

ISSN 0240-8759

Vie et Milieu

Vol. 33 n° 2 - Juin 1983

Périodique d'écologie - Publication trimestrielle

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

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

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

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

Membres du Comité scientifique international :

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

—————

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

—————

Abonnements/Subscriptions 1983

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

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

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

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

Le fascicule 1983 :	FRANCE	ÉTRANGER
	104 F	134 F

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

DÉVELOPPEMENT LARVAIRE ET FIXATION CHEZ *THELEPUS SETOSUS* (ANNÉLIDE POLYCHÈTE) A KERGUELEN, PROVINCE SUBANTARCTIQUE

*Larval development and fixation on the substrate
in Thelepus setosus (Polychaete worm)
at Kerguelen Island (Subantarctic Province)*

Jean-Claude DUCHÊNE

Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer, France

ANNÉLIDE POLYCHÈTE
TEREBELLIDAE
DÉVELOPPEMENT LARVAIRE
FIXATION

RÉSUMÉ. — *Thelepus setosus* est une Annélide Polychète de la famille des Terebellidae très abondante dans le Golfe du Morbihan (Archipel de Kerguelen, province subantarctique). La présence de cette espèce sur des substrats divers ainsi que l'aspect très varié du tube construit laisse supposer une tolérance très grande vis-à-vis du sédiment. Une description du développement larvaire, à partir de la ponte jusqu'aux stades juvéniles est donnée dans un premier temps, puis les conditions d'installation des larves sur le substrat en fonction de sa nature granulométrique sont vérifiées. Par ailleurs des observations *in situ* sur la population, portant sur des aspects particuliers de colonisation en milieu *a priori* défavorable, sont confrontées avec le type de développement et l'éthologie. La durée de vie larvaire libre réduite et le caractère cosmopolite de l'espèce entraînent une série de remarques sur les capacités de dispersion de l'espèce.

POLYCHAETE WORM
TEREBELLIDAE
LARVAL DEVELOPMENT
SETTLEMENT

ABSTRACT. — *Thelepus setosus* is a Terebellid polychaetous Annelid very abundant in the Golfe du Morbihan (Kerguelen archipelago, subantarctic Province). This species is found on various substrates, builds different types of tubes according to the sediment and must be tolerant to this sediment. A description is given of larval development, from egg laying to juvenile stages. Then larval settling conditions on the substrate as a function of its granulometric structure are verified. On the other hand, *in situ* observations on the population, relating to peculiar aspects of colonization on *a priori* unfavourable sediment, are viewed together with developmental type and ethology. The reduced larval life and the cosmopolitan distribution lead to remarks about dispersal capacities of this species.

I. INTRODUCTION

L'étude de la faune annélidienne de Kerguelen s'est développée avec, dans un premier temps, des inventaires (Mc Intosh, 1885; Grube, 1877; Ehlers, 1908; 1913; Monro, 1939; Fauvel, 1953; Rullier, 1966, 1973; Bellan, 1974), puis avec des études de bionomie axées sur le benthos (Arnaud, 1974) ou sur le seul groupe des Polychètes (Desbruyères, 1977; Desbruyères et Guille, 1973, 1977; Chardy, Des-

broyères et Laurec, 1976). Enfin l'étude de la biologie d'espèces caractéristiques ou très abondantes a été abordée (Desbruyères, 1976; Duchêne, 1979, 1980, 1982).

Thelepus setosus a une très large répartition : l'espèce peut être trouvée aussi bien dans les régions tempérées de l'hémisphère nord, que dans les zones australes. Elle est très commune dans l'archipel de Kerguelen. On la cite même dans des prélèvements provenant de zones antarctiques. Cette répartition

laisse supposer que l'espèce est susceptible de s'adapter à des conditions de vie diverses ou bien que la systématique n'a pas été assez fine.

Des études sur la reproduction et la croissance de *Thelepus setosus* à Kerguelen et en zone tempérée ont été réalisées (Duchêne, 1979, 1982). Ces études permettent de cerner les événements biologiques qui caractérisent et, dans une certaine mesure, semblent contrôler la mise en place des principales phases des cycles de reproduction. C'est ainsi que l'importance de la phase larvaire se dégage. Dans le présent travail, des observations en milieu naturel et des élevages nous renseignent sur la croissance larvaire et sur la fixation des larves, en relation avec les capacités de l'espèce à coloniser des substrats très variés.

II. MATÉRIEL ET MÉTHODES

1. Observations en milieu naturel

Une étude de population réalisée dans l'Archipel de Kerguelen (Duchêne, 1979) a permis de localiser la période de ponte, qui débute pendant le printemps austral, en novembre dans le Golfe du Morbihan. Les pontes se présentent sous la forme de gros cocons gélatineux et sont très abondantes sur le fond. Elles sont observées et prélevées en plongée sous-marine.

2. Croissance larvaire

Certaines pontes sont conservées dans des bacs thermostatés à 7 °C. A l'intérieur des pontes, les œufs n'ont pas le même stade car la fabrication de la ponte peut durer de nombreuses heures (la ponte contient de 10 000 à 20 000 œufs). Des fractions de ponte sont découpées et la croissance des œufs est suivie à l'aide de mesures de diamètre. Des larves sont élevées dans des enceintes climatiques Réalis. Les observations répétées permettent une description de toutes les phases larvaires. Par la suite, des prélèvements benthiques, en plongée, montrent des larves plus âgées ou des juvéniles fixés dans le sédiment. Des larves sont également observées sur le fond au cours de plongées.

3. Fixation des larves

Il semble que la nature du sédiment intervienne de façon sensible dans l'établissement des larves. Plusieurs stocks de trochophores sont constitués. Certains sont conservés dans une enceinte climatique Réalis à une température de 8 °C. D'autres sont placés dans des bacs spécialement aménagés, et en eau courante.

Dans la Réalis : certaines larves sont maintenues dans des boîtes de Petri vides dont l'eau est changée chaque jour à la même heure. D'autres sont placées dans des boîtes de Petri dont le couvercle percé laisse passer une micropipette amenant de l'air d'une rampe reliée à une pompe à air. Un réglage fin du débit de chaque boîte est possible. Dans les boîtes, du sédiment comportant du sable étuvé dont le diamètre des grains est compris entre 200 et 400 µm, est répandu en quantité variable. Deux boîtes ne contiennent aucun sédiment.

Dans les bacs d'eau courante : l'eau amenée par un tuyau terminé par une pipette, alimente des bacs intérieurs reliés au bac principal par des orifices. Devant ces orifices, de la soie à plancton de 200 µm de vide de maille limite la perte de larves. Le fond de ces bacs est couvert de boîtes de Petri contenant du sédiment provenant d'une station à *T. setosus*. Ce sédiment est fractionné sur colonne de tamis et les boîtes de Pétri contiennent des sédiments de granulométries diverses (taille des grains allant de 0 à 100, de 100 à 200, de 200 à 400, de 400 à 800, et au-dessus de 800 µm). Ces boîtes sont réparties au hasard sur le fond des bacs. Des trochophores provenant d'une même ponte sont alors libérées dans les bacs par agitation d'un cocon. Plusieurs milliers de larves sont alors aperçues, nageant dans chaque bac. La fixation des larves est suivie pendant plusieurs mois. Pendant la même période des transects sous-marins permettent de relever le nombre d'individus présents sur le fond.

4. Abondance dans un biotope caractéristique

Devant Port-aux-Français sur un fond où une population de *T. setosus* se développe, des mesures d'abondance d'individus par unité de surface sont réalisées. Au cours de plongées, des transects sont suivis avec comptage des individus et de leur tube, par unité de surface. Des comptages de pontes en période de reproduction sont également réalisés (les pontes sont présentes au début novembre et disparaissent à partir de la mi-novembre). Un grillage comportant des carreaux de 15 sur 25 cm, est utilisé. Une surface de 0,75 m² avec 20 carreaux est prospectée à chaque comptage. Des mesures sont effectuées en divers points de la côte, repérés en distance et en profondeur. Les transects vont de la côte jusqu'à l'intérieur de l'herbier. Les mesures s'arrêtent au sable qui borde la portion externe de l'herbier.

III. RÉSULTATS

Il ressort des mesures d'abondance réalisées sur la population que les *Thelepus setosus* sont absents des 5 premiers m à partir de la plage car l'agitation de l'eau y est trop forte et le sédiment fin manque.

Vers les 2 m de profondeur, leur abondance est liée à la présence de gros blocs autour desquels les turbulences provoquent des dépôts de sédiment. Le transect passe par 2 corps morts immergés qui servent au repérage et au balisage. Protégés par ces masses, les animaux sont abondants. Dans une zone plus proche de l'herbier on observe les quantités maximales de *Thelepus*. Des blocs couverts de Rhodophycées leur servent alors de protection. Dans l'herbier, le transect est difficile à réaliser du fait du nombre important des pieds de *Macrocystis*. Néanmoins, les valeurs mesurées sont en moyenne élevées. La figure 1 représente deux de ces transects. Les valeurs sont souvent sous-estimées car certains tubes sont difficiles à trouver surtout lorsque l'animal est rétracté. Les chiffres inscrits tout le long du transect correspondent à des intervalles de 0,75 m. Pour chacune de ces surfaces, 20 rectangles de 25 sur 15 cm ont permis des calculs de paramètres de dispersion. Le coefficient de dispersion (Debauche, 1958; Greig-Smith, 1964) est ainsi calculé pour

chaque intervalle. Une valeur de ce coefficient inférieure à 1 indique une distribution spatiale régulière. Un coefficient supérieur à 1 indique une distribution en agrégats. Le type de répartition est indiqué par une croix. On note qu'en général, la répartition des *Thelepus* se fait en taches, en groupes. Cette répartition est due à la nature discontinue du fond. En effet, les individus se regroupent dans les cuvettes sédimentaires entre cailloux et blocs. Les corps morts jouent un rôle de protection contre une agitation trop forte sur le fond. Notons que le nombre des individus augmente avec la profondeur. C'est la partie la plus abritée et la plus profonde du chenal qui recèle le plus de *Thelepus*. Il faut sans doute en attribuer, en partie, la raison aux possibilités de développement des Diatomées benthiques, sources importantes de nourriture.

Dans l'herbier, le nombre oscille autour de 30 à 65 animaux/m². La lumière y est plus faible et les crampons de *Macrocystis* occupent une surface importante du fond. Aussi est-ce la partie en bordure de l'herbier qui est la plus riche.

En novembre de nombreuses pontes couvrent le fond. Il est alors possible de récolter une grande quantité de larves, en plongée sous-marine.

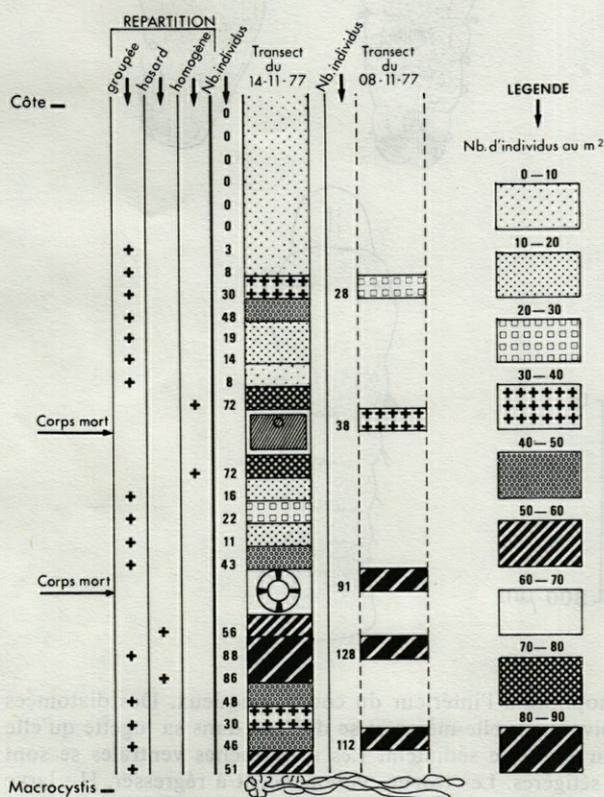


Fig. 1. — Transects effectués devant la station de Port-aux-Français. Les relevés sont réalisés en plongée sous-marine à l'aide de grilles de 1 m² de surface divisées en dix parties égales. Les comptages sont faits dans les prélèvements correspondants. La densité est maximale dans la zone du chenal la plus proche de l'herbier de *Macrocystis*.

Transect realised in front of Port-aux-Français. SCUBA dive measurements are done with a 1 square meter quadrat divided into 10 equal parts. Density is maximum near the Macrocystis belt.

1. Développement larvaire de *Thelepus setosus*

La taille des œufs au moment de la ponte est de 200-220 µm. L'œuf, sphérique, croît régulièrement en diamètre jusqu'à mesurer 245 µm, 130 h après la ponte. Il mesure 260 µm, 150 h après la ponte et commence alors à se déformer. On voit apparaître un grand axe et à 160 h, les œufs prennent des formes oblongues. Ils sont immobiles mais on voit nettement un intervalle entre leur paroi et la poche muqueuse où ils sont enfermés. Très vite une ciliature se forme (Fig. 2) et quelques heures après apparaissent par transparence, des trochophores qui tournent sur elles-mêmes dans la poche.

La poche dans laquelle les trochophores sont enfermées s'élargit. On distingue très nettement deux troches. La prototroche est très développée avec des cils très longs. La télotroche forme un mince anneau postérieur. Une touffe apicale assez longue est visible. Rapidement, la partie antérieure se gonfle aux dépens de la partie postérieure.

En plus de la rotation, les trochophores commencent à avancer et se déplacent donc en spirale tout le long de leur prison muqueuse qui ne cesse de s'élargir. Des segments apparaissent en même temps que deux ocelles rouges. La larve est très mobile mais toujours dans le cocon.

Au terme des 170 h, soit un peu plus de 7 j après la naissance, les premières trochophores à 3 anneaux achètes sont sorties. La ponte prend un aspect caractéristique avec son pourtour tout effilé. Les poches se vident de leur larve. On remarque de

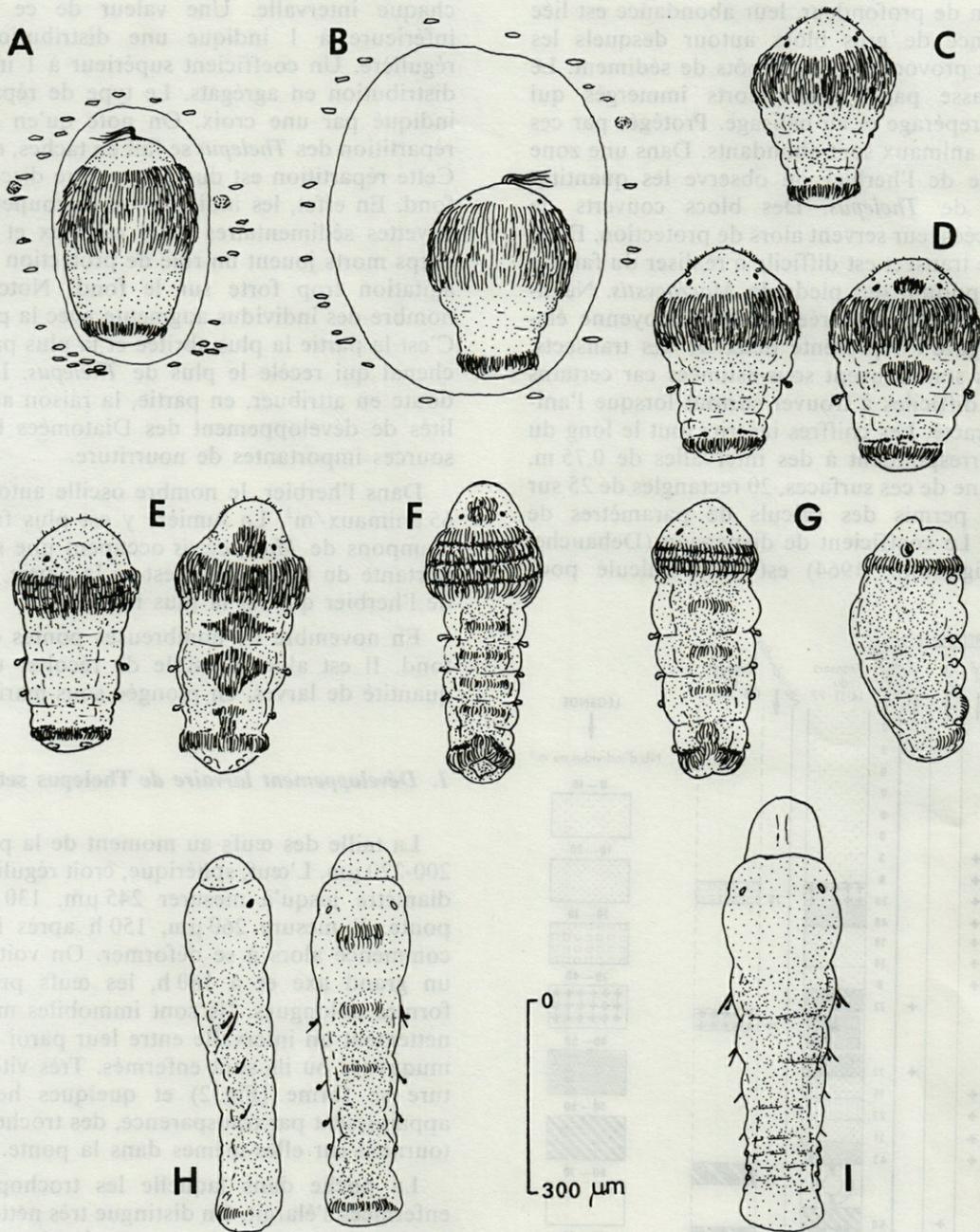


Fig. 2. — Développement larvaire de *Thelepus setosus*. A : trochophore à l'intérieur du cocon muqueux. Des diatomées benthiques sont incorporées dans le mucus. B : la trochophore pivote sur elle-même et se déplace dans sa logette qu'elle agrandit. C-D-E : larves à trois segments trouvées en pleine eau et sur le sédiment. Les métatroches ventrales se sont développées. F-G : métatrochophores à trois et quatre segments sétigères. Les troches commencent à régresser. H : larve benthique; seules des portions de métatroches ventrales subsistent. Elles favorisent les déplacements sur le fond. I : larve benthique à 8 sétigères; les troches ont disparu et les nouveaux segments créés ne possèdent plus la soie spatulée larvaire. Le tentacule primordial se développe.

Larval development of *Thelepus setosus*. A : trochophore inside the cocoon. Diatoms are incorporated in the mucus. B : the spinning trochophore moves around, enlarging the mucus chamber. C-D : 3 segment larvae found in free water and on the sediment. Ventral metatroches are developed. F-G : 3 and 4 segment metatrochophores. Troches are regressing. H : benthic larva. Parts of the metatroches are still used for moving on the bottom. I : 8 setiger benthic larvae, without troches. The new segments bear no more spatulate larval setae. The first tentacule appears.

Tabl. I. — Développement larvaire de *T. setosus* à Kerguelen : apparition des troches, des plaques ciliées, des soies et des uncini. Il existe deux types de soies : des soies spatulées (s) qui disparaissent chez les formes plus âgées; des soies lancéolées qui remplacent progressivement les soies spatulées. Les uncini apparaissent au moment de la formation du tube.

Larval development of T. setosus at Kerguelen Islands : differentiation of troches, ciliated plates, setae and uncini. There are two types of setae : spatulate setae (s) which disappear in older animals; lance-shaped setae, which progressively replace the spatulate setae. The uncini appear at the time of tube formation.

Segments	Prostonium	1	2	3	4	5	6	7	8	
Troches Plaques ciliées	0 0	1 0	0 0	0 0	0 0	1 0				Trochophore jeune 170 heures
Troches Plaques ciliées	0 1	1 0	0 1	0 0	0 0	1 0				Trochophore 175 heures
Troches Plaques ciliées Soies	0 1 0	1 0 0	0 1 1s	0 1 0	0 0 0	1 0 0				1 segment sétigère 200 heures
Troches Plaques ciliées Soies	0 1 0	1 0 0	0 1 1s	0 1 1s	0 1 0	0 0 0	1 0 0			2 segments sétigères 220 heures
Troches Plaques ciliées Soies	0 1 0	1 0 0	0 1 1s	0 1 1s	0 1 1s	0 1 0	0 0 0	1 0 0		3 segments sétigères 240 heures
Troches Plaques ciliées Soies Uncini	0 1 0 0	0 0 0 0	0 1 1s+1	0 1 1s+1	0 1 1s+1	0 1 1s	0 0 0	0 0 0	0 0 0	4 segments sétigères jeune, tube 400 heures
Soies Uncini	0 0	0 0	2s +1	2s +1	1s +1	1s +1	0 1	0 1	0 1	4 segments sétigères, âgée 450 heures

jeunes trochophores qui serpentent dans la ponte en cherchant la sortie.

Après 8 j les larves sont trouvées en pleine eau. Elles nagent en spirale. Elles possèdent 2 taches oculaires rouges, 2 troches développées. La touffe apicale s'est considérablement réduite et à l'avant de la tête 3 touffes de poils courts semblent correspondre à des cils sensoriels. Deux statocystes réfringents sont visibles de part et d'autre des yeux. La première paire de soies apparaît à ce moment. Ce sont des soies larvaires spatulées qui disparaissent par la suite. La partie la plus large de la soie à son extrémité, au niveau de la palette, mesure 5 µm. Des taches pigmentées apparaissent au niveau de la télotroche. Puis, ce sont des plaques ciliées ventrales qui apparaissent. Elles vont d'ailleurs avoir une très grande importance par la suite. On en aperçoit une ventralement entre les yeux et une entre les 2 troches. Cela forme une métatroche incomplète élargie qui couvre souvent plusieurs segments consécutifs. Les cils sensoriels se répartissent en 2 groupes très clairsemés. Certains cils sont très rigides, dirigés vers l'avant.

Développement des segments sétigères

Après l'apparition de la première paire de soies, la larve qui peut toujours nager en spirale pour chercher le substrat correspondant le mieux à ses préférences, rampe sur le fond. Ses statocystes servent alors à son équilibration, de même que ses

yeux lui servent à se positionner. La larve rampe toujours les 2 yeux vers le haut mais nage en spirale. Des taches pigmentées, 4 principales reliées entre elles par des cordons pigmentés, forment un cercle brun au niveau de la télotroche. D'autres taches réfringentes apparaissent, correspondant à des statocystes. Lorsque la 2^e paire de soies toujours spatulées apparaît, on peut voir 3 paires de statocystes, des cils sensoriels répartis uniformément sur l'avant de la tête et des plaques ciliées ventrales qui peuvent être réunies en ne formant qu'une grande plaque ventrale séparée pourtant de la télotroche. La soie antérieure mesure presque 7 µm au niveau de la spatule et 1,7 µm au niveau de la hampe. La suivante est plus petite.

Par la suite, on assiste à l'apparition d'une nouvelle paire de soies tandis que les 2 troches régressent sensiblement. Certaines larves sont observées, dans les boîtes dépourvues de sédiment, fixées sur le fond par le pygidium. Leur surface est couverte de mucus. Elles ne nagent plus du fait de la régression de leurs troches mais effectuent des sauts sur le fond et rampent dessus, le reste du temps. On voit les cils de la prototroche ralentir et même s'arrêter de battre tandis que la télotroche est toujours active.

Toujours au stade à 3 segments, on assiste alors à une modification importante observée sur des larves, conservées dans une enceinte climatique Réalis, dans du sédiment aéré. Cette modification

correspond à une transformation profonde de la larve avec apparition de structures au sein de la masse amorphe que constitue la partie centrale du corps.

Il faut d'abord noter un changement au niveau de l'épithélium. Les larves venant juste de mourir, ou venant d'être fixées présentent un décollement de certaines membranes.

Le stade avec 3 segments sétigères est assez long. On assiste très progressivement à la perte des troches. On peut se demander si l'invagination de l'épithélium avec isolement d'une plaque de téguments ciliés ne correspond pas totalement à un rejet de ces téguments. Ces invaginations apparaissent comme des points réfringents observés en bordure inférieure de la prototroche. La réfringence est due

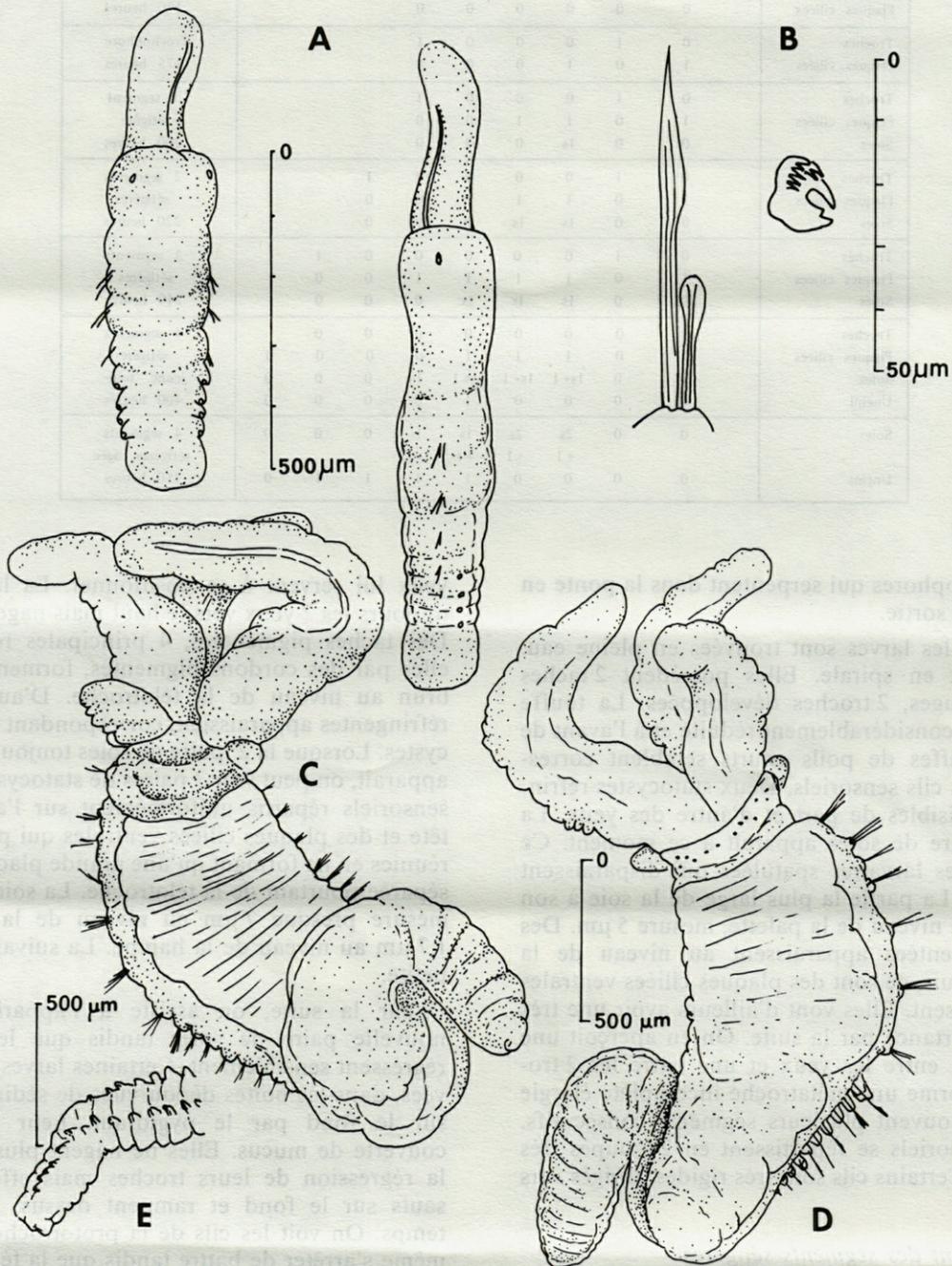


Fig. 3. — Croissance du jeune *Thelepus setosus*. A : jeune larve benthique. B : détail des soies larvaires des deux premiers segments sétigères. C-D : jeune individu en vue dorsale. E : Pygidium.

