																5	Do	
<i>D. kuntzei</i>													2	0.5																		2	Dk	
<i>S. pallida</i>									2	1.3																						2	Sp	
<i>D. helvetica</i>													1	0.2																			1	Dh
<i>D. littoralis</i>									1	0.6																							1	DI
<i>D. bifasciata</i>													1	0.2																			1	Df

Tabl. II. - Nombre d'individus pour chaque espèce et pourcentages dans le Mont Ventolone.  
 Number of specimens and percentage of all species collected on the Monte Ventolone.

Jours de récolte Espèces	06/05		19/05		02/06		12/06		20/06		05/07		13/07		24/07		02/08		17/08		10/09		21/09		28/09		09/10		22/10		30/10		Total	Rappel	
	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%			
<i>D. subobscura</i>	148	96.2	82	78	110	39.6	117	84.2	40	72.7	86	38.1	274	81.5	160	31.3	84	25.1	62	18.3	13	12.8	39	24.6	2	8.3	12	19.4	8	2.7	2	9.1	1239	Ds	
<i>D. immigrans</i>			3	2.8	28	10.1	5	3.6	9	16.5	19	8.4	40	11.9	131	25.6	57	17	43	12.6	62	60.9	98	61.7	16	66.7	40	64.5	195	66.9	14	63.6	760	Di	
<i>D. similans</i>															57	11.1	53	15.8	109	32.1	3	2.9	16	10.1	3	12.5	6	9.7	62	21.2	5	22.7	314	Ds	
<i>D. melanogaster</i>					8	2.9			1	1.8			3	0.9	80	15.7	110	32.8	72	21.2	11	10.9	3	1.9					14	4.8			302	Dm	
<i>D. testacea</i>	1	0.6	9	8.5	53	19.1			2	3.6	54	23.9	10	3	19	3.7	4	1.2	6	1.8	6	5.9	3	1.9	2	8.3	4	6.4	5	1.7			178	Dt	
<i>D. phalerata</i>			10	9.5	27	9.7	1	0.7	1	1.8	53	23.6	2	0.6	22	4.3	11	3.3	5	1.5	2	1.9						8	2.7			142	Dp		
<i>D. helvetica</i>	1	0.6			20	7.2	8	5.8	1	1.8	2	0.9	5	1.5	8	1.6	10	3	22	6.5	3	2.9											80	Dh	
<i>D. busckii</i>														13	2.5	2	0.6	12	3.6														27	Db	
<i>D. kuntzei</i>					10	3.6					6	2.6			4	0.8			2	0.6	1	0.9											24	Dk	
<i>D. obscura</i>					9	3.2	5	3.6	1	1.8	1	0.4	1	0.3					1	0.3													18	Do	
<i>D. rufifrons</i>	4	2.6									1	0.4			6	1.2	3	0.9	4	1.2													18	Dr	
<i>D. ambigua</i>					4	1.4	2	1.4			3	1.3	1	0.3	5	1.0	1	0.3																16	Da
<i>D. deflexa</i>			1	0.2	8	2.9	1	0.7							5	1.0						1	0.9											16	Dd
<i>D. funebris</i>											1	0.4			1	0.2																		2	Df
<i>D. limbata</i>																			1	0.3														1	DI
<i>D. tristis</i>					1	0.3																												1	Dt
<i>D. cameraria</i>																									1	4.2								1	Dc

l'ensemble de la famille des Drosophilides est presque le même dans les deux stations malgré quelques variations quantitatives dans chaque station.

Les différentes espèces semblent montrer 2 pics d'activité, l'un en juillet et août, l'autre en octobre; alors que le premier pic correspond au plus grand nombre des espèces capturées, le second correspond à l'explosion démographique de quelques espèces.

Sur les tableaux I et II on peut constater que l'espèce dominante dans la ville de Padoue est *D. stimulans* (62,9%) et dans le Mont Ventolone, *D. subobscura* (39,5%).

Les fluctuations saisonnières n'ont pu être établies que pour les espèces les plus nombreuses : *D. melanogaster*, *D. simulans*, *D. immigrans*, *D. subobscura*. Les individus du groupe *melanogaster* montrent presque le même cycle d'activité dans les 2 stations, mais présentent des différences quantitatives.

Les populations de *D. melanogaster* de la ville de Padoue montrent un pic d'activité maximale en juillet-août ainsi que quelques pics moins élevés les autres mois. Dans le Mont Ventolone une explosion démographique se déclenche en juillet, puis une diminution se produit brusquement en septembre. En ce qui concerne *D. simulans*, espèce très rare dans les 2 stations jusqu'au mois d'août, un premier pic d'abondance apparaît suivi d'un second en octobre qui est plus évident à Padoue où cette espèce devient la plus nombreuse.

Ces niveaux d'abondance peuvent être dus à des réponses brutales aux variations des paramètres du milieu, avec des explosions ou des décalages démographiques. De plus on peut constater une apparition plus précoce de *D. melanogaster* par rapport à *D. simulans*, mais aussi une dominance de *D. simulans* sur *D. melanogaster* par rapport au total des individus capturés.

*D. immigrans* montre presque la même activité dans les 2 stations et un cycle saisonnier très uniforme avec des pics mensuels, ce qui pourrait indiquer un spectre d'adaptation plus grand que pour les autres espèces domestiques.

Le graphique des fluctuations saisonnières de *D. subobscura* montre que cette espèce ne se trouve pas seulement dans les bois; en Italie en effet, des individus ont été aussi capturés dans la ville de Padoue mais en quantité moindre (14,1% du total) et avec un cycle saisonnier très différent.

La présence d'espèces qui se reproduisent sur les Champignons a permis de vérifier pour la Vénétie l'hypothèse de Shorrocks (1977) qui définit comme marginale pour une espèce, une zone ayant une fréquence inférieure à 5% dans son groupe écologique. Les résultats semblent s'harmoniser avec la carte de distribution fournie par Shorrocks (1977). Dans nos échantillons n'a été capturé aucun individu de *D. transversa*, espèce dominante dans le Nord de la Scandinavie, tandis qu'un seul individu de *D. cameraria*, espèce rare dans l'Europe a été récolté; les autres espèces caractéristiques des Champignons et connues dans le centre de l'Europe,

sont au contraire, régulièrement représentées (*D. testacea* 51%, *D. phalerata* 41%, *D. kuntzei* 7%). Une comparaison avec les travaux de Bächli (1972, 1973, 1974, 1975, 1977) en Suisse, Rocha Pité (1972, 1975, 1977) au Portugal et Shorrocks (1975, 1977, 1980) en Angleterre montre qu'il n'y a pas de grande différence dans le nombre des espèces capturées dans ces pays par rapport à nos échantillons, mais des divergences se manifestent dans le nombre des individus et les fluctuations saisonnières; un autre aspect commun aux différents résultats est la présence d'un comportement variable des espèces pendant les récoltes, ce qui malgré l'uniformité des techniques semble refléter une très grande variabilité de la structure des populations naturelles des Drosophilides.

## BIBLIOGRAPHIE

- BÄCHLI, G. 1972a. Faunistische und ökologische Untersuchungen an Drosophiliden-Arten (Diptera) der Schweiz. I. Fangort Zurich. *Mitt. Schweiz. Ent. Ges.*, **45** : 49-53.
- BÄCHLI, G. 1972b. Faunistische und ökologische Untersuchungen an Drosophiliden-Arten (Diptera) der Schweiz. II. Fangort Arcegno TI. *Mitt. Schweiz. Ent. Ges.*, **45** : 55-59.
- BÄCHLI, G. 1973. Faunistische und ökologische Untersuchungen an Drosophiliden-Arten (Diptera) der Schweiz. II. Fangort Klontal GL. *Mitt. Schweiz. Ent. Ges.*, **46** : 195-198.
- BÄCHLI, G. 1974. Faunistische und ökologische Untersuchungen an Drosophiliden-Arten (Diptera) der Schweiz. VI. Fangort Wurenlingen AG. *Mitt. Schweiz. Ent. Ges.*, **47** : 261-264.
- BÄCHLI, G. 1975. Faunistische und ökologische Untersuchungen an Drosophiliden-Arten (Diptera) der Schweiz. VIII. Fangort Seelisberg UR. *Mitt. Schweiz. Ent. Ges.*, **48** : 383-386.
- BÄCHLI, G. 1977. Faunistische (Diptera) an der oberen Waldgrenze in der Schweiz. *Mitt. Schweiz. Ent. Ges.*, **50** : 47-55.
- BEZZI, M. 1891. Contributo alla fauna ditteologica della provincia di Pavia. I. *Bull. Soc. Entomol. Ital.*, **23** : 21-91.
- BEZZI, M. 1892. I ditteri del Trentino. *Atti Soc. Ven.-Trent. Sc. Nat.*, **1** : 209-353.
- BEZZI, M. 1925. Materiali per una fauna dell'arcipelago toscano : XVII. I ditteri del Giglio. *Ann. Mus. Civ. St. Nat. Genova*, **10** : 291-354.
- BUZZATI-TRAVERSO, A., 1943. Morfologia, citologia e biologia di due nuove specie di Drosophila (Diptera Acalyptera) : *D. nitens* n. sp.-*D. tigrina* n.sp. *Rec. Ist. Lomb. Sci. Lett.*, **73** : 1-13.
- CANZANELLI A., 1941. La fauna dei funghi freschi. II. contributo : la ditteofauna fungicola. *Pont. Acad. Sci.*, **5** : 14-282.
- ROCHA PITÉ, M.T., 1972. An introduction to the study of the Portuguese Drosophilidae. *Arq. Mus. Bocage.*, **13** : 367-384.
- ROCHA PITÉ, M.T., 1975. Collection notes on Drosophilidae. *Arq. Mus. Bocage.*, **5** : 1-7.
- ROCHA PITÉ, M.T., 1977a. Rythmes d'activité saisonnière des populations naturelles des Drosophilidae de la région de Sintra-Colares (Portugal). *Bull. Mus. Hist. Nat.*, Paris, **38** : 109-160.
- SHORROCKS, B., 1975. The distribution and abundance of woodland species of British Drosophila (Diptera Drosophilidae). *J. Anim. Ecol.*, **44** : 851-864.

SHORROCKS, B., 1977. An ecological classification of European *Drosophila* species. *Oecologia* (Berl.), **26**: 335-345.  
 SHORROCKS, B., P. CHARLESWORTH, 1980. The distribution and abundance of the British fungal-breeding *Drosophila*. *Ecol. Entomol.*, **5**: 61-78.  
 POMINI, F.P., 1940. Contributo alla conoscenza delle Drosophile

(Diptera Acalyptera) europea. *Boll. Ist. Entomol. Univ. Studi Bologna*, **12**: 145-164.  
 ZANGHERI P., 1969. Repertorio sistematico e topografico della flora e della fauna vivente e fossile della Romagna. Tomo III. *Mus. Civ. St. Nat. Verona.*, **1**: 855-1414.

Accepted le 17 février 1981

BIBLIOGRAPHIE

BACHLI, G. 1972. Faunistische und ökologische Untersuchungen an Drosophiliden-Arten (Diptera) der Schweiz. I. *Fauna Helvetica*, **45**: 49-71.  
 BACHLI, G. 1973. Faunistische und ökologische Untersuchungen an Drosophiliden-Arten (Diptera) der Schweiz. II. *Fauna Helvetica*, **45**: 22-39.  
 BACHLI, G. 1974. Faunistische und ökologische Untersuchungen an Drosophiliden-Arten (Diptera) der Schweiz. III. *Fauna Helvetica*, **46**: 192-198.  
 BACHLI, G. 1975. Faunistische und ökologische Untersuchungen an Drosophiliden-Arten (Diptera) der Schweiz. VI. *Fauna Helvetica*, **48**: 47-54.  
 BACHLI, G. 1977. Faunistische (Diptera) an der oberen Waldgrenze in der Schweiz. *Mit. Schweiz. Anst. Gew.*, **99**: 47-52.  
 BEZZI, M. 1931. Contributo alla fauna dipterologica della provincia di Pavia. I. *Bull. Soc. Entomol. Ital.*, **23**: 21-31.  
 BEZZI, M. 1932. I dipteri del Trentino. *Mit. Soc. Entomol. Ital.*, **24**: 109-121.  
 BEZZI, M. 1933. Material per una fauna dipterologica della provincia di Pavia. I. *Bull. Soc. Entomol. Ital.*, **25**: 1-13.  
 BUZZATI-TRAVERSA, A. 1941. *Metologia, citologia e biologia di due nuove specie di Drosophila* (Diptera Acalyptera). *D. maura* n. sp. e *D. ligata* n. sp. *Riv. Ital. Lepid. Zool.*, **13**: 1-13.  
 CASARIELLA, A. 1941. La fauna dei funghi fructiferi. II. *Compt. Rend. Acad. Sci. Lett. Roma*, **21**: 14-18.  
 ROCHA PITT, M.T. 1973. An introduction to the study of the Portuguese Drosophilidae. *Acta Mus. Hungar.*, **13**: 367-384.  
 ROCHA PITT, M.T. 1975. Collection notes on Drosophilidae. *Acta Mus. Hungar.*, **5**: 1-7.  
 ROCHA PITT, M.T. 1977. Rhythms of seasonal fluctuations in natural populations of British Drosophilidae in the region of Simons-Cotman (Portugal). *Bull. Mus. Wien. Natur.*, **38**: 109-160.  
 SHORROCKS, B. 1975. The distribution and abundance of wood-boring species of British Drosophila (Diptera). *Drosophila*, **4**: 321-344.

Les populations de *D. melanogaster* de la ville de Padoue montrent un pic d'activité maximale en juillet, soit ainsi que quelques pics moins élevés les autres mois. Dans le Mont Vento une explosion démographique se détache en juillet puis une diminution graduelle jusqu'à la fin de l'été. Ce qui correspond à *D. simulans*, espèce très rare dans les 2 stations jusqu'au mois d'août, un premier pic d'abondance apparaît suivi d'un second en octobre qui est plus évident à Padoue où cette espèce devient la plus nombreuse.

Ces niveaux d'abondance peuvent être liés à des réactions brutales aux variations des paramètres du milieu, avec des explosions ou des déluges démographiques. De plus on peut constater une apparition plus précoce de *D. melanogaster* par rapport à *D. simulans*, mais aussi une dominance de *D. simulans* sur *D. melanogaster* par rapport au total des individus capturés.

*D. dimorpha* montre presque la même activité dans les 2 stations et un cycle saisonnier très uniforme avec des pics mensuels, ce qui pourrait indiquer un spectre d'adaptation plus grand que pour les autres espèces domestiques.

Le graphique des fluctuations saisonnières de *D. subobscura* montre que cette espèce ne se trouve pas seulement dans les bois, en fait, des individus ont été aussi capturés dans la ville de Padoue, mais en quantités moindres (14,1% du total) et avec un cycle saisonnier très différent.

La présence d'espèces qui se reproduisent sur les Champignons a permis de vérifier pour la Vénétie l'hypothèse de Shorrocks (1977) qui définit comme naturelle pour une espèce une zone ayant une fréquence inférieure à 2% dans son groupe écologique. Les résultats semblent s'accorder avec la carte de distribution fournie par Shorrocks (1977). Dans nos échantillons nous avons capturé un individu de *D. maura*, espèce dominante dans le Nord de la Scandinavie, tandis qu'un seul individu de *D. maura*, espèce rare dans l'Europe a été recueillie, les autres espèces caractéristiques des Champignons et connues dans le centre de l'Europe.

# DESCRIPTION NON PARAMÉTRIQUE DE LA DISPERSION SPATIALE DES INDIVIDUS D'UNE ESPÈCE DANS UNE ENCEINTE AU LABORATOIRE

L'exemple de la ponte d'une lignée « émancipée »  
d'*Acanthoscelides obtectus* Say (Coleoptera : Bruchidae)

Marc JARRY

Institut de Biocénologie expérimentale  
des Agrosystèmes  
L.A. CNRS 340.  
Université de Pau et des Pays de l'Adour  
Avenue Philippon. 64000 PAU

ACANTHOSCELIDES OBTECTUS  
COMPORTEMENT DE PONTE  
DISPERSION SPATIALE  
AGREGATION

**RÉSUMÉ.** – L'utilisation de statistiques non paramétriques pour décrire la dispersion de la ponte des femelles d'une souche émancipée d'*Acanthoscelides obtectus* dans un espace limité, met en évidence trois niveaux de structures : agrégats d'œufs, gradient de densité du centre vers la périphérie de l'enceinte, présence de plaques d'échelle variable. Ces résultats sont discutés en fonction des connaissances sur la biologie d'*A. obtectus*, mais c'est surtout l'aspect méthodologique qui est développé, montrant que la méthode utilisée pourrait s'appliquer à de nombreuses situations expérimentales rencontrées au laboratoire.