Growth of *T. setosus*. A : young benthic larva. B : detail of the larval setae on the two first setigers. C-D : young individuals. E : pygidial area.

à la présence des cils sur une surface presque hémisphérique.

Par ailleurs, on assiste à une structuration interne. Dans le stade à deux segments sétigères, des mouvements de cyclose sont visibles au sein des amas cellulaires des larves. Limités à certaines zones, apparaissant à certains moments puis disparaissant, ces mouvements prennent la forme de pulsations lentes et assez régulières.

Par la suite, des segments se forment au niveau d'une zone prépygidiale et un tentacule primordial s'individualise. Le jeune individu commence à s'alimenter alors que les bourgeons de plusieurs autres tentacules apparaissent (Fig. 3).

La Fig. 4 est un schéma récapitulatif des principales phases de la croissance larvaire. L'allure de la courbe est sigmoïde si l'on considère les 400 1^{re} heures du développement. Cette allure se rencontre de façon assez classique chez les Annélides Polychètes et la croissance corporelle est accélérée entre 150 et 300 h. Le 1^{er} palier correspond à la segmentation de l'œuf, le 2^e à la métamorphose. Après ce dernier palier la croissance est assez constante, mais elle est encore inférieure d'un facteur 10 à la croissance calculée chez l'adulte. Il faut noter que la courbe de la figure 4 utilise la longueur corporelle, ce qui influe sur son aspect car il y a passage d'un œuf

sphérique à une larve annelée. La courbe correspondante utilisant le diamètre corporel est sensiblement différente avec une décroissance du diamètre pendant l'allongement de la larve. Une courbe de croissance pondérale serait également différente.

La larve fabrique son premier tube 400 h après la ponte, mais 200 h après sa sortie du cocon muqueux. La larve est donc susceptible de passer près d'une semaine dans le plancton. En fait, elle nage peu et effectue de nombreuses tentatives pour se fixer. Elle reste donc à proximité directe du fond et se déplace parmi les Algues qui le recouvrent. Elle se fixe par le pygidium et courbe son corps pour explorer le sédiment autour d'elle à l'aide de son prostomium. Elle commence à s'alimenter peu après la formation des 5^e et 6^e segments sétigères. Des exemples de développements similaires peuvent être trouvés chez d'autres Terebellidae (Milne-Edwards, 1845; Herpin, 1926; Thorson, 1946; Eckelbarger, 1974; Duchène, 1980, 1982).

2. Fixation des larves et construction du tube

a) Observations *in situ*

L'examen d'une station à *T. setosus* comme celle de Port-aux-Français, fait apparaître des limites

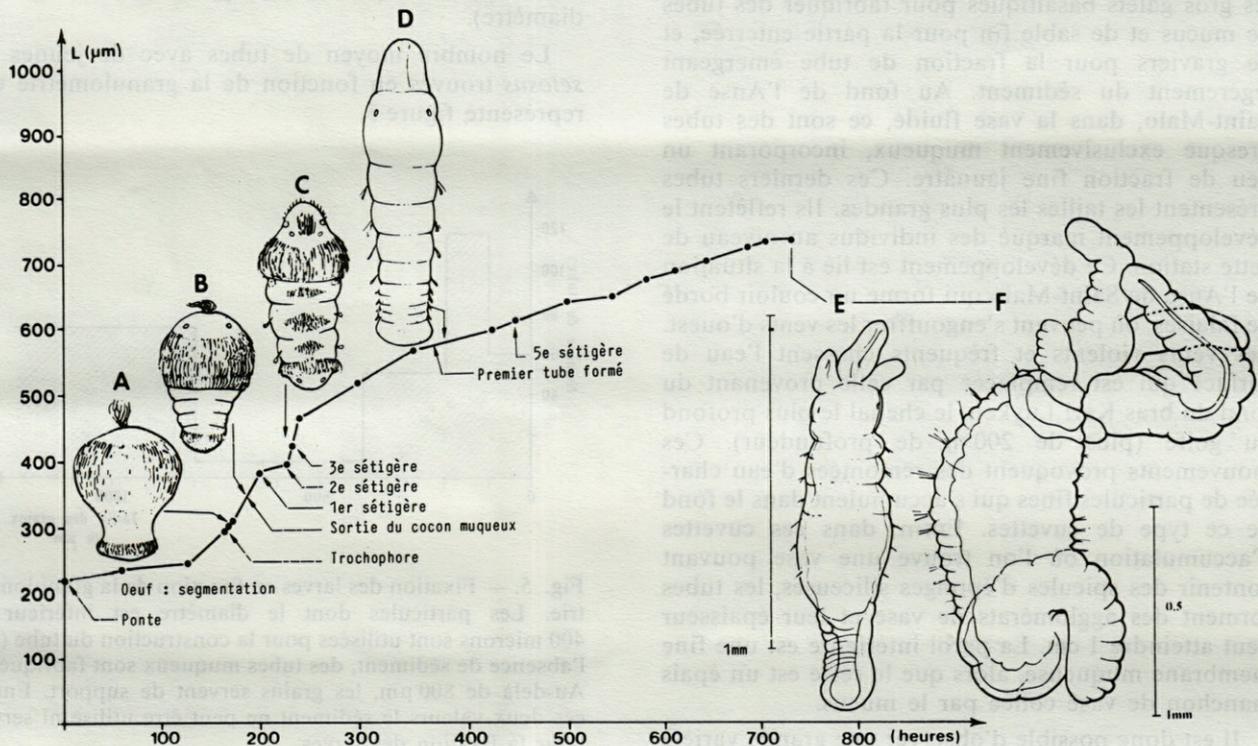


Fig. 4. — Les principales phases de la croissance larvaire chez *Thelepus setosus*. La longueur de la larve (en microns) est représentée en fonction du temps (en heures). Le temps initial correspond à la ponte. Deux individus plus âgés sont représentés en E et F. Le premier (E) est âgé de 800 heures, le second (F) de 2 mois.

Main phases of larval growth in *T. setosus*. Larval length (in microns) as a function of time (in hours). Initial time corresponds to egg laying. Two older individuals are shown in E and F. The first one is 800 hours old, the second one is two months old.

naturelles. Ainsi, toute la zone de l'herbier à *Macrocystis* et la zone des cailloutis ensablés constituant le chenal d'eau libre entre l'herbier et la côte, sont-elles abondamment colonisées. Vers la côte, les individus disparaissent avec la fraction sableuse et lorsque la taille des galets augmente. Vers le large, l'herbier cède la place à une zone de sable fin bien calibré qui s'envase progressivement lorsque la profondeur croît. Mais les *T. setosus* en sont totalement absents. Par contre, il est à nouveau possible d'en trouver plus bas, dans les cuvettes de sédimentation où la vase à spicules domine. Dans les fjords, des populations importantes se développent sur les fonds de vase fluide. Un véritable substrat artificiel, constitué par un lacis très dense de tubes, permet la fixation de larves de *T. setosus*, ainsi que l'établissement d'une faune associée caractéristique des herbiers de *Macrocystis*, alors que ces Algues ne peuvent se développer sur ces fonds vaseux.

Les tubes observés reflètent bien le type de sédiment. A la station de Port-aux-Français, c'est un mélange de sable fin et de fragments d'Algues. Au fond du Halage des Naufragés, après la Côte des Epaves, en milieu détritique, les tubes contiennent des fragments d'*Acoena adscendens*, une plante Rosacée très commune à Kerguelen et dont les fragments emportés par les vents puis les courants, s'accumulent dans le fond de ce golfe. Au Halage des Swains, les *T. setosus* utilisent le sable qui noie les gros galets basaltiques pour fabriquer des tubes de mucus et de sable fin pour la partie enterrée, et de graviers pour la fraction de tube émergeant légèrement du sédiment. Au fond de l'Anse de Saint-Malo, dans la vase fluide, ce sont des tubes presque exclusivement muqueux, incorporant un peu de fraction fine jaunâtre. Ces derniers tubes présentent les tailles les plus grandes. Ils reflètent le développement marqué des individus au niveau de cette station. Ce développement est lié à la situation de l'Anse de Saint-Malo qui forme un couloir bordé de falaises, où peuvent s'engouffrer les vents d'ouest. Les vents violents et fréquents chassent l'eau de surface qui est remplacée par celle provenant du fond du bras Karl Luyken, le chenal le plus profond du golfe (plus de 200 m de profondeur). Ces mouvements provoquent des remontées d'eau chargée de particules fines qui s'accumulent dans le fond de ce type de cuvettes. Enfin, dans ces cuvettes d'accumulation où l'on trouve une vase pouvant contenir des spicules d'éponges siliceuses, les tubes forment des agglomérats de vase et leur épaisseur peut atteindre 1 cm. La paroi intérieure est une fine membrane muqueuse, alors que le reste est un épais manchon de vase collée par le mucus.

Il est donc possible d'observer une grande variété dans la nature des tubes de *T. setosus*. On pourrait en conclure que la taille du sédiment n'intervient pas. De fait, cette taille n'intervient pas chez les jeunes et les adultes, mais elle joue un rôle pour la fixation des larves.

Devant la station de Port-aux-Français, il est étonnant de voir disparaître brutalement cette espèce quand on arrive au sable fin alors qu'au Halage des Swains, les tubes sont fabriqués dans du sable fin. En fait, la présence d'un point d'ancrage semble nécessaire pour qu'une population stable puisse s'installer.

b) Observations au laboratoire

Une première constatation est que la présence du sédiment est importante pour les larves. Dans les bacs comportant du sédiment, les milliers de larves introduites se retrouvent sur le fond dans les heures suivant leur introduction. Dans les bacs sans sédiment, elles nagent encore 2 jours après. L'examen ultérieur des larves révèle que les plaques de cils situées ventralement servent aux déplacements de la larve sur le fond. Ces plaques de cils, différentes des métatroches, montrent que la larve, dans des conditions normales, se pose sur le fond moins de 30 h après sa sortie de la ponte. Or, lorsque le sédiment manque, des larves âgées à 3 paires de soies, sont toujours trouvées en pleine eau, nageant dans les bacs.

Les bacs sont maintenus 4 mois avec de fréquentes observations. La construction des tubes est suivie. Après cette période, les boîtes de Petri sont sorties des bacs pour comptage (boîtes de 5 cm de diamètre).

Le nombre moyen de tubes avec de jeunes *T. setosus* trouvés en fonction de la granulométrie est représenté figure 5.

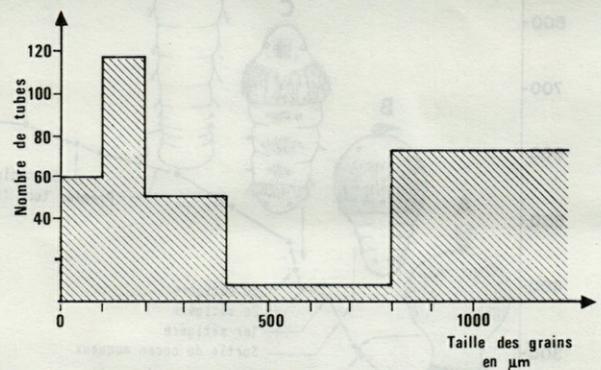


Fig. 5. — Fixation des larves en fonction de la granulométrie. Les particules dont le diamètre est inférieur à 400 microns sont utilisées pour la construction du tube (en l'absence de sédiment, des tubes muqueux sont fabriqués). Au-delà de 800 µm, les grains servent de support. Entre ces deux valeurs le sédiment ne peut être utilisé ni servir pour la fixation des larves.

Larval settlement as a function of granulometry. Particles with a diameter smaller than 400 microns are used during tube construction (without sediment, mucus tubes are made). Over 800 µm, particles are used as support for settlement. Between these values sediment cannot be used for settlement.

Les observations précédentes entraînent les remarques suivantes :

- des petites particules sont nécessaires aux larves. En l'absence de tout sédiment, elles récupèrent les matières en suspension et fabriquent un tube très fin et transparent. La limite supérieure de ces particules correspond à la taille maximale des grains que les jeunes larves peuvent déplacer et assembler pour former leur tube; elle est de l'ordre de 400 à 600 μm .

- une fraction grossière est nécessaire aux larves. Cette fraction sert essentiellement de support. En son absence, les tubes sont construits à plat sur les boîtes de Petri. Lorsqu'il n'y a que cette fraction grossière, les tubes à parois très fines et transparentes sont fixés à la surface des grains.

- les particules dont la taille va de 400 à 800 μm ne conviennent pas à l'établissement des larves. Les grains sont trop gros pour être déplacés par les jeunes larves commençant à construire leur tube et trop petits pour servir de support pour les tubes.

Ceci explique l'absence des *T. setosus* dans les sables fins bien calibrés en bordure de la colonie, ainsi que dans les galets du rivage. L'hydrodynamisme intervient : les jeunes animaux cherchent la protection des galets sur lesquels ils construisent leur tube à partir de la fraction fine présente. On peut noter que la densité maximum de *T. setosus* est trouvée au niveau des blocs formant une protection efficace contre la houle qui est déjà ralentie dans l'herbier de *Macrocystis*.

IV. DISCUSSION

Croissance des larves

Les modalités de croissance larvaire sont mises en évidence de deux façons : d'une part en suivant des individus appartenant à une classe d'âge échantillonnés régulièrement dans le milieu, et d'autre part en mesurant directement des stades larvaires d'âge connu obtenus en élevage. Nous avons utilisé les deux types de méthodes qui ont donné des résultats similaires. Des études réalisées sur la croissance larvaire montrent des paliers plus ou moins distincts (Korn, 1958; Anderson, 1959; Cazaux, 1964, 1965, 1970; Strelsov, 1966). Selon Bhaud (1971), les paliers observés dans une croissance linéaire correspondent à des grandes étapes du développement. Il y a superposition de paliers dus au développement (ontogenèse : essentiellement éclosion et métamorphose) et d'une croissance dont le rythme annuel peut varier en fonction des conditions du milieu. Un antagonisme existe donc entre développement et croissance.

La croissance corporelle n'est pas un phénomène qui se déroule à vitesse constante. Selon Bourlière (1980), elle représente la traduction morphologique

de certains rythmes biologiques, qui ont une origine endogène mais sont généralement « accordés » sur un synchroniseur externe. La synchronisation est assurée par un facteur environnemental dont la signification écologique est importante et dont le rôle est de permettre un ajustement des phases du cycle biologique aux périodes les plus favorables rencontrées dans le milieu. Une certaine plasticité est nécessaire car suivant les régions géographiques l'influence d'un facteur donné varie et le synchronisateur n'est pas le même.

Le développement observé chez *T. setosus* (protection de la progéniture et éclosion à un stade quasi benthique) correspond au type 4 de la classification de Chia (1974). Selon Chia, on passe du type planctotrophe au type lécitotrophe par limitation de l'énergie disponible pour les gonades, c'est-à-dire que la reproduction lécitotrophe coûte moins cher. Il est intéressant de remarquer que cette reproduction est particulièrement développée en zone froide, où le métabolisme est vraisemblablement un poste énergétique peu coûteux et certainement moins coûteux que sous climat tropical (Clarke, 1980). On voit alors qu'il n'y a pas de corrélation entre la distribution statistique du type de développement selon la latitude et les variations de métabolisme sur un même gradient.

Choix du substrat

Le cas de *T. setosus* a été suivi à Kerguelen. La nature du substrat peut influencer de façon marquante l'établissement d'une colonie. On voit sur la figure 5 que la granulométrie du sédiment intervient. Les jeunes larves sont à même de déplacer des petites particules (diamètre inférieur à 400 μm) et de les utiliser pour la construction de leur tube. Entre 400 et 800 μm les particules sont trop grosses pour être déplacées de façon importante. Au-delà de 800 μm , les grains de sédiment commencent à servir de support sur lequel se fixe la larve. Deux fractions sont donc importantes et la répartition des *Thelepus* observés dans le Golfe est liée à leur présence sur le fond. Le chenal d'herbier est une zone de fixation importante où la variabilité des types de particules est accrue par la consolidation du fond par les végétaux.

L'observation des larves renseigne sur la recherche d'un substrat qu'elles effectuent en vue d'une fixation. Des trochophores assez jeunes de *T. setosus*, capables de nage, font des bonds sur le fond et arrivent fréquemment au contact. La larve s'accroche alors au niveau du pygidium et se trouve placée verticalement par rapport au substrat (Fig. 6 A, B). Par des mouvements de torsion du corps, elle explore le sédiment autour d'elle. Il n'est pas impossible que la ciliature apicale du prostomium remplisse des fonctions de chémoréception en plus de la fonction de reconnaissance tactile. Une larve peut, après un certain temps de fixation, repartir en

nageant ou, 300 ou 400 h après la ponte, commencer à construire son tube. Ceci peut être observé lors d'une fixation prolongée. L'animal, fixé par le pygidium, fabrique un anneau muqueux autour de son abdomen puis ancre cet anneau de mucus au sédiment et construit un deuxième tore jointif qu'il ancre également. Le manchon formé est donc couché sur le sédiment. L'animal s'accroche alors dans l'embryon de tube par la partie pygidiale et allonge le tube vers l'avant (Fig. 6 C, D).

Une remarque est importante : il faut à la larve un support pour s'ancrer, ce qui élimine les fonds vaseux. Le tube pourrait y être fabriqué lors d'une période de très faible hydrodynamisme mais ne pourrait y subsister longtemps. Or dans les stations où *T. setosus* est fréquent, ou même abondant, on peut trouver des fonds vaseux. Ce sont les fonds de fjords, de baies encaissées, et les vases à spicules des cuvettes sédimentaires, fréquentes dans le Golfe du Morbihan. Les seuils rocheux d'origine glaciaire qui séparent ces cuvettes favorisent l'accumulation de vase fine parsemée de spicules siliceux d'Eponges. Or les prélèvements réalisés dans ces zones montrent clairement que chaque tube est associé à un point d'ancrage. Les bennes peuvent remonter des por-

tions de tubes arrachés ou découpés. Les plongées sur les fonds de vase à spicules (par 45 m de fond, au large de Port-Bizet et devant la Pointe Abélard) permettent de récupérer de gros tubes très épais, où le mucus agglomère une épaisseur de vase jaunâtre et de spicules pouvant atteindre 1 cm, terminés par un galet. Ces tubes proviennent du fond de la partie fluide de la vase et sont ancrés sur les galets basaltiques qui sont fréquemment accumulés sous les pentes vaseuses. L'origine de ces tubes peut être double. Tout d'abord la proximité des grands herbiers de *Macrocystis* autorise une colonisation par les adultes, dont les tubes fixés à des galets inclus dans des haptères de *Macrocystis* peuvent être dispersés lors de l'arrachage par des coups de mer de certains de ces pieds. Ensuite il y a possibilité de colonisation d'affleurements rocheux émergeant épisodiquement de la vase lors de tempêtes très fortes.

Dans les fonds de cuvettes abritées ou les fonds de fjords, l'établissement de colonies sur des fonds vaseux s'effectue en général à partir de la côte. Le recrutement des larves se fait autour d'une tête de pont, d'un tube émergeant de la vase, ancré en profondeur, et sur lequel les jeunes individus se fixent. L'exemple le plus marquant de ce type de

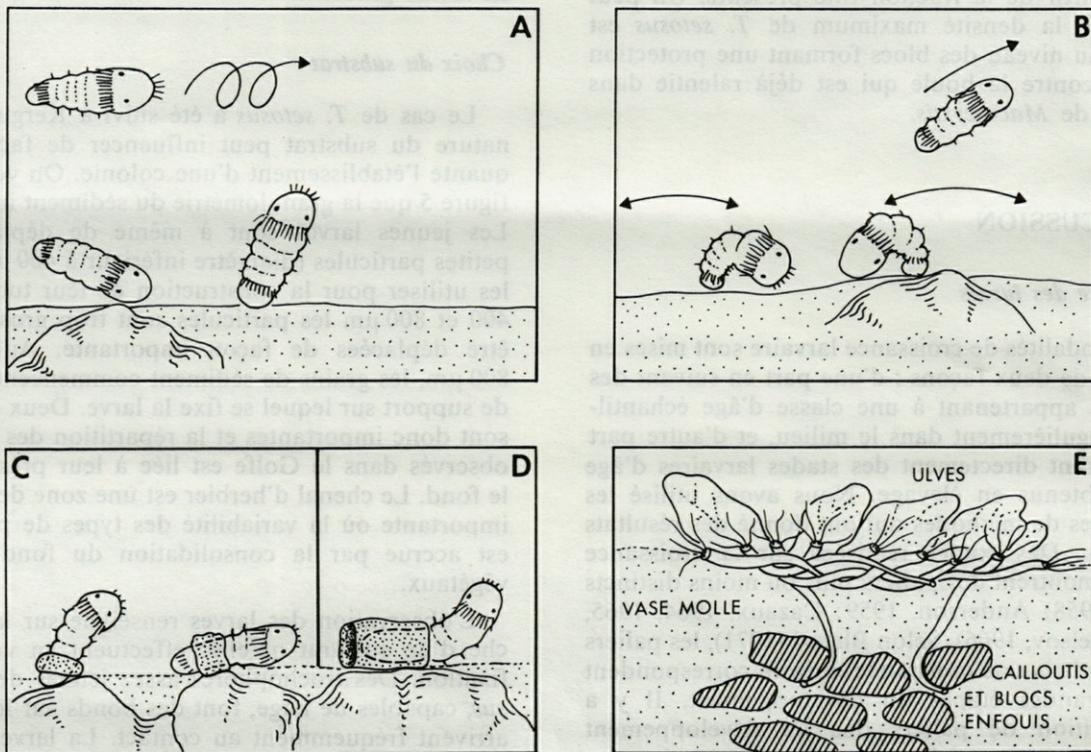


Fig. 6. — *Thelepus setosus* : fixation des larves. A,B,C,D : au moment de la fixation, les larves utilisent un substrat dur pour ancrer leur tube. Ce substrat peut être un tube d'adulte, un crampon d'algue ou un bloc. E, des colonies peuvent parfois être trouvées en milieu vaseux. Elles se développent à l'interface eau-vase et sont ancrées au fond de la vase. De jeunes larves se fixent sur les tubes des adultes et assurent la pérennité de la colonie.

Larval settlement in Thelepus setosus. A,B,C,D : when settling larvae use a hard substrate to anchor their tube. This can be an adult tube or a block. E : colonies may be found sometimes in muddy areas. They grow on the interface between water and mud and are anchored deeply in the mud. Young larvae settle on the adult tube.

colonisation d'un substrat peu favorable peut être trouvé dans l'Anse de Saint Malo. Dans ce fond de baie très venté, le fond est couvert d'une épaisse vase assez fluide en surface. Des courants parfois violents font circuler l'eau du large vers la côte. Le milieu est favorable à des filtreurs et des suspensivores, mais le substrat vaseux limite l'installation de colonies. Vers le milieu du fond de l'anse, il est possible d'observer d'importantes colonies de gros *Thelepus*. Elles forment des taches de tubes enchevêtrés, isolées les unes des autres (Fig. 6 E). Chacune de ces taches est ancrée sur le fond par un ou plusieurs tubes vides et la croissance de la colonie se fait par les bords, à l'interface eau-sédiment. Le recrutement se fait au niveau larvaire à partir des herbiers de la côte. Dans ce cas il est certain que seule la présence des tubes permet la fixation de nouvelles larves et donc le développement et l'extension de la colonie.

La colonisation aisée de substrats variés peut être rapprochée de la biologie des espèces. La présence de perturbations locales peut causer la formation de communautés structurées. Desbruyères et col. (1980), à partir de collecteurs profonds, obtiennent une colonisation rapide à base de 98 % d'Annélides Polychètes. Mais une espèce, *Prionospio* sp., représente 82 % des Annélides récoltés, et, ne se retrouve pas dans les prélèvements effectués sur le fond à proximité. Cette espèce opportuniste s'est fixée en abondance (densité de 4 870 individus/m²) sur un support qui correspondait à une perturbation vis-à-vis du milieu et ne présentait sans doute pas les mêmes caractéristiques. Ceci peut être rapproché du support constitué par les accumulations de tubes de *Thelepus* sur lesquels se développe une faune associée différente de celle trouvée dans les vases environnantes.

Développement larvaire et répartition géographique

Holthe (1978) effectue un classement biogéographique des Polychètes. Il en résulte qu'un pourcentage très faible des espèces cosmopolites présente une phase larvaire planctonique prolongée. Il ne faut pas limiter les capacités d'extension d'une espèce à la seule phase larvaire. La possibilité d'une colonisation à partir de phases jeunes ou adultes nous semble possible. L'introduction d'espèces provenant de la partie subantarctique de l'Amérique du Sud peut se faire à partir des Algues flottées et des épaves qui viennent fréquemment s'échouer sur les rivages de Kerguelen. Nous avons pu observer des bouées dérivant dans les courants d'ouest, vers Kerguelen, couvertes d'Anatifes entre les pieds desquels des espèces benthiques survivaient. A partir de tels supports (crampons d'Algues flottées, épaves) une colonisation par des adultes est réalisable.

Une liaison très frappante semble apparaître entre le caractère de la répartition et les capacités de dispersion à l'échelle d'une génération. Des auteurs

comme Mileikovsky (1971) ou Scheltema (1972, 1974) voient un lien entre le caractère endémique de la répartition d'une espèce et l'absence de phase larvaire de dispersion, c'est-à-dire le caractère du type de développement. Ainsi dans le cas présent, il est naturel de poser la question du lien susceptible d'exister entre le caractère cosmopolite et les capacités de dispersion réduites mais existantes de *T. setosus*. Pour Bhaud (1981), cette liaison n'existe pas. Une distribution géographique réduite est liée à une sténopathie et le développement n'intervient pas. De même le caractère cosmopolite reflète une euryécie prononcée c'est-à-dire la capacité du génome à répondre, par un phénotype adapté, à un large spectre de conditions de vie, ces conditions étant liées autant aux paramètres du milieu qu'aux rapports inter-spécifiques.

En conséquence, l'utilisation des aires géographiques dans les comparaisons précédentes est justifiée dans la mesure où les aires de répartition prises en considération correspondent aux capacités totales des espèces, tous les stades de développement étant pris en compte.

V. CONCLUSIONS

Le milieu observé à Kerguelen ne peut être considéré comme un environnement imprévisible. Les fluctuations des paramètres climatiques constituent au contraire des conditions environnementales très stables.

Il semble que *Thelepus*, Annélide de relativement hauts niveaux, recherche des eaux modérément agitées avec un fond de cailloutis ou de blocs ensablés permettant un ancrage efficace de son tube. Il faut aussi une lumière suffisante bien que dans certains cas des populations importantes aient été observées vers 15-20 m sous un herbier très dense. L'animal disparaît des milieux trop battus. On peut le trouver également sur des plages de cailloutis ensablés à de hauts niveaux. Dans ces cas, les plages se situent dans des zones bien abritées. On le rencontre encore, dans des milieux rocheux comme c'est le cas devant l'île Antares. Un herbier très dense est fixé par 15-20 m sur un fond de gros blocs basaltiques. Un recouvrement animal dépassant souvent les 100% y est fréquent. *Thelepus* peut alors être trouvé en petites quantités dans les trous et intervalles laissés entre les autres animaux et aussi dans des cavités ensablées. On peut le trouver émergeant de trous dans des Eponges blanches.

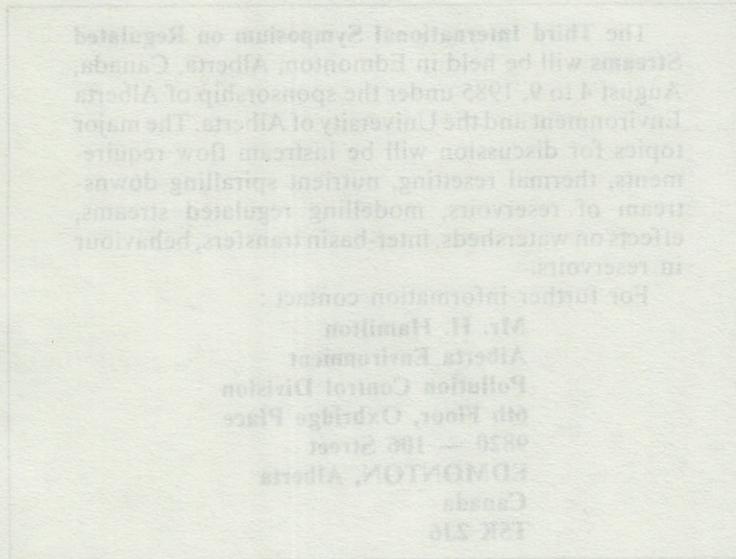
Partout où un ensablement permet un dépôt de larves, *Thelepus* parvient à se fixer. Néanmoins, les populations les plus abondantes correspondent à l'herbier peu profond qui arrête le déferlement des vagues et transforme la grosse houle en déplacements latéraux assez lents bien que de grande amplitude.

La capacité de colonisation de substrats divers est peut être simplement liée, chez *Thelepus*, à la présence d'un support permettant la fixation larvaire. Les colonies se développent sur tous les points de la côte, supportent l'émersion, des dessalures très importantes et peuvent apparaître en milieu vaseux (un type de fond normalement défavorable) pour peu qu'un support, même temporaire, existe. La facilité d'établissement liée à des possibilités d'adaptation à des milieux variés, favorise le cosmopolitisme de cette espèce. Le nombre élevé d'œufs présents dans une ponte, de l'ordre de 10 000 à 20 000, et la rétention parfois longue des larves au sein des restes du cocon muqueux, favorisent la colonisation dans le voisinage du tube de l'adulte en même temps qu'ils permettent une dispersion considérable dans le Golfe du Morbihan.

BIBLIOGRAPHIE

- ANDERSON, D.T., 1959. The embryology of the polychaete *Scoloplos armiger*. *Quart. J. micr. Sc.*, **100** : 89-166.
- ARNAUD, P.M., 1974. Contribution à la bionomie marine benthique des régions antarctiques et subantarctiques. *Téthys*, **6** (3) : 465-656.
- BELLAN, G., 1974. Polychètes des Terres australes et antarctiques françaises. 2. Récoltes J.C. HUREAU et P.M. ARNAUD aux îles Kerguelen. *Téthys*, **6** (4) : 779-798.
- BHAUD, M., 1971. Aspects systématiques et biogéographiques de l'étude des larves planctoniques d'Annélides Polychètes. Thèse Etat, Univ. P.M. Curie, Paris, 464 pp.
- BHAUD, M., 1981. Les larves planctoniques et le transfert énergétique au niveau de l'interface eau-sédiment. *Océanis*, **7** (1) : 23-41.
- BHAUD, M. et C. CAZAUX, 1982. Les larves de Polychètes des côtes de France. *Océanis*, **8** (2) : 57-160.
- BOURLIERE, F., 1980. La périodicité de la croissance dans le monde animal et son intérêt écologique. *Bull. Soc. Zool. France*, **105** (2) : 273-276.
- CAZAUX, C., 1964. Développement larvaire de *Sabellaria alveolata* (Linné). *Bull. Inst. océanogr. Monaco*, **62** (1296), 15 p., 10 pls.
- CAZAUX, C., 1965. Développement larvaire de *Chaetopterus variopedatus* (Renier). *Act. Soc. Linn. Bordeaux*, Sér. A, **102** (1) : 31 p.
- CAZAUX, C., 1970. Recherches sur l'écologie et le développement larvaire des Polychètes de la région d'Arcahon. *Thèse Fac. Sci. Bordeaux*, 355 p.
- CHARDY, P., D. DESBRUYÈRES, et A. LAUREC, 1976. Bionomie benthique du plateau continental de l'archipel des îles Kerguelen. Macrofaune. (4). Analyse multivariée des taxocénoses annéliennes du Golfe du Morbihan. *C.N.F.R.A.*, **39** : 97-105.
- CHIA, F.S., 1974. Classification and adaptive significance of developmental patterns in marine invertebrates. *Thalassia Jugosl.*, **10** : 121-130.
- CLARKE, A., 1980. A reappraisal of the concept of metabolic cold adaptation in polar marine invertebrates. *Biol. Jour. Linnean Soc.*, **14** (1) : 77-92.
- DEBAUCHE, H.R., 1958. Problèmes de biocénotique. *Revue Quest. Scient.*, **129** : 58-89.
- DESBRUYÈRES, D., 1976. Cycle biologique de quelques Annélides Polychètes en milieu subantarctique. Thèse 3^e cycle, Univ. P.M. Curie, Paris.
- DESBRUYÈRES, D., 1977. Bionomie benthique du plateau continental des îles Kerguelen. Macrofaune. 6. Evolution des populations de trois espèces d'Annélides Polychètes en milieu subantarctique. *C.N.F.R.A.*, **42** : 135-165.
- DESBRUYÈRES, D. et A. GUILLE, 1973. La faune benthique de l'Archipel de Kerguelen. Premières données quantitatives. *C.R. heb. Séanc. Acad. Sci. Paris, Sér. D.*, **276** : 633-636.
- DESBRUYÈRES, D. et A. GUILLE, 1977. Bionomie benthique du plateau continental des îles Kerguelen. 8. Variations spatiales et temporelles dans le peuplement des vases à spicules. 11th E.M.B.S. Biology of benthic organisms. Galway, oct. 76. Pergamon Press : 185-196.
- DESBRUYÈRES, D., J.Y. BERVAS et A. KHRIPOUNOFF, 1980. Un cas de colonisation rapide d'un sédiment profond. *Oceanologica Acta*, **3** (3) : 285-291.
- DUCHÊNE, J.C., 1979. Premières données sur la reproduction et la croissance de la Polychète *Thelepus setosus* en province subantarctique. *Annls Inst. océanogr.*, **55** (29) : 145-154.
- DUCHÊNE, J.C., 1980. Premières données sur la reproduction et la croissance de la Polychète *Neoleprea streptochaeta* en province subantarctique. *Annls Inst. océanogr.*, **56** (2) : 109-115.
- DUCHÊNE, J.C., 1982. Etudes comparées de la biologie d'Annélides Polychètes considérées en différentes zones climatiques. Thèse d'Etat, Univ. P.M. Curie, Paris.
- ECKELBARGER, K.J., 1974. Population biology and larval development of Terebellid Polychaete *Nicolea zostericola*. *Mar. Biol.*, **27** : 101-113.
- EHLERS, E., 1908. Wissenschaftliche Ergebnisse der deutschen Tiefsee-Expedition auf dem Dampfer Valdivia, 1898-1899. Vol. 16, Lief 1. Die Bodenässigen Anneliden aus dem Sammlungen des Deutschen Tiefsee-Expedition. Jena, G. Fischer, p. 1-168.
- EHLERS, E., 1913. Die Polychaeten Sammlung der deutschen südpolare Expedition 1901-1903. *Deutsche Südpolar Exped.*, **13** (4) : 397-558.
- FAUVEL, P., 1953. The fauna of India Including Pakistan, Ceylan, Burma and Malaga. Annelida Polychaeta. Allahabad, **12**, 507 pp.
- GREIG-SMITH, P., 1964. Quantitative plant ecology. London, Butterworths, 256 pp.
- GRUBE, A.E., 1877. Die von der Gazelle mitgebrachten Anneliden, zu denen noch zwei von Dr. Buchholz gesammelte kommen. *Akad. Wiss. Berlin, Monatsber.*, pp. 509-554.
- HERPIN, R., 1926. Recherches biologiques sur la reproduction et le développement de quelques Annélides Polychètes. Thèse Doct., Fac. Sci. Paris.
- HOLTHE, T., 1978. The zoogeography of the Terebellomorpha (Polychaeta) of the northern european waters. *Sarsia*, **63** (3) : 191-198.
- KORN, H., 1958. Vergleichend-embryologische Untersuchungen an *Harmothoe kinberg*, 1857 (Polychaeta, Annelida). Organogenese und neurosekretion. *Z. für Wissensch. Zool.*, **161** (3/4) : 346-443.
- MAC INTOSH, W.C., 1885. Annelida Polychaeta. Challenger Report, **12** : 1-544.
- MILEIKOVSKY, S.A., 1971. Types of larval development in marine bottom invertebrates, their distribution and ecological significance : a reevaluation. *Mar. Biol.*, **10** : 193-23.

- MILE-EDWARDS, M., 1845. Observations sur le développement des Annélides. *Annales des Sciences Nat.*, 3 (3) : 145-182, Paris, Fortin et Masson Ed.
- MONRO, C.C.A., 1939. Polychaeta. Antarc. Res. Exped., 1929-1931. *Adelaide, Australia, Rep. Ser. B*, 4 (4) : 89-156.
- RULLIER, F., 1966. Quelques Annélides Polychètes des Iles Kerguelen. *C.N.F.R.A.*, 15 (3) : 17-28.
- RULLIER, F., 1973. Nouvelle contribution à l'étude des Annélides Polychètes des Iles Kerguelen. *C.N.F.R.A.*, 32 : 1-27.
- SHELTEMA, R.S., 1972. Reproduction and dispersal of bottom dwelling deep-sea invertebrates : a speculative summary. Barobiology and the experimental biology of the deep-sea. R.W. Braner Ed.
- SHELTEMA, R.S., 1974. Biological interactions determining larval settlement of marine invertebrates. *Thalassia Jugosl.*, 10 : 263-296.
- STRELISOV, V.E., 1966. On the feeding biology of the carnivorous polychaete *Harmothoe imbricata* (L.) in the Dalnezelenetskaya Guba (Bay) of the Barentz Sea. *Trudy Murmansk. biol. inst.*, 11 (15) : 115-121.
- THORSON, G., 1946. Reproduction and larval development of Danish marine bottom Invertebrates. *Meddr. Komm. Danm. Fisk. og Havunders.*, Ser. Plankton, 4 (1) : 1-523.



summary: Parasitology and the experimental biology of the deep-sea. R.W. Dinnel, Ed.
 Scheraga, R.S., 1974. Biological interactions determining larval settlement of marine invertebrates. *Wetland Ecology*, 10: 203-206.
 Strelson, V.E., 1966. On the feeding biology of the carnivorous polychaete *Marenzelleria inducta* (L.) in the Dal'necoast'skaya Guba (Bay) of the Barents Sea. *Trudy Akademiya Nauk SSSR*, 11 (12): 112-121.
 Thorson, G., 1946. Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates. *Meddelelse Komm. Danm. Fisk. og Havunders.*, Ser. Plankton, 4(1): 1-223.

Mrs. Edwards, M., 1945. Observations sur le développement des Annelides. *Annales des Sciences Nat.*, 3 (3): 142-182. Paris, Fortin et Masson Ed.
 Monroy, C.A., 1959. Polychaeta. *Antarctic Res. Exped.*, 1959-1961. *Abstracts Antarctic Res.*, Ser. B, 4(4): 89-126.
 Kuznetsov, E., 1966. Quelques Annelides Polychètes des Iles Kerguelen. *C.M.F.R.A.*, 15 (2): 17-28.
 Kuznetsov, E., 1973. Nouvelle contribution à l'étude des Annelides Polychètes des Iles Kerguelen. *C.M.F.R.A.*, 32: 1-27.
 Scheraga, R.S., 1975. Reproduction and dispersal of bottom dwelling deep-sea invertebrates: a speculative

The Third International Symposium on Regulated Streams will be held in Edmonton, Alberta, Canada, August 4 to 9, 1985 under the sponsorship of Alberta Environment and the University of Alberta. The major topics for discussion will be instream flow requirements, thermal resetting, nutrient spiralling downstream of reservoirs, modelling regulated streams, effects on watersheds, inter-basin transfers, behaviour in reservoirs.

For further information contact :

Mr. H. Hamilton
Alberta Environment
Pollution Control Division
6th Floor, Oxbridge Place
9820 — 106 Street
EDMONTON, Alberta
Canada
T5K 2J6

CYCLE BIOLOGIQUE EN LABORATOIRE D'UN COPÉPODE PLANCTONIQUE DE L'ESTUAIRE DE LA GIRONDE : *EURYTEMORA HIRUNDOIDES* (NORDQUIST, 1888)

*Biological cycle under laboratory conditions
of a planktonic copepod of the Gironde estuary*

J. M. POLI et J. CASTEL

Institut de Biologie marine, Université de Bordeaux I,
33120 Arcachon, France

CYCLE BIOLOGIQUE
ELEVAGE
COPÉPODE
ESTUAIRE

RÉSUMÉ. — Les temps de développement des œufs, des nauplii et des copépodites du Copépode *Eurytemora hirundoides* sont étudiés en élevage. Les Copépodes sont nourris exclusivement avec des particules de matière organique provenant de l'estuaire de la Gironde. La durée des différents stades de développement, la fécondité et le taux intrinsèque d'accroissement naturel sont calculés en fonction de la température, entre 10 et 25 °C. Par comparaison avec les données publiées sur cette espèce dont les individus sont toujours nourris avec des Algues en excès, nos résultats indiquent des vitesses de développement un peu plus faibles. Les Algues unicellulaires représentent une fraction très peu importante de la matière organique en suspension dans les eaux de l'estuaire de la Gironde. Notre technique d'élevage, respectant des conditions de nourriture naturelles, permet l'extrapolation des résultats expérimentaux notamment pour les calculs de production.

BIOLOGICAL CYCLE
CULTURE
COPEPOD
ESTUARY

ABSTRACT. — The development time of egg sacs, nauplii and copepodids of the Copepod *Eurytemora hirundoides* during laboratory cultivation are presented. The Copepods are fed exclusively with particulate organic matter from the Gironde estuary. The duration of the different stages of development, the fecundity and the intrinsic rate of natural increase are computed as a function of temperature in the range 10 to 25 °C. When compared with published data for this species fed on algae, the rates of development of *E. hirundoides* from the Gironde estuary are found to be lower. The non-algal material is a major component of the natural particulate regime found in the estuary. It is concluded that our experimental results are realistic and could be extrapolated to the field conditions to estimate production.

INTRODUCTION

Dans l'étude de la productivité biologique et des réseaux trophiques, le progrès des connaissances repose en grande partie sur la possibilité de réaliser des élevages de Copépodes (Kinne, 1977).

Le Copépode *Eurytemora hirundoides* (Nordquist, 1888) est un élément essentiel de la chaîne alimentaire pélagique dans l'estuaire de la Gironde. En

densité, il représente à lui seul, toujours plus de 80-90 % du zooplancton dans la zone oligo-mésohaline et peut, à certains moments, coloniser pratiquement tout l'estuaire sur une distance de plus de 70 km (Castel, 1981).

E. hirundoides (= *E. affinis*) est une espèce caractéristique des estuaires tempérés de l'hémisphère nord. Son importance quantitative et sa large répartition géographique ont justifié un certain nombre de travaux portant sur des élevages en

laboratoire (Heinle, 1970; Katona, 1970; Heinle et Flemer, 1975; Vuorinen, 1982). Dans tous les cas les animaux sont nourris avec des Algues monocellulaires (*Chaetoceros* sp., *Chlamydomonas reinhardtii*, *Isochrysis galbana*, *Skeletonema costatum*, etc.) et à des concentrations très supérieures à celles du milieu naturel. Plusieurs auteurs (Jorgensen, 1966; Darnell, 1967; Lenz, 1977) ont reconnu l'importance de la matière organique en suspension comme source de nourriture pour les organismes zooplanctoniques, en particulier pour *E. affinis* (Heinle et Flemer, 1975; Heinle *et al.*, 1977) mais aucun ne présente de résultats complets concernant la durée du développement de cette espèce en élevage et en présence de détritus uniquement.

L'abondance des matières en suspension dans les eaux de l'estuaire de la Gironde (jusqu'à 10 g/l) et la bonne relation existant entre la turbidité et les effectifs de *E. hirundoides* (Castel, non publié), nous ont incités à entreprendre des élevages dans des conditions qui se rapprochent le plus possible du milieu naturel, sans apport de nourriture algale.

Cette étude fait partie d'un programme plus général commencé en 1975 sur l'estuaire de la Gironde. La répartition spatiale de l'espèce est bien connue (Castel *et al.*, 1976; Castel, 1981) ainsi que son cycle saisonnier d'abondance, expliqué en partie par le facteur température (Castel *et al.*, 1983). La connaissance du cycle biologique de ce Copépode, conjointement avec des données biométriques et pondérales (Poli, 1982) devrait nous permettre d'apprécier la production de *E. hirundoides* dans l'estuaire de la Gironde.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Elevages

Les individus destinés aux expérimentations ont été prélevés dans la partie moyenne de l'estuaire de la Gironde (zone oligohaline) où les populations de *E. hirundoides* sont importantes toute l'année. Les échantillonnages ont habituellement été réalisés à l'aide d'un filet à plancton WP₂ de 200 µm d'ouverture de maille.

Les élevages ont été pratiqués indépendamment de la saison, la température expérimentale correspondant à celle du milieu.

Les Copépodes sont élevés dans des boîtes à culture de 60 ml placées dans des incubateurs réfrigérés permettant de garder une température constante (régulation à ± 0,5 °C) et une photopériode fixe (15 h de lumière par jour à une intensité de 2 000 Lux environ). Les températures expérimentales sont 10, 15, 20 et 25 °C.

Le milieu d'élevage est constitué par de l'eau prélevée sur le lieu de pêche de l'animal. Au cours

de l'étude, la salinité a varié entre 0,5 et 5 ‰, ce qui correspond à un optimum pour l'espèce en Gironde (Castel, 1981). L'eau n'est ni filtrée ni stérilisée. La nourriture est donc constituée essentiellement par des particules détritiques (+ Bactéries associées) et des Diatomées (*Melosira* sp., *Coscinodiscus* sp. par ex.); ces dernières ne représentent que quelques pourcents du carbone organique total (Relexans et Etcheber, 1982). Chaque boîte à culture contient une femelle ovigère prélevée dans l'estuaire 24 h auparavant. La forte turbidité de l'eau oblige à un renouvellement fréquent du milieu, la décantation du sédiment entraînant la prolifération d'un tapis bactérien. Les Copépodes sont transférés dans un milieu renouvelé tous les 2 à 4 jours suivant la densité de population. Les boîtes à culture sont examinées deux fois par jour pour les premiers stades et tous les jours pour les stades suivants. Après éclosion des premiers nauplii, la femelle est isolée et mise en présence d'un ou plusieurs mâles pour une autre ponte éventuelle car la femelle doit être refécondée pour continuer à produire des œufs fertiles (Heinle, 1970). Cette technique d'élevage, bien que soumise aux aléas du milieu naturel, donne de bons résultats puisque nous avons pu suivre jusqu'à 5 générations successives issues d'une même ponte.

Traitement des données

L'objectif principal de cette étude étant la détermination de la durée de développement de *E. hirundoides* en fonction de la température, nous avons utilisé l'équation classique de Belehradek (1935) : $D = a(T - \alpha)^b$ où D est la durée du développement, T , la température et a , b et α des constantes dont la signification est parfois sujette à controverse (Corkett et Mc Laren, 1970; Winberg, 1971; Cooley et Minns, 1978 entre autres).

Nous avons établi cette relation chaque fois qu'il était possible grâce à la méthode empirique préconisée par Geiling et Campbell (1972) qui consiste à considérer α constant pour chaque calcul du couple (a , b), l'équation devenant de la forme puissance $D = aX^b$ (avec $X = T - \alpha$). On choisit la valeur du « zéro biologique » correspondant au meilleur coefficient de corrélation.

Nous avons également utilisé un cas particulier de l'équation de Belehradek où $\alpha = 0$, $D = aT^b$, équation proposée par Heip (1974) pour sa simplicité et qui conduit à des résultats peu différents.

Le taux intrinsèque de croissance (rm), qui exprime le potentiel de développement de l'espèce par unité de temps est intéressant à considérer car il permet d'établir des comparaisons entre espèces à cycles différents. Ce paramètre mesure la vitesse maximum d'accroissement d'une population en l'absence de facteurs limitants. Dans ce cas, la population croît d'une manière exponentielle : $N_t = N_0 e^{rm \cdot t}$ où N_t est l'effectif au temps t et N_0 l'effectif

au temps initial. Avec $t = D$, le temps de génération, cette équation peut s'écrire : $r_m = 1/D \text{ Log } N_D/N_0$, N_D , le nombre d'individus dans la population après une génération, est égal au nombre de jeunes produits par femelle multiplié par la proportion de femelles (p) dans la population adulte. Dans le cas de femelles produisant plusieurs sacs ovigères $N_D = p.N_0.N_e.N_s$, avec N_e le nombre d'œufs par sac ovigère, N_s le nombre de sacs ovigères produits par femelle. Le temps de génération D , dans le cas où il existe plusieurs pontes successives, peut être défini comme le temps séparant l'éclosion des œufs maternels et la moitié des œufs filiaux.

Tous ces paramètres étant dépendants de la température, il devient possible de calculer r_m en fonction de ce facteur (Heip et Smol, 1976).

RÉSULTATS

Durée du développement

Des 4 températures expérimentales, les meilleurs résultats ont été obtenus à 15 °C où des populations ont pu être conservées près de 5 mois, la 5^e génération n'arrivant pas à maturité. En revanche, à 10 °C nous n'avons pas obtenu de cycle complet.

Les durées de développement des principaux stades de *E. hirundoides* dans la gamme de température 10 – 25 °C sont présentées Fig. 1, B.

L'application de la formule de Belehradek liant température et durée du développement donne :

$$D_e = 248 (T + 1,35)^{-1,62}$$

pour le temps d'incubation des œufs et

$$D_n = 166 887 (T + 13,6)^{-2,94}$$

pour la durée du stade nauplien.

Les équations puissance correspondantes sont respectivement :

$$D_e = 150 T^{-1,48} (r = 0,99)$$

et

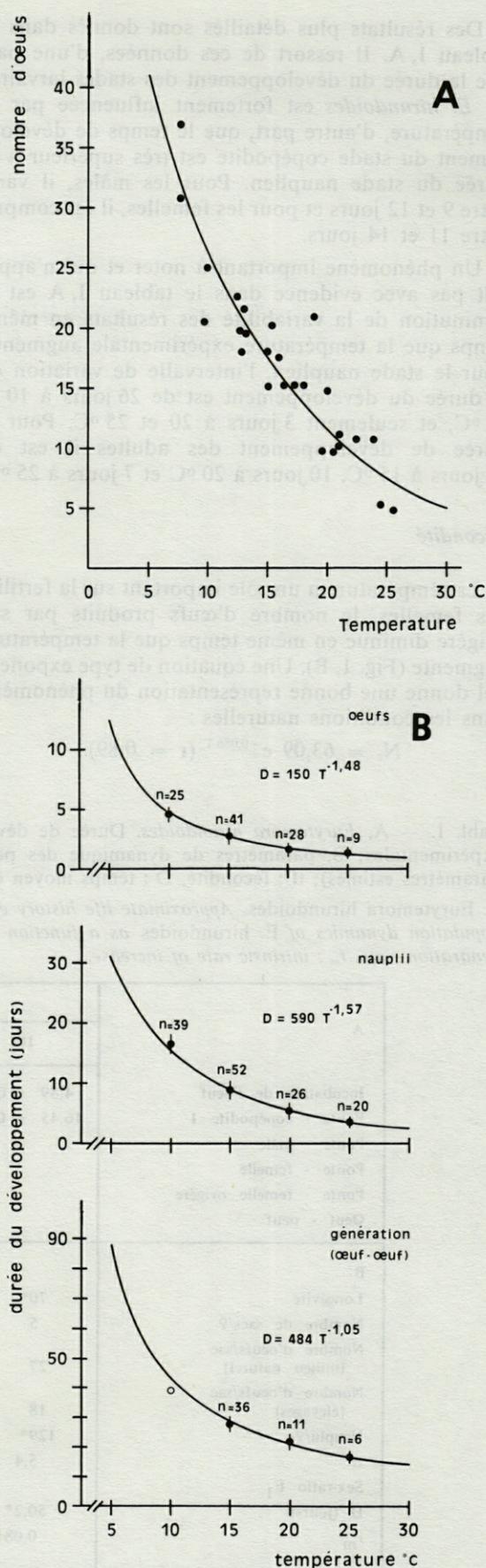
$$D_n = 590 T^{-1,57} (r = 0,99).$$

En ce qui concerne le cycle entier, de l'œuf à l'œuf, seule la relation puissance a pu être calculée puisque nous n'avons que 3 points expérimentaux :

$$D = 484 T^{-1,05} (r = 0,98).$$

Fig. 1. — A, nombre d'œufs par femelle ovigère en fonction de la température (estuaire de la Gironde). B, durées de développement des œufs, des nauplii et temps de génération de *Eurytemora hirundoides* en fonction de la température. O : valeur extrapolée.