ACANTHOSCELIDES OBTECTUS  
EGG-LAYING BEHAVIOUR  
SPATIAL PATTERN  
EGG-AGGREGATION

**ABSTRACT.** – Non parametric statistics were used to describe the egg-distribution of females of an « emancipated » stain of *Acanthoscelides obtectus* in a limited space. Three structural levels were detected : egg-aggregation, a density gradient from the center to the periphery of the experimental chamber, presence of zones of different sizes grouping egg-aggregats. Results are discussed in terms of the biology of *A. obtectus*. The methodological aspects are particularly developed emphasizing that the techniques used here could be used in many laboratory experimental situations.

## INTRODUCTION

Les méthodes statistiques d'analyse de la dispersion spatiale des êtres vivants dans leur habitat ont fait l'objet de nombreuses études essentiellement liées à des problèmes d'estimation de population et de description de leur structure.

Une revue très claire de ces questions, réunies sous le terme d'« écologie statistique », a été publiée par Chessel (1978). Nous restreindrons donc notre propos au cas de l'analyse exhaustive et répétée d'une enceinte au laboratoire. Quelques exemples illustrent bien ce type de situation.

Labeyrie (1960) examine la ponte de femelles du genre *Diadromus* parmi 5 chrysalides d'*Acrolepiopsis assectella*. Umeya et Kato (1970) étudient la distribution des œufs puis des larves d'*Acanthoscelides obtectus* dans 64 graines de *Phaseolus vulgaris* régulièrement réparties. Pouzat (1978) analyse la distribution de la ponte d'*A. obtectus* dans une enceinte parmi 6 graines de *P. vulgaris* disposées en cercle.

On peut également citer les travaux de Neymann *et al.*, (1956) ainsi que ceux de Pages (1967) sur la distribution des adultes de *Tribolium* dans un espace limité.

Toutes ces situations, bien que très différentes, peuvent s'analyser comme la dispersion de *p* objets dans *n*

casés définies biologiquement (cocon, graine...) ou non. Dans ce dernier cas il est nécessaire de découper arbitrairement l'enceinte en  $n$  casés.

L'exemple choisi est la dispersion de la ponte des femelles d'une souche « émancipée » d'*A. obtectus*, sélectionnée par Labeyrie (1961) qui sont capables de pondre en l'absence de graines de la plante-hôte larvaire *P. vulgaris*. Cette situation est discutable. Néanmoins, par son absence même de stimulations (graines) qui provoquent habituellement la concentration des pontes, ce dispositif expérimental peut permettre de préciser si la nature agrégative de la ponte s'observe toujours malgré l'absence de graines.

C'est surtout l'approche statistique qui mérite d'être exposée. En effet, si elle n'est pas, dans son ensemble, applicable, aux différentes situations citées en introduction, nous pensons qu'elle s'inspire d'une démarche qui peut, dans son principe, être adaptée à de nombreuses situations.

## MATÉRIEL ET MÉTHODE

### 1 - Principe de l'analyse

Il s'agit de décrire la ponte d'*A. obtectus* dans une enceinte circulaire. L'analyse, fondée sur les idées développées par Greig-Smith (1964) à propos de la méthode des grilles de placettes contiguës, propose de rechercher les échelles privilégiées où apparaissent des structures de dispersion (agrégats, plaques, gradients...).

Cela suppose un nombre relativement élevé de casés unités choisies de façon à permettre par la suite le maximum de regroupements de taille variable. La forme de l'enceinte, ici circulaire, orientera un découpage en secteurs et couronnes.

### 2 - Protocole expérimental et saisie des données

Deux jours après leur émergence, des couples vierges sont isolés pendant 7 jours dans des boîtes de Pétri de 20 cm de diamètre maintenues à 27°C constant environ (obscurité, 75% H.R.).

Dès la fin de l'expérience un cliché de la ponte est réalisé par photo-contact. 119 répétitions de cette expérience ont été effectuées.

Un calque, divisé en 32 secteurs et 16 couronnes définissant 512 casés de surfaces égales, permet le dénombrement par casé de la ponte. Les données sont transcrites sur un tableau de 16 lignes (couronnes) et 32 colonnes (secteurs). La figure 1 illustre sur un exemple la méthode employée.

### 3 - Statistiques utilisées

L'effectif d'une case  $ij$  est appelé  $p_{ij}$ . Pour le traitement en présence absence on note  $q_{ij} = 1$  si la case  $ij$  est occupée et  $q_{ij} = 0$  si elle ne l'est pas.

Sous l'hypothèse d'une distribution au hasard des œufs dans les  $n$  casés la statistique de dispersion

$$D = \sum_{ij} p_{ij}^2$$

a pour espérance et variance :

$$\begin{cases} E(D) = \frac{p}{n} (n + p - 1) \\ V(D) = \frac{2p(p-1)(n-1)}{n^2} \end{cases} \quad (\text{Cox et Lewis, 1969})$$

On peut alors définir sur  $N$  expériences l'indice

$$I_D = \frac{1}{\sqrt{N}} \sum_{i=1}^N \frac{D - E(D)}{\sqrt{V(D)}}$$

normale réduite quand  $N$  croît (théorème central limite).

Définissons encore la variable  $Z_0$  (nombre de casés vides), avec

$$\begin{cases} E(Z_0) = n \left(1 - \frac{1}{n}\right)^p \\ V(Z_0) = n(n-1) \left(1 - \frac{2}{n}\right)^p + E(Z_0) - (E(Z_0))^2 \end{cases} \quad (\text{Riordan, 1958})$$

et l'indice

$$I_{Z_0} = \frac{1}{\sqrt{N}} \sum_{i=1}^N \frac{Z_0 - E(Z_0)}{\sqrt{V(Z_0)}}$$

Nous pouvons regrouper les  $n$  casés de l'enceinte en  $b$  blocs de  $k$  casés. La figure 1 présente 3 regroupements  $R_1$ ,  $R_2$ , et  $R_3$ . Nous définissons alors les variables suivantes :

$Z_0^1$ , nombre de blocs vides dans le groupement  $R_1$ ,  
 $q_j^1$ ,  $q_j^2$  et  $q_j^3$ , nombres de casés occupés dans les  $j^{\text{em}}$  blocs des regroupements  $R_1$ ,  $R_2$ , et  $R_3$ , où  $k = 32, 128$  et  $128$ .

Les statistiques de dispersion correspondantes sont :

$$U_1 = \sum_{j=1}^{16} (q_j^1)^2, \quad U_2 = \sum_{j=1}^4 (q_j^2)^2 \quad \text{et} \quad U_3 = \sum_{j=1}^4 (q_j^3)^2.$$

Les espérances et variances de ces variables sont dans l'hypothèse des  $n!/q!(n-q)!$  répartitions possibles des  $q$  présences dans les  $n$  casés :

$$\begin{cases} E(Z_0^1) = \frac{n[n-q]_k}{k[n]_k} \\ V(Z_0^1) = \frac{n[n-q]_k}{k[n]_k} \left( \frac{(n-k)[n-q-k]_k}{k[n-k]_k} + 1 - \frac{n[n-q]_k}{k[n]_k} \right) \end{cases}$$

avec la notation  $[x]_u = x(x-1)(x-2)...(x-u+1)$  (Chesnel, 1974)

$$\begin{cases} E(U_\alpha) = q \left( \frac{(k-1)(q-1)}{n-1} + 1 \right) & \text{(Chessel et Croze, 1978)} \\ V(U_\alpha) = \frac{2q(q-1)(k-1)(n-k)(n-q)(n-q-1)}{(n-1)^2(n-2)(n-3)} \end{cases}$$

Nous utilisons les indices

$$I_{Z_0^1} = \frac{1}{\sqrt{N}} \sum_{i=1}^N \frac{Z_0^1 - E(Z_0^1)}{\sqrt{V(Z_0^1)}} \text{ et}$$

$$I_{U_\alpha} = \frac{1}{\sqrt{N}} \sum_{i=1}^N \frac{U_\alpha - E(U_\alpha)}{\sqrt{V(U_\alpha)}}$$

A partir du regroupement en 32 secteurs de 16 cases, nous utilisons l'indice U de façon différente. Pour

chaque expérience nous définissons une suite de regroupements en 32,16,8,4 et 2 secteurs comprenant respectivement 16,32,64, 128 et 256 cases. L'indice note le nombre de secteurs unitaires dans le regroupement et vaut donc 1,2,4,8 et 16. La variable

$$U'_\alpha = \sum_{j=1}^k (q_j^\alpha)^2$$

est définie pour chaque regroupement. On notera la variable centrée réduite

$$I_{U'_\alpha} = \frac{U'_\alpha - E(U'_\alpha)}{\sqrt{V(U'_\alpha)}}$$

Chaque expérience est donc caractérisée par une série d'indices  $I_{U'_1} \dots I_{U'_{16}}$  dont la plus grande valeur, sous

Nombre d'oeufs  $p = 55$   
 Nombre de cases occupées  $q = 32$   
 Distribution observée  
 $0^1, 1^1, 2^3, 3^2, 4^3, 8^1$   
 D = 165

Dénombrement selon les secteurs

i	$p_{i.}$	$q_{i.}$
1	2	2
2	0	0
3	1	1
4	0	0
5	1	1
6	2	1
7	0	0
8	0	0
9	0	0
10	0	0
11	1	1
12	2	1
13	5	3
14	7	6
15	0	0
16	0	0
17	1	1
18	1	1
19	0	0
20	4	1
21	2	2
22	1	1
23	0	0
24	0	0
25	4	1
26	8	3
27	1	1
28	0	0
29	0	0
30	9	2
31	1	1
32	2	2

Dénombrement selon les couronnes

j	$p_{.j}$	$q_{.j}$
1	0	0
2	0	0
3	0	0
4	1	1
5	0	0
6	0	0
7	1	1
8	0	0
9	1	1
10	2	2
11	2	2
12	10	5
13	16	4
14	10	7
15	4	3
16	8	6

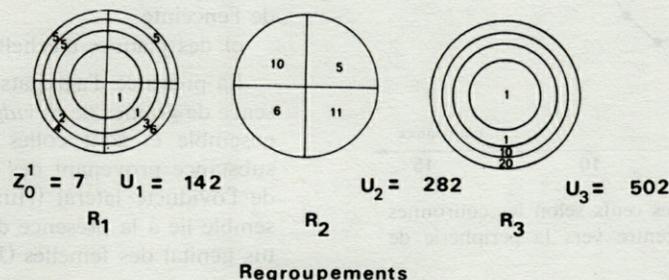
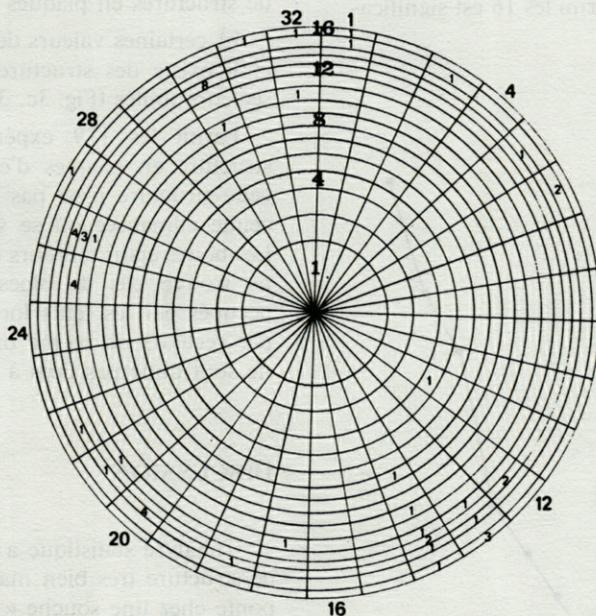


Fig. 1. - Découpage de l'enceinte et saisie des données.  
 Division of the experimental chamber and data organization.

l'hypothèse d'équiprobabilité des répartitions possibles des présences dans les cases, est supérieure à 3 avec une probabilité de 0.05 (Chessel et Croze, 1978).

## RÉSULTATS

L'indice classique de dispersion  $I_D = 361.4$  montre une très forte déviation du modèle poissonnien vers un modèle agrégatif. De nombreux auteurs ont montré que cette déviation pouvait être due à une agrégativité vraie (c'est-à-dire au niveau de l'objet étudié), ou fausse (due alors à une densité d'implantation différente dans l'espace considéré) (Feller, 1943).

Dans notre cas cette déviation est due en grande partie à une agrégativité vraie au niveau du nombre d'œufs par case. Le nombre de cases vides est par ailleurs très élevé ( $I_{Z_0} = 157.3$ ).

Cependant l'étude en présence absence et le regroupement en blocs de tailles diverses permettent de déceler une implantation irrégulière dans l'enceinte. Au niveau du regroupement  $R_1$  on obtient  $I_{U_1} = 49.8$  et  $I_{Z_0} = 26.8$ . Ainsi le nombre de blocs vides parmi les 16 est significativement élevé.

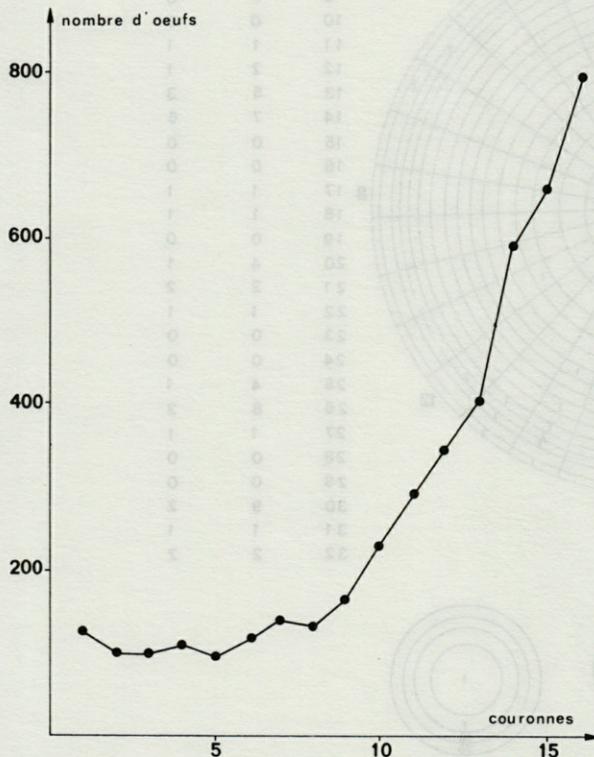


Fig. 2. — Effectif cumulé des œufs selon les couronnes numérotées de 1 à 16 du centre vers la périphérie de l'enceinte.

Cumulated number of eggs for rings numbered 1 to 16 from the centre to the periphery of the experimental chamber.

Ce résultat se retrouve au niveau des couronnes ( $I_{U_3} = 57.7$ ). Il existe en effet un net gradient de densité du centre vers la périphérie de l'enceinte, bien visible si l'on additionne les effectifs de ponte par couronnes (Fig. 2).

Ces deux niveaux de structure (agrégats et gradient de densité) sont nettement discernables à la simple lecture des données, la force des indices venant confirmer cette observation.

Par contre, on peut se demander si les variations d'implantation s'observent uniquement au niveau des couronnes et s'il n'existe pas de « structures en plaques » au niveau des secteurs. L'indice  $I_{U_2} = 23.5$  montre qu'une telle structure existe.