A, mean numbers of eggs carried per ovigerous female as a function of temperature (Gironde estuary). B, development times of eggs, nauplii and generation time of *Eurytemora hirundoides* as a function of temperature. O : extrapolated value.



Des résultats plus détaillés sont donnés dans le tableau I, A. Il ressort de ces données, d'une part que la durée du développement des stades larvaires de *E. hirundoides* est fortement influencée par la température, d'autre part, que le temps de développement du stade copépodite est très supérieur à la durée du stade nauplien. Pour les mâles, il varie entre 9 et 12 jours et pour les femelles, il est compris entre 11 et 14 jours.

Un phénomène important à noter et qui n'apparaît pas avec évidence dans le tableau I, A est la diminution de la variabilité des résultats en même temps que la température expérimentale augmente. Pour le stade nauplien, l'intervalle de variation de la durée du développement est de 26 jours à 10 et 15 °C, et seulement 3 jours à 20 et 25 °C. Pour la durée de développement des adultes il est de 17 jours à 15 °C, 10 jours à 20 °C et 7 jours à 25 °C.

Fécondité

La température a un rôle important sur la fertilité des femelles, le nombre d'œufs produits par sac ovigère diminue en même temps que la température augmente (Fig. 1, B). Une équation de type exponentiel donne une bonne représentation du phénomène dans les conditions naturelles :

$$N_e = 63,09 e^{-0,086T} \quad (r = 0,89).$$

Cette équation est tout à fait comparable aux relations que l'on peut calculer d'après les données de Hirche (1974) :

$$N_e = 93,35 e^{-0,118T} \quad (r = 0,89)$$

ou de Heinle et Flemer (1975) :

$$N_e = 60,22 e^{-0,076T} \quad (r = 0,72).$$

La fertilité des femelles est moins grande en élevage que dans le milieu naturel, surtout à 10 °C (Tabl. I, B), ce qui est à mettre en relation avec l'absence de développement complet à cette température.

L'action de la température s'étend également au nombre de sacs ovigères produits par femelle. A 15 °C, nous avons noté jusqu'à 9 sacs ovigères successifs (moyenne : $2,88 \pm 0,16$), donnant naissance chacun à des nauplii. A 20 °C le maximum observé est de 4 sacs ovigères (moyenne $1,83 \pm 0,22$), tandis qu'à 25 °C il n'a pas été possible d'obtenir plus d'un sac ovigère par femelle malgré les tentatives de refécondation. En effet, la refécondation est nécessaire pour une production continue d'œufs fertiles. Nos observations, en élevage, nous ont permis de constater que des femelles fécondées une fois, puis isolées, produisent moins de sacs ovigères (seuls les œufs issus du premier sac éclosent) que des femelles constamment en présence de mâles.

Tabl. I. — A, *Eurytemora hirundoides*. Durée de développement (j) des principaux stades larvaires aux températures expérimentales; B, paramètres de dynamique des populations de *E. hirundoides* en fonction de la température (* : paramètres estimés); tf : fécondité, D : temps moyen de génération, r_m : taux intrinsèque d'accroissement.

A, *Eurytemora hirundoides*. Approximate life history events (days) at the experimental temperatures; B, parameters of the population dynamics of *E. hirundoides* as a function of temperature (* : estimated parameters). tf : fecundity; D : mean generation time, r_m : intrinsic rate of increase.

A	Température (°C)			
	10	15	20	25
Incubation de l'oeuf	4,89 ± 0,03	2,73 ± 0,60	1,75 ± 0,13	1,26 ± 0,07
Ponte - copépodite I	16,45 ± 0,34	8,79 ± 0,72	5,53 ± 0,11	3,65 ± 0,19
Ponte - mâle		20,65 ± 0,88	16,46 ± 0,92	13,18 ± 0,98
Ponte - femelle		22,51 ± 0,99	17,88 ± 0,61	14,62 ± 0,65
Ponte - femelle ovigère		25,71 ± 0,45	19,69 ± 0,40	14,90 ± 0,74
Oeuf - oeuf		27,68 ± 0,50	20,88 ± 0,76	16,10 ± 0,69
B				
Longévité	70*	43	35	21
Nombre de sacs/♀	5	3	2	1
Nombre d'œufs/sac (milieu naturel)	27	17	11	7
Nombre d'œufs/sac (élevages)	18	15	11	8
Nauplii/♀	129*	48	18	7
tf	5,4	6,2	5,7	5,4
Sex-ratio F ₁		0,42	0,48	0,54
D (jours)	50,2*	31,7	22,4	16,1
r_m	0,081	0,107	0,109	0,070

Ces résultats ont permis d'évaluer le potentiel de fécondité d'une femelle en fonction de la température. Le taux de fécondité par femelle est exprimé en nombre d'œufs produits par jour suivant la formule : $t_f = N_e \cdot N_s / d$ où N_e est le nombre d'œufs par sac ovigère, N_s le nombre de sacs ovigères par femelle et d l'intervalle de temps, en jours, entre l'instant où l'animal devient adulte et celui où il émet son dernier sac ovigère. Ce taux de fécondité est maximum à 15 °C mais les différences ne sont pas très importantes d'une température à l'autre, t_f variant de 5,4 à 6,2 (Tabl. I, B).

Taux intrinsèque d'accroissement

Le taux intrinsèque d'accroissement, représentatif du potentiel de reproduction, a été calculé selon la formule de Heip et Smol (1976) en considérant une proportion de femelles de 0,48. Ce chiffre correspond au sex-ratio moyen des générations F1 obtenues en élevage. Il est conforme aux observations de terrain puisque le pourcentage moyen de femelles dans la population adulte est de 46,9 (moyenne sur 5 années de prélèvements). Aux températures expérimentales r_m est compris entre 0,070 et 0,109. L'évolution du taux intrinsèque d'accroissement en fonction de la température est de type parabolique avec un maximum de 0,111 à 17,5 °C. En période hivernale, il serait théoriquement voisin de 0,040 tandis que la reproduction cesserait à 28 °C ($r_m = 0$). Cette évolution du potentiel de reproduction est en partie compensée par la durée de vie des adultes qui est de l'ordre de 3 semaines à 1 mois pour des températures estivales et de plus de 2 mois pour des températures hivernales (Tabl. I, B).

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

La méthode employée se révèle satisfaisante pour des élevages expérimentaux de *Eurytemora hirundoides*. Les résultats obtenus sont comparés à ceux trouvés par différents auteurs (Tabl. II) qui ont tous utilisé une nourriture algale (sauf Hirche, 1974 dont les données proviennent à la fois d'une expérimentation et d'une analyse de la structure démographique de *E. affinis* dans le milieu).

Pour cette comparaison nous n'avons pas fait de différence entre *E. affinis* et *E. hirundoides* dont la distinction éventuelle a fait l'objet de nombreuses remarques (Gurney, 1931; Wilson, 1932; Wilson et Yeatman, 1959; Katona, 1971). Nous pensons pouvoir assimiler ces deux formes car même s'il s'agit de deux espèces différentes, on connaît des cas d'hybridation (Pesta, 1927). Dans l'estuaire de la Gironde les populations amont correspondent plutôt à *E. affinis* et les populations aval se rapprochent davantage de *E. hirundoides* (Castel, 1981; Poli,

1982). La séparation des deux formes, qui soulève des problèmes importants de spéciation, ne nous est pas apparue indispensable pour cette étude dont le but est de montrer que l'on peut avoir une idée précise du cycle biologique d'un Copépode estuarien dans des conditions expérimentales en respectant, au mieux, les caractéristiques du milieu.

Tabl. II. — Temps de développement (j) des œufs, des nauplii et temps de génération de *Eurytemora hirundoides* (= *E. affinis*) en fonction de la température (* : paramètres estimés) selon différents auteurs.

Development time (days) of eggs, nauplii and generation time of Eurytemora hirundoides (= E. affinis) as a function of temperature (: estimated parameters) from different areas.*

	Température (°C)			
	10	15	20	25
DEVELOPPEMENT DES OEUFS				
Estuaire de la Gironde, France (Présente étude)	4,9	2,7	1,8	1,3
Halifax, Grande-Bretagne (Corkett & McLaren, 1970)	3,4	2,2	1,5	1,1
Patuxent River, U.S.A. (Heinle & Flemer, 1975)	4,1	1,9	1,5	1,0
Archipelago Sea, Finlande (Vuorinen, 1982)	1,8	1,0	0,7	0,5*
DEVELOPPEMENT DES NAUPLII				
Estuaire de la Gironde, France (Présente étude)	16,5	8,8	5,5	3,7
Halifax, Grande-Bretagne (Corkett & McLaren, 1970)	10,8	6,9	4,8	3,5
Patuxent River, U.S.A. (Heinle & Flemer, 1975)	12,0	6,6	4,5	3,0
Archipelago Sea, Finlande (Vuorinen, 1982)	14,3	8,5	5,8	4,4*
TEMPS DE GENERATION				
Estuaire de la Gironde, France (Présente étude)	43,3*	27,7	20,9	16,1
Hamble River, Grande-Bretagne (Katona, 1970)	28,0	17,0	12,0	
Woods Hole, U.S.A. (Katona, 1970)	33,0	20,0	15,0	12,0
Patuxent River, U.S.A. (Heinle & Flemer, 1975)	34,1	21,9	16,5	11,0
Archipelago Sea, Finlande (Vuorinen, 1982)	27,0	18,5	15,5	
Schlei R.F.A. (Hirche, 1974)	29,8	23,1	19,4	16,9

Les concentrations en Algues mentionnées dans les travaux portant sur *Eurytemora* (Tabl. II) varient entre 10 000 et 120 000 cellules/ml. Dans l'estuaire de la Gironde, elles ne dépassent guère 500 cellules/ml et sont souvent très inférieures. A la limite amont de l'estuaire, où la production primaire est nettement la plus élevée, le phytoplancton représente entre 4 % (période de crue) et 62 % (période d'étiage) de la matière organique particulaire (Relexans et Etcheber, 1982). Ces pourcentages sont probable-

ment très inférieurs dans la partie moyenne dont les eaux sont fortement chargées en seston (0,040 à 38,81 g/l).

E. hirundoides, qui vit préférentiellement dans les eaux turbides, ingère des particules détritiques organiques et inorganiques (Burkill et Kendall, 1982; obs. pers.). Heinle et Flemer (1975) ont montré qu'au printemps la production primaire pouvait être insuffisante pour satisfaire les besoins nutritionnels de *E. affinis* et que le Copépode était donc obligé d'utiliser le débris organique.

Nos résultats montrent qu'une nourriture constituée essentiellement de particules organiques non phytoplanctoniques permet un développement complet de *E. hirundoides* en élevage. La durée du cycle est, cependant, un peu plus longue que dans le cas où la nourriture est à base d'Algues monocellulaires. Le retard de développement est particulièrement net pour les copépodites. Ce phénomène traduit probablement une certaine carence alimentaire. En effet, il est probable que les deux premiers stades naupliens ne se nourrissent pas, ce qui expliquerait que le développement des nauplii soit moins retardé que celui des copépodites.

Par comparaison avec les élevages dans lesquels les animaux sont nourris avec des cultures d'Algues, Burkill et Kendall (1982) ont calculé que le taux de développement de *E. affinis in situ* représente seulement 10 à 82% de celui obtenu en laboratoire (températures comprises entre 5 et 15 °C). Ces auteurs émettent l'hypothèse que le rapport phytoplancton/seston (faible dans notre cas) pourrait être un indice de potentialité nutritive. Notre technique d'élevage, respectant des conditions de nourriture naturelles, permet l'extrapolation des résultats expérimentaux au milieu estuarien.

Les données brutes concernant nos élevages font ressortir des variations individuelles assez importantes. A 15 °C, la durée de développement depuis l'éclosion jusqu'au stade adulte varie de 11 à 32 jours, à 20 °C elle est comprise entre 13 et 24 jours et à 25 °C entre 9 et 16 jours. Ceci peut être dû à des différences de « qualité » de la nourriture, la nature de la matière organique dans l'estuaire de la Gironde étant variable d'une saison à l'autre (Relexans et Etcheber, 1982). Toutefois, Heinle et Flemer (1975), qui utilisent une méthode standardisée avec des cultures d'algues, observent des variations individuelles du même ordre. La composante génétique, intrinsèque à chaque individu, est donc la plus importante pour expliquer ces variations.

Un autre facteur susceptible d'influencer la durée du développement est la salinité. Généralement les populations de *E. affinis* sont les plus abondantes pour des salinités inférieures à 15 ‰ (Jeffries, 1962). Dans l'estuaire de la Gironde on peut récolter des femelles ovigères entre 0 et 25 ‰, l'optimum de salinité se situant entre 0,5 et 5 ‰. Katona (1970) a montré que *E. affinis* se reproduit à 33 ‰ et que le

temps de génération n'est pas significativement différent de ceux observés à 5 ‰ ou 20 ‰. Bradley (1975), dans une étude de la tolérance physiologique de *E. affinis* à la température, conclut qu'il n'y a pas de relation de cause à effet entre la salinité et la distribution du Copépode. La température joue donc un rôle majeur dans les variations du cycle biologique de *E. hirundoides*.

La vitesse d'action de la température sur la durée du développement est estimée par la concavité de la courbe liant le temps de développement à la température ; il s'agit de l'exposant b des équations utilisées (Belehradek et puissance). En ce qui concerne l'équation de Belehradek, les valeurs du coefficient b de la durée d'incubation des œufs (-1,62) et de développement des nauplii (-2,94) sont proches de celles calculées pour la plupart des Calanoïdes. Mc Laren *et al.* (1969) et Corkett et Mc Laren (1970), après une étude statistique du temps du développement des œufs de 11 espèces de Copépodes marins, fixent la valeur de b à -2,05 pour toutes les espèces. Cooley et Minns (1978) proposent la valeur de -2,0 pour le développement des œufs des Calanoïdes d'eau douce.

La relation entre le cycle entier (de l'œuf à l'œuf) et la température a été ajustée à une fonction puissance dont le coefficient b est égal à -1,05. Cette valeur est proche de -1 qui pourrait être le coefficient valable pour tous les Copépodes (Heip et Smol, 1976). Si l'on admet que $b = -1$, on peut écrire une forme réduite de l'équation de Belehradek : $D = a(T - \alpha)$ où α représente le zéro biologique, c'est-à-dire la température en-dessous de laquelle il n'y a pas de reproduction. Le calcul donne une température de 1,54 °C pour le zéro biologique, ce qui paraît tout à fait réaliste.

Dans nos conditions d'élevage la fécondité est bonne, au moins entre 15 et 25 °C où le nombre d'œufs par sac ovigère correspond aux observations faites *in situ*. Expérimentalement, Heinle *et al.* (1977) ont montré qu'une nourriture à base de fragments de plantes permettait une bonne fécondité chez *E. affinis*. Ils attribuent un rôle essentiel aux microorganismes (Bactéries, Ciliés) dans l'utilisation du débris par le Copépode.

Le nombre de sacs ovigères émis par femelle est indirectement influencé par la température car il dépend de la durée de vie de l'animal. Nous avons pu noter jusqu'à 9 sacs ovigères successifs émis par une seule femelle à 15 °C. Heinle *et al.* (1977) observent jusqu'à 12 sacs ovigères à 25 °C.

Contrairement aux observations de Heip et Smol (1976) concernant des Harpacticoïdes d'eau saumâtre, le potentiel de reproduction de *E. hirundoides* n'augmente pas linéairement en fonction de la température. Le taux intrinsèque d'accroissement, r_m , croît jusqu'à 17,5 °C puis décroît ensuite. On peut imputer ce phénomène à une carence alimentaire mais, dans nos élevages, la nourriture est toujours

quantitativement en excès. La mortalité post-embryonnaire devrait être prise en compte dans le calcul de r_m . Nous n'avons pas quantifié ce paramètre avec précision mais nous pouvons avancer que le taux de mortalité maximum se situe au passage du stade nauplien au stade copépodite et qu'il est moindre à 15-20 °C qu'à 10 et 25 °C. Toutefois, Heip et Smol (1976) ont montré que la mortalité n'intervenait pas d'une manière décisive dans le calcul de r_m . L'évolution de r_m en fonction de la température chez *E. hirundoides*, ressemble à celle observée chez 5 espèces sympatriques de Planaires (Russier, 1971) dont la répartition s'explique par le décalage entre les maximums de potentiel de reproduction. Enfin, nous avons montré (Castel *et al.*, sous presse) que le calcul de r_m uniquement en fonction de la température permettait de rendre compte du maximum d'abondance de *E. hirundoides* dans l'estuaire de la Gironde.

Les valeurs de r_m pour *E. hirundoides* sont très comparables à celles calculées pour des Copépodes Harpacticoïdes épibenthiques. A 18 °C, le taux intrinsèque d'accroissement est de 0,110 pour *E. hirundoides*, de 0,101 et 0,165 respectivement pour *Paronychocamptus nanus* et *Tachidius discipes* (Heip et Smol, 1976), varie entre 0,088 et 0,291 pour différentes espèces du genre *Tisbe* (Volkman-Rocco et Fava, 1969);

L'ensemble de ces résultats permet de dégager la notion de convergence de stratégies adaptatives chez deux taxons : Calanoïdes et Harpacticoïdes dont le passé évolutif est différent. Cette convergence se manifeste au travers de stratégies de reproduction (r_m voisins, même cinétique d'action de la température sur la durée du développement) et par des aspects comportementaux. En effet, *E. hirundoides*, Calanoïde intrinsèquement pélagique, présente un comportement à tendance fousseuse et les Harpacticoïdes cités ont des aptitudes à la nage. En revanche, un Copépode strictement benthique, *Cleto-des pusillus*, a un taux intrinsèque d'accroissement beaucoup plus faible (0,0062); il vit dans une vase terrigène, biotope réputé stable (Soyer, 1980).

E. hirundoides, dont l'abondance dans l'estuaire de la Gironde est fortement liée à la quantité de matière organique en suspension (Castel, non publié), capable de se nourrir, en élevage, d'Algues monocellulaires (Heinle, 1970; Katona, 1970), comme de détritus (Heinle *et al.*, 1977) ou de Ciliés (Berk *et al.*, 1977), présente une plasticité éthophysologique qui lui permet de coloniser le milieu estuarien dont une caractéristique principale est la variabilité.

REMERCIEMENTS. — Ce travail a bénéficié du soutien financier du CNEXO (contrat n° 78/1822/B). Nous remercions Monsieur le Professeur P. Lasserre (Université Paris VI) pour ses conseils et encouragements, le Dr C. Courties (Station biologique de

Roscoff) qui a collaboré à la mise au point de la technique d'élevage et le Dr C. Cazaux (Station biologique d'Arcachon) qui a bien voulu lire et critiquer le manuscrit de ce travail.

BIBLIOGRAPHIE

- BELEHRADEK J., 1935. Temperature and living matter. *Protoplasma*, Monogr. n° 8, Borntraeger, Berlin, 277 p.
- BERK S.G., D.C. BROWNLEE, D.R. HEINLE, H.S. KLING and R.R. COLWELL, 1977. Ciliates as a food source for marine planktonic Copepods. *Microbiol. Ecol.*, 4 : 27-40.
- BRADLEY B.P., 1975. The anomalous influence of salinity on temperature tolerance of summer and winter populations of the Copepod *Eurytemora affinis*. *Biol. Bull.*, 148 : 26-34.
- BURKILL P.H. and T.F. KENDALL, 1982. Production of the Copepod *Eurytemora affinis* in the Bristol Channel. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 7 : 21-31.
- CASTEL J., 1981. Aspects de l'étude écologique du plancton de l'estuaire de la Gironde. *Océanis*, 6 : 535-577.
- CASTEL J., G. ARZUL et J.P. LISSALDE, 1976. Etude préliminaire du plancton de l'estuaire de la Gironde. *J. Rech. Océanogr.*, 1 : 17-24.
- CASTEL J., C. COURTIES et J.M. POLI, 1983. Dynamique du Copépode *Eurytemora hirundoides* dans l'estuaire de la Gironde : effet de la température. *Oceanol. Acta*, Proc. Symp. Europ. Biol. Mar., Brest, 27 sept.—1^{er} oct. 1982 (sous presse);
- COOLEY J.M. and C.K. MINNS, 1978. Predicting of egg development times of fresh water copepods. *J. Fish. Res. Bd Canada*, 35 : 1322-1329.
- CORKETT C.J. and I.A. Mc LAREN, 1970. Relationship between development rate of eggs and older stages of copepods. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 50 : 161-168.
- DARNELL R.M., 1967. Organic detritus in relation to the estuarine ecosystem. In : Estuaries : 376-382. Ed. G.H. Lauff, Am. Ass. Adv. Sci., Washington DC.
- GEILING W.T. and R.S. CAMPBELL, 1972. The effect of temperature on the development rate of the major life stages of *Diaptomus pallidus* Herrick. *Limnol. Oceanogr.*, 17 : 304-307.
- GURNEY R., 1931. British freshwater Copepoda. Vol. I. Ray Society, London, 238 p.
- HEINLE D.R., 1970. Population dynamics of exploited cultures of calanoid copepods. *Helgoländer wiss. Meeresunters.*, 20 : 360-372.
- HEINLE D.R. and D.A. FLEMER, 1975. Carbon requirements of a population of the estuarine copepod *Eurytemora affinis*. *Mar. Biol.*, 31 : 235-247.
- HEINLE D.R., R.P. HARRIS, J.F. USTACH and D.A. FLEMER, 1977. Detritus as food for estuarine copepods. *Mar. Biol.*, 40 : 341-353.
- HEIP C., 1974. A comparison between models describing the influence of temperature on the development rate of Copepods. *Biol. Jaarb.*, 42 : 121-125.
- HEIP C. and N. SMOL, 1976. Influence of temperature on the reproductive potential of two Brackish-water Harpacticoïdes (Crustacea : Copepoda). *Mar. Biol.*, 35 : 327-334.
- HIRCHE H.J., 1974. Die copepoden *Eurytemora affinis* Poppe und *Acartia tonsa* Dana und ihre Besiedlung durch *Myoschiston centropagidarum* Precht (Peritricha) in der Schlei. *Kieler Meeresforsch.*, 30 : 143-164.

- JEFFRIES H.P., 1962. Salinity-space distribution of the estuarine copepod genus *Eurytemora*. *Int. Revue ges. Hydrobiol. Hydrogr.*, 47 : 291-300.
- JØRGENSEN C.B., 1966. Biology of suspension feeding. Pergamon Press, New York, 357 p.
- KATONA S.K., 1970. Growth characteristics of the copepoda *Eurytemora affinis* and *Eurytemora herdmani* in laboratory cultures. *Helgoländer wiss. Meeresunters.*, 20 : 373-384.
- KATONA S.K., 1971. The developmental stages of *Eurytemora affinis* (Poppe, 1880) (Copepoda, Calanoida) raised in laboratory cultures, including a comparison with the larvae of *Eurytemora americana* Williams, 1906, and *Eurytemora herdmani* Thompson & Scott, 1897. *Crustaceana*, 21 : 5-20.
- KINNE O., (Ed.) 1977. Marine Ecology. Vol. 3. Cultivation. Part. 2, John Wiley & Sons, Chichester. 1293 p.
- LENZ J., 1977. On detritus as food source for pelagic filter-feeders. *Mar Biol.*, 41 : 39-48.
- McLAREN I.A., C.J. CORKETT and E.J. ZILLIUX, 1969. Temperature adaptation of copepod eggs from the arctic to the tropics. *Biol. Bull.*, 137 : 486-493.
- PESTA O., 1927. Copepoda non parasitica. In « Tierwelt der Nord-und Ostsee », 10 X.
- POLI J.M., 1982. Contribution à l'étude de la dynamique et de l'adaptation physiologique du copépode estuarien *Eurytemora hirundoides* (Nordquist, 1888). (Estuaire de la Gironde) Thèse 3^e cycle, Université de Bordeaux I, 118 p.
- RELEXANS J.C. et H. ETCHEBER, 1982. Cycles saisonniers de la matière organique particulaire à la limite amont de l'estuaire de la Gironde. *C.R. Hebd. Séanc. Acad. Sc. Paris*, 294, Sér. II : 861-864.
- RUSSIER R., 1971. La planaire américaine *Dugesia tigrina* dans la région Lyonnaise : essai d'interprétation éco-physiologique de son implantation. Thèse 3^e cycle, Université de Lyon, 93 p.
- SOYER J., 1980. Cycle biologique d'un Copépode Harpacticoïde des vases terrigènes côtières de Banyuls s/Mer : *Cletodes pusillus* (Sars). *Vie Milieu*, 30 (1) : 35-44.
- VOLKMANN-ROCCO B. and G. FAVA, 1969. Two sibling species of *Tisbe* (Copepoda, Harpacticoida) : *Tisbe reluctant* and *T. persimilis* n. sp. Research on their morphology and population dynamics. *Mar. Biol.*, 3 : 159-164.
- VUORINEN I., 1982. The effect of temperature on the rates of development of *Eurytemora hirundoides* (Nordquist) in laboratory culture. *Ann. Zool. Fenn.*, 19 : 129-134.
- WILSON C.B., 1932. The copepods of the Woods Hole region, Massachusetts. *Bull. U.S. nation. Mus.*, 158 : 1-635.
- WILSON M.S. and H.C. YEATMAN, 1959. Free-living Copepods, In : « Fresh-water biology » Edited by W.T. Edmonson, John Wiley & Sons, New York, 1248 p.
- WINBERG G.G., 1971. Methods for the estimation of production of aquatic animals, Academic Press, London & New York, 175 p.
- HERNANDEZ J.M. and C.K. MINNER, 1978. Predicting of egg development times of fresh water copepods. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 62 : 133-139.
- CORKETT C.J. and I.A. Mc LAREN, 1970. Relationship between development rate of eggs and other stages of copepods. *J. exp. Mar. Biol. Ecol.*, 50 : 161-168.
- BARRETT R.M., 1967. Organic detritus in relation to the estuarine ecosystem. In : Estuaries : 75-82. Ed. G.H. Lauff, Am. Ass. Adv. Sci., Washington D.C.
- GRANT W.T. and R.S. CARROLL, 1972. The effect of temperature on the development rate of the major life stages of *Daphnia pulex* Linn. *Limnol. Oceanogr.*, 17 : 304-307.
- GURNEY R., 1961. British freshwater Copepoda. Vol. 1. Ray Society, London, 238 p.
- HERNANDEZ J.M., 1970. Population dynamics of exploited cultures of calanoid copepods. *Helgoländer wiss. Meeresunters.*, 20 : 360-372.
- HERNANDEZ J.M. and D.A. FLEMING, 1973. Carbon requirements of a population of the estuarine copepod *Eurytemora affinis*. *Mar. Biol.*, 21 : 232-247.
- HERNANDEZ J.M., R.R. HARRIS, J.R. DETRICK and D.A. FLEMING, 1977. Detritus as food for estuarine copepods. *Mar. Biol.*, 40 : 241-252.
- HERNANDEZ J.M., 1974. A comparison between models describing the influence of temperature on the development rate of Copepods. *Biol. Jaarb.*, 42 : 121-125.
- HERNANDEZ J.M. and N. SMOY, 1978. Influence of temperature on the reproductive potential of two brackish-water Harpacticoida (Crustacea : Copepoda). *Mar. Biol.*, 55 : 327-334.
- HEINLE H.J., 1974. Die copepoden *Eurytemora affinis* Poppe und *Eurytemora herdmani* Thompson und ihre Beziehung durch *Metastylon carolinianum* Pritch (Pesticida) in der Schlei. *Wiss. Meeresforsch.*, 30 : 142-164.
- L'ensemble de ces résultats permet de dégager la notion de convergence de stratégies adaptatives chez deux genres : Calanoides et Harpacticoides dont le passé évolutif est différent. Cette convergence se manifeste au travers de stratégies de reproduction (à savoir même cinétique d'action de la température sur la durée du développement) et par des aspects comportementaux. En effet, *E. hirundoides* Calanoides intrinsèquement pélagique, présente un comportement à tendance fouisseur et les Harpacticoides cités ont des aptitudes à la nage. En revanche, un Copepode strictement benthique, *Cletodes pusillus*, a un taux intrinsèque d'accroissement beaucoup plus faible (0,0082) ; il vit dans une vase terrigène, biotique réputée stable (Soyer, 1980).
- E. hirundoides* dont l'abondance dans l'estuaire de la Gironde est fortement liée à la quantité de matière organique en suspension (Castel, non publié), capable de se nourrir en élevage d'algues monocultivées (Heinle, 1970 ; Katona, 1970) comme de débris (Heinle et al., 1977) ou de *Chlorella* (Berk et al., 1977), présente une plasticité éthologique qui lui permet de coloniser le milieu estuarien dont une caractéristique principale est la variabilité.
- REMERCIEMENTS — Ce travail a bénéficié du soutien financier du CNEXO (contrat n° 78/1822/B). Nous remercions Monsieur le Professeur F. Lasserre (Université Paris VI) pour ses conseils et encouragements, le Dr C. Courtes (Station biologique de

ÉVOLUTION MORPHOMÉTRIQUE ET ÉNERGÉTIQUE DE LA CIVELLE (*Anguilla anguilla* L., 1758) EN MÉDITERRANÉE AU COURS DE SA PIGMENTATION

*Anatomical and energetical development
of Mediterranean elver (*Anguilla anguilla* L., 1758)
during pigmentation*

Raymonde LECOMTE-FINIGER,

Université de Perpignan, Laboratoire de Biologie Marine,
avenue de Villeneuve, 66025 Perpignan Cedex, France

CIVELLE
ANGUILLA ANGUILLA
PIGMENTATION
TAILLE, POIDS
ENERGIE TISSULAIRE

RÉSUMÉ. — La phase de pigmentation, chez la Civelle, s'effectue parallèlement à une évolution anatomique et physiologique. Les stades de pigmentation, la taille et le poids, les valeurs énergétiques tissulaires et le coefficient de condition K ont été suivis en élevage, pendant deux mois, sur deux lots de Civelles d'origine méditerranéenne. Jusqu'à la reprise de l'activité trophique (au stade VIA 3), la taille et le poids diminuent (perte de 4,2 à 6,4 % en taille et de 32 à 64 % en poids) ainsi que les valeurs énergétiques tissulaires (27,54 à 19,30 Joules/mg), le coefficient de conditions K restant stable (0,085). A partir du stade VIA 4, ces paramètres augmentent mais avec un certain retard par rapport à la prise de nourriture. Les réductions de taille et de poids ainsi que l'extension de la pigmentation corporelle dépendent des conditions d'élevage et en particulier des facteurs physico-chimiques : la température surtout et la salinité. Ces résultats sont comparés aux données de la littérature portant essentiellement sur les Civelles atlantiques.

ELVER
ANGUILLA ANGUILLA
PIGMENTATION
LENGTH, WEIGHT
CALORIFIC VALUE

ABSTRACT. — The pigmentation of the elver is achieved in parallel with the anatomical and physiological development. Pigmentation stages, length and weight, energetic values of tissues and condition coefficient K were studied over two months on two samples of Mediterranean elvers reared in the laboratory. Till the recovery of trophic activity (stage VIA 3), length and weight decrease (loss of 4.2 to 6.4 % in length and 32 to 64 % in weight) as do the energetic values of tissues (27.54 to 19 J/mg), the condition coefficient K remaining stable (0.085). From stage VIA 4, these parameters increase following a delay varying according to the recovery of feeding. Reduction in length and weight and extension of pigmentation depend on rearing conditions and particularly on physico-chemical factors : mean temperature, and salinity. These results are compared with bibliographical data concerning mostly Atlantic elvers.

INTRODUCTION

Les Civelles transparentes, au cours de leur progression dans les eaux continentales et de leur occupation des milieux saumâtres et dulçaquicoles, subissent une évolution pigmentaire étudiée par

quelques auteurs : Gilson (1908), Panu (1919 *a, b, c*) et Vilter (1942). Une classification des différents stades de pigmentation, basée sur le degré d'extension des mélanophores corporels, a été proposée par Strubberg (1913). Boetius (1976) *a*, par regroupement, réduit à 5 stades cette classification. Récemment, nos recherches en collaboration avec Elie (Elie

et al., 1982), ont conduit à proposer une nouvelle définition des limites des différents stades pigmentaires, portant leur nombre à 8.

Le développement de la pigmentation chez la Civelles s'effectue parallèlement à une évolution anatomique et physiologique importante, liée au changement de milieu (eau de mer — eau dessalée) et de comportement (migrateur — sédentaire, pélagique — benthique). La taille et le poids du corps diminuent au début de la période de post-recrutement (Strubberg, 1913; Elie, 1979; Gandolfi *et al.*, 1980), cette réduction corporelle étant liée à certains facteurs physico-chimiques du milieu : la température et la salinité (Panu, 1929; Gandolfi-Hornoyold, 1924; Charlon et Blanc, 1982).

Au cours de leur mouvement anadrome vers les eaux continentales, les Civelles transparentes méditerranéennes sont en phase de jeûne (Finiger, 1976). Cette période est suivie d'une reprise de l'activité trophique, parallèlement au développement de la pigmentation (Lecomte-Finiger, 1983).

Il paraissait donc intéressant de rechercher expérimentalement l'influence de la température et de la salinité sur l'évolution de certains caractères anatomophysiologiques entre les stades VB (Civelles transparente) et VIB (Civelles pigmentée).

I. PROTOCOLE EXPERIMENTAL

Deux lots (lot 1 : nov. 1977 : lot 2 : fév. 1978) de Civelles d'origine méditerranéenne (étang de Bages-Sigean, Narbonnais) ont été acclimatés aux conditions expérimentales suivantes :

- 3 salinités : eau douce : 0‰, eau saumâtre : 24‰ et eau de mer : 38‰;
- 2 températures : 12 ± 1 °C pour le lot 1 et 20 ± 1 °C pour le lot 2 (thermostat Bioblock);
- conditions naturelles d'éclairément selon le rythme jour-nuit;
- nourriture : pâte artificielle pour Civelles (Aqualim) et Crabes verts (*Carcinus mediterraneus*).

Un lot de 100 Civelles est mesuré et pesé le jour même de leur capture. Leur stade de pigmentation est déterminé selon la classification de Strubberg (1913). Cette recherche est antérieure à la nouvelle classification proposée (Elie *et al.*, 1982). Pendant les deux mois de l'expérience, un échantillon de 40 Civelles est prélevé chaque semaine dans les élevages et mesuré (LT, longueur totale en cm; PF, poids frais en g). Le coefficient de condition est calculé à partir de l'expression $K = 100 PF/LT^3$. Les valeurs énergétiques des tissus sont obtenues par une méthode de calorimétrie directe, au moyen d'une microbombe Phillipson associée à un enregistreur. Les valeurs énergétiques sont exprimées en joules par mg de poids sec. L'analyse des contenus stomacaux a été réalisée (Lecomte-Finiger, 1983) par la méthode mixte.

II. RÉSULTATS

1) Pigmentation

Au moment de la mise en élevage, les Civelles du lot 1 (nov.) sont homogènes puisque toutes (100 %) au stade VB = Civelles transparente. Les Civelles du lot 2 (fév.) sont par contre à différents stades de pigmentation : le stade VB représente 70 % du lot et les 30 % restants sont en début de pigmentation (stades VIA1 et VIA2).

A la fin de l'expérience, 2 mois plus tard, les Civelles sont à des stades avancés de pigmentation : stades VIA3, VIA4 et VIB, quelles que soient les salinités et les températures d'élevage (Fig. 1). Cependant, l'extension du pigment est plus rapide dans le lot à 20 °C que dans celui à 12 °C. Il faut remarquer aussi qu'en eau douce et en eau saumâtre le pourcentage de Civelles pigmentées (VIA3 et VIA4) est important et représente 96 % du lot, alors que seulement 80 % des individus atteignent ces stades en eau de mer.

2) Taille et poids

La taille et le poids moyens initiaux (\overline{LTo} et \overline{PFo}) des individus de nov. (lot 1) sont supérieurs à ceux du lot de fév. (lot 2). Les Civelles arrivées en début de recrutement sont à un stade de croissance plus avancé que celles de recrutement plus tardif (bien qu'à des stades de pigmentation voisins).

La taille et le poids moyens initiaux ($\overline{LT1}$) et le poids frais moyen ($\overline{PF1}$) ont diminué. La réduction de taille ($\overline{LT1}$ par rapport à \overline{LTo}) est faible et varie entre 4,2 % et 6,4 %. La perte de poids ($\overline{PF1}$ par rapport à \overline{PFo}) est plus importante et varie de 32 à 54 % (Tabl. I, A).

3) Reprise de l'alimentation

L'analyse des contenus stomacaux des Civelles montre que la reprise de l'activité trophique s'effectue au cours de la pigmentation. Le tableau I, B représente les pourcentages d'estomacs pleins en fonction des différents stades de pigmentation. Il apparaît que les Civelles transparentes (VB, VIA1) et celles en début de pigmentation (VIA2) ne présentent aucune activité nutritionnelle. La prise de nourriture débute seulement au stade VIA3.

4) Coefficient de condition K

Il est toujours inférieur à l'unité, et, chez la Civelles, sa valeur moyenne est faible, de l'ordre de $0,085 \pm 0,020$. Il apparaît que K varie peu (autour de 0,085), chez la Civelles en cours de pigmentation,

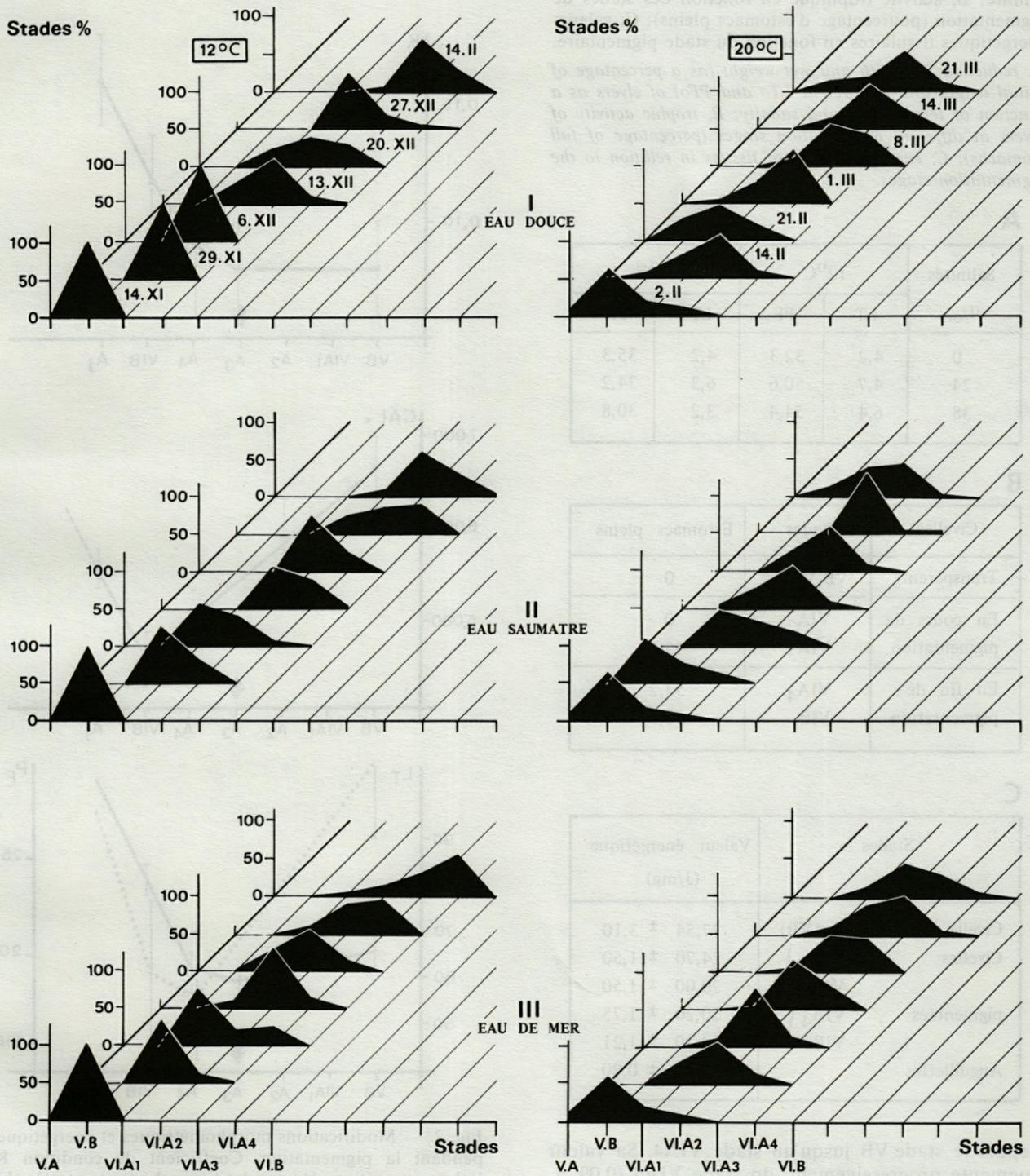


Fig. 1. — Evolution de la pigmentation en fonction de 3 salinités (0; 24; 38 ‰) et de 2 températures (12 et 20 °C).
 Development of pigmentation as a function of three salinities (0; 24; 38 ‰) and two temperatures (12; 20 °C).

Tabl. I. — A, réduction de taille et de poids frais (en % par rapport à la taille et aux poids frais initiaux LTo et Pfo) des Civelles en fonction de la température et de la salinité; B, activité trophique en fonction des stades de pigmentation (pourcentage d'estomacs pleins); C, valeurs énergétiques tissulaires en fonction du stade pigmentaire.

A, reduction in length and wet weight (as a percentage of initial length and wet weight LTo and Pfo) of elvers as a function of temperature and salinity; B, trophic activity of elvers at different pigmentation stages (percentage of full stomachs); C, energetic values of tissues in relation to the pigmentation stages.

A

Salinités ‰	12°C		20°C	
	LT	PF	LT	PF
0	4,2	32,3	4,2	35,3
24	4,7	50,6	6,3	34,2
38	6,4	54,4	3,2	30,8

B

Civelles	Stades	Estomacs pleins
Transparente	VB, VIA ₁	0
En cours de pigmentation	VIA ₂	0
	VIA ₃	45,6
En fin de pigmentation	VIA ₄	53,2
	VIB	50,0

C

Stades	Valeur énergétique (J/mg)	
Civelle transparente (VB)	27,54 ± 3,10	
Civelles pigmentées	VIA ₂	24,70 ± 1,50
	VIA ₃	20,00 ± 1,50
Anguillettes	VIA ₄	20,20 ± 1,75
	VIB	19,30 ± 1,21
Anguillettes	23,18 ± 0,80	

depuis le stade VB jusqu'au stade VIA4. Sa valeur augmente progressivement, du stade VIA4 (0,09 ± 0,01) au stade Anguillette de 15 cm environ (0,16 ± 0,02) (Fig. 2).

5) Valeurs énergétiques tissulaires (Tabl. I, C)

Ces valeurs sont élevées chez la Civelle transparente (27,54 ± 3,10 Joules/mg), puis décroissent au

cours de la pigmentation (19,30 ± 1,21 Joules/mg au stade VIB), enfin elles augmentent chez la jeune Anguillette (23,18 ± 0,80 J/mg).

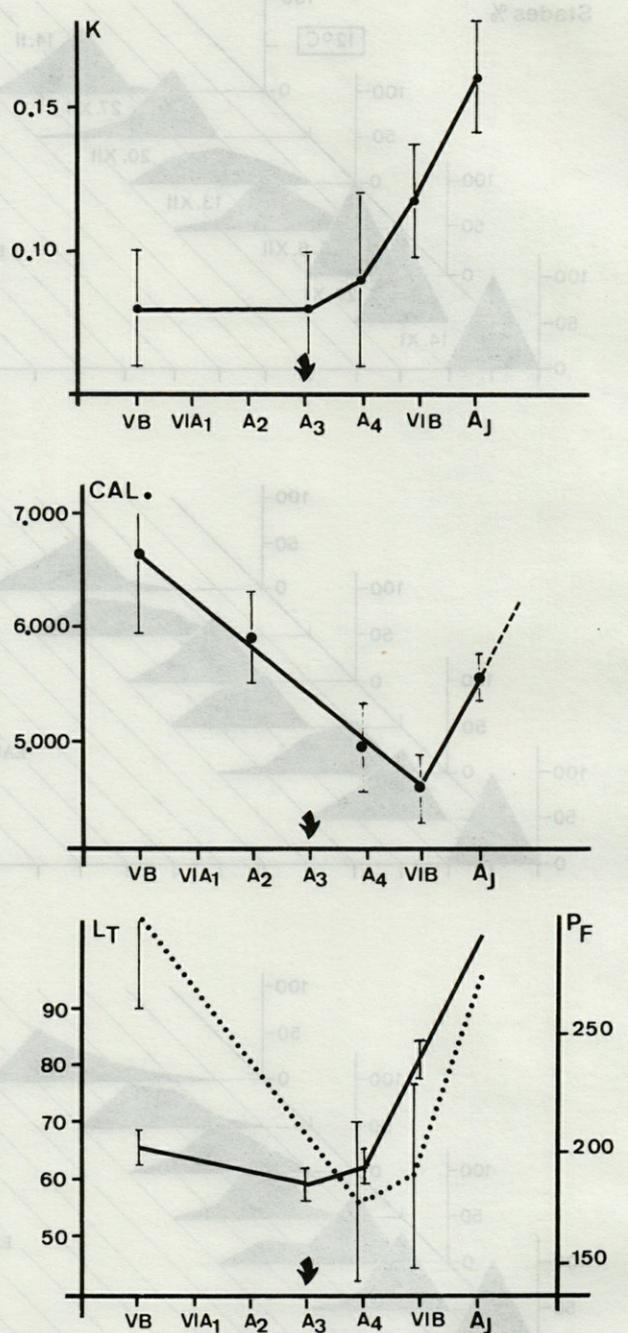


Fig. 2. — Modifications morphométriques et énergétiques pendant la pigmentation. Coefficient de condition K. Valeur énergétique (J/mg) des tissus. Longueur totale (LT en mm) et poids frais (PF en mg). Reprise de l'activité trophique ↓. AJ : Anguille jaune; LT : trait plein; PF : pointillé.

Morphometrical and energetical variations during the pigmentation. Condition factor K. Energetic value (J/mg). Total length (LT mm) and wet weight (PF in mg). Recovery of the trophic activity ↓. Yellow-eel (AJ); continuous lines indicate LT and discontinuous lines PF.

Il apparaît qu'à la *diminution* de la valeur énergétique tissulaire, de la taille et du poids du corps entre les stades VB et VIA4 fait suite un net *accroissement* de ces valeurs (ainsi que celles du coefficient de condition K), en corrélation avec la reprise de l'activité trophique au stade VIA3 (Fig. 2).

DISCUSSION

Le développement pigmentaire est particulièrement important et spectaculaire chez la Civelle où il a conduit à la définition de stades de plus en plus précis (5 : Boetius, 1976; 7 : Strubberg, 1913; 8 : Elie *et al.*, 1982). Cette manifestation extérieure (mélanophores tégumentaires) est accompagnée de modifications anatomophysiologiques importantes qui correspondent à un *changement écophysologique profond* (euryhalinité et eurythermie; reprise de l'activité trophique).

Parmi ces modifications, celles qui touchent le tractus digestif et sont en rapport avec le début de la prise de nourriture sont particulièrement importantes. En effet, le tube digestif, fermé par 3 systèmes de valvules (Langle, communication personnelle), demeure non fonctionnel jusqu'au stade VIA3. Néanmoins Tesch (1977) a trouvé expérimentalement que déjà les stades VIA1 (28-45 %) et VIA2 (24-100 %) peuvent avoir de la nourriture dans leur tractus digestif. De même Cantrelle (1982) note la présence de nourriture chez les individus au stade VB. Ce problème est intéressant et montre que la question de la nutrition des stades en cours de métamorphose reste énigmatique. Pendant cette période de jeûne, les teneurs en graisses et en glycogène hépatique, décelables à l'échelle histo-chimique, diminuent selon Panu (1929 b). Notre analyse calorimétrique a nettement mis en évidence la *diminution des valeurs énergétiques* entre les stades VB et VIB, perte qui correspond à l'utilisation des réserves à des fins plastiques (mélanogenèse) et dynamiques (mouvements de nage actifs au cours du post-recrutement). Ces valeurs énergétiques varient d'ailleurs dans le même sens que celles calculées par Tarr et Hill (1978) pour des Civelles d'espèces sud-africaines.

La *prise de nourriture*, à partir du stade VIA3, est suivie avec un certain décalage d'une reprise de croissance (stades VIA4 et VIB), d'une augmentation du coefficient de condition K (stade VIA4) et d'un accroissement des valeurs énergétiques tissulaires (stade VIB). Le *retard* constaté entre la prise de nourriture et le démarrage de la croissance est de l'ordre de plusieurs semaines (3 semaines dans nos conditions expérimentales). Un tel retard, d'ailleurs observé en milieu naturel dans les lagunes du Narbonnais et du Roussillon (Lecomte-Finiger, 1983), a été estimé à 21 jours par Elie et Daguzan (1976) et même à 38 jours (Elie et Daguzan, 1980) chez les Civelles atlantiques en élevage. Une accu-

mulation des réserves tissulaires adipeuses intramusculaires (histochimie) a été observée à partir du stade VIB (Willemse, 1975).

Le coefficient de condition K est faible (0,085 en moyenne), compte tenu de la morphologie et de l'aspect serpentiforme de la Civelle. Les variations de K avec le stade de développement sont de faible amplitude pendant la pigmentation jusqu'au stade VIB, observation précédemment réalisée par Charlon et Blanc (1982) chez les Civelles de l'Adour.

En ce qui concerne la réduction de taille et de poids, les données de la littérature sont peu nombreuses. Ainsi, Strubberg (1913) a mis en évidence une telle diminution pendant la pigmentation jusqu'au stade VIA4. Gandolfi-Hornyold (1927) a montré que ces variations sont d'autant plus grandes que la température d'élevage était élevée. Heldt et Heldt (1929) ont observé des variations analogues dans les populations naturelles du lac de Tunis et ont considéré que cette réduction (de taille et de poids) équivalait à une « deuxième métamorphose », conclusion à laquelle n'adhère cependant par Elie (1979). Enfin, Charlon et Blanc (1982), par une analyse fine des variations de longueur totale mensuelle des Civelles de l'Adour, ont montré que la taille de celles-ci ne change pratiquement pas au cours de la pigmentation et que seule une perte de poids, d'ailleurs de faible amplitude, est décelable. Nos résultats montrent que chez les Civelles de Méditerranée, la réduction de taille est faible (4 à 6 %) Mais que la *perte de poids est importante* (32 à 54 %). De plus, l'influence des facteurs externes (température et salinité) sur la vitesse de pigmentation et sur les variations de taille et de poids a été précisée en élevage. La température agit principalement sur la pigmentation, son élévation accélérant le développement de la mélanogenèse. L'augmentation de la salinité retarde par contre la pigmentation et accentue la perte de poids.

Il convient de souligner que les Civelles de Méditerranée sont en général plus petites et plus légères que les Civelles de l'Atlantique (Heldt et Heldt, 1929; Elie, 1979; Lecomte-Finiger, 1983). Or les salinités et les températures moyennes annuelles sont supérieures en Méditerranée (38 ‰, 18 °C) à celles de l'Atlantique (35 ‰, 15 °C), ces différences étant donc susceptibles de justifier à la fois les tailles plus petites et les stades transparents (VB) lors du recrutement des Civelles méditerranéennes (Finiger, 1976; Lecomte-Finiger, 1983).