C'est à ce niveau que l'outil statistique prend toute sa valeur. Nous utilisons l'indice  $I_{U_\alpha}$   $\alpha$  valant 1, 2, 4, 8 et 16 pour chaque expérience. Rappelons qu'en utilisant cet indice de façon sériée, les valeurs de l'indice se comparent à 3 au seuil 0.05. La figure 3 illustre l'utilisation de cet indice qui permet de classer les expériences en 2 groupes :

a) les valeurs de l'indice pour les différents groupements sont inférieures à 3.0 et l'on conclut à l'absence de structures en plaques (Fig. 3a et 3b),

b) certaines valeurs de l'indice sont supérieures à 3.0 et il existe des structures en plaques de dimension  $\alpha$  secteurs unités (Fig. 3c, 3d, 3e, 3f).

Parmi les 119 expériences, 40% présentent une structure en plaques d'échelle variable. Précisons que cette structure n'est pas liée à une anisotropie de l'enceinte climatisée où se sont déroulées les expériences. Les boîtes étant toujours orientées de la même façon, on ne trouve pas de blocs de secteurs particulièrement occupés par les œufs lorsque les effectifs sont cumulés par secteurs de même orientation (Fig. 4). Les plaques ne sont donc pas liées à l'orientation des secteurs.

## DISCUSSION

L'analyse statistique a mis en évidence trois niveaux de structure très bien marqués dans la dispersion de la ponte chez une souche « émancipée » d'*A. obtectus* :

- des agrégats,
- un gradient de densité du centre vers la périphérie de l'enceinte
- des plaques d'échelle variable.

La présence d'agrégats s'observe donc même en l'absence de graines de *P. vulgaris*. Plusieurs œufs sont émis ensemble et sont collés les uns aux autres par une substance provenant des cellules sécrétrices de la paroi de l'oviducte latéral (Huignard, 1974). Ce phénomène semble lié à la présence de spermatozoïdes dans le tractus génital des femelles (Jarry et Huignard, 1975).

Le gradient de densité paraît lié au comportement locomoteur des Insectes qui explorent systématiquement les bords de l'enceinte.

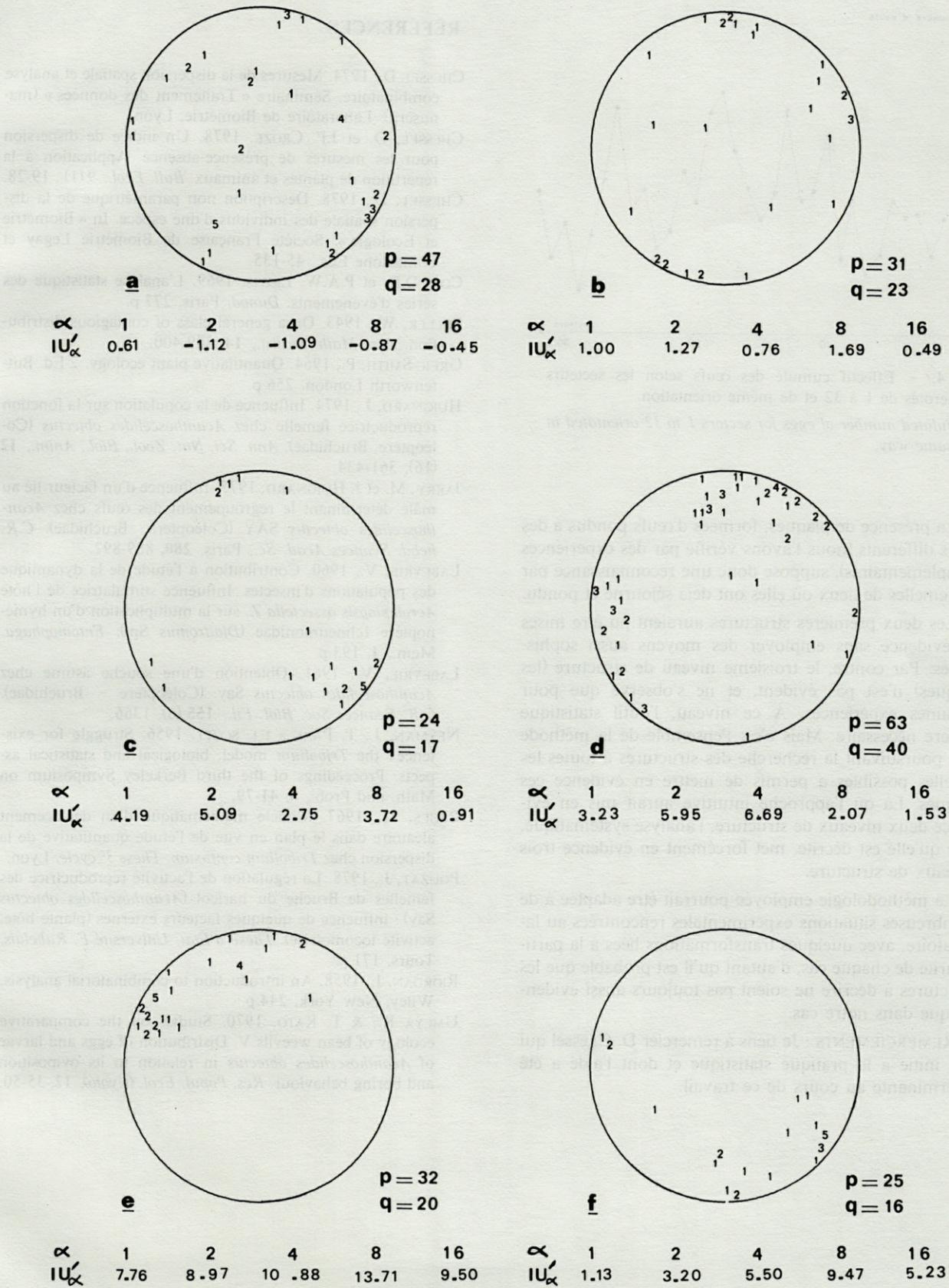


Fig. 3.. - Quelques exemples de l'utilisation de l'indice  $U'_\alpha$  pour détecter la présence ou l'absence de structures en plaques.  
 A few examples of the use of  $U'_\alpha$  index to detect the presence or absence of zones of different sizes grouping aggregates.

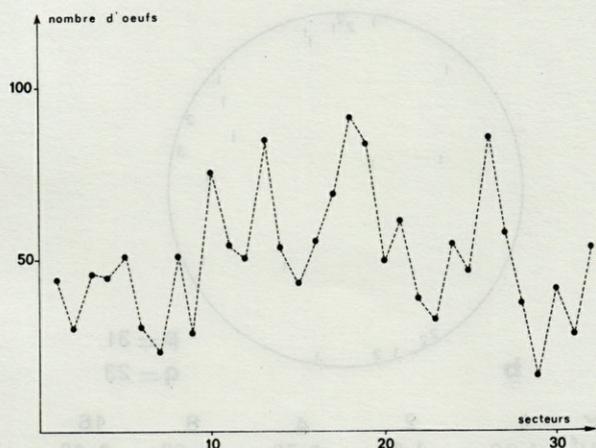


Fig. 4. - Effectif cumulé des œufs selon les secteurs numérotés de 1 à 32 et de même orientation.

*Cumulated number of eggs for sectors 1 to 32 orientated in the same way.*

La présence de plaques, formées d'œufs pondus à des jours différents (nous l'avons vérifié par des expériences complémentaires), suppose donc une reconnaissance par les femelles de lieux où elles ont déjà séjourné et pondu.

Les deux premières structures auraient pu être mises en évidence sans employer des moyens aussi sophistiqués. Par contre, le troisième niveau de structure (les plaques) n'est pas évident, et ne s'observe que pour certaines expériences. A ce niveau, l'outil statistique s'avère nécessaire. Mais c'est l'ensemble de la méthode qui, poursuivant la recherche des structures à toutes les échelles possibles a permis de mettre en évidence ces plaques. Là où l'approche intuitive aurait mis en évidence deux niveaux de structure, l'analyse systématique, telle qu'elle est décrite, met forcément en évidence trois niveaux de structure.

La méthodologie employée pourrait être adaptée à de nombreuses situations expérimentales rencontrées au laboratoire, avec quelques transformations liées à la particularité de chaque cas, d'autant qu'il est probable que les structures à décrire ne soient pas toujours aussi évidentes que dans notre cas.

**REMERCIEMENTS :** Je tiens à remercier D. Chessel qui m'a initié à la pratique statistique et dont l'aide a été déterminante au cours de ce travail.

## RÉFÉRENCES

- CHESEL D., 1974. Mesures de la dispersion spatiale et analyse combinatoire. Séminaire « Traitement des données » (manuscrit). Laboratoire de Biométrie, Lyon.
- CHESEL, D. et J.P. CROZE, 1978. Un indice de dispersion pour les mesures de présence-absence. Application à la répartition de plantes et animaux. *Bull. Ecol.*, 9 (1), 19-28.
- CHESEL, D., 1978. Description non paramétrique de la dispersion spatiale des individus d'une espèce. In « Biométrie et Écologie ». Société Française de Biométrie Legay et Tomassone Eds., 45-135.
- COX, D.R. et P.A.W. LEWIS, 1969. L'analyse statistique des séries d'événements. *Dunod*, Paris, 277 p.
- FELLER, W., 1943. On a general class of contagious distribution. *Ann. Math. Statist.*, 14, 389-400.
- GREIG-SMITH, P., 1964. Quantitative plant ecology. 2 Ed. *Buttenworth London*. 256 p.
- HUIGNARD, J., 1974. Influence de la copulation sur la fonction reproductrice femelle chez *Acanthoscelides obtectus* (Coléoptère, Bruchidae). *Ann. Sci. Nat. Zool., Biol., Anim.*, 12 (16), 361-434.
- JARRY, M. et J. HUIGNARD, 1975. Influence d'un facteur lié au mâle déterminant le regroupement des œufs chez *Acanthoscelides obtectus* SAY (Coleoptera : Bruchidae). *C.R. hebdomadaire Séances Acad. Sc.*, Paris, 280, 889-892.
- LABEYRIE, V., 1960. Contribution à l'étude de la dynamique des populations d'insectes. Influence stimulative de l'hôte *Acrolepiopsis assectella* Z. sur la multiplication d'un hyménoptère Ichneumonidae (*Diadromus* Sp.). *Entomophaga*, Mém., 1, 193 p.
- LABEYRIE, V., 1961. Obtention d'une souche astime chez *Acanthoscelides obtectus* Say. (Coléoptère - Bruchidae). *C.R. Séances Soc. Biol. Fil.*, 155 (6), 1366.
- NEYMAN, J., T. PARK & E.L. SCOTT, 1956. Struggle for existence : the *Tribolium* model, biological and statistical aspects. *Proceedings of the third Berkeley Symposium on Math. and Prob.*, 4, 41-79.
- PAGES, M., 1967. Modèle mathématique d'un déplacement aléatoire dans le plan en vue de l'étude quantitative de la dispersion chez *Tribolium confusum*. *Thèse 3<sup>e</sup> cycle*, Lyon.
- POUZAT, J., 1978. La régulation de l'activité reproductrice des femelles de Bruche du haricot (*Acanthoscelides obtectus* Say) : influence de quelques facteurs externes (plante hôte, activité locomotrice). *Thèse d'État, Université F. Rabelais, Tours*, 171 p.
- RIORDAN, J., 1958. An introduction to combinatorial analysis. *Wiley, New York*, 244 p.
- UMEYA K., & T. KATO, 1970. Studies on the comparative ecology of bean weevils V. Distribution of eggs and larvae of *Acanthoscelides obtectus* in relation to its oviposition and boring behaviour. *Res. Popul. Ecol. (Kyoto)*, 12, 35-50.

# LES LÉPIDOPTÈRES DES PYRÉNÉES-ORIENTALES supplément à la faune de 1961 (2<sup>e</sup> partie)

C. DUFAY\* et R. MAZEL\*\*

\*Laboratoire d'Entomologie, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.

\*\*Laboratoire de Biologie Générale, Université de Perpignan

## II. CORRECTIONS TAXINOMIQUES À LA FAUNE DE 1961

Des découvertes taxinomiques postérieures à 1961 nous obligent à rectifier quelques déterminations; d'autre part, l'étude de certains Lépidoptères déjà signalés des Pyrénées-Orientales nous amène à réviser leur appartenance spécifique ou subs spécifique.

### GEOMETRIDAE

*Chesias rufata* Fabricius.

Tous les *Chesias* considérés comme *C. rufata* F., capturés en basse et moyenne altitude (Montpins près de Rivesaltes, Vingrau, cols de la Dona et de la Bataille [R.M.]) appartiennent à la sous-espèce *cinereata* Staudinger.

Les localités citées en 1961 se rapportent probablement aussi à *C. rufata cinereata* Stgr., à l'exception peut-être de Porté.

Cependant le statut taxinomique exact de *cinereata* Stgr. n'est pas encore établi d'une manière définitive car il pourrait s'agir d'une espèce distincte de *Chesias rufata* F.

*Idaea carvalhoi* Herbulot.

*Idaea fathmaria* Oberthür (*Sterrha fathmaria* Obt.), signalé de Collioure et Villefranche-de-Conflent, n'existe pas en Europe, puisque les *Idaea* ibériques et français déterminés précédemment ainsi, constituent une espèce distincte, reconnue et décrite récemment: *I. carvalhoi* Herbulot (Herbulot, 1980). Les exemplaires des P.-O. (Collioure et Villefranche (Lucas)) ont d'ailleurs été désignés comme paratypes de cet *Idaea*. - Celui-ci ne se trouve que dans la péninsule ibérique et le sud-est de la France (Var et P.-O.), alors qu'*I. fathmaria* n'est connu qu'en Afrique du Nord (Algérie et Maroc).

*Idaea vulpinaria* Herrich-Schäffer.

Comme toutes celles de France, les citations d'*Idaea rusticata* des P.-O. (sous le nom de *Sterrha rusticata* Denis et Schiffermüller, p. 132) se rapportent en réalité à *Idaea vulpinaria* H.S. (suivant Herbulot, 1961).

*Nychiodes andalusiaria* Staudinger (*hispanica* Wehrli).

Toutes les localités des P.-O. signalées pour *Nychiodes obscuraria* de Villers (p. 109) se rapportent en réalité à *N. andalusiaria* Staudinger (*hispanica* Wehrli) qui a été reconnu comme une espèce distincte depuis 1961 (Dufay, 1974). Elle semble remplacer complètement *N. obscuraria* dans la péninsule ibérique, les Pyrénées et le sud-ouest de la France jusque dans l'Hérault, la Dordogne et le Lot.

Ibérique principalement. - Nouvelles localités: Molitg-les-Bains (F.M.), col de Jou dans le massif du Canigou (F.M., C.D.). - Chenille sur *Spartium junceum*.

### NOCTUIDAE

*Chersotis andreae* Dufay.

*Chersotis multangula* Hübner, cité de Villefranche-de-Conflent et des environs de Vernet-les-Bains (p. 50) doit être rayé de la faune des P.-O., et remplacé par *Chersotis andreae* Dufay. Celui-ci a été distingué de *C. multangula* et décrit depuis 1961 (Dufay, 1973). Alors que *C. multangula* est une espèce méditerranéo-asiatique n'existant en France que dans les Alpes et le Massif Central, *C. andreae* a une répartition étendue de l'Afrique du Nord aux Pyrénées à travers la péninsule ibérique. - Atlanto-méditerranéen. - Nouvelles localités: Molitg-les-Bains (F.M.), Casteil, Fillols, Corneilla de Conflent, col de Jau (Roguenant), Porté (C.D.).

*Blepharita spinosa* Chrétien.

*Blepharita solieri* Boisduval, signalé de plusieurs localités (p. 69), n'existe pas dans les P.-O., où il est rem-

placé par l'espèce vicariante distincte, *Blepharita spinosa* Chrétien, resté longtemps confondu avec *B. solieri* dans les faunes espagnole et française, et reconnu en France continentale assez récemment (Dufay, 1975).

Atlanto-méditerranéen (Afrique du Nord, Corse, péninsule ibérique, P.-O.). – Banyuls-sur-Mer (C.D.), Perpignan, Canet-Plage (R.M.), et localités signalées pour *B. solieri*. – IX-XI.

La limite de l'extension respective de ces deux *Blepharita* qui ne semblent pas cohabiter, se situe dans le sud de la France entre l'Hérault, où se trouve *B. solieri*, et la région de Perpignan.

*Syngrapha interrogationis* Linné.

*Syngrapha pyrenaica* Hampson (*cinerea* Warren) a été signalé (p. 91) comme une espèce distincte, mais il s'agit en réalité d'une sous-espèce de *S. interrogationis* Linné (Dufay, 1975). Il convient donc de substituer : « *Syngrapha interrogationis pyrenaica* Hampson », à « *Syngrapha pyrenaica* Hampson ».

### III. ESPÈCES DE PRÉSENCE DOUTEUSE, À CONFIRMER

#### ZYGAENIDAE

*Adscita schmidti* Naufock.

Cet *Adscita* ibérique aurait été pris au col de Jau dans le Massif du Canigou par LUCAS (com. BOURGOGNE). Ce *Zygaenidae* était inconnu en France avant cette capture, et aucune autre ne semble avoir été effectuée depuis. Une confirmation de sa présence dans la région paraît nécessaire.

#### GEOMETRIDAE

*Semiothisa carbonaria* Clerck.

Ce Géométride eurosibérien de haute altitude a été signalé du Lac de Lanoux par Bretherton, Ellison et Manley (1952). L'existence de cette espèce dans les P.-O. devra être confirmée, car elle était complètement inconnue dans les Pyrénées, étant, en France, très localisée dans les Alpes.

*Theria rupicaprararia* Denis et Schiffermüller.

Espèce citée de la forêt de la Massane en juillet et août 1960 (Dajoz, 1961). Il s'agit certainement d'une confusion avec une autre espèce, car l'imago de ce *Theria* n'apparaît que l'hiver, de décembre à mars suivant les régions.

#### NOCTUIDAE Plusiinae

*Syngrapha devergens* Hübner.

Eurasiatique, boréo-alpin. – Mont-Louis, un unique ex. (Abbé Bernier, in Col. de Lajonquière). – VII-VIII. – Chenille sur *Viola*, *Geum*.

Ce *Plusiinae* reste en France très localisé et rare dans les Alpes et n'a jamais été signalé ailleurs dans les Pyrénées. Tant qu'aucune autre capture ne viendra confirmer son existence dans les Pyrénées, il ne semble pas possible de le signaler avec certitude du département, une erreur d'étiquetage pouvant être à l'origine de cette mention.

#### LYCAENIDAE

*Tomares ballus* Fabricius (*Thestor ballus* Fabricius)

Aucune capture récente n'est venue confirmer l'existence de ce Lycène dans les P.-O., malgré sa présence en Catalogne espagnole assez près de la frontière. *Tomares ballus*, signalé il y a plus de 150 ans (environs de Perpignan, suivant Boisduval), a très probablement disparu du département.

*Maculineaalcon rebeli* Hirschke

Ce Lycène est signalé des P.-O. à Porté (Rougeot) dans l'édition française du « Guide des Papillons d'Europe (Rhopalocères) » de Higgins et Riley (Delachaux et Niestlé, Paris-Neuchâtel, 1971), sans autre précision.

Malgré de nombreuses recherches, nous n'avons jamais rencontré ce Lépidoptère dans le département où son existence est cependant plausible en altitude.

Eurasiatique. – VI-VII. – Plante-hôte : *Gentiana cruciata*.

#### Espèce citée en 1961, à supprimer

*Microloxia saturata* Bang-Haas

La mention de cette espèce dans les P.-O. en 1961 (p. 137) d'après un mâle capturé à Villefranche-de-Conflent en juillet 1954, résulte d'une erreur de détermination de ce dernier, ainsi que l'a signalé C. Herbulot (1963). Ce Géométride n'étant pas connu en France et n'ayant jamais été authentiquement trouvé dans les P.-O., il convient de le rayer de la faune du département.

### IV. ESPÈCES CONNUES DES RÉGIONS LIMITOPHES

Nous donnons une liste des espèces signalées ou connues dans des localités très voisines des Pyrénées-

Orientales, pouvant donc exister à l'intérieur des limites du département, où elles n'ont pas encore été capturées. Les découvertes récentes dans la région de plusieurs espèces nouvelles, même pour la faune française, rendent en effet plausibles celles d'autres Lépidoptères figurant ci-après.

#### COSSIDAE

*Lamellocossus terebra* Fabricius.  
Andorre (de Laever, 1958)

#### GEOMETRIDAE

*Thera britannica* Turner (*albonigrata* Gornik).  
Le Caunil, limite de l'Aude (R.M.).

*Cyclophora hyponaea* Prout.  
Andorre (de Laever, 1958).

*Scopula minorata ochroleucaria* Herrich-Schäffer. - La Junquera (Bolland, 1976), Ampurias sur le golfe de Rosas (Dufay, 1972).

#### NOTODONTIDAE

*Rhegmatophila alpina* Bellier.  
Bellver de Cerdanya (Cerdagne espagnole) (Perez de Gregorio, Shilap, Madrid 1978, 20, 336).

#### NOCTUIDAE

*Craniophora pontica* Staudinger.  
Andorre (de Laever, 1958).

*Bryonycta pineti* Staudinger.  
Andorre (*Id.*).

*Brachionycha sphinx* Hufnagel.  
Environs d'Arques (Aude), tout près des limites des P.-O. (R. Fourgon).

*Amphipyra berbera svenssoni* Fletcher.  
Une partie des citations d'*Amphipyra pyramidea* L. (p. 76) pourrait se rapporter à *A. berbera* Rungs, distingué spécifiquement d'*A. pyramidea* depuis 1967 (Dufay, 1970). Nous n'avons pas pu examiner en effet tous les *Amphipyra* signalés. Ceux étudiés sont tous des *A. pyramidea* Linné.

*Protoschinia scutosa* Denis et Schiffermüller.  
Ampurias, sur le golfe de Rosas (C.D.); aussi sur le littoral de l'Hérault (Jeannin).

#### ARCTIIDAE

*Arctinia caesarea* Goeze.  
Das (Cerdagne espagnole) un peu au sud de Puigcerda (*Buttl. Societ. Catalana Lepidopterologia*, 24, 1979, p. 4).

#### LASIOCAMPIDAE

*Eriogaster lanestris* Linné.

Alp (Cerdagne espagnole) un peu au sud-ouest de Puigcerda (*Buttl. Societ. Catalana Lepidopterologia*, 23, 1979, p. 6).

#### LYCAENIDAE

*Aricia artaxerxes allous* Geyer.

Aucune citation précise de ce Lycène dans les P.-O. ne peut être faite, mais il est probable qu'il y existe, comme dans les autres départements pyrénéens où il est déjà connu.

#### SATYRIDAE

*Erebia epistygne* Hübner.

Bellver de Cerdanya (Cerdagne espagnole), V-1968 (suivant I. Romana Ferrer-Vidal, *Treballs de la Societ. Catalana Lepidopterologia*, I, 1978, p. 11-13); région d'Olot (Perez de Gregorio, SHILAP, Madrid, VI, 1978, 21, p. 57-68).

### V. BIOGÉOGRAPHIE<sup>(1)</sup>

Le nombre total des Lépidoptères recensés actuellement (septembre 1981) dans les Pyrénées-Orientales, avec les 111 citées ici, s'élève à 1 202 exactement pour les familles considérées, ce qui représente un peu plus des 2/3 (68 %) de la faune française (Corse exceptée). Le tableau suivant montre comment se répartissent par familles ou par groupes, les espèces connues en 1979 dans le département (voir Tableau ci-dessous).

Parmi les 100 espèces découvertes dans le département de 1961 à 1979, 10 sont des Rhopalocères et *Hesperiidae*, 45 des *Noctuidae*, 19 des *Geometridae* et 26 appartiennent aux autres familles. Il est certain que l'on a une meilleure connaissance des diurnes (Rhopalocères, *Hesperiidae*) dont une proportion un peu plus grande (72 %) a été trouvée dans les P.-O.

Ces pourcentages par rapport à l'ensemble de la faune française sont très analogues à ceux obtenus dans une autre région méditerranéenne, la Haute-Provence, dont le peuplement en Lépidoptères a été étudié assez récemment (Dufay, 1965-1966 et 1977) : 1 221 Lépidoptères des mêmes groupes y sont connus, comprenant 170 Rhopalocères et *Hesperiidae*, 494 *Noctuidae*, 362

(1) Les tableaux et la figure illustrant ce chapitre étaient déjà composés lorsque ont été prises en 1980 et 1981 les 11 espèces marquées d'un astérisque dans la liste. Les données numériques du texte n'ont donc pas pu être modifiées pour tenir compte de ces dernières captures, postérieures à la rédaction (1979) de cette partie.

TABLEAU I

	Nombre des espèces		Pourcentage des espèces françaises dans les Pyrénées-Orientales
	Pyrénées Orientales	France continentale	
Rhopalocères et <i>Hesperiidae</i>	166	231	72
<i>Noctuidae</i>	468	700	66,8
<i>Geometridae</i>	364	563	64,6
Autres familles ( <i>Arctiidae</i> , <i>Lasiocampidae</i> , etc ...)	193	270	71,5
Total	1191	1764	67,5

*Geometridae* et 195 des autres familles, soit en tout 69,2% des espèces de France continentale. Les *Noctuidae* paraissent un peu plus nombreux en Haute-Provence, ce qui peut être dû à des facteurs biogéographiques, ou à des recherches nocturnes plus fréquentes en Haute-Provence.

Ces 1191 Lépidoptères du département des P.-O. peuvent être classés suivant le type de leur répartition géographique générale sur le globe, en éléments eurasiatiques, holarctiques, méditerranéens, cosmopolites, etc.

Une première grande catégorie comprend toutes les espèces dont la répartition s'étend très largement sur l'Europe et le nord de l'Asie, plus ou moins loin vers le nord et vers le sud, souvent du Pacifique à l'Atlantique, en incluant toujours une partie de l'Asie orientale (Sibérie orientale, Chine, Corée ou Japon), en recouvrant ou non le bassin méditerranéen, en totalité ou en partie; elle peut englober ainsi toute la zone paléarctique avec le nord-ouest de l'Afrique. Tous ces Lépidoptères *eurasiatiques* forment le fonds commun de toutes les faunes paléarctiques.

Lorsqu'à cette répartition eurasiatique s'ajoute l'Amérique du Nord – en totalité ou en partie –, il s'agit des espèces *holarctiques*, que l'on réunit souvent aux précédentes, car elles ont très probablement la même origine.

Une seconde catégorie, bien moins importante, est constituée de Lépidoptères dont la dispersion est limitée à l'Europe ou seulement à quelques régions européennes. Certains sont localisés sur les chaînes alpines ou sur une partie de celles-ci, ce sont les éléments strictement *alpins*. D'autres ont une distribution restreinte à quelques régions boréales ou très septentrionales du continent eurasiatique et à des massifs montagneux au sud (ou seulement les Alpes au sud) : ces *boréo-alpins* sont réunis assez souvent aux eurasiatiques ainsi que les espèces des deux groupes précédents (européens et alpins).

Une troisième grande catégorie rassemble tous les Lépidoptères dont la répartition géographique inclut le bassin méditerranéen en totalité ou en partie, et ne dépasse pas en Asie, lorsqu'elle s'étend sur ce continent, les latitudes moyennes de sa partie occidentale ou même

centrale. Parmi ces espèces *méditerranéennes*, on distingue plusieurs groupes suivant leur aire de dispersion, centrée sur l'est ou l'ouest du bassin méditerranéen, recouvrant soit sa moitié orientale ou sa totalité, soit seulement ses régions occidentales. Le premier de ces groupes, existant dans les latitudes moyennes de l'Asie occidentale, en Asie méditerranéenne ou « antérieure », est formée des espèces appelées *méditerranéo-asiatiques*. En Europe leur distribution peut être limitée aux régions méditerranéennes et peut s'étendre à l'ouest jusqu'à l'Atlantique, ou s'arrêter dans les Balkans, l'Italie ou la France. Celles répandues dans une grande partie de l'Europe ou dans sa totalité avec la même extension en Asie, ont probablement la même origine et sont donc considérées comme des *méditerranéo-asiatiques eurybiontes* nommées ainsi en raison de leur faculté d'adaptation à des conditions climatiques différentes. Parmi les méditerranéo-asiatiques existent un groupe d'espèces *steppiennes*, et un autre d'espèces *montigènes*, localisées en altitude moyenne ou élevée.

Une seconde catégorie méditerranéenne est constituée d'espèces dont la dispersion s'arrête à l'est dans le bassin méditerranéen, sans atteindre le Proche-Orient ou les latitudes moyennes de l'Asie occidentale. Centrée sur l'ouest de la Méditerranée, leur répartition inclut le plus souvent l'ouest de l'Afrique du Nord (le Maghreb) et la péninsule ibérique, ou seulement celle-ci, elle peut s'étendre sur les côtes atlantiques de l'Europe plus ou moins loin vers le nord, ainsi que sur les côtes de la Méditerranée plus ou moins loin vers l'est, ou même sur une partie plus ou moins grande de l'Europe occidentale. Tous ces Lépidoptères sont appelés *atlanto-méditerranéens* puisqu'ils habitent essentiellement les terres situées entre l'Atlantique et la Méditerranée.

Un autre groupe méditerranéen est localisé dans l'ouest du bassin, mais il est absent à la fois du nord-ouest de l'Afrique et de la péninsule ibérique, ainsi que des régions situées en Asie et dans l'est de la Méditerranée. Leur distribution se limite ainsi soit aux îles tyrrhéniennes seulement, soit à celles-ci avec le sud de l'Italie et le sud-est de la France (espèces *tyrrhéniennes*) ou déborde l'Adriatique pour s'étendre en Dalmatie ou sur une partie des Balkans (espèces *transadriatiques*) ou est

restreinte à l'un de ces pays. Certains auteurs les rattachent aux atlanto-méditerranéens, en raison de leur origine très probablement commune.

Enfin quelques Lépidoptères sont cosmopolites, ou largement répandus dans les régions tropicales ou subtropicales d'Afrique et d'Asie, ainsi que tout autour de la Méditerranée; une proportion importante de ces derniers sont des espèces migratrices.

Le tableau ci-après montre la composition biogéographique du peuplement en Lépidoptères des Pyrénées-Orientales, Geometridae exceptés, car leur aire de dispersion n'est pas toujours bien déterminée. Par simplification, nous avons réuni aux eurasiatiques les éléments holarctiques, européens et alpins, tous les méditerranéo-asiatiques des divers groupes, et les quelques espèces tyrrhéniennes aux atlanto-méditerranéennes.

	Nombre d'espèces	% sur l'ensemble du peuplement
Eurasiatiques et holarctiques (+ européens et alpins)	454	54,9
Méditerranéo-asiatiques	226	27,3
Atlanto-méditerranéens	122	14,8
Cosmopolites et subtropicaux	25	3
Total ( <i>Geometridae</i> exceptés)	827	100

Comme presque partout dans la zone paléarctique, les éléments eurasiatiques, holarctiques, européens et alpins constituent le groupe le plus nombreux; ils dépassent de peu la moitié du peuplement. Une statistique plus précise peut être dressée pour la famille des Noctuidae, plus particulièrement étudiée par l'un de nous (C.D.). Le tableau suivant montre comment se répartissent selon ces groupes faunistiques les Noctuides des P.-O. et, pour comparaison, tous ceux connus en France continentale et en Haute-Provence, avec les pourcentages correspondants :

L'ensemble des eurasiatiques et holarctiques représente 48,9% de la faune des Noctuidae des P.-O., et tous les éléments méditerranéens 46,4 (51,1 réunis aux subtropicaux). Ces résultats sont traduits graphiquement (Fig. 1).