Les recherches originales puisque menées à partir de lots de Civelles d'origine méditerranéenne contribuent à une meilleure connaissance de la biologie des Civelles en post-recrutement. On note en particulier l'absence d'une véritable « deuxième métamorphose » dans le sens proposé par Heldt et Heldt (1929), mais bien plutôt une évolution progressive, tant de la pigmentation que des diverses valeurs corporelles (taille, poids, condition, énergie) entre les stades VB et VIB.

Il conviendrait toutefois de réaliser une étude semblable sur des lots de Civelles d'origine atlantique afin de mieux comparer ces deux populations. Nos précédents travaux, en collaboration avec Elie, Cantrelle et Charlon (Elie *et al.*, 1982) ont en effet montré que la nouvelle échelle pigmentaire s'appliquait aussi bien aux Civelles atlantiques que méditerranéennes. Il est possible, mais non certain, que les autres paramètres corporels évoluent parallèlement. Enfin, il serait intéressant d'analyser des échantillons en tout début (sept.-oct.) et en fin (avr.-mai) de recrutement sur le site de Bages-Sigean, et également d'étendre ces recherches à d'autres populations méditerranéennes.

BIBLIOGRAPHIE

- BOETIUS, J., 1976. Elvers (*Anguilla anguilla* and *Anguilla rostrata*) from two danish localities. Size, body weight, developmental stage and number of vertebrate related to time of ascent. *Med. Kommn. Danm. Fisk og Havunders*, NS, 7 : 199-220.
- CANTRELLE, I., 1982. Etude de la migration et de la pêche des civelles (*A. anguilla* L. 1758) dans l'estuaire de la Gironde. *Thèse 3^e cycle Univ. P. et M. Curie*, 238 p.
- CHARLON, N., J.M. BLANC, 1982. Etude des civelles d'*Anguilla anguilla* dans la région du Bassin de l'Adour. 1. Caractéristiques biométriques de longueur et de poids en fonction de la pigmentation. *Arch. Hydrobiol.*, 93 (2) : 238-255.
- ELIE, P., 1979. Contribution à l'étude des montées de civelles dans l'estuaire de la Loire : pêche, écologie, écophysologie, élevage. Thèse 3^e cycle Univ. de Rennes : 380 p.
- ELIE, P., J. DAGUZAN, 1976. Alimentation et croissance des civelles d'*Anguilla anguilla* élevées expérimentalement à diverses températures au laboratoire. *Ann. Nutr. Alim.*, 30 (1) : 95-174.
- ELIE, P., J. DAGUZAN, 1980. Alimentation et croissance des civelles d'*Anguilla anguilla* élevées expérimentalement à diverses températures au laboratoire. *Ann. zootech.*, 29 (3) : 229-244.
- ELIE, P., R. LECOMTE-FINIGER, I. CANTRELLE, N. CHARLON, 1982. Définitions des limites des différents stades pigmentaires durant la phase civelle d'*Anguilla anguilla* (Poisson Téléostéen anguilliforme). *Vie Milieu*, 32 (3) : 149-157.
- FINIGER, R., 1976. Contribution à l'étude biologique et écologique des civelles (*Anguilla anguilla*) lors de leur pénétration dans un étang méditerranéen. I. Recrutement et biométrie au cours d'un cycle annuel. *Vie Milieu*, 26 (1A) : 123-144.
- GANDOLFI-HORNOLD, A., 1924. Une expérience sur la réduction en longueur et en volume chez la civelle pendant le développement du pigment. *Bull. Soc. cent. Aquic. Pêche*, 31 : 67-68.
- GANDOLFI-HORNOLD, A., 1927. Une expérience sur la réduction en longueur et en volume chez la civelle pendant le développement du pigment. *Bull. Inst. Océano. Monaco*, 38 : 724-728.
- GANDOLFI, G., R. ROSSI, P. TONGIORI et S. RANIERI (de), 1980. Ascent of ever *Anguilla anguilla* and prospects for their use in aquaculture. *Boll. zool.*, 47 (3-4).
- GILSON, G., 1908. L'anguille, sa reproduction, ses émigrations et son intérêt économique en Belgique. *Annls Soc. r. zool. malacol. Belg.*, 42 : 7-58.
- HELDT, H., et H. HELDT, 1929. Les civelles du lac de Tunis. Considération sur les époques de présence, la taille et le poids. *Bull. Stn océanogr. Salammbô*, 14 : 1-40.
- LECOMTE-FINIGER, R., 1983. Contribution à la connaissance de l'écobiologie de l'anguille *Anguilla anguilla* des milieux lagunaires méditerranéens du golfe du Lion : Narbonnais et Roussillon. Thèse Doct. Etat Univ. Perpignan, 203 p.
- PANU, A., 1929 a. Sur l'état de la pigmentation des jeunes civelles au moment de la montée. *C. r. Séanc. Soc. Biol.*, 101 : 1070-1071.
- PANU, A., 1929 b. De l'influence de l'évolution du pigment mélanique sur l'état physiologique de la civelle. *C. r. Séanc. Soc. Biol.*, 101 : 641-643.
- PANU, A., 1929 c. Sur l'influence des caractères physico-chimiques du milieu sur l'évolution du pigment et l'état physiologique de l'anguille. *C. r. Séanc. Soc. Biol.*, 101 : 279-281.
- STRUBBERG, A., 1913. The metamorphosis of elvers as influenced by outward conditions. *Meddr. Kommn. Danm. Fisk.-og. Havunders*, 4 (3) : 1-11.
- TARR, R.J.Q. et B.J. HILL, 1978. Oxygen consumption, food assimilation and energy content of Southern Africa elvers (*Anguilla* sp.) *Aquaculture*, 15 : 141-150.
- TESCH, F.W., 1977. The eel. Biology and management of anguillid eels. Chapman et Hall eds., 435 p.
- VILTER, V., 1942. Recherches sur la livrée pigmentaire de l'anguille. *Bull. Mus. Hist. nat. Marseille*, 2 : 101-235.
- WILLEMSE, J.J., 1975. Some remarks on the structure and function of the *Musculus lateralis* in european eel. *Z. Morph. Tiere*, 81 : 195-208.

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

6. Similarités interstationnelles. Conclusions générales

Soil uropodid mites ecology (Arachnides : Parasitiformes) in three forest ecosystems

6. Inter-sample similarity. General conclusions

Françoise ATHIAS-BINCHE,

Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-mer

INDICES DE SIMILARITÉ
ANALYSES MULTIVARIATES
INTERSTATIONNELLES
SUCCESIONS ÉDAPHIQUES
STRUCTURE DES PEUPELEMENTS
INDICATEURS ÉCOLOGIQUES

RÉSUMÉ. — L'ensemble des 6 articles consacrés à l'écologie des Uropodides édaphiques se termine par l'analyse des ressemblances des stations représentées par leur faune. Diverses méthodes montrent que l'étude des peuplements d'Uropodides permet de discriminer très finement les qualités biologiques et l'état d'évolution écologique des sols. En conclusion, on montre que les Uropodides sont des Acariens relativement peu abondants dans les sols car ils sont très sensibles à l'efficacité des échanges de matière et d'énergie au niveau de l'interface litière/sol. Ils ont une faible influence dans les réseaux trophiques édaphiques, mais comme ce sont des biolytiques exigeants, ils réagissent rapidement à une détérioration de ces échanges : les abondances, les biomasses, la distribution, la diversité et la structure des peuplements sont modifiées même par des perturbations minimales. Ces altérations peuvent être détectées à une échelle bien plus fine que ne le permettent les possibilités techniques des analyses utilisées en pédologie. De ce fait, les Uropodides constituent un indicateur écologique très sensible — et d'étude relativement aisée — de l'activité biologique des sols et des phénomènes de pédogenèse de surface.

SIMILARITY INDEX
INTER-SAMPLE
MULTIVARIATE ANALYSIS
SOIL SUCCESIONS
COMMUNITY STRUCTURES
BIO-INDICATOR

ABSTRACT. — The serie of 6 papers on soil uropodid mites ecology ends with an analysis of plot resemblance based on the fauna. Various methods show that uropodid community structure study allows to distinguish precisely biological developmental states of the soils. To conclude, Uropodids are shown not to be very abundant in soils because they are very sensitive to efficiency of matter/energy exchanges at the soil/litter interface. Uropodina have a weak influence in soil foodwebs, but, as specialized biolytic feeders, they rapidly react to any deterioration in these exchanges : abundances, biomasses, distribution, diversity and community structures are modified, even for minor disturbances. Such changes may be detected at a more precise scale than that allowed by technical means of pedological analysis. Therefore Uropodina constitute a very sensitive bio-indicator, which is relatively easy to study, of soil ecological evolution and biological activity, and of efficiency of pedogenetic processes in the surface layers.

1. INTRODUCTION

Les deux notes précédentes (Athias-Binche, 1983 *c, d*) montraient comment l'abondance, la biomasse, la diversité spécifique, la structure écologique et quantitative des peuplements d'Uropodides édaphiques sont influencées par les qualités du sol et de sa litière. Le présent travail analyse les similitudes des peuplements de différentes stations et de différents sols en utilisant diverses méthodes de groupement brièvement commentées.

Les conclusions générales résument les principaux résultats présentés dans la série des 6 articles consacrés à l'écologie des Uropodides édaphiques en insistant sur l'intérêt de ce groupe comme indicateur écologique des phénomènes de pédogenèse de surface et comme témoin de l'activité biologique des sols.

2. RAPPEL DES STATIONS ÉTUDIÉES

Les recherches sur le terrain ont eu lieu dans 3 écosystèmes forestiers tempérés : la chênaie à Charmes de Meerdael, la hêtraie de la Tillaie et la hêtraie de la Massane.

La chênaie à Charmes de Meerdael (Moyenne Belgique) se caractérise par un mull actif sur limons bien drainés (Lebrun, 1971). La litière au sol se compose de plusieurs essences, dont plusieurs sont « améliorantes » (facilement décomposées); le Chêne (*Quercus robur*) domine avec 37 % du poids sec de la litière totale, il est suivi de l'Erable (*Acer pseudoplatanus*) avec 28 %, du Hêtre (*Fagus sylvatica*), 28 %, et du Noisetier (*Corylus avellana*), 23 %. Le pH varie de 5,4 à 5,5, le rapport C/N est de 24 (C = 17 % et N = 6,93 %).

Dans la hêtraie de la Tillaie en forêt de Fontainebleau (Seine et Marne), la litière au sol se compose presque uniquement de feuilles de Hêtre, essence dite « acidifiante », lentement décomposée (Duchaufour, 1980). Le sol est brun lessivé dégradé en mull acide et se caractérise par l'absence de la couche humifère la plus active (A₀H), la litière repose directement sur un micropodzol gris-brun particulière peu actif (Bouchon *et al.*, 1973). Le pH est nettement acide et varie de 4,2 à 4,5 (Faille, 1975). Le C/N varie de 16,7 à 18,4 avec un pourcentage de carbone de 2,3 à 6,2 % et une teneur en azote variant de 1,4 à 3,3 ‰, soit une valeur plus de 2 fois moindre que dans la station belge.

Dans la hêtraie de la Massane, les parcelles d'études suivent la ligne de plus grande pente des versants d'une vallée. La station de la rive gauche (RG) est une « catena » ou chaîne de sols, longue de 110 m, et qui est divisée en 22 niveaux de relevés espacés de 5 m. Les sols, de type brun acide sur schistes, varient des rankers de pente aux mulls acides avec des transitions. Le pH varie de 5 à 5,8; le rapport C/N moyen atteint 11,1 avec 6,5 % de

carbone et 5,6 ‰ d'azote (ces proportions varient de 2,3 à 13,6 % pour le carbone et 1,4 à 11,9 ‰ pour l'azote). L'autre parcelle, RD, longue de 30 m (6 niveaux) est un ranker de pente très érodé à faible activité biologique. Le pH moyen atteint 5 et varie de 4,7 à 5,3. Le C/N est très élevé avec une valeur de 22,7 (20 à 25,8) qui est due à la faible teneur en azote (2,48 ‰, variant de 1,6 à 3,5 ‰). Le taux de carbone est de 5,6 % et varie de 3,5 à 7 %. On trouvera le détail de la description de ces 2 parcelles dans Athias-Binche (1983*a*). L'un des facteurs le plus important pour la faune est la répartition et les quantités de litière dont la composition (feuilles de Hêtre ou brindilles), la répartition et les qualités varient en fonction du degré de pente et de l'orientation du site par rapport au vent dominant (Athias-Binche, *ibid.*, fig. 8).

L'ensemble des 4 stations étudiées offre une série de sols plus ou moins évolués et actifs qui modèlent les peuplements d'Uropodides édaphiques qui les habitent. Les abondances, les biomasses et la diversité spécifique sont les plus élevées dans le mull actif de Meerdael; ces valeurs diminuent progressivement de la Tillaie aux rankers de la parcelle RD de la Massane (Athias-Binche, 1981*b*, 1983*d*).

3. LES STATIONS DANS L'ESPACE DES ESPÈCES; SIMILARITÉS ET DISTANCES ET ANALYSES MULTIVARIATES

3.1 Coefficients de similarité et matrices de distances

Les différents relevés sont comparés par la composition spécifique de leur peuplement. Les évaluations les plus simples n'utilisent que des critères de présence-absence des espèces, les stations étant comparées 2 à 2. Le critère différentiel d'Odum (1950), par ex., n'utilise que les espèces présentes : $i = 100(a - b)/(a + b)$ avec a, le nombre d'espèces présentes dans le milieu A et b, celles du milieu B. La comparaison est plus précise lorsque l'on introduit le nombre c d'espèces présentes dans les 2 milieux à la fois; comme par ex., le coefficient de Jaccard (1902). Ce coefficient a l'avantage de la simplicité, mais Bonnet (1964) a montré qu'il est susceptible de prendre des valeurs identiques dans des cas différents. Le coefficient de similarité de Sørensen (1948) est voisin du précédent $QS = 2c/(a + b) \cdot 100$; les communautés sont d'autant plus voisines que QS est proche de 100.

On voit immédiatement le défaut de tels coefficients; on se rend compte qu'une espèce rare, dont la présence est peut-être fortuite, a autant de poids qu'une espèce abondante. Comparées aux analyses utilisées plus bas, les distances inter-stations sont sous-évaluées. Si l'on compare les 4 stations étudiées, Meerdael, la Tillaie et les parcelles RG et RD de la Massane, on remarque que le coefficient de Sørensen ne permet pas de distinguer les paires T/RG, M/RG et T/RD, M/RD alors que M et T

Tabl. I. — A) Coefficient de similarité de Sørensen (QS) entre les 4 stations étudiées : RG et RD à la Massane, la Tillaie (T) et Meerdael (M). C : nombre d'espèces communes, A : nombre d'espèces dans le premier milieu, B : nombre d'espèces dans le second. B) Coefficients de corrélation de points (rp) entre les 4 stations. a : nombre d'espèces communes à A et B, b : nombre d'espèces uniquement présentes en B, c : nombre d'espèces présentes en A, d : espèces absentes en A et B, ° : corrélation significative à 99 %, ° : à 95 %, NS : corrélation non significative.

A) Sørensen similarity index (QS) between the 4 studied plots : RG and RD in the Massane beechwood, la Tillaie (T) and Meerdael (M). C : number of species present in the two plots, A : number of species in the first plot, B : number of species in the second plot. B) Bonnet's point-correlation coefficient (rp) between the 4 studied plots. a : number of species common to A and B plots, b : number of species only present in B, c : number of species present in A, d : number of species absent in the 2 plots, ° : correlation significant at the 99 % level, ° : id at 95 %, NS : non significant correlation.

A					B					
ST	C	A	B	QS	ST	a	b	c	d	rp
RG/RD	8	10	8	88,8	RG/RD	8	0	2	7	+ 0,788°°
T/M	5	7	7	71,42	M/T	5	2	2	8	+ 0,514°
T/RG	2	7	10	23,5	RD/M	1	6	7	4	- 0,316NS
M/RG	2	7	10	23,5	RD/T	1	6	7	4	- 0,316NS
T/RD	1	7	8	13,3	RG/M	2	5	8	2	- 0,514°
M/RD	1	7	8	13,3	RG/T	2	5	8	2	- 0,514°

n'ont que 5 espèces communes (Tabl. I A). Bonnet (1964) propose d'utiliser 4 variables : a, le nombre d'espèces communes à A et B, b, espèces présentes uniquement en B, c, nombre d'espèces présentes en A, et d, espèces absentes à la fois en A et en B (si l'on compare plus de 2 stations). La corrélation interstations a la forme

$$r = (ad - bc) / \sqrt{(a+b)(a+c)(b+d)(c+r)}$$

r variant de -1 à +1. Ce coefficient de corrélation

de points peut se tester par un χ^2 , avec $\chi^2 = Nr^2$, N étant le nombre total d'espèces (Daget, 1976). Le seuil de signification du χ^2 pour 1 degré de liberté au seuil de 95 % étant de 3,84, le seuil de signification de r est égal à $\sqrt{3,84/N}$, soit 0,475 pour N = 17 (la formule étant établie pour un tableau de contingence 2 x 2). Pour les seuils de 99 % et 99,9 %, les valeurs atteignent respectivement 0,624 et 0,798.

Tabl. II. — Rangs des espèces et coefficient de corrélation de rang (rr) entre les 4 stations étudiées. SP : espèces et leur rang dans chaque station (ST) (pour la Massane, données cumulées des échantillons quantitatifs et qualitatifs)

Ranks of the species and rank correlation (rr) between the 4 studied plots. SP : species and their ranks in each plot (ST) (for the Massane forest, cumulated data of quantitative and qualitative samples).

ST	rr
RG/RD	+ 0,915°°°
M/T	+ 0,507°
RD/M	- 0,191NS
RG/M	- 0,222NS
RD/T	- 0,453NS
RG/T	- 0,460NS

ST \ SP	RG	RD	M	T
S01	+ 2	+ 1	+ 1	+ 6
S02	+ 1	+ 2	- 12,5	- 12,5
S03	+ 4	+ 4	- 12,5	- 12,5
S04	+ 7	+ 6	- 12,5	- 12,5
S05	+ 3	+ 5	- 12,5	- 12,5
S06	+ 9	- 13	+ 4	+ 1
S07	+ 6	+ 8	- 12,5	- 12,5
S08	+ 5	+ 7	- 12,5	- 12,5
S09	+ 8	- 13	- 12,5	- 12,5
S10	+ 10	+ 3	- 12,5	- 12,5
S11	- 14	- 13	+ 2	- 12,5
S12	- 14	- 13	+ 3	+ 4
S13	- 14	- 13	+ 5	+ 3
S14	- 14	- 13	+ 6	+ 5
S15	- 14	- 13	+ 7	- 12,5
S16	- 14	- 13	- 12,5	+ 2
S17	- 14	- 13	- 12,5	+ 7

- S01 : *Olodiscus minimus*
- S02 : *Neodiscopoma catalonica*
- S03 : *Urodinychus carinatus*
- S04 : *Cilliba massanae*
- S05 : *Armaturopoda coriacea*
- S06 : *Trachytes aegrota*
- S07 : *Trachytes lamda*
- S08 : *Polyaspinus quadrangularis*
- S09 : *Oodinychus alveolus*
- S10 : *Trachytes cf. baloghi*
- S11 : *Urodiaspis tecta*
- S12 : *Polyaspinus* groupe *cyndricus*
- S13 : *Cilliba cassidea*
- S14 : *Trachytes pauperior*
- S15 : *Dinychus* groupe *perforatus*
- S16 : *Neodiscopoma cordieri*
- S17 : *Dinychus* sp.
- + : espèce présente dans la station considérée
- : espèce absente.

Cette méthode ne permet pas de départager RG/M, RG/T ni RD/M et RD/T (tabl. 1 B); elle signale toutefois que RG et RD sont significativement liées au seuil de probabilité considéré.

L'information devient meilleure lorsque l'on dispose des effectifs ou des fréquences des espèces. On peut alors classer les espèces par rangs d'abondance et les comparer par un coefficient de corrélation, soit de Kendall soit de Spearman (Daget, 1976). La corrélation de Spearman est plus simple à mettre en œuvre car on utilise la formule générale de Bravais-Pearson.

Lorsque beaucoup d'espèces ont le même rang, il

faut établir des corrections d'*ex-aequo* (Daget, 1976; Legendre et Legendre, 1979). La signification de la corrélation peut se tester, à condition que le nombre d'espèces soit plus grand que 10 (Legendre et Legendre, 1979).

Les résultats (Tabl. 1 A) confirment la liaison RG/RD et M/T et nuancent les distances qui séparent les stations : M/RG et M/RD sont plus proches que T/RG et T/RD car *O. minimus* domine à la fois à Meerdael et à la Massane.

Si les effectifs sont exprimés par unités de volume ou de surface, on peut alors faire intervenir la totalité de l'information disponible. Les relevés sont

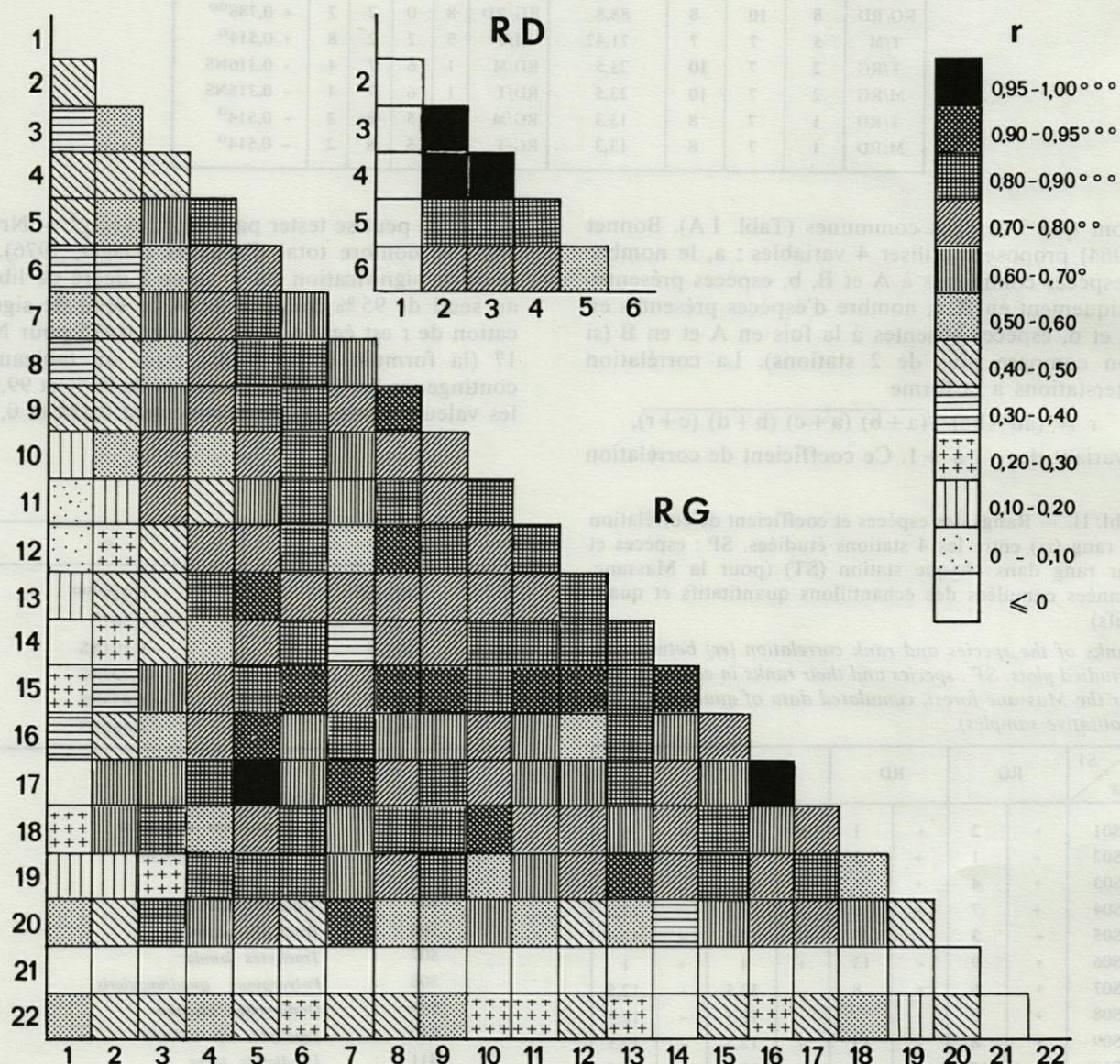


Fig. 1. — Diagramme en treillis des distances du coefficient de corrélation des effectifs inter-niveaux dans les parcelles RG et RD de la Massane

ooo : r respectivement significatif à 99,9 %, oo : à 99 % et o : à 95 % pour $N=10$ espèces.

Treillis diagram of correlation coefficient of species abundances between the sampled levels in the RG and RD plots of the Massane forest.

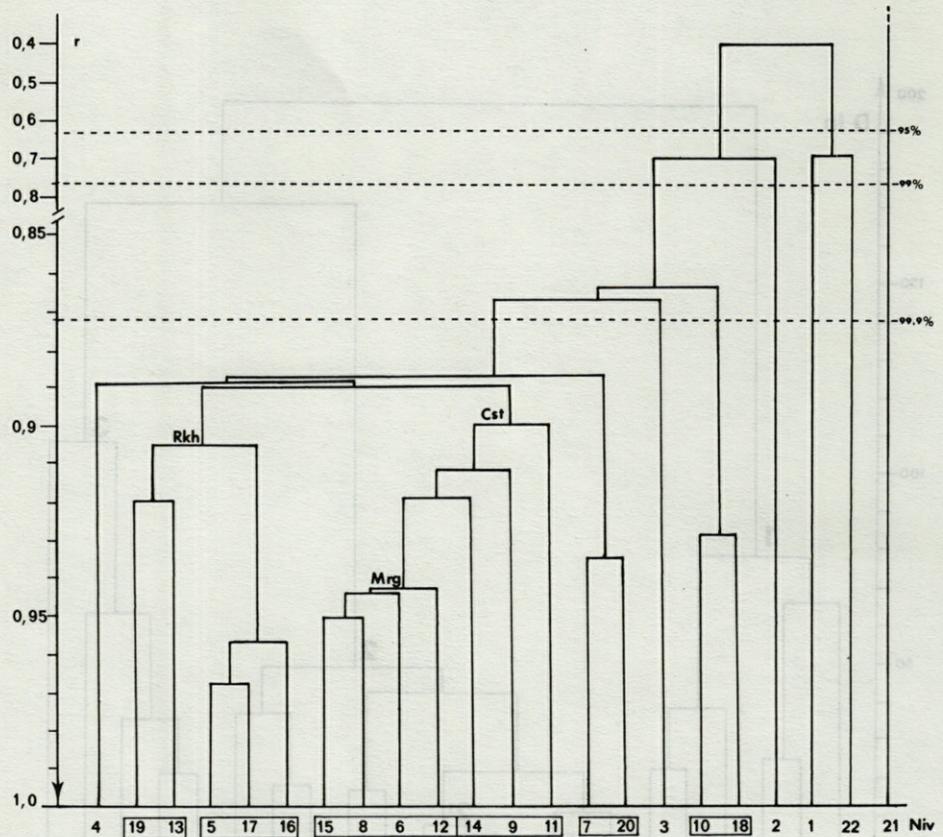
ooo : correlation significant resp. at the 99,9 % threshold, oo : at 99 % and o : at 95 %, for $N=10$ species.

Fig. 2. — Parcelle RG, dendrogramme de l'association des 22 niveaux (Niv) définis par le coefficient de corrélation (r) des effectifs, méthodes des liens simples.

99,9 %, 99 %, 95 % : seuils de signification de la corrélation pour N=10 espèces, Rkh : rankers humifères, Cst : sols bruns du centre de la caténa, Mrg : sols des marges de la cuvette centrale.

RG plot, dendrogram of the classification of the 22 sampled levels (Niv) calculated by the correlation coefficient (simple linkage clustering).

99,9 %, 99 %, 95 % : significant probability threshold for N=10 species, Rkh : humiferous rankers, Cst : brown soils of the middle of the plot, Mrg : soils of the margins of the central basin.



comparés deux à deux par l'abondance de chaque espèce. On utilise le coefficient de corrélation de Bravais-Pearson, les données sont normalisées ($X = \log(x + 1)$), toutefois, les distributions ne doivent pas comporter trop de valeurs nulles (Daget, 1976). Comme ce coefficient prend en compte à la fois le nombre d'espèces et leurs effectifs, l'éloignement des stations tend à augmenter, notamment pour la paire M/T et la liaison RG/RD (Tabl. I B). Comme précédemment, les autres paires ne sont pas significativement liées et la corrélation RG/T est la plus faible.

Le coefficient de corrélation d'effectif est la méthode qui discrimine le mieux les regroupements interstationnels; elle permet de comparer les peuplements de sols très voisins comme dans le cas des différents niveaux de relevés à la Massane. Dans la parcelle RG, il n'y a que 2 valeurs supérieures à 0,95 (Fig. 1 : 5/17 et 16/17). Les niveaux de transitions (paires 5/13, 5/16, 6/15, 7/17, 7/20 et 10/18) sont très liés avec des corrélations supérieures à 0,9. Les niveaux du centre de la station sont regroupés, exception faite du niveau 14 qui n'est lié qu'au niveau 15. L'aspect général du diagramme en treillis montre que toute la zone centrale de la parcelle est homogène et se caractérise par une faune riche, excepté pour le niveau 7 (d'où son affinité avec le niveau 20, l'un des plus pauvres de la station). Les rankers érodés et les niveaux extrêmes 1 et 22, n'ont

que de très faibles liaisons entre eux et avec le reste de la station. C'est la balance *O. minimus*/*N. catalonica*, qui sont les 2 espèces dominantes, qui a le plus de poids dans la détermination des regroupements; cette tendance se retrouvera dans l'analyse en composantes principales.

Dans la parcelle RD, les niveaux 2, 3 et 4 sont très voisins par le fait qu'*O. minimus* y est la seule espèce présente. Le niveau 1 est au contraire très éloigné des autres car on n'y rencontre que *T. baloghi*. De fait, cette parcelle est très pauvre en espèces et en effectif, ce qui nuit à la validité des résultats.

3.2. Analyses hiérarchiques

La méthode des polygones inscrits de Bonnet (1964) permet de réarranger et regrouper les regroupements déterminés par les méthodes classiques. Toutefois, cette méthode ne permet pas de figurer toutes les distances inter-groupes. Il est possible d'obtenir une représentation sous forme de dendrogramme de corrélation; la méthode de base est le groupement à liens simples (Sneath in Legendre et Legendre, 1979). On ordonne les distances et les paires correspondantes par rangs décroissants. Dans le cas de la parcelle RG : $r = 0,968$ pour la paire 5/17, 0,957 pour 16/17 et 0,951 pour 8/15, etc. Le

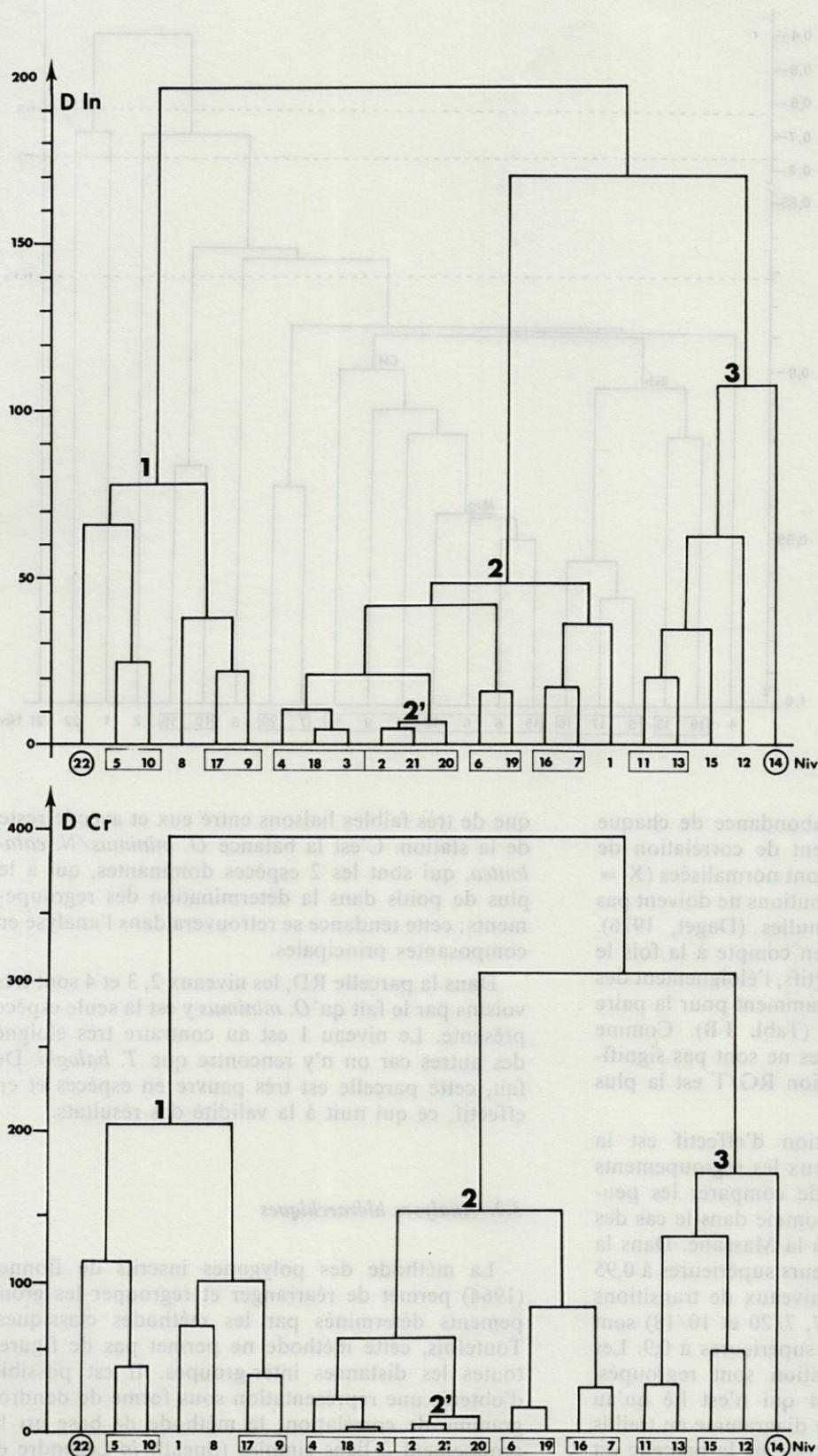


Fig. 3. — Parcelle RG, den-
drogramme de l'association
des 22 niveaux (Niv) définis
par le coefficient de corréla-
tion (r) des effectifs méthodes
des deux simples
99,9% (p < 0,001) seuls de
signification de la notation
pour N=10 espèces. Rév :
rankers humifères. C : sols
bruns du centre de la caténa.
M : sols des marges de la
caténa centrale.

Fig. 3. — Parcelle RG, den-
drogramme de l'association
des 22 niveaux représentés par
leur faune. DIn : agrégation 2
par 2 des classes les plus
proches au sens de D, distance
de l'inertie inter- et intraclasses,
DCr : agrégation 2 par 2 en
minimisant le critère de dis-
tance moyenne de 2 individus
réunis.

1 : ensemble des sols de transi-
tion et rankers humifères où
domine S 01, 2 : sols dégradés,
pauvre en litière et en faune,
avec 2', le noyau des sols les
plus érodés, 3 : mulls actifs du
centre de la caténa où domine
S 02.

RG plot, dendrogram of the
clustering of species abundances
in the 22 sampled levels. DIn :
2 by 2 aggregation of the near-
est clusters following D, load-
ing distance inter- and intra-
clusters, DCr : 2 by 2 aggrega-
tion minimizing a criterion of
average distance between 2 joi-
ned variables.

1 : cluster of the transitional
soils and humiferous rankers
where S 01 is the dominant
species, 2 : degraded soils, with
few litter and fauna, and 2', the
most eroded soils, 3 : active
mulls of the center of the plot,
dominated by S 02.

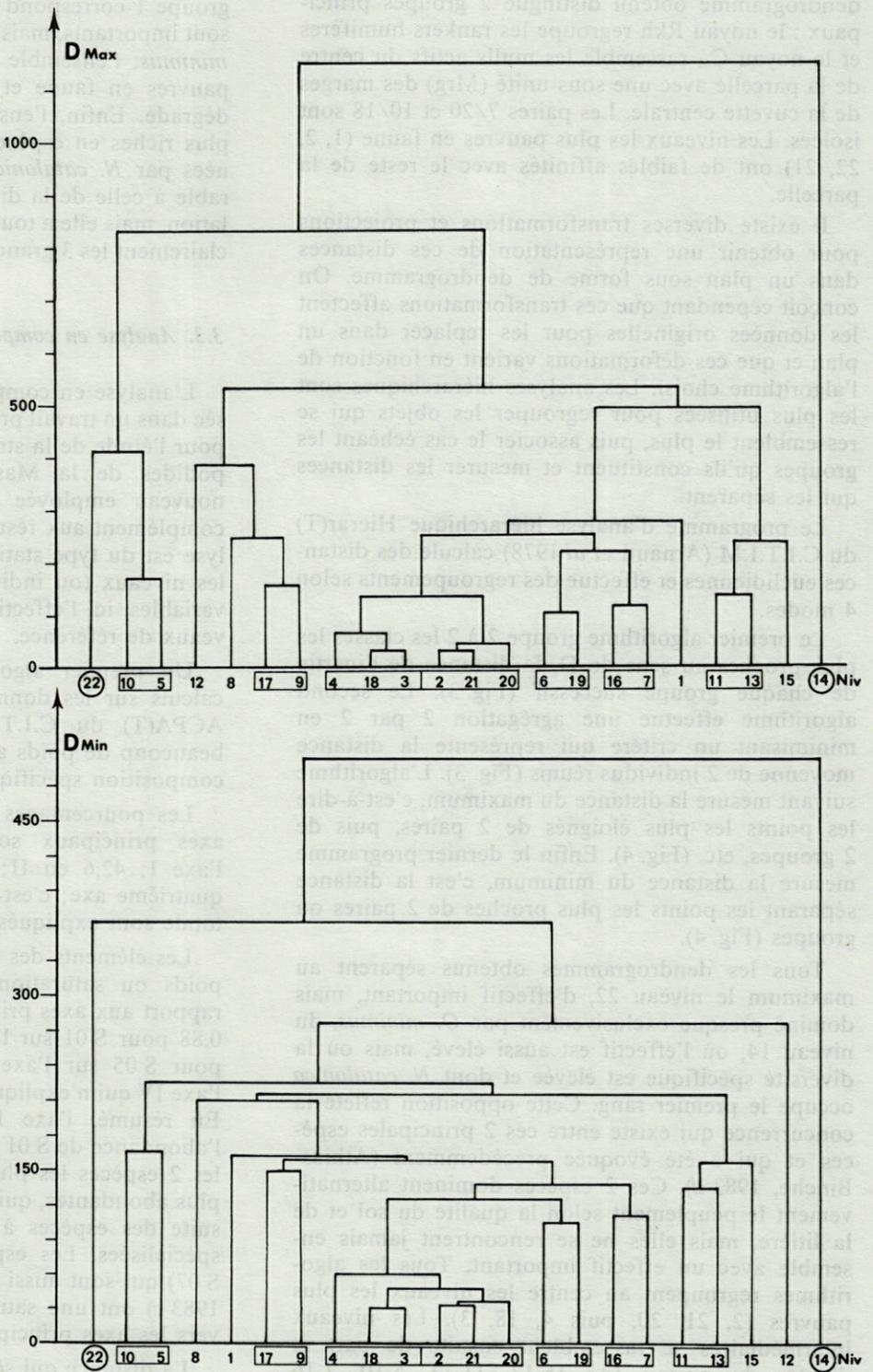


Fig. 4. — Parcelle RG, dendrogrammes d'association des 22 niveaux, Dmax : agrégation 2 par 2 des classes les plus proches au sens de D, distance du maximum, Dmin : id, avec D, la distance du minimum.
 RG plot, dendrogram of the clustering of the 22 sampled levels.
 Dmax : aggregation 2 by 2 of the nearest clusters following D, highest distance, Dmin : id, with D, the minimal distance.

niveau 17 étant commun aux 2 premières paires, le niveau 16 s'agrège à la paire 5/17 au niveau $r = 0,957$ pour former un noyau alors que la paire 8/15 reste encore isolée (Fig. 2). Ce diagramme ne permet toutefois de représenter qu'une distance à la fois. Le dendrogramme obtenu distingue 2 groupes principaux : le noyau Rkh regroupe les rankers humifères et le noyau C_{st} rassemble les mulls actifs du centre de la parcelle avec une sous-unité (Mrg) des marges de la cuvette centrale. Les paires 7/20 et 10/18 sont isolées. Les niveaux les plus pauvres en faune (1, 2, 22, 21) ont de faibles affinités avec le reste de la parcelle.

Il existe diverses transformations et projections pour obtenir une représentation de ces distances dans un plan sous forme de dendrogramme. On conçoit cependant que ces transformations affectent les données originelles pour les replacer dans un plan et que ces déformations varient en fonction de l'algorithme choisi. Les analyses hiérarchiques sont les plus utilisées pour regrouper les objets qui se ressemblent le plus, puis associer le cas échéant les groupes qu'ils constituent et mesurer les distances qui les séparent.

Le programme d'analyse hiérarchique Hierar(T) du C.I.T.I.M. (Arnaud *et al* 1978) calcule des distances euclidiennes et effectue des regroupements selon 4 modes.

Le premier algorithme groupe 2 à 2 les classes les plus proches au sens de D, la distance de l'inertie de chaque groupe successif (Fig. 3). Le second algorithme effectue une agrégation 2 par 2 en minimisant un critère qui représente la distance moyenne de 2 individus réunis (Fig. 3). L'algorithme suivant mesure la distance du maximum, c'est-à-dire les points les plus éloignés de 2 paires, puis de 2 groupes, etc. (Fig. 4). Enfin le dernier programme mesure la distance du minimum, c'est la distance séparant les points les plus proches de 2 paires ou groupes (Fig. 4).

Tous les dendrogrammes obtenus séparent au maximum le niveau 22, d'effectif important, mais dominé presque exclusivement par *O. minimus*, du niveau 14, où l'effectif est aussi élevé, mais où la diversité spécifique est élevée et dont *N. catalonica* occupe le premier rang. Cette opposition reflète la concurrence qui existe entre ces 2 principales espèces et qui a été évoquée précédemment (Athias-Binche, 1983 d). Ces 2 espèces dominent alternativement le peuplement selon la qualité du sol et de la litière, mais elles ne se rencontrent jamais ensemble avec un effectif important. Tous les algorithmes regroupent au centre les niveaux les plus pauvres (2, 21, 20, puis 4, 18, 3). Les niveaux intermédiaires se rassemblent ensuite de part et d'autre du niveau 14 : 15-12, 11-13, 5-10, 7-16 (relation plus proche de la réalité que pour la distance r) et 9-17. Les niveaux assez « moyens » qui n'ont pas de fortes affinités ou de distances importantes avec les autres groupes se situent plus ou

moins à gauche ou à droite sur les abscisses selon les algorithmes.

Les résultats les plus intéressants sont obtenus avec les 2 premiers algorithmes (Fig. 3). Ils décèlent en effet une partition en 3 grands ensembles : le groupe 1 correspond aux biotopes dont les effectifs sont importants, mais où la faune est dominée par *O. minimus*; l'ensemble 2 associe les niveaux les plus pauvres en faune et dont le noyau 2' est le plus dégradé. Enfin, l'ensemble 3 regroupe les sols les plus riches en espèces, surtout litiériques et dominées par *N. catalonica*. C'est une partition comparable à celle de la distance du coefficient de corrélation, mais elle a toutefois l'avantage de définir plus clairement les 3 grands types de faune et de biotope.

3.3. Analyse en composantes principales

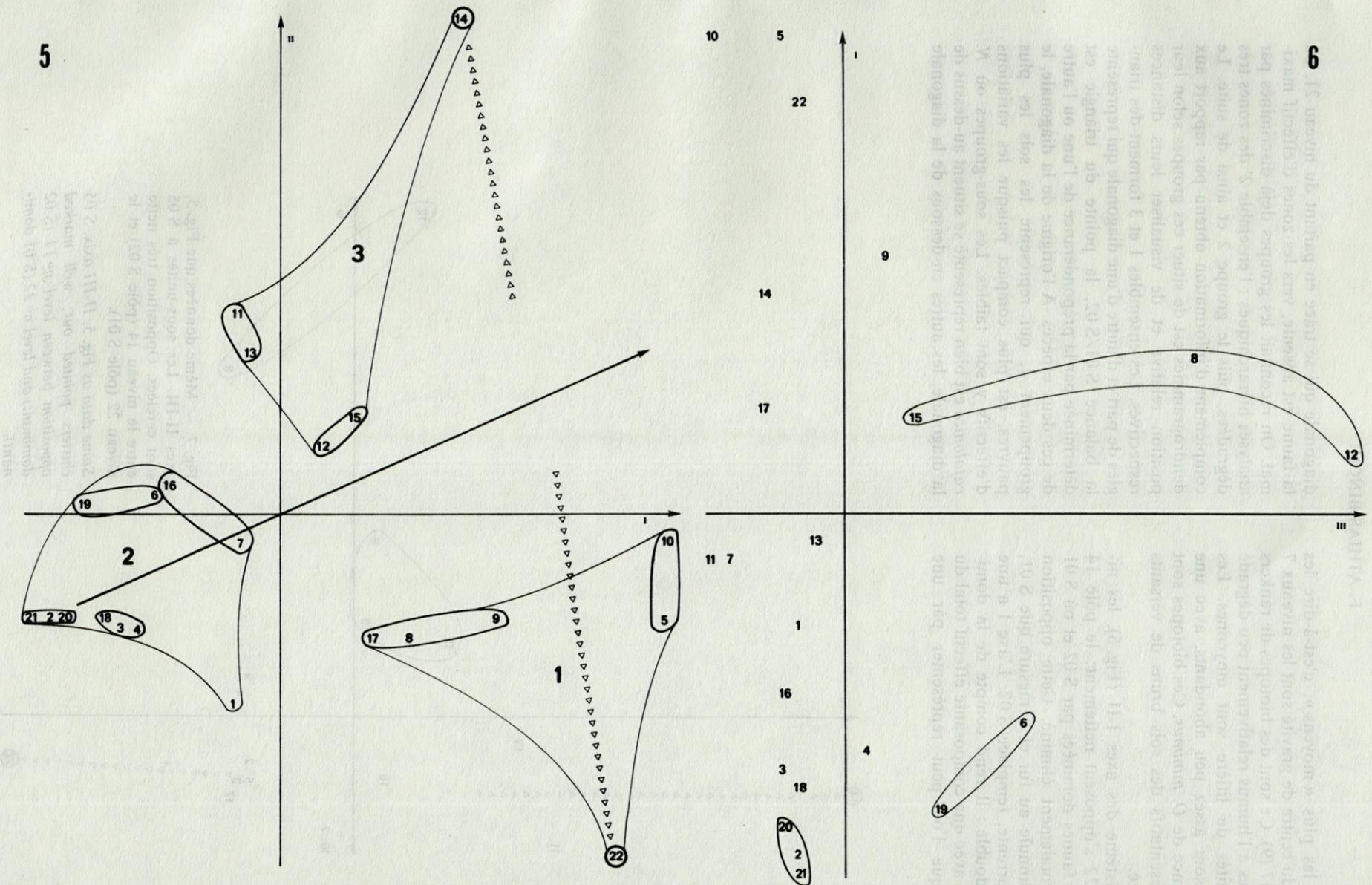
L'analyse en composantes principales a été utilisée dans un travail précédent (Athias-Binche, 1983 d) pour l'étude de la structure des peuplements d'Uropodides de la Massane. Cette méthode est de nouveau employée pour rechercher un éventuel complément aux résultats du présent travail. L'analyse est du type stations dans l'espace des espèces; les niveaux (ou individus) sont représentés par les variables, ici l'effectif de chaque espèce aux 22 niveaux de référence.

Un premier algorithme permet d'effectuer les calculs sur les données non normées (programme ACPA(T) du C.I.T.I.M.). Cette méthode donne beaucoup de poids aux effectifs au détriment de la composition spécifique du peuplement.

Les pourcentages d'inertie relatifs aux premiers axes principaux sont respectivement 48,3 pour l'axe I; 42,6 en II; 5,7 en III et 1,96 % pour le quatrième axe; c'est-à-dire que 94 % de la variance totale sont expliqués par les 2 premiers axes.

Les éléments des vecteurs propres, c'est-à-dire le poids ou saturation des descripteurs-espèces par rapport aux axes principaux sont respectivement de 0,88 pour S 01 sur l'axe I; 0,86 pour l'axe II; 0,73 pour S 05 sur l'axe III; puis 0,75 pour S 08 sur l'axe IV qui n'explique plus que 1,9 % de la variance. En résumé, l'axe I est surtout représentatif de l'abondance de S 01 et l'axe II, de S 02, etc. Ce sont les 2 espèces les plus tolérantes et, par ce fait, les plus abondantes, qui ont le plus de poids. Leur font suite des espèces à tendance humicole assez peu spécialisées. Les espèces litiériques (S 03, S 06 et S 07) qui sont aussi plus exigeantes (Athias-Binche, 1983 c) ont une saturation minime et sont rejetées vers les axes principaux les moins explicatifs.

La distance qui sépare les individus du centre de gravité du nuage de points est maximale pour le niveau 14 qui occupe une position très excentrique avec une valeur de 241. Le niveau 22 suit avec une distance de 144, puis les niveaux 10 (94) et 5 (91).



Figs. 5-6. — 5, Parcelle RG, analyse en composantes principales (variables non normées) des stations (niveau 1 à 22) dans l'espace des espèces, système des axes I-II. 1, 2, 3 : ensembles déterminés par l'analyse hiérarchique de la Fig. 3, 2 triangles opposés délimitent en haut les mulls à litière caractérisés par S 02 et en bas, les sols de transition où prédomine S 01. A gauche, les sols les plus dégradés. Le niveau 1, de pente nulle, mais affecté par le piétinement du bétail a une position excentrique dans le groupe 2; 6, mêmes données que Fig. 5, dans le système des axes I-III. Les sous-unités caractéristiques de S 05 sont entourées (groupements révélés par la matrice des corrélations, mais non discriminés par Hierar).

5, RG plot, principal component analysis (non standardized variables) of the species abundances in the 22 sampled levels; system of the I-II axis. 1, 2, 3 : groups of the cluster analysis of Fig. 3, 2 opposing triangles indicate 2 habitats : the higher one for the active mulls with litter, characterized by S 02, and the lower one for the transitional soils where S 01 is the dominant species. On the left, the cluster of the more degraded soils. Level n° 1, being flat, but trampled by cattle, is therefore distant from the other levels of this cluster; 6, same data as Fig. 5, I-III axis. The S 05 clusters are pointed out (clusters of the correlation matrix, but not discriminated by Hierar cluster analysis).

Les biotopes les plus « moyens », c'est-à-dire les plus proches du centre de gravité sont les niveaux 7 (3); 16 (8) et 17 (9). Ce sont des biotopes de rankers assez humifères à l'humus relativement peu dégradé où les quantités de litière sont moyennes. Les peuplements sont assez peu abondants, avec une faible dominance de *O. minimus*. Ces biotopes sont les plus représentatifs des sols bruns de versants dans la réserve.