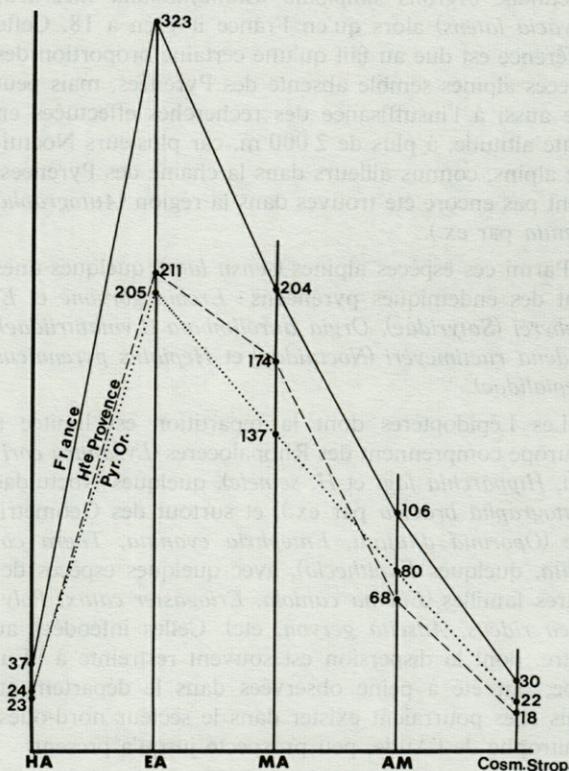


Fig. 1. - Répartition des espèces de *Noctuidae* de France, des Pyrénées-Orientales et de Haute-Provence suivant leur catégorie biogéographique. Ha = holarctiques; EA = eurasiatiques (y compris européens et alpins); MA = Méditerranéo-asiatiques; AM = atlanto-méditerranéens; Cosm. Strop. = cosmopolites et subtropicaux.

Distribution of species of *Noctuidae* of France, of Pyrénées-Orientales and of the Haute-Provence, according to their biogeographic category.

#### NOCTUIDAE

	des Pyrénées-Orientales	de Haute-Provence	de France (Corse exceptée)
Holarctiques	24 ( 5,1)	23 ( 4,7)	37 ( 5,3)
Eurasiatiques (+ européens et alpins)	205 (43,8)	211 (42,7)	323 (46,1)
Méditer. asiatiques	137 (29,3)	173 (35,2)	204 (29,2)
Atlanto-méditerranéens	80 (17,1)	68 (13,8)	106 (15,1)
Cosmopolites et subtropicaux	22 ( 4,7)	18 ( 3,6)	30 ( 4,3)
Total des <i>Noctuidae</i>	468	494	700

Les espèces strictement alpines, localisées en haute altitude (sommets du Canigou, Carlit, etc) sont assez peu nombreuses dans les P.-O., elles comprennent des Rhopalocères (*Erebia* principalement, des Geometridae, un Lasiocampidae (*Malacosoma alpicola*), et seulement 3 Noctuidae (*Agrotis simplonia*, *Standfussiana lucerneae*, *Rhyacia latens*) alors qu'en France il y en a 18. Cette différence est due au fait qu'une certaine proportion des espèces alpines semble absente des Pyrénées, mais peut être aussi à l'insuffisance des recherches effectuées en haute altitude, à plus de 2 000 m, car plusieurs Noctuidae alpins, connus ailleurs dans la chaîne des Pyrénées, n'ont pas encore été trouvés dans la région (*Autographa aemula* par ex.).

Parmi ces espèces alpines (*sensu lato*), quelques-unes sont des endémiques pyrénéens : *Erebia gorgone* et *E. lefebvrei* (Satyridae), *Orgia aurolimbata* (Lymantriidae), *Hadena ruetimeyeri* (Noctuidae) et *Hepialus pyrenaicus* (Hepialidae).

Les Lépidoptères dont la répartition est limitée à l'Europe comprennent des Rhopalocères (*Lysandra coridon*, *Hipparchia fagi* et *H. semele*), quelques Noctuidae (*Autographa bractea* par ex.), et surtout des Geometridae (*Oporinia dilutata*, *Entephria cyanata*, *Thera cognata*, quelques *Eupithecia*), avec quelques espèces des autres familles (*Eilema caniola*, *Eriogaster catax*, *Polyplaca ridens*, *Adscita geryon*, etc). Celles inféodées au Hêtre, dont la dispersion est souvent restreinte à l'Europe, ont été à peine observées dans le département, mais elles pourraient exister dans le secteur nord-ouest limitrophe de l'Aude, peu prospecté jusqu'à présent.

Les Lépidoptères dont la distribution est réduite aux régions centrales de la Méditerranée (surtout France du Sud-est et Italie) sont très peu nombreux : *Zygaena romeo*, *Erebia neoridas*, *Satyrus ferula* (bryce), qui est transadriatique.

Après les éléments eurasiatiques, les méditerranéo-asiatiques sont les plus nombreux, ils constituent un peu moins du tiers de l'ensemble de la faune (30% chez les Noctuidae). Sans compter les eurybiontes, plus largement répandus en Europe, ils ne forment, réunis aux atlanto-méditerranéens et aux espèces du groupe précédent, qu'à peine 30% du peuplement en lépidoptères, soit bien moins qu'en Haute-Provence (40%).

Ces méditerranéo-asiatiques comprennent des espèces inféodées à des végétaux des régions steppiques (graminées xéromorphes, Astragales, Composées [dont les Armoises], Ombellifères, etc) comme *Ochropleura forcipula*, *Mythimna alopecuri syriaca*, *Episema glaucina*, *Metachrostis dardouini*. Il s'y mêle d'autres espèces montigènes, dont les plantes nourricières appartiennent à la végétation sarmatique, transition entre celles des steppes et des forêts de feuillus médio-européens. Ce sont des Noctuidae (*Rhyacia helvetina*, *Melicleptria cardui* par ex.) et quelques Geometridae (*Cyclophora lennigiaria*). Un groupe plus méditerranéen vit sur des plantes caractéristiques des phytocénoses méditerranéennes : le plus grand nombre vit sur des Composées (tel *Haemerosia renalis*) et surtout sur les Chênes (*Catocala*

*conjuncta*, *C. conversa*, *C. nymphagoga*, *Nycteola columbana* par ex.).

Les atlanto-méditerranéens, bien qu'ils ne constituent que 15 à 17% du peuplement (17% des Noctuidae), sont bien plus nombreux que partout ailleurs en France (sauf peut-être dans les Pyr.-Atl.), car la répartition d'une assez grande proportion d'entre eux ne dépasse guère les limites du département.

Ceci est le cas, par exemple, d'*Euphydryas desfontainii* (Nymphalidae), *Dipluriella loti* (Lasiocampidae), *Blepharita spinosa*, *Thalpophila vitalba*, *Pseudenargia ulicis*, *Photodes dulcis* (Noctuidae), *Ocnogyna hemigena* (Arctiidae) et d'un certain nombre de Geometridae (*Adalbertia castiliaria*, *Euchloris plusiaria*, *Hospitalia flavolineata*, *Idea incisaria* entre autres). Ils comprennent des éléments *lusitaniens* de dispersion plus atlantique, d'autres méditerranéens occidentaux, répandus en Afrique du Nord, dans la péninsule ibérique et le sud de la France, inféodés surtout aux Genêts (*Aporophyla haasi*, *Nychiodes andalusaria*, *Selidosema taeniolaria*, *Onychora agaritharia*, *Phasiane peribolata*, plusieurs *Eupithecia*, *Compsoptera opacaria*) ou aux Bruyères, *Erica* ou *Calluna* (*Xestia agathina*, les *Lycophotia*, *Agrochola haematidea*, *Selidosema taeniolaria*, etc) ou à plusieurs Genévriers et à leurs Lichens (*Pachypasa lineosa*, *Lithophane leautieri*, *Ecleora solieraria*, *Hemerophila nycthemeraria*, plusieurs *Eupithecia*). Ils comportent aussi d'autres espèces vivant sur le Buis (*Conistra daubei*, sur *Dorycnium suffruticosum* (*Zygaena lavandulae*, *Z. occitanica*), sur le Thym (*Celama thymula*, *Calamodes occitanaria*, *Lithina convergata*, *Polymixis argillaceago*) ou sur des Lichens des Chênes (*Cryphia*, *Mannia*, *Apaidia mesogona*), divers Lichens (*Parascotia nissenii*) ou encore sur des Graminées (Satyrinae).

La comparaison des peuplements en Noctuidae de la Haute-Provence et des P.-O. montre que les Noctuelles méditerranéo-asiatiques forment un contingent bien plus important en Haute-Provence (35,2% au lieu de 29,3%) et qu'inversement les atlanto-méditerranéennes sont nettement plus nombreuses dans les P.-O. (17,1% contre 13,8%).

Les pourcentages, dans chacune des catégories biogéographiques, des Noctuidae connus dans ces deux régions par rapport à ceux de toute la France (sans la Corse), sont portés dans le tableau suivant :

	Pyrénées-Orientales	Haute-Provence
Holarctiques	64,8 %	62,2 %
Eurasiatiques (avec européens et alpins)	63,5	65,5
Méditerranéo-asiatiques	67,1	84,9
Atlanto-méditerranéens	75,5	64,1
Cosmopolites et subtropicaux	73,3	60,0

Ces différences sont dues à la répartition d'un certain nombre de Noctuidae atlanto-méditerranéens limitée en France aux P.-O. seulement (espèces déjà citées), ou

n'atteignant vers le nord-ouest que le Languedoc (*Agrochola blidaensis*), ou s'étendant plus au nord sans dépasser à l'est la vallée du Rhône (*Aporophyla haasi*). Une proportion assez grande des Noctuides méditerranéo-asiatiques, inversement, a une dispersion s'arrêtant à l'ouest en Haute-Provence (*Chersotis multangula*) ou bien au niveau de la vallée du Rhône, ou apparemment dans l'Hérault (*Blepharita solieri*, *Abrostola agnorista*). Mais le peuplement en Noctuidae de ces régions intermédiaires du Languedoc et du sud-ouest n'a été que très peu étudié jusqu'à maintenant...

Les dernières recherches effectuées dans les garrigues du domaine de la chênaie verte, à faible altitude, ont révélé l'existence de quelques espèces atlanto-méditerranéennes inconnues auparavant dans les P.-O., et même en France : *Trichiura castiliana*, *Hoyosia codeti*, ainsi que *Photodes dulcis* près des cours d'eau. Il semble bien que la poursuite de prospections dans de telles localités puisse encore enrichir la liste des espèces, notamment en éléments ibériques signalés de l'autre côté des Pyrénées, non loin de la frontière.

La diversité des climats et des biotopes existant dans le département, depuis le littoral et les zones les plus chaudes (comme les côtières des Corbières) jusqu'aux sommets pyrénéens de haute altitude (Canigou, Carlit), permet le développement d'une faune très riche et très variée qui, comme le montre cette étude, est sans doute encore assez imparfaitement connue.

Nous exprimons nos bien vifs remerciements à tous les entomologistes, qui par la communication de leurs notes, de leurs observations ou de leur matériel, ont bien voulu participer à l'élaboration de ce travail : M<sup>me</sup> A. Charnay (Montvicq, Allier), MM. J. Baraud (Bordeaux), F. Bolland (Liège), J. Bourgogne (Paris), D. Dumon (Champagne-en-Valromey, Ain), L. Faillie (La Flèche), C. Herbulot (Paris), † Y. de Lajonquière (Pont-de-la-Maye, Gironde), G. Lutran (Perpignan, P.-O.), F. Moulignier (Apt, Vaucluse), D<sup>r</sup> Ch. Tavoillot (Moselle), M.H. de Toulgoet (Paris), et M.B. Goater (Bushey, Angleterre).

#### ADDENDUM

La première partie de ce travail (*Vie et Milieu*, 1981, 31 (2) : 183-191) a énuméré tous les « Macrolépidoptères » trouvés dans les Pyrénées-Orientales depuis 1961. Les délais de publication ont permis la découverte de 14 autres espèces nouvelles pour le département. Un addendum devient donc nécessaire pour les signaler et pour mettre à jour la liste des Lépidoptères des P.-O., qui comprend à présent, pour les familles étudiées, 1218 espèces.

Nouvelles abréviations utilisées : G.L. : G. Lutran (Perpignan); B. G. : B. Goater (Bushey, Angleterre).

#### GEOMETRIDAE

*Alsophila aescularia* Denis et Schiffermüller  
Majeure partie de l'Europe. - St.-Marsal (B.G.). - II-IV. - Chenille sur divers feuillus.

#### *Oporinia christyi* Prout

Europe centrale, septentrionale et occidentale. - Caudiès-de-Fenouillèdes (R.M.), Betllans (G.L.). - X-XI. - Chenille surtout sur *Fagus*.

#### *Chloroclysta siterata* Hufnagel

Majeure partie de l'Europe et Asie mineure. - St.-Paul-de-Fenouillet (C.D.). - IX-VI. - Chenille sur divers feuillus.

#### *Scotopteryx alfacaria* Staudinger

Atlanto-méditerranéen (Maroc-Espagne). - Corsavy (P. Réal : *Alexanor*, 1982, 12 (5) : 209-211). - VII-VIII.

Ce Géométride a été signalé nouveau pour la France par P. Réal (*ibid.*) d'après ses captures d'un couple à Corsavy en août 1963. Ces ex. appartiennent, comme ceux de l'Aragon, à la sous-espèce *albarracina* Zerny.

#### *Anticlea badiata* Denis et Schiffermüller

Eurasiatique probablement. - St.-Marsal (B.G.). - II-IV. - Chenille sur *Rosa*, *Crataegus*.

#### *Eupithecia indigata* Hübner

Europe et Asie occidentale. - Perpignan (B.G.). - IV-VI. - Chenille sur divers Conifères.

#### *Agriopis marginaria* Fabricius

Europe et Asie occidentale. - St.-Marsal (B.G.). - II-IV. - Chenille surtout sur *Quercus* ou *fagus*.

#### NOTODONTIDAE

#### *Ochrostigma melagona* Borkhausen

Europe, sauf les régions méditerranéennes et la Fenscandie. - Forêt de Boucheville (G.L.). - V-VII. - Chenille sur *Quercus*, *Fagus*, *Betula*.

#### *Ptilophora plumigera* Denis et Schiffermüller

Majeure partie de l'Europe (sauf la plus nordique). - Rabouillet, col de l'Ouillat (G.L.). - XI-XII. - Chenille sur divers feuillus.

#### NOCTUIDAE

#### *Orthosia populeti* Fabricius

Eurasiatique. - Velmanya (G.L.). - III-IV. - Chenille sur *Populus*.

#### *Orthosia munda* Denis et Schiffermüller

Eurasiatique. - Velmanya (G.L.). - III-IV. - Chenille sur divers feuillus (*Quercus*, *Fagus*, *Salix*, *Populus*, etc).

#### *Blepharita satura* Denis et Schiffermüller

Eurasiatique. - Coustouges, Betllans (G.L.). - IX-X - Chenille polyphage, sur plantes diverses (*Lonicera*, *Rubus*, etc).

#### *Agrochola haematidea* Duponchel

Atlanto-méditerranéen. - Col de la Bataille près Montner (C. D.), Caudiès-de-Fenouillèdes (R.M.). - IX-XI. - Chenille sur divers *Erica*.

*Cryphia vandalusia* Duponchel

Atlanto-Méditerranéen (Espagne, sud-est de la France). — Perpignan (G.L.). — VII-IX.

Ce Noctuidé, signalé assez récemment nouveau pour la France (C. Dufay, 1978), peut facilement être confondu avec *C. ravula* Hübner. Mais les citations de celui-ci dans la faune de 1961 (p. 75) se rapportent bien à cette espèce, assez répandue en France.

A ces 14 espèces pourrait être ajouté le Lycène *Pseudophilotes panoptes* Hübner, puisque L. G. Higgins, tout récemment (*Entomologist's Gazette*, 1982, 33 : 1-4), a séparé spécifiquement *panoptes* de *P. baton* Bergsträsser, en opposant les formes des localités chaudes du Roussillon, rapportées à *panoptes*, à celles de Sournia et de Betllans (R.M.), considérées comme *P. baton*. L'existence de spécimens intermédiaires (nommés *praepanoptes* par Verity) et le fait que la cohabitation n'est pas démontrée, ne semblent pas justifier une telle distinction spécifique établie sur les seuls critères morphologiques (R.M.).

#### ESPÈCES CITÉES EN 1961, DONT LA PRÉSENCE EST CONFIRMÉE

##### GEOMETRIDAE

*Scotoperix moeniata* Scopoli.

En 1961, *S. moeniata* (sous le nom d'*Ortholitha moeniata*, p. 116) a été signalé, d'après la bibliographie, de plusieurs localités situées autour du Canigou, avec la remarque suivante : « ces citations de *moeniata* des P.O. se rapportent peut-être en réalité à *diniensis* Neub. ». Nous avons pu vérifier l'existence des deux espèces dans le département. *S. moeniata* y a été pris par l'un de nous : Col de Fins (R.M.).

##### LASIOCAMPIDAE

*Trichiura crataegi* Linné

Des captures récentes confirment l'existence dans les P.O. de cette espèce : Betllans, St-Paul-de-Fenouillet (G.L.). Les deux *Trichiura*, *T. Crataegi* et *T. castiliana* Spuler, se trouvent donc dans le département, mais dans des biotopes différents, ainsi que nous l'avons signalé à propos de ce dernier.

##### SPHINGIDAE

*Daphnis nerii* Linné.

Un ex. a été pris à Canet-plage pendant l'été 1982 (Communication orale du regretté G. Bassouls). — En 1961 ce Sphinx a été cité seulement comme pouvant être trouvé à l'occasion de migrations.

##### LYCAENIDAE

*Everes argiades* Pallas

Bien que répertorié en 1961 (p. 15), d'après une référence de R. Verity : « Plusieurs vallées de tous les départements des Pyrénées, sans doute assez commun, le long des cours d'eau », ce Lycène n'avait donné lieu à aucune citation précise. Sa présence dans les Pyrénées-Orientales est confirmée par une capture du 9-IV-1981 à Can Parterre, sur les rives du Tech (C.D.).

##### BIBLIOGRAPHIE

- ADGE, M., 1980. Nouvelles données sur la répartition d'*Araschnia levana* L. dans le Midi de la France (Lep. Nymphalidae). *Alexanor*, 11 (5) : 224-231.
- BARAUD, J., 1961. *Pieris ergane* Geyer dans les Pyrénées-Orientales. *Alexanor*, 2 (1) : 7-8.
- BARAUD, J., 1963. Additions au Catalogue des Macrolépidoptères des Pyrénées-Orientales. *Bull. mens. Soc. Linn. Lyon*, 32<sup>e</sup> année, 4 : 106-107.
- BOLLAND, F., 1976. Captures intéressantes des Pyrénées-Orientales et de la région limitrophe de la Catalogne espagnole. (*Lasiacampidae*, *Notodontidae*, *Noctuidae*, *Arctiidae*, *Geometridae*). *Linneana Belgica*, 6 (9) : 215-220.
- BOURGOGNE, J., 1962. Sur la présence de *Melanargia russiae* Esp. dans les Pyrénées françaises (*Nymphalidae Satyrinae*). *Alexanor*, 2 (7) : 276.
- BOURSIN, Ch., 1963. Une espèce de *Noctua* L. (*Triphaena* O.), européenne et française, méconnue depuis 173 ans, *Noctua interposita* Huebner, 1789, nec 1790 (Lep. *Noctuidae*) (note préliminaire). *Bull. mens. Soc. Linn. Lyon*, 32<sup>e</sup> année, 3 : 72-79.
- BOURSIN Ch., 1970. Neue Funde von interessanten Noctuiden-Arten in Europa. *Nachrichtenblatt des Bayerischen Entomologen*, 18<sup>e</sup> Jhgg., 4-6 : 78-82.
- BRETHERTON, R.F., R.E. ELLISON et W.L.B. MANLEY, 1952. Lepidoptera in the Eastern Pyrénées and the Forêt de Rambouillet. *The Entomologist*, 42 : 197-204 et 222-229.
- DAJOZ, R., 1961. Notes sur la faune entomologique de la forêt de La Massane (Pyrénées-Orientales). V. Premiers résultats obtenus à l'aide d'un piège lumineux à ultra-violet. *Bull. mens. Soc. Linn. Lyon*, 30<sup>e</sup> année, 6 : 147-149.
- DUFAY, Cl., 1961. Faune terrestre et d'eau douce des Pyrénées-Orientales. Fasc. 6. Lépidoptères. I. Macrolépidoptères. *Vie Milieu*, Supplément 12 (1) : 154 p.
- DUFAY, Cl., 1965-1966. Contribution à la connaissance du peuplement en Lépidoptères de la Haute-Provence. *Bull. mens. soc. Linn. Lyon*, 34<sup>e</sup> année, 145-160, 197-212, 361-376, et 35<sup>e</sup> année, 17-32, 65-80, 169-184, 329-344, 377-392, 425-440 et 473-488.
- DUFAY, Cl., 1970. *Amphipyra berbera* Rungs, espèce jumelle d'*Amphipyra pyramidea* L. (*Noctuidae Amphipyrinae*). *Alexanor*, 6 (7) : 305-314.
- DUFAY, Cl., 1971. *Trichiura castiliana* Spuler, *bona species*, espèce nouvelle pour la faune française (Lep. *Lasiocampidae*). *Alexanor*, 7 (1) : 9-15.
- DUFAY, Cl., 1971. Sur la géonémie de quelques *Noctuidae* et d'un *Lycaenidae*. *Alexanor*, 7 (4) : 180-185.
- DUFAY, Cl., 1972. Sur la géonémie de divers Lépidoptères rares ou nouveaux pour certaines régions (*Pyalidae*, *Geometridae*, *Notodontidae*). *Alexanor*, 7 (5) : 219-223.

- DUFAY, Cl., 1973. Description d'un nouveau *Chersotis* B. atlanto-méditerranéen (Lép. *Noctuidae Noctuinae*). *Entomops*, Nice, **30** : 177-184.
- DUFAY, Cl., 1974. *Nychiodes hispanica* Wehrli, *bona species*, en France (Lép. *Geometridae Ennominae*). *Entomops*, Nice, **33** : 17-24.
- DUFAY, Cl., 1975. *Blepharita spinosa* Chrétien, espèce nouvelle en France dans les Pyrénées-Orientales et en Corse (Lép. *Noctuidae Cucullinae*). *Entomops*, Nice, **36** : 110-115.
- DUFAY, Cl., 1977. Contribution à la connaissance du peuplement en Lépidoptères de la Haute-Provence. Premier supplément. *Bull. mens. Soc. Linn. Lyon*, **46<sup>e</sup> année**, **5** : 131-142.
- DUFAY, Cl., 1978. *Cryphia vandalusia* (Duponchel) espèce française méconnue (Lép. *Noctuidae Acronictinae*). *Entomops*, Nice, **45** : 149-158.
- DUFAY, Cl., 1978. *Hoyosia codeti* (Oberthür) espèce nouvelle pour la faune française (Lép. *Limacodidae*). *Alexanor*, **10** (6) : 282-285.
- DUFAY, Cl., 1979. *Photodes dulcis* (Oberthür), espèce nouvelle pour la faune française (Lépidoptères, *Noctuidae Amphipyriinae*). *Alexanor*, **11** (2) : 82-84.
- DUFAY, Cl., 1980. Découverte de deux *Noctuidae* nouveaux pour la faune française continentale (Lép., *Noctuidae Acronictinae* et *Acontiinae*). *Alexanor*, **11** (5) : 235-238.
- DUFAY, Cl., 1981. *Idaea incisaria* (Staudinger), espèce nouvelle pour la France (Lépidoptères, *Geometridae Sterrhinae*). *Alexanor*, **12** (1) : 19-21.
- FAILLIE, L., 1971. Captures intéressantes à Coustouges (Pyr.-Or.) (*Lycaenidae*, *Zygaenidae*). *Alexanor*, **7** (2) : 88.
- HERBULOT, C., 1963. Mise à jour de la liste des *Geometridae* de France. *Alexanor*, 1962-1963, **2** : 117-124 et 147-154, **3** : 17-24 et 85-93.
- HERBULOT, C., 1966. Note sur quelques *Geometridae* des Monts de Vaucluse. *Lambillionea, Bruxelles*, **65** (5-6) : 35-41.
- HERBULOT, C., 1980. Un nouvel *Idaea* franco-ibérique (Lép. *Geometridae Sterrhinae*). *Alexanor*, **11** (4) : 177-178 (1979).
- LAEVER, E. de., 1958. Quinze jours de chasse en Andorre. *Lambillionea, Bruxelles*, **58** (11-12) : 99-107.
- LAFITTE, M., 1962. *Melanargia russiae* Esper (*japygia* Cyrillo) dans les Pyrénées-Orientales (*Nymph. Satyrinae*). *Alexanor*, **2** (5) : 145-146.
- LAFITTE, M., 1964. Observations et notes de chasses (*Hesperiidae*, *Papilionidae*, *Nymphalidae*). *Alexanor*, **3** (5) : 194.
- LAJONQUIÈRE, Y. de, 1965. Présence en France d'un élément du complexe de l'*Euphydryas desfontainii* Godart et description de deux sous-espèces nouvelles. *Bull. mens. Soc. Linn. Lyon*, **34<sup>e</sup> année**, **2** : 44-47.
- LAJONQUIÈRE, E. de, 1970. Captures intéressantes. *Alexanor*, **6** (5) : 199-201.
- LALANNE-CASSOU, B. et C., 1972. Notes de chasse. *Alexanor*, **7** (5) : 240.
- LARTIGUE, D., 1971. *Pieris ergane gallia* dans l'Aude (*Pieridae*). *Alexanor*, **7** (4) : 188.
- LÉVESQUE, R., 1970. Climatologie et éclosions en 1969. *Alexanor*, **6** (7) : 301-304.
- MASÓ I PLANAS, A., et J.J. PEREZ DE GREGORIO, 1980. — *Phylodesma kermesifolia*, *Lasiocampidae* nouveau pour la faune française. *Alexanor*, **11** (8) : 363-365 (1981).
- MAZEL, R., 1971. Contribution à l'étude biogéographique de *Cupido sebrus* Hübner (*Lepidoptera Lycaenidae*). *Alexanor*, **7** (1) : 46-48.
- MAZEL, R., 1974. Captures intéressantes (*Zygaenidae*, *Lycaenidae*). *Alexanor*, **8** (7) : 317-319.
- MAZEL, R., 1975. Observations sur les rapports entre *Zygaena minos* Schiff. et *Z. romeo* Dup. dans les Pyrénées-Orientales. *Alexanor*, **9** (3) : 131-134.
- MAZEL, R., 1978. Données nouvelles sur la présence en France de *Hoyosia codeti* (Oberthür). (Lép. *Limacodidae*). *Entomops*, Nice, **47**, 252-254.
- MINET J., 1979. Découverte d'*Hoyosia codeti* (Oberthür) dans le département de l'Hérault (Lép. *Limacodidae*). *Alexanor*, **11**, (1) : 37-38.
- RONDOU, J.-P., 1932-1935. Catalogue des Lépidoptères des Pyrénées. *Ann. Soc. ent. Fr.*, **101** (1932), **3**, 165-244. **102** (1933), **3**, 237-316, **103** (1934), **3-4**, 257-320, **104** (1935) (3-4), 189-258.
- TAVOILLOT, Ch., 1967. Présence de *Carcharodus lavatherae* Esper dans les Pyrénées-Orientales (*Hesperiidae*). *Alexanor*, **5** (3) : 97-98.
- TAVOILLOT, Ch., 1968. Deux nouvelles espèces pour les Pyrénées-Orientales : *Cupido sebrus* et *Strymonidia w-album* (*Lycaenidae*). *Alexanor*, **5** (6) : 254-259.
- VAN NUVEL, J. et L., 1972. *Trichiura castiliana* en Ardèche (Lép. *Lasiocampidae*). *Alexanor*, **7** (5) : 237.
- WILLIEN, P., 1967. Note à propos de la répartition de *Melanargia russiae* dans les Pyrénées (*Nymphalidae*). *Alexanor*, **5** (2) 72.

Accepté le 18 avril 1980



## NOTE ON THE OCCURRENCE OF *PHORONIS AUSTRALIS* HASWELL, 1882 IN THE EASTERN MEDITERRANEAN

Heike STANJEK and J. Wolfgang WÄGELE

Universität Oldenburg  
Postfach 2503, D-2900 Oldenburg F.R.G.

PHORONIDAE  
*PHORONIS AUSTRALIS*  
*CERIANTHUS MEMBRANACEUS*  
MÉDITERRANÉE ORIENTALE

RÉSUMÉ. — *Phoronis australis* Haswell, 1882, Phoronidien vivant en association avec des Cérianthes, est signalée pour la première fois en Méditerranée orientale (Chalkidike, Grèce), à une profondeur de 30-55 m. Cette espèce, presque cosmopolite, habite des mers chaudes, mais, en Méditerranée, n'avait été signalée que d'Espagne (Almería).

PHORONIDAE  
*PHORONIS AUSTRALIS*  
*CERIANTHUS MEMBRANACEUS*  
EASTERN MEDITERRANEAN

ABSTRACT. — *Phoronis australis* Haswell, 1882, a phoronid dwelling in the tube-walls of *Ceriantharia*, was discovered in the Eastern Mediterranean in depths down to 55 m. The presumably cosmopolitan species prefers warmer seas, but in the mediterranean until now was only known from Spain (Almeria).

### INTRODUCTION

*Phoronis australis* Haswell, 1882 was seen on *Cerianthus membranaceus* (Spallanzani) in 1976 during underwater observations of the coasts of the greek peninsula Chalkidike. During a second visit of the same locality in the year 1980, the phoronids were encountered again; however it was impossible to establish if there still were the same individuals of *Ceriantharia* as in 1976.

### DESCRIPTION OF THE LOCALITY

Northern Aegean Sea, Greece, Chalkidike, between Sithonia and Athos. *P. australis* was found on adult specimen of *Cerianthus membranaceus* (Spall.) (diameter about 15 cm) of the following colour patterns: Brown inner tentacles and white peripheral tentacles; white inner tentacles and basally brown peripheral tentacles with light and dark rings. They lived on sandy bottom near meadows of *Posidonia oceanica* (depth 35 m) and the base of steep slopes in gravel and sand (depth 30 and 55 m) always in calm water. The number of phoronids per polyp was about 5 to 20.

The specimens of *P. australis* from the Eastern Mediterranean have lophophore spirals with 3 to 3.5 coils on each side, the uniform colour being always pink-transparent (known spectrum of colours: blackish, purple, brownish, pink-transparent) (Emig, 1977).

### DISCUSSION

*Phoronis australis* lives as a suspension feeder and until now has only been found associated with species of *Cerianthus*. Single localities of this phoronid are known from the indopacific (Japan, China, East Australia, India, Red Sea, Madagascar, Mozambique) and the Atlantic Sea (Senegal, Georgia), as well as from southern Spain (Almeria) (Emig, 1979). The hitherto known vertical distribution extends down to 30 m. In spite of the now necessary extension to a depth of 55 m, *P. australis* belongs to organisms limited to the photic zone of the littoral (deepest record of phoronids: *P. muelleri* in 208 m; Emig, 1979). The distribution of *P. australis* naturally is limited by that of *Cerianthus*, which predominantly lives in depths of 1 to 35 m and avoids turbulent water (Abel, 1959).