Dans le système des axes I-II (Fig. 5), les niveaux 14 et 22 s'opposent nettement; le pôle 14 représente les faunes dominées par S 02 et où S 01 est presque totalement éliminé. Cette opposition diminue et s'annule au fur et à mesure que S 01, l'espèce concurrente, remplace S 02. L'axe I a une signification double : il rend compte de la dominance de S 01 avec une composante effectif total du peuplement que l'on peut représenter par une

diagonale qui se trace en partant du niveau 21, où la faune est absente, vers les zones d'effectif maximal. On reconnaît les groupes déjà discriminés par analyses hiérarchiques : l'ensemble 2' des zones très dégradées, puis le groupe 2 et ainsi de suite. Le complément d'information obtenu par rapport aux dendrogrammes est de situer ces groupes selon leur position relative et de visualiser leurs distances respectives. Les ensembles 1 et 3 forment des triangles de part et d'autre d'une diagonale qui représente la balance S 01/S 02, la pointe du triangle est déterminée par la prépondérance de l'une ou l'autre de ces deux espèces. A l'origine de la diagonale, le groupement 2, qui représente les sols les plus pauvres, est plus compact puisque les variations d'effectifs y sont faibles. Les sous-groupes où *N. catalonica* est bien représenté se situent au-dessus de la diagonale, les autres en-dessous de la diagonale

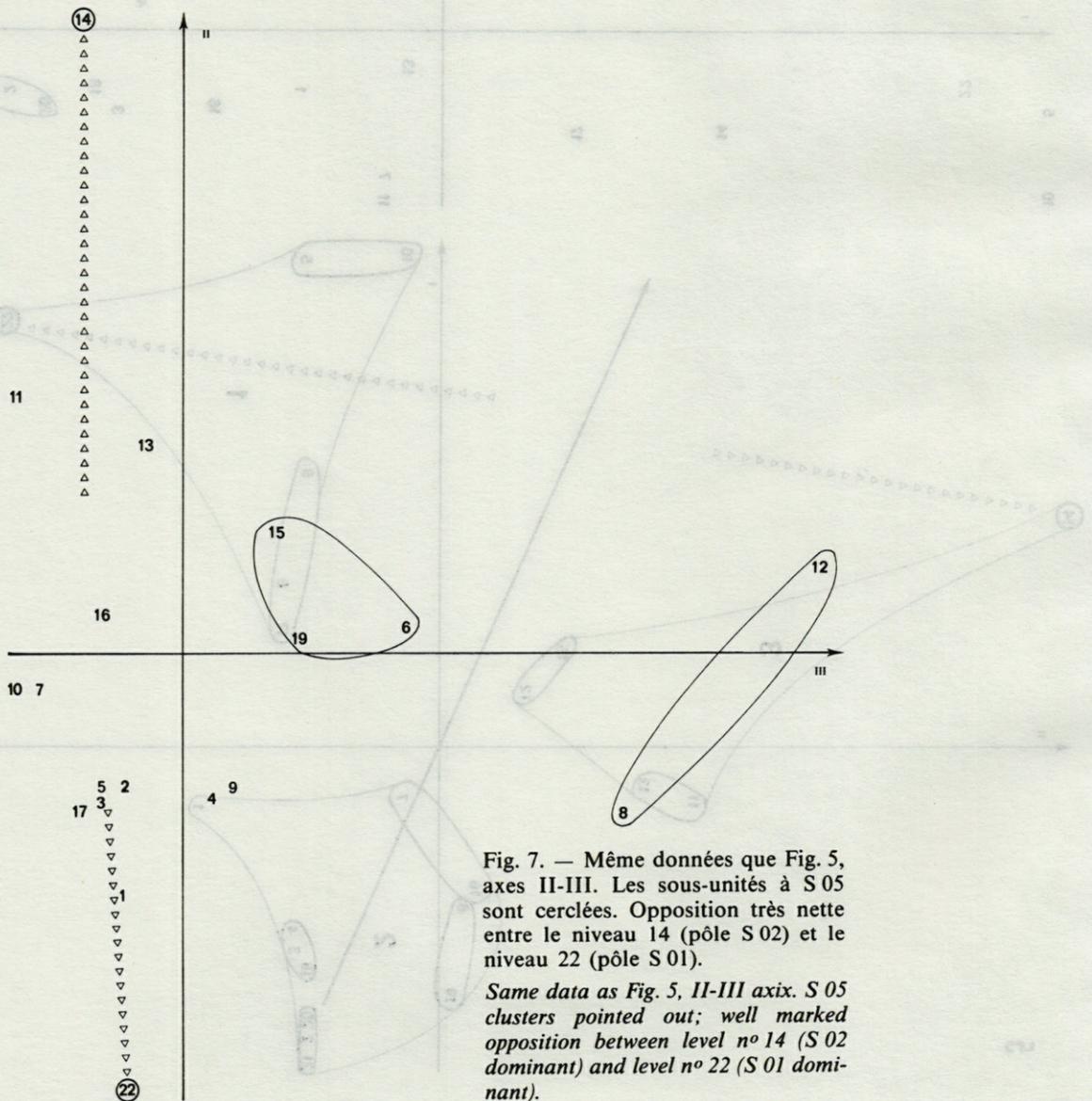


Fig. 7. — Même données que Fig. 5, axes II-III. Les sous-unités à S 05 sont encerclées. Opposition très nette entre le niveau 14 (pôle S 02) et le niveau 22 (pôle S 01).
Same data as Fig. 5, II-III axis. S 05 clusters pointed out; well marked opposition between level n° 14 (S 02 dominant) and level n° 22 (S 01 dominant).

vers le pôle S 01. Les niveaux intermédiaires (12, 15, 16, 7 et 17) ont une position moyenne et se rapprochent de l'origine des axes principaux.

C'est l'abondance du peuplement et la concurrence S 01/S 02 qui expliquent près de 95 % de la variance. L'étirement des points le long de l'axe I et la faible attraction de l'axe III (Fig. 6) caractérisent la faible saturation de la 3^e espèce en jeu, *A. coriacea* (S 05). L'éloignement des niveaux 6, 8 et 12 signale les niveaux où l'effectif de cette dernière est égal ou supérieur à celui de S 01.

Dans le diagramme des axes II-III (Fig. 7), l'étiement du nuage de points est moindre que précédemment, car S 02 ne domine jamais le peuplement dans une proportion très élevée, la diversité spécifique étant plus élevée dans le sol caractérisé par S 02. (Athias-Binche, 1981 b, Athias-Binche, 1983 d).

Les 2 derniers graphiques dégagent 2 sous-unités, 8/12 et 6/15/19 qui avaient été individualisées par la méthode du coefficient de corrélation (Fig. 2, noyaux 6/19 et 15/8/6/12) alors que ces groupes n'apparaissent pas clairement avec les analyses hiérarchiques.

Le second algorithme effectue une analyse en composantes principales en données normées. Cette méthode donne moins de poids à l'effectif en faveur d'un descripteur qui privilégie la composition spécifique du peuplement. Les variables ont d'autant plus de poids que leur coefficient de variation est faible. C'est le cas de S 01 qui est assez régulièrement distribué le long des 22 niveaux de prélèvements.

Les distances des individus au centre de gravité sont les plus importantes pour les niveaux 14 (195); 12 (140); 10 (129) et 1 (104). Les niveaux les plus proches du centre de gravité sont les niveaux 17 (8) et 15 (9).

Les pourcentages d'inertie relatifs à chaque valeur propre sont plus faibles que dans le cas des descripteurs non normés. On obtient successivement 44,2; 15,8; 11,6; 9,2; 7,3 et 4,6 % pour le 6^e axe principal. Les 2 premiers axes n'expliquent donc que 60 % de la variance totale.

Le premier axe principal dégage 4 espèces dont les saturations sont respectivement de 0,45 pour S 07; 0,42 pour S 06; 0,41 pour S 03 et S 02. Le poids de ces 4 espèces est pratiquement équivalent. On reconnaît le groupe d'espèces affines (S 06, S 07, S 03, S 02) qui a été déterminé par l'analyse en composantes principales des espèces dans l'espace des stations (Athias-Binche, 1983 d), et la 5^e espèce, S 94, qui se rattache à ce premier noyau avec une saturation de 0,34. Les vecteurs propres des autres espèces sont très faibles sur le premier axe. L'axe I discrimine une faune de type litiériste caractéristique des mulls actifs du centre de la catena. Le second axe est représentatif de *O. alveolus* (S 09), une espèce très peu abondante et qui n'a été récoltée qu'aux niveaux 4, 12 et 13.

L'axe I peut s'interpréter comme caractéristique de sols à faune litiériste spécialisée et exigeante au point de vue de l'activité biologique du substrat; le niveau 14 constitue le pôle où cette faune rencontre son optimum. Dans le groupe litiériste, les niveaux 12 et 13 qui s'étirent le long de l'axe II caractérisent uniquement la présence de S 09. L'axe I a en outre une composante abondance du peuplement; les zones les moins peuplées se situent vers la partie négative des abscisses. Les espèces humicoles, qui n'ont que de faibles valeurs de corrélations inter-espèces, sont regroupées dans la partie négative des 2 axes; le niveau 4 est attiré vers la partie positive des ordonnées du fait de la présence d'*O. alveolus* (Fig. 8).

O. minimus (S 01) a un vecteur propre de 0,72 sur l'axe III; avec une saturation de 0,47, une autre espèce *T. cf. baloghi* (S 10), humicole stricte que l'on ne rencontre qu'aux niveaux 1 et 9 présente un poids relativement élevé. L'axe III caractérise plutôt une faune de type humicole assez tolérante (Fig. 9): les zones les plus pauvres se situent dans les coordonnées négatives. On repère aisément les groupes des niveaux peu peuplés qui ont été définis précédemment (20/2/21 et 3/18/4). Les niveaux 1 et 9 ont une position excentrique sur l'axe III par le simple fait de la présence de S 10.

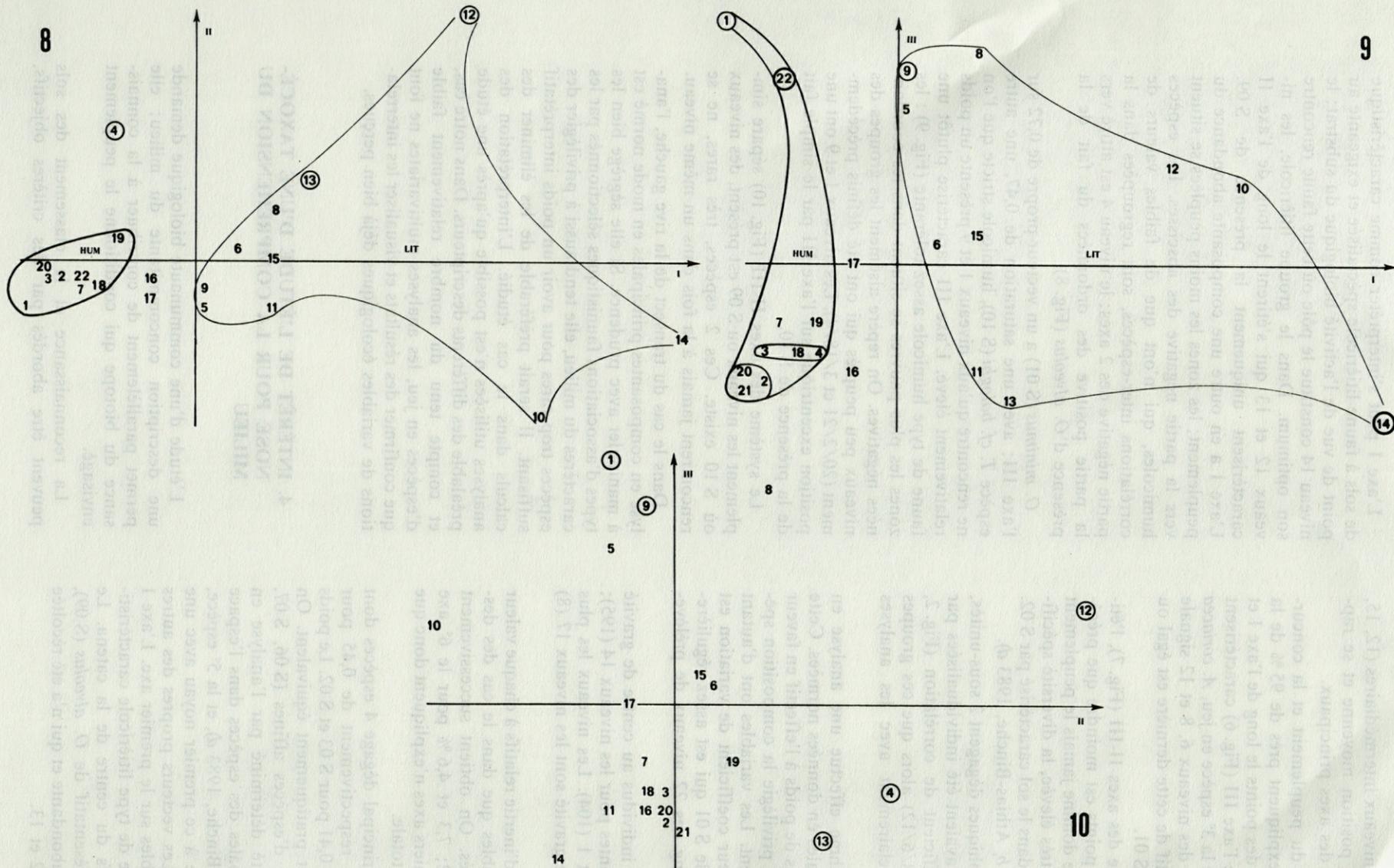
Le système des axes II-III (Fig. 10) sépare simplement les niveaux où S 09 est présent, des niveaux où S 10 existe. Ces 2 espèces, très rares, ne se rencontrent jamais à la fois dans un même niveau.

Dans le cas du transect de la rive gauche, l'analyse en composantes principales en mode normé est à manipuler avec prudence. Si elle ségrège bien les types d'associations faunistiques sélectionnés par les caractères du milieu, elle tend aussi à privilégier des espèces trop rares pour avoir un poids interprétatif suffisant. Il serait préférable de les éliminer des calculs dans le cas étudié. L'interprétation des analyses utilisées n'est possible qu'après une étude préalable des différents descripteurs. Dans notre cas, et compte tenu du nombre relativement faible d'espèces en jeu, les analyses multivariées ne font que confirmer des résultats et visualiser les interrelations de variables écologiques déjà bien perçues.

4. INTÉRÊT DE L'ÉTUDE D'UNE TAXOCÉNOSE POUR LA COMPRÉHENSION DU MILIEU

L'étude d'une communauté biologique demande une description concomitante du milieu; elle permet parallèlement de contribuer à la connaissance du biotope qui conditionne le peuplement envisagé.

La reconnaissance et le classement des sols peuvent être abordés par des critères objectifs,



Figs. 8, 9, 10. — 8, mêmes données que Fig. 5, en mode normé, axes I-II. LIT : association des espèces affines plutôt litièricoles, les mulls actifs sont à droite, les sols de transitions et les rankers humifères à gauche. HUM : groupe des espèces plus tolérantes, plutôt humicoles des sols de pentes et du niveau 22. Les niveaux 16 et 17, enrichis par colluvionnement, ont une position moyenne entre ces 2 ensembles. Les cercles signalent la présence de S 09, espèce litièricole rare; 9, mêmes données que Fig. 8, axes I-III. Les niveaux dégradés faiblement peuplés sont entourés; les cercles signalent la présence de S 10, espèce humicole peu représentée; 10, mêmes données que Fig. 8, axes II-III. Nuage de points diffus influencé par les 2 espèces rares, S 09 et S 10 (cercles).

8, same data as Fig. 5, standardized variables, I-II axis. LIT : community of litter-inhabiting associated species; active mulls on the right, transitional soils and humiferous rankers on the left. HUM : cluster of humicolous and rather eurytopic species of the slopes and level n° 22. Levels n° 16 and 17, improved by colluvial components, present an average position between these 2 groups. Circles indicate the presence of S 09, a rare litter inhabiting species; 9, same data as Fig. 8, I-III axis. Scattered fauna of degraded soils are pointed out. Circles indicate the presence of S 10, an humicolous scarce species; 10, same data as Fig. 8, II-III axis. Scattered distribution of the levels, brought about by the 2 scarce species, S 09 and S 10 (circles).

comme par exemple des analyses granulométriques. Toutefois ces critères doivent être étayés par une description comportant de nombreux éléments subjectifs qui dépendent dans une large mesure de l'expérience de l'observateur. Il s'agit par ex. de la teneur en cailloux, de la couleur, de l'estimation de l'activité biologique, de la topographie, etc. En me basant sur les critères généralement utilisés par les pédologues, j'ai distingué 8 groupements le long de la catena de la rive gauche : sol foncé (niveau 1); ranker humifère (niveaux 2 à 4); sols de transition (5-6); sols bruns à mull sur pente faible (8 à 15); sols de transition de nouveau (16-17); ranker à sol dégradé (18-19); ranker sur pente forte (20-21) et sol alluvial du niveau 22 (Athias-Binche, 1983 a). Au premier abord, les rankers du haut du versant et ceux du bas de la pente paraissent peu différents, et la zone des sols bruns semble homogène.

Tabl. III. — Parcelle RG, moyenne (\bar{x}) et coefficient de variation (CV%) des valeurs de certains facteurs édaphiques à chacun des 22 niveaux de référence. pH : acidité, C/N : rapport C/N, SF : sables fins, LI : limons, AR : argiles, PE : pente, SG : sables grossiers, R : facteur litière ($R = L.q\%/100$).

RG plot, mean (\bar{x}) and coefficient of variation (CV%) of the values of some edaphic factors in the 22 sampled levels. pH : acidity, C/N : C/N ratio, SF : fine sands, LI : silts, AR : clays, PE : slope, SG : coarse sands, R : litter factor ($R = L.q\%/100$).

	pH	C/N	SF	LI	AR	PE	SG	R
\bar{x}	5,4	12,2	26,5	23,5	17,1	13,6	32,6	11,6
CV	4,4	11,9	15,7	25,9	28,8	38,8	40,3	87,1

Les paramètres pédologiques quantifiés varient relativement peu le long des 22 niveaux de la catena RG : le coefficient de variation est très faible pour le pH, le rapport C/N et la granulométrie, pour laquelle le taux de sables grossiers est le facteur le plus variable (Tabl. III). L'intérêt porté aux peuplements édaphiques attire l'attention sur le rôle prépondérant de la litière; ce facteur, plus biologique que les précédents, se signale par une variabilité nettement plus importante que les critères plus purement pédologiques. Le facteur litière rend compte aussi du rôle du vent, de la topographie et des essences qui composent la litière sur la genèse et l'évolution des sols dans les conditions rencontrées à la Massane.

Il est possible de réaliser un dendrogramme sur la distance du coefficient de corrélation de chaque niveau représenté par les 5 facteurs du milieu parmi les plus variables, donc les plus chargés d'information : C/N, taux d'argiles et de sables grossiers, pente et facteur litière R (Fig. 11).

Les distances inter-niveaux sont plus faibles que dans le cas de la faune (Fig. 2). Ce dendrogramme

ségrége 2 groupes, d'une part l'ensemble des sols les plus dégradés à forte proportion de sables et pauvres en litière (Fig. 11 : Sg), d'autre part les mulls acides, plus riches en argiles et pourvus d'une litière pérenne et abondante (Fig. 11 : Ar). Les rankers du bas de la pente (Rbp) forment un regroupement avec des liaisons en cascade (niveaux 21 à 16); les rankers du haut du versant s'agrègent aux précédents (5-7) et sont suivis par les niveaux 22,15 et 2. Le groupe des sols bruns sur pente faible (9 à 12) est rejoint par la paire 8/6 qui représente des sols de transition vers les rankers humifères du haut du versant. Le niveau 14 est isolé car il a le plus fort taux d'argile et une valeur R maximale. C'est aussi l'endroit le plus peuplé de la catena et les analyses multivariates ont confirmé cet éloignement. Le niveau 1 est aussi particulier : il s'y associe à une pente nulle une faible quantité de litière, mais aussi une forte teneur en matière organique; ces caractéristiques paradoxales sont dues au piétinement du bétail qui fréquente un sentier longeant le niveau 1. La paire 3/4, à faible corrélation, s'isole du fait de sa faible proportion en sable associée à de faibles quantités de litière alors qu'ailleurs, un pourcentage relativement faible en sable est corrélé avec de fortes quantités de litière. L'étude des peuplements d'Uropodites apporte quelques nuances à la partition en 2 ensembles de la figure 11. De manière générale, les analyses hiérarchiques tendent à augmenter les distances inter-stations; elles isolent 3 ensembles au lieu de 2 et les divisent en sous-unités précises. Elles permettent notamment de reconnaître le caractère plus ou moins humifère des rankers du haut et du bas de la pente, distinction qui n'apparaît pas au vu des critères facteurs du milieu. La zone la plus centrale du versant se réduit à 5 niveaux affines (11-13 et 15/12/14). Le niveau 15 en particulier est biologiquement plus actif que ne le suggère le dendrogramme de la figure 11. Il existe de fait un colluvionnement des fractions légères enrichissantes originaires des niveaux amont, et en particulier la cassure de pente située en contrebas du niveau 14.

Le degré de maturité des sols peut être quantifié par divers paramètres comme les effectifs, les biomasses ou la structure des peuplements. Le niveau 6, par ex., a un sol plus évolué que ne le laissent paraître les observations *in situ*; le dendrogramme de la figure 11 l'apparie au niveau 8, qui est un sol de transition évolué, et enfin la diversité spécifique et la structure de son peuplement (Athias-Binche, 1981 b) confirment cette maturité écologique. De même, le niveau 7 est lié au ranker humifère du niveau 5 par les corrélations des facteurs pédologiques; l'étude du peuplement confirme que ce niveau est effectivement plus pauvre que les niveaux 6 et 8 qui l'entourent.

La richesse biologique des sols apparaît comme une fonction relativement simple des abondances et des biomasses. Dans le cas de la Massane, on peut montrer que l'examen de la balance *O. minimus*/N.

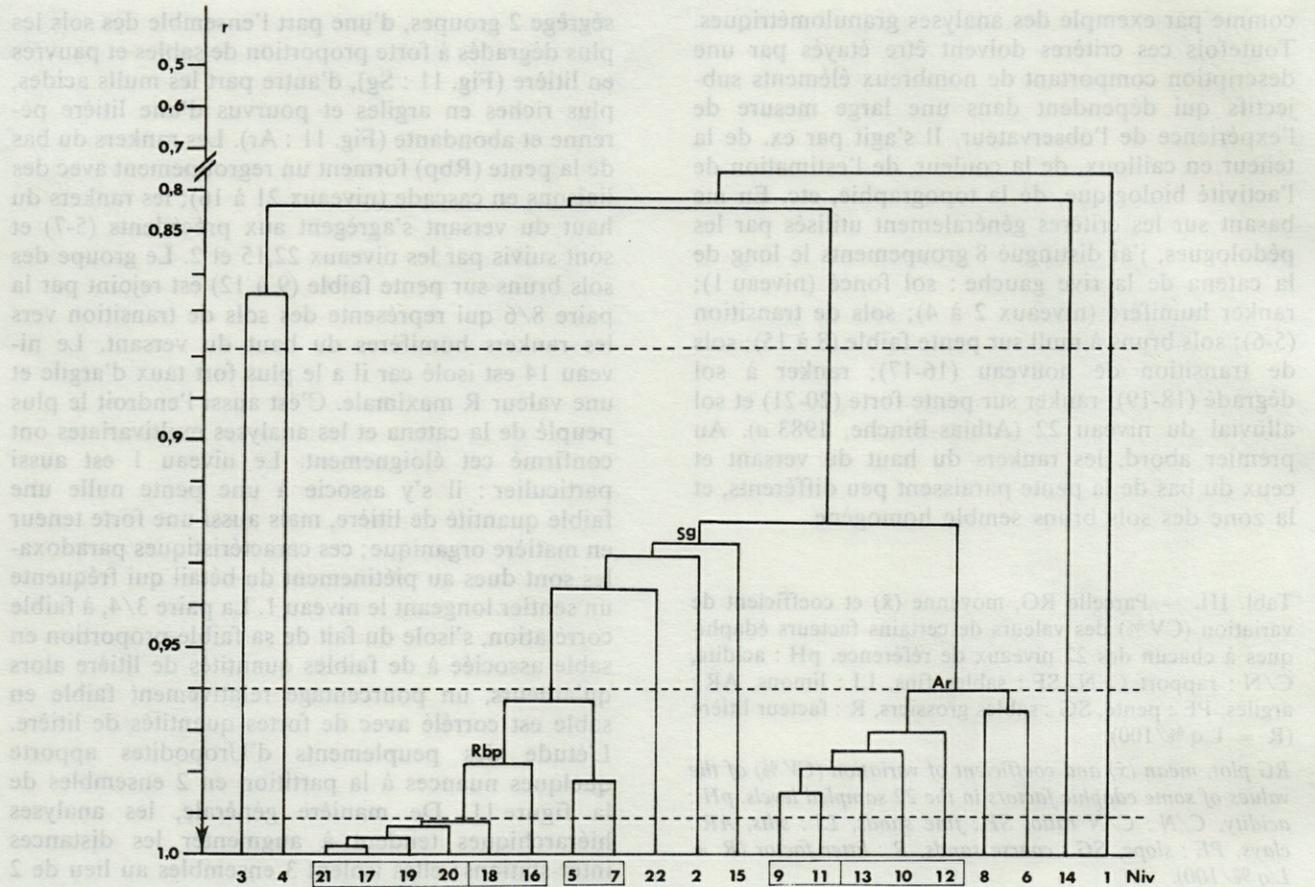


Fig. 11. — Parcelle RG, dendrogramme (liens simples) des distances de corrélations inter-niveaux de 5 facteurs mésologiques : taux d'argiles et de sables grossiers, rapport C/N, pente et facteur litière R. Sg : sols sableux pauvres en litière, Ar : mulls actifs plus argileux, Rbp : rankers du bas de la pente.

RG plot, single linkage clustering of correlation coefficient distances inter-levels of 5 mesological factors : clays and coarse sands ratio, C/N ratio, slope and litter factor R. Sg : cluster of more sandy soils with scarce litter, Ar : more clayey active mulls with litter, Rbp : rankers of the bottom of the slope.

catalonica caractérise plusieurs types de substrats. La présence et l'abondance des espèces les plus spécialisées (*T. aegrota*, *T. lamda* et *U. carinatus*) est un bon critère écologique de la maturité et de l'activité biologique de l'humus.

Enfin, l'analyse des structures des peuplements permet de comparer des sols géographiquement éloignés. Les sols, et surtout les types d'humus, sont plus évolués à Meerdael qu'à la Tillaie; le premier d'entre eux a sans doute atteint un stade climacique. Le sol de la Tillaie est plus juvénile, et surtout son activité biologique est assez faible (Bouchon *et al.*, 1973, Lemée, 1978). La structure du peuplement, moins équilibrée qu'à Meerdael, confirme ces observations. Les 2 hêtraies, la Massane et la Tillaie se distinguent aussi d'après des critères pédologiques et zoologiques, la première est maintenue dans une phase plus juvénile principalement à cause des reliefs vigoureux et de l'effet du vent sur l'exportation de la nécromasse.

La qualité de la litière influence aussi l'activité biologique et la rapidité de la décomposition.

Certaines essences, comme le Frêne ou le Charme, produisent des feuilles dont la teneur en azote est importante. D'autres espèces ont des feuilles moins riches en azote