The species of *Cerianthus*, with which *P. australis* is associated, rarely have been identified (*Cerianthus*

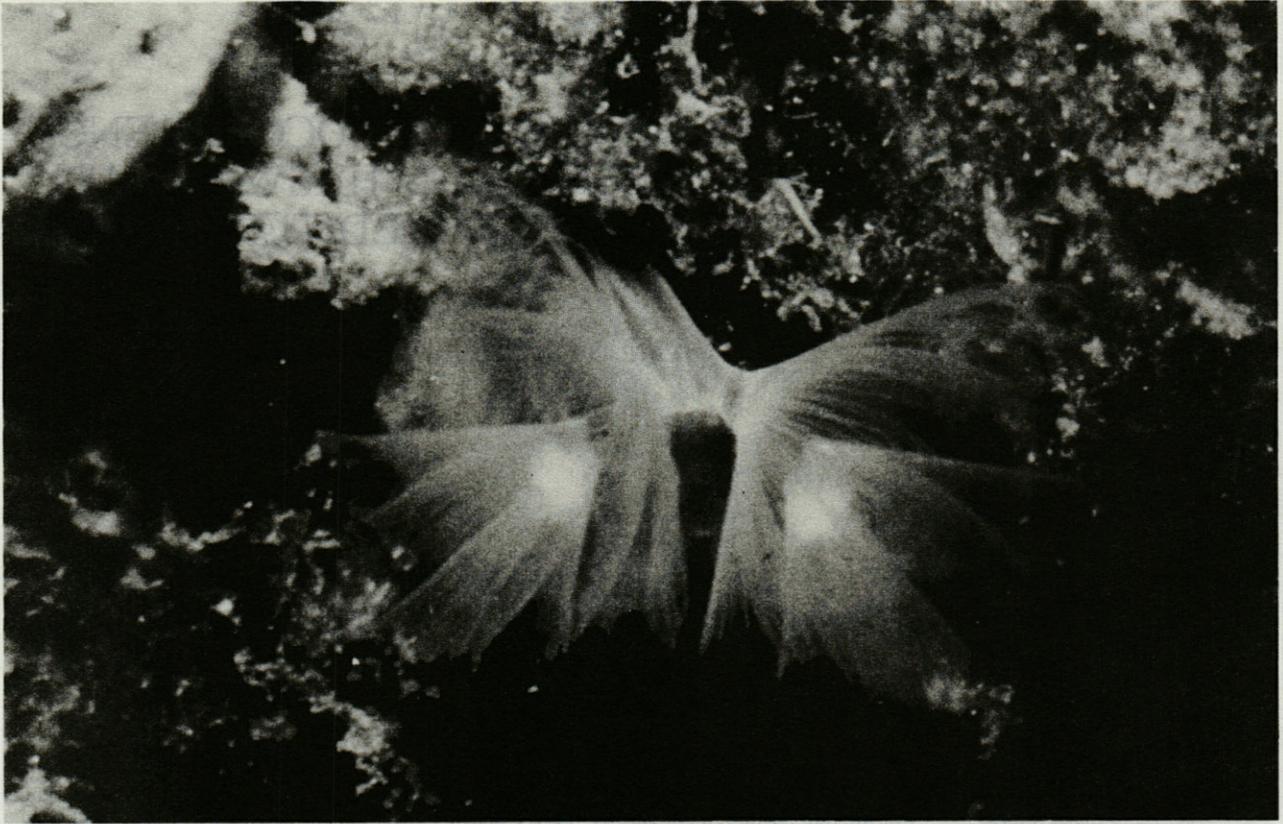


Fig. 1. - Close-up underwater photograph of *Phoronis australis* Haswell on *Cerianthus membranaceus* (Spall).  
 Photo sous-marine prise de près de *Phoronis australis* Haswell sur *Cerianthus membranaceus* (Spall).

*maua*: Emig *et al.*, 1972). But there is no doubt that *P. australis* is not limited to only one distinct species of *Cerianthus*, because the phoronid only requires the tube-wall of the anthozoan as a substratum. Emig, *et al.*, (1972) describe the relationship as an inquilinism, the cerianthid having no advantages. On the contrary it can even be assumed that a dense population of phoronids (up to 100 per polyp) will damage the tube-wall. But it must also be remembered that cerianthids are able to rebuild their tubes. *Phoronis* enjoys the advantage of the protection of the nematocysts and of the attentiveness of the polyp, which withdraws when disturbed, warning the phoronids.

## REFERENCES

- ABEL, E.F., 1959. Zur Kenntnis der marinen Höhlenfauna unter besonderer Berücksichtigung der Anthozoen. *Publ. Staz. Zool. Napoli* (Suppl.), **30**: 1-94.
- ÉMIG, C.C., C. HERBERTS & B.A. THOMASSIN, 1972. Sur l'association de *Phoronis australis* (*Phoronida*) avec *Cerianthus maua* (*Ceriantharia*) dans les zones récifales de Madagascar. *Mar. Biol.*, **15**: 304-315.
- ÉMIG, C.C., 1977. Notes sur la localisation, l'écologie et la taxonomie des Phoronidiens. *Téthys*, **7** (4): 357-364.
- ÉMIG, C.C., 1979. British and other Phoronids. In: D.M. KERMAK & R.S.K. BARNES (Ed.), *Synopsis of the British Fauna*, 13. Academic Press, London, New York, San Francisco

Accepté le 25 juillet 1981

The species of *Cerianthus* with which *P. australis* is associated rarely have been identified (*Cerianthus*

Northern Aegean Sea, Greece, Chalkidiki, between Sitonia and Athos. *P. australis* was found on adult specimen of *Cerianthus membranaceus* (Spall.) (diameter about 1.5 cm) of the following colour pattern: brown inner tentacles and white peripheral tentacles; white inner tentacles and heavily brown peripheral tentacles with light and dark rings. They lived on sandy bottom near meadows of *Posidonia oceanica* (depth 35 m) and the base of steep slopes in gravel and sand (depth 30 and 25 m) always in calm water. The number of phoronids per polyp was about 5 to 20.

# CAMPONOTUS UNIVERSITATIS FOREL, 1890, RETROUVÉ EN FRANCE

Xavier ESPADALER

Departament de Zoologia,  
Facultat de Ciències,  
Universitat Autònoma de Barcelona, Bellaterra, Barcelona

PARASITE SOCIAL  
FOURMI  
CAMPONOTUS UNIVERSITATIS  
NOUVEL HÔTE

RÉSUMÉ. — *Camponotus universitatis* Forel, 1890, est retrouvé en France. La distribution de cette espèce de Formicidae est indiquée. *C. universitatis* habite un nid de *C. lichtensteini*.

SOCIAL PARASITE  
ANT  
CAMPONOTUS UNIVERSITATIS  
NEW HOST

ABSTRACT. — *Camponotus universitatis* Forel, 1890 is rediscovered in France. The known localities of this species of Formicidae are indicated. *C. universitatis* lives in the nest of *C. lichtensteini*.

Pendant un bref séjour à Banyuls dans l'équipe de recherche du Professeur A. Ledoux nous avons récolté (21 mai 1981) avec l'aide du D<sup>r</sup> H. Cagniant cette intéressante espèce qui n'avait pas été retrouvée en France depuis sa description en 1890 par A. Forel. Le nid mixte — on suppose cette espèce parasite social — était sous une grosse pierre enfoncée dans le sol, dans une clairière de la forêt de chênes verts de Valmy. L'espèce hôte est *Camponotus lichtensteini* Bondroit (probablement synonyme de *C. pilicornis* Roger, 1859) et non *C. aethiops* (Latreille, 1798) signalée dans les autres localités.

Les données de la littérature font référence uniquement à sa présence; les questions soulevées par sa biologie, son écologie ou son comportement étant entièrement posées à ce jour. Pour l'instant, nous ne pouvons répondre à aucune d'entre elles mais le maintien au laboratoire d'une fraction de cette colonie avec 8 ouvrières *universitatis*, quelques 80 *lichensteini* et un abondant couvain, nous permet d'espérer quelques résultats (notamment d'obtenir des sexués) sur sa biologie « völlig unbekannt » (Kutter, 1977).

Les localités connues jusqu'à présent sont les suivantes (Fig. 1) : 1 : Montpellier (F) (Forel, 1890); 2 : Petit-Salève, près de Genève (CH) (Forel, 1904); 3 : Monte

Brè, près de Lugano (CH) (Kutter, 1936); 4 : Paola, Calabria (I) (Würmli, 1969); île Pianosa, archipel Toscan (I) (Baroni Urbani, 1971); 6 : Banyuls-sur-Mer, P.-O. (F). Sa distribution, plutôt méditerranéenne occidentale est assez étendue, et laisse supposer une fréquence plus abondante que ce qu'on a trouvé jusqu'à ce jour.

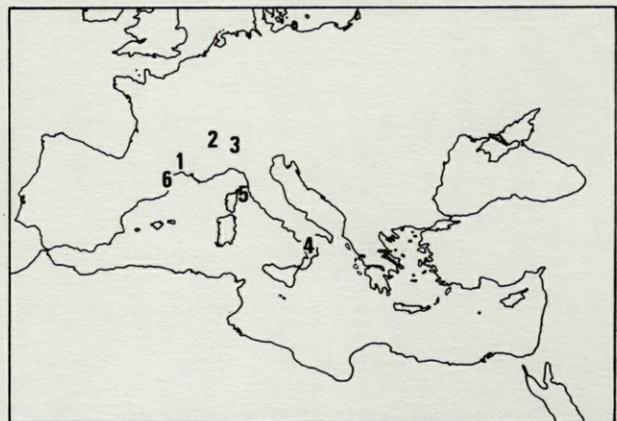


Fig. 1. — Carte de distribution de *Camponotus universitatis* Forel, 1890.

Known localities of *Camponotus universitatis* Forel, 1890.

BIBLIOGRAPHIE

BARONI URBANI, C., 1971. Studien zur Ameisenfauna Italiens. XI. *Rev. Suisse Zool.*, **78**: 1037-1067.  
 FOREL, A., 1890. Une nouvelle fourmi. *Le Naturaliste*, **12**: 217-220.

FOREL, A., 1904. Miscellanea myrmécologiques. *Rev. Suisse Zool.*, **12**: 1-52.  
 KUTTER, H., 1936. Neue Schweizerameisen. *Mitt. Schw. Ent. Ges.*, **16**: 722.  
 KUTTER, H., 1977. Hymenoptera Formicidae. *Insecta Helvetica*, **6**. 298 p. Zürich.  
 WÜRMLI, M. 1969. Due interessanti reperti mirmecologici per la fauna d'Italia. *Boll. Soc. Ent. Ital.*, **99-101**: 208.

Xavier ESPADALER  
 Département de Zoologie  
 Faculté de Sciences  
 Université Autonome de Barcelone, Bellaterra, Barcelone

RESUME - *Camponotus niger* Forel, 1890, est retrouvé en France. La distribution de cette espèce de Formicidae est indiquée. *C. niger* n'est pas un nid de *C. ligniventris*.

ABSTRACT - *Camponotus niger* Forel, 1890 is rediscovered in France. The known localities of this species of Formicidae are indicated. *C. niger* does not live in the nest of *C. ligniventris*.

SOCIAL PARASITISM  
 FORMICIDAE  
 CLIMAX OF DIVERSITY  
 LOCALITY  
 SOCIAL PARASITISM  
 ANT  
 CLIMAX OF DIVERSITY  
 NEW HOST

Bré près de Lugano (CH) (Kutter, 1936); 4: Pavia (Cabrera) (Würmli, 1969); la Fresse, archipel Toscan (Baroni Urbani, 1971); à Bayeux-sur-Mer, P.-O. (E. Saubert, 1971). Sa distribution, plutôt méditerranéenne occidentale est assez étendue, et laisse supposer une fréquence plus abondante que ce qu'on a trouvé jusqu'à ce jour.



Fig. 1 - Carte de distribution de *Camponotus niger* Forel, 1890.  
 Known localities of *Camponotus niger* Forel, 1890.

Pendant un bref séjour à Bayeux dans l'équipe de recherche du Professeur A. Lesoux nous avons récolté (21 mai 1981) avec l'aide du Dr H. Cognigni cette intéressante espèce qui n'avait pas été retrouvée en France depuis sa description en 1890 par A. Forel. Le nid-mère - on suppose cette espèce parasitise social - était sous une grosse pierre enfouie dans le sol, dans une clairière de la forêt de chênes vers de Vainy. L'espèce n'est pas *Camponotus ligniventris* Bondroit (probablement synonyme de *C. gylwanus* Roger, 1839) et non *C. niger* (Stettin, 1798) signalée dans les autres localités.

Les données de la littérature font référence uniquement à sa présence. Les questions soulevées par sa biologie, son écologie et son comportement étant antérieurement posées à ce jour. Pour l'instant nous ne pouvons répondre à aucune d'entre elles mais le maintien au laboratoire d'une fraction de cette colonie avec 8 ouvrières universitaires quelques 50 individus et un essaim immature, nous permet d'espérer quelques résultats prochainement d'origine des services de biologie « Volige unskant » (Ganter, 1977).

Les localités connues jusqu'à présent sont les suivantes (Fig. 1): Montpelier (F) (Forel, 1890); 2: Monte Sábice près de Genève (CH) (Forel, 1904); 3: Monte

## SOMMAIRE – CONTENTS

ADAM, H., cf. PAPITSCH M.	
ALOUF, N., HENRY J.P. et MAGNIEZ G. La faune souterraine rejetée par une exsurgence temporaire du Liban : <i>Proasellus bardaunii</i> n.sp. <i>The underground fauna flown out a temporary exsurgence of Lebanon : Proasellus bardaunii</i> n.sp. ....	93
AMANIEU M., GUELORGET O. et NOUGUIER-SOULÉ J. Analyse de la diversité de la macrofaune benthique d'une lagune littorale méditerranéenne. <i>An analysis of diversity in the benthic macrofauna of a mediterranean lagoon</i> .....	303
Analyses d'ouvrages – <i>Book reviews</i> .....	193
ATHIAS-BINCHE F. Ecologie des Uropodides édaphiques (Arachnides : parasitiformes) de trois écosystèmes forestiers. I. Introduction, Matériel, Biologie. <i>Ecological studies on soil uropodid unite communities (Arachnida : Parasitiformes) from deciduous forest ecosystems. I. Introduction, studied materiel, biology</i> .....	137
ATHIAS-BINCHE F. Ecologie des Uropodides édaphiques (Arachnides : Parasitiformes) de 3 écosystèmes forestiers. 2. Stations d'études, méthodes et techniques, facteurs du milieu. <i>Soil Uropodid mites ecology (Arachnida : Parasitiformes). 2. Studied plots, methods and technics, environmental factors</i> .....	221
BACHELET G. Données préliminaires sur l'organisation trophique d'un peuplement benthique marin. <i>Preliminary data on the trophic organization in marine benthic assemblage</i> .....	205
BOLETZKY von S. Morphologie de l'œuf et mode de ponte chez <i>Pteroctopus tetracirrhus</i> (Mollusca, Cephalopoda). <i>Morphology of the egg and mode spawning in Pteroctopus tetracirrhus (Mollusca, Cephalopoda)</i> .....	255
BISOL P.M., PASQUALI P. and VAROTTO V. <i>Formal genetics of two Loci, AP-1 and PGI-1 in the marine Copepod, Tisbe holothuriae</i> .....	293
BRESSAN G. et TOMINI I. Quelques observations sur la croissance des Algues rouges calcaires du genre <i>Fosliella</i> (Rhodophycophyta, Corallinaceae). <i>Some observations on the growth in the red calcareous algae : gen. Fosliella (Rodophycophyta, Corallinaceae)</i> .....	283
BRESSON J. et VILLALONGUE P. Expérimentation de transducteurs de cisaillement sur des sédiments marins prélevés en baie de Banyuls. <i>Shear wave transducers experimentation on marine sediments from Banyuls bay</i> .....	53
BRUSLÉ J. cf. HERVÉ P.	
CHARMANTIER G. et MANIER J.F. Relations écologiques entre <i>Sphaeroma serratum</i> (Fabricius, 1787) (Crustacea, Isopoda, Flabellifera) et son commensal intestinal <i>Palavascia sphaeromae</i> Tuzet et Manier 1948, ex Manier 1968 (Trichomycètes, Eccrinales, Palavasciaceae). <i>Ecological relations between Sphaeroma serratum (Fabricius, 1787) (Crustacea, Isopoda, Flabellifera) and its intestinal commensal Palavascia sphaeromae Tuzet and Manier 1948 ex Manier 1968 (Trichomycetes, Eccrinales, Palavasciaceae)</i> .....	101
CLÉMENT J.L. Autoécologie, distances phénotypiques et génétiques entre populations des Termites du complexe <i>Reticulitermes lucifugus</i> . <i>Autoecology, phenotypic and genetic distances between populations of Termites in the complex Reticulitermes lucifugus</i> .....	261
CLERGUE-GAZEAU M. cf. GASSER F.	
COPELLO M., DEVOS L. et LAFARGUE F. <i>Ciona edwardsi</i> (Roule, 1886) espèce littorale de Méditerranée distincte de <i>Ciona intestinalis</i> Linné, 1767. <i>Ciona edwardsi (Roule, 1886) littoral species of the Mediterranean sea distinct from Ciona intestinalis Linné, 1767</i> .	243
COSSON J. et THOUIN F. Étude du macrophytobenthos en baie de Seine : problèmes méthodologiques. <i>A study of the macrophytobenthos in the Seine bay : problems in methodology</i> .....	113
COTTARELLI V. and MURA G. <i>Remarks on the genus Afroloaophonte (Crustacea, Copepoda, Harpacticoida) and description of three new species</i> .....	153
CUVELIER M. cf. MEINESZ A.	
DEFAYE D. et DUSSART B. Variations de quelques activités enzymatiques au cours du développement de <i>Macrocylops albidus</i> (Crustacé, Copépode). <i>Variations in some enzymatic activities through development in Macrocylops albidus (Crustacea, Copepoda)</i> .....	41

DEVOS L. <i>cf.</i> COPELLO M.	
DIAZ COSIN D.J. et MORENO A.G. Contribution à la connaissance des Megascolecidae espagnols. <i>I. Pontodrilus litoralis</i> (Grube, 1855). <i>Contribution to the knowledge of spanish Megascolecidae. I. Pontodrilus litoralis (Grube, 1855)</i> . . . . .	
	313
DUFAY C. et MAZEL R. Les Lépidoptères des Pyrénées-Orientales. Supplément à la faune de 1961. <i>Lepidoptera of the Pyrénées-Orientales. Additions to the faunal list of 1961</i> . . . . .	
	183
DUFAY C. et MAZEL R. Les Lépidoptères des Pyrénées-Orientales. Supplément à la faune de 1961 (2 <sup>e</sup> partie). <i>Lepidoptera of the Pyrénées-Orientales. Additions to the faunal list of 1961 (Second part)</i> . . . . .	
	329
DUSSART C. <i>cf.</i> DEFAYE C.	
ÉMIG C.C. et LAFARGUE F. Première signalisation de <i>Phoronis hippocrepi</i> Wright (Phoronida, Lophophorata) dans les environs de Banyuls. <i>First report on the presence of Phoronis hippocrepi Wright (Phoronida, Lophophorata) in the Banyuls area</i> . . . . .	
	163
ESPADALER X. <i>Camponotus universitatis</i> Forel, 1890, retrouvé en France. <i>Camponotus universitatis Forel, 1890, rediscovered in France</i> . . . . .	
	341
GASSER F. et CLERGUE-GAZEAU M. Les protéines sériques de l'Urodèle <i>Euproctus asper</i> (Dugès). Eléments de différenciation génétique dans les Prépyrénées espagnoles. <i>Serum proteins on the newt Euproctus asper (Dugès). Some genetic differentiation in the spanish Prepyrenees</i> . . . . .	
	297
GIBSON V.R. <i>cf.</i> GRICE G.D.	
GIRAUD G. <i>cf.</i> PANAYOTIDIS P.	
GRICE G.D. and GIBSON V.R. <i>Hatching of eggs of Pontella Mediterranea Claus (Copepoda : Calanoida)</i> . . . . .	
	49
GUELORGET O. <i>cf.</i> AMANIEU M.	
GÜVEN K.C. <i>cf.</i> WAGNER H.	
HENRY J.P., <i>cf.</i> ALOUF N.	
HERVÉ P. et BRUSLÉ J. L'étang de Canet-Saint-Nazaire (P.O.). Ecologie générale et Ichtyofaune. <i>The lagoon of Canet-Saint-Nazaire (P.O.). General ecology and Ichtyofauna</i> . . . . .	
	17
IBARRA O. S. Contributions relatives du micro- et du nanophytoplancton à la production primaire dans une zone côtière de méditerranée Nord-Occidentale. <i>The part played by micro- and nanophytoplankton in the primary production of a coastal zone in the North-West Mediterranean</i> . . . . .	
	119
JARRY M. Description non paramétrique de la dispersion spatiale des individus d'une espèce dans une enceinte au laboratoire. L'exemple de la ponte d'une lignée « émancipée » d' <i>Acanthoscelides obtectus</i> Say (Coleoptera : Bruchidae). <i>Non parametric description of the spatial pattern of individuals of the same species in an experimental chamber. The example of egg-laying in an "emancipated" strain of Acanthoscelides obtectus Say (Coleoptera : Bruchidae)</i> . . . . .	
	323
KIZIL Z. <i>cf.</i> WAGNER H.	
KNOEPFFLER L.P. et RAZOULS C. Variations annuelles de la biomasse des Crustacés planctoniques dans une mare temporaire des Corbières (Mare d'Opoul). <i>Annual variation of planktonic crustacean biomass in a temporary pool in the Corbières (P.-O. France)</i> . . . . .	
	165
KOUKOURAS A. and SINIS A.I. <i>Benthic fauna of the North Aegean sea. II. Crinoidea and Holothurioidae (Echinodermata)</i> . . . . .	
	271
LAFARGUE F. <i>cf.</i> ÉMIG C.C.	
LAFARGUE F. <i>cf.</i> COPELLO M.	
LAURENT R. <i>cf.</i> CUVELIER M.	
LOURENÇOT W. Sur l'écologie du scorpion buthidae : <i>Tityus trivittatus fasciolatus</i> Pessoa, 1935. <i>The ecology of the buthidae scorpion : Tityus trivittatus fasciolatus Pessoa, 1935</i> . . . . .	
	71
MAGNIEZ G. <i>cf.</i> ALOUF N.	
MANIER J.F. <i>cf.</i> CHARMANTIER G.	
MARCHAND J. Observations sur l'écologie de <i>Crangon crangon</i> (Linné) et <i>Palaemon longirostris</i> H. Milne Edwards (Crustacea, Decapoda, Natantia); estuaire interne de la Loire (France). <i>Observations on the ecology of Crangon crangon (Linné) and Palaemon Longirostris H. Milne Edwards (Crustacea, Decapoda, Natantia); inner part of the Loire estuary (France)</i> . . . . .	
	83

MAZEL R. <i>cf.</i> DUFAY C.	
MEINESZ A., CUVELIER M. et LAURENT R. Méthodes récentes de cartographie et de surveillance des herbiers de Phanérogames marines. Leur application sur les côtes françaises de la Méditerranée. <i>Recent methods of mapping and survey of sea-grass beds. Their applications to the Mediterranean French coast.</i> . . .	27
MORAITOU-APOSTOLOPOULOU M. and VERRIOPOULOS G. <i>Egg laying in two populations of Acartia clausi exposed to different degrees of pollution</i> . . . . .	65
MORAITOU-APOSTOLOPOULOU M. <i>Planktonic Ostracods collected between 1964 and 1973 from different Greek Sea Areas</i> . .	171
MORENO A.G. <i>cf.</i> DIAZ-COZIN D.J.	
MURA G. <i>cf.</i> COTTARELLI V.	
NIGRO L. Contribution à l'étude des Drosophiles de la Vénétie. <i>Contribution to the study of venetian fruit-flies</i> . . . . .	319
NOUGUIER-SOULÉ J. <i>cf.</i> AMANIEU M.	
ÖGÜTMAN R. <i>cf.</i> WAGNER H.	
ORTEA J. et URGORRI V. <i>Runcina ferruginae</i> , Kress 1977, et <i>Pruvotfolia pselliotes</i> (Labbe 1923) dans les eaux ibériques. <i>Runcina ferruginae, Kress 1977 et Pruvotfolia pselliotes (Labbe 1923) in the Iberian waters</i> . . . . .	149
PANAYOTIDIS P. et GIRAUD G. Sur un cycle de renouvellement des feuilles de <i>Posidonia oceanica</i> (Linnaeus) Delille dans le Golfe de Marseille. <i>On a cycle of leaf renovation of Posidonia oceanica (Linnaeus) Delille in Marseille gulf</i> . . . . .	129
PANSINI M. et PRONZATO R. Étude des Spongiaires de substrats artificiels immergés durant quatre ans. <i>A study of sponges grown in situ on artificial substrates over a four year period</i> . . . . .	77
PAPITSCH M., PATZNER R.A. and ADAM H. <i>Effects of Photoperiod and Temperature on Gonadal Maturation of Blennius (= Salaria) Pavo (Teleostei, Blenniidae)</i> . . . . .	215
PASQUALI P. <i>cf.</i> BISOL P.M.	
PATZNER R.A. <i>cf.</i> PAPITSCH M.	
PRONZATO R. <i>cf.</i> PANSINI M.	
RAZOULS C. <i>cf.</i> KNOEPFFLER L.P.	
RAZOULS S. Étude expérimentale de la ponte des Copépodes planctoniques <i>Temora stylifera</i> et <i>Centropages typicus</i> . I. Influence des conditions expérimentales. <i>Experimental study of egg production for planktonic Copepods Temora stylifera and Centropages typicus. I. Some experimental conditions affecting egg laying</i> . . . . .	195
SAINT GIRONS H. Cycle annuel et survie de quelques Vipères d'Europe; influence des températures exceptionnellement élevées de l'année 1976. <i>Effects of an exceptionally hot summer on the annual cycle and survival of some european vipere</i> . . . . .	59
SARDOU J. Évolution du plancton dans la baie de Villefranche-sur-Mer à la fin du printemps (mai et juin 1971): V – Ichthyoplancton. <i>Evolution of plankton in the bay of Villefranche-sur-Mer at the end of spring (May and June 1971): V – Ichthyoplankton</i> . . . . .	35
SINIS A.I. <i>cf.</i> KOUKOURAS A.	
STANJEK H. and WÄGELE W. <i>Note on the occurrence of Phoronis australis Haswell, 1882, in the eastern mediterranean</i> . .	339
THÉODORIDÈS J. René Ormières (1927-1981). . . . .	1
TOMINI I. <i>cf.</i> BRESSAN G.	
TOROSSIAN C. Les peuplements hyperdenses à <i>Formica lugubris</i> (Zett.) de haute Cerdagne Orientale (Région d'Osseja et de Guils) et leur signification écologique. <i>The hyperdenseley populated communities with Formica lugubris (Zett.) in the upper eastern Cerdagne (area of Osseja and Guils) and their ecological significance</i> . . . . .	177
URGORRI V. <i>cf.</i> ORTEA J.	
VAROTTO V. <i>cf.</i> BISOL P.M.	
VERRIOPOULOS G. <i>cf.</i> MORAITOU-APOSTOLOPOULOU.	
VILLALONGUE P. <i>cf.</i> BRESSON J.	

VILLIERS L. Croissance, dynamique du « Stock » et de la biomasse du *Turbo setosus* (Gastropode-Turbinidae) de l'Atoll de Hao (Tuamotu, Polynésie Française).  
*Growth, stock dynamics and biomass of Turbo setosus (Gastropod-Turbinidae) of the Hao Atoll (Tuamotu, french Polynesia)*..... 3

VURAL S. cf. WAGNER H.

WÄGELE W. cf. STANJEK H.

WAGNER H., GÜVEN K.C., KIZIL Z., VURAL S. and ÖGÜTMAN R.: *A bromo compound in Halopitys incurvus (Huds.) Batters* ..... 15

Directeur gérant de la publication : J. SOYER

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

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

# INSTRUCTIONS AUX AUTEURS

Les auteurs sont priés de se conformer aux indications suivantes :

## TEXTE

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

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

Chaque manuscrit comportera :

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

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

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

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

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

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

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

## ILLUSTRATIONS

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

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

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

## ÉPREUVES ET TIRÉS À PART

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

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

# VIE ET MILIEU, 1981, 31 (3-4)

## SOMMAIRE - SUMMARY

Étude expérimentale de la ponte des Copépodes planctoniques <i>Temora stylifera</i> et <i>Centropages typicus</i> . I. Influence des conditions expérimentales. <i>Experimental study of egg production for planktonic Copepods Temora stylifera and Centropages typicus</i> . I. Some experimental conditions affecting egg laying.	S. RAZOULS	195
Données préliminaires sur l'organisation trophique d'un peuplement benthique marin. <i>Preliminary data on the trophic organization in marine benthic assemblage</i> .	G. BACHELET	205
Effets de Photoperiod and temperature on Gonadal Maturation of <i>Blennius (= Salaria) pavo</i> (Teleostei, Blenniidae). <i>Effects of Photoperiod and temperature on Gonadal Maturation of Blennius (= Salaria) pavo (Teleostei, Blenniidae)</i> .	M. PAPITSCH, R.A. PATZNER and H. ADAM	215
Écologie des Uropodides édaphiques (Arachnides : Parasitiformes) de 3 écosystèmes forestiers. 2. Stations d'études, méthodes et techniques, facteurs du milieu. <i>Soil Uropodid mites ecology (Arachnida : Parasitiformes). 2. Studied plots methods and technics, environmental factors</i> .	F. ATHIAS-BINCHE	221
<i>Ciona edwardsi</i> (Roule, 1886) espèce littorale de Méditerranée distincte de <i>Ciona intestinalis</i> Linné, 1767. <i>Ciona edwardsi</i> (Roule, 1886) littoral species of the mediterranean sea distinct from <i>Ciona intestinalis</i> Linné, 1767.	M. COPELLO, L. DEVOS et F. LAFARGUE	243
Morphologie de l'œuf et mode de ponte chez <i>Pteroctopus tetracirrhus</i> (Mollusca, Cephalopoda). <i>Morphology of the egg and mode of spawning in Pteroctopus tetracirrhus (Mollusca, Cephalopoda)</i> .	S. von BOLETZKY	255
Autoécologie, distances phénotypiques et génétiques entre populations des Termites du complexe <i>Reticulitermes lucifugus</i> . <i>Autoecology, phenotypic and genetic distances between populations of Termites of the complex Reticulitermes lucifugus</i> .	J.L. CLEMENT	261
<i>Benthic fauna of the North Aegan sea. II. Crinoidea and Holothurioidae (Echinodermata)</i> .	A. KOUKOURAS and A.I. SINIS	271
Quelques observations sur la croissance des Algues rouges calcaires du genre <i>Fosliella</i> (Rhodophycophyta, Corallinaceae). <i>Some observations on the growth in the red calcareous algae : gen. Fosliella (Rodophycophyta, Corallinacea)</i> .	G. BRESSAN et I. TOMINI	283
<i>Formal genetics of two Loci, AP-1 and PGI-1 in the marine Copepod, Tisbe holothuriae</i> .	P.M. BISOL, P. PASQUALI and V. VAROTTO	293
Les protéines sériques de l'Urodèle <i>Euproctus asper</i> (Dugès). Éléments de différenciation génétique dans les Prépyrénées espagnoles. <i>Serum proteins on the newt Euproctus asper (Duges). Some genetic differentiation in the spanish Prepyrenees</i> .	F. GASSER et M. CLERGUE-GAZEAU	297
Analyse de la diversité de la macrofaune benthique d'une lagune littorale méditerranéenne. <i>An analysis of diversity on the benthic macrofauna of a mediterranean lagoon</i> .	M. AMANIEU, O. GUELORGET et J. NOUGUIER-SOULE	303
Contribution à la connaissance des Megascolecidae espagnols. I. <i>Pontodrilus litoralis</i> (Grube, 1855). <i>Contribution to the knowledge of spanish Megascolecidae. I. Pontodrilus litoralis (Grube, 1855)</i> .	D.J. DIAZ COSIN et A.G. MORENO	313
Contribution à l'étude des Drosophiles de la Vénétie. <i>Contribution to the study of venetian fruit-flies</i> .	L. NIGRO	319
Description non paramétrique de la dispersion spatiale des individus d'une espèce dans une enceinte au laboratoire. L'exemple de la ponte d'une lignée « émancipée » d' <i>Acanthoscelides obtectus</i> Say (Coleoptera : Bruchidae). <i>Non parametric description of the spatial pattern of individuals of the same species in an experimental chamber. The example of egg-laying in an "emancipated" strain of Acanthoscelides obtectus Say (Coleoptera : Bruchidae)</i> .	M. JARRY	323
Les Lépidoptères des Pyrénées-Orientales. Supplément à la faune de 1961 (2 <sup>e</sup> partie). <i>Lepidoptera of the Pyrénées-Orientales. Additions to the faunal list of 1961 (Second part)</i> .	C. DUFAY et R. MAZEL	329
<i>Note on the occurrence of Phoronis australis Haswell, 1882, in the eastern mediterranea</i> .	H. STANJEK and W. WÄGELE	339
<i>Camponotus universitatis</i> Forel, 1890, retrouvé en France. <i>Camponotus universitatis</i> Forel, 1890, rediscovered in France.	X. ESPADALER	341

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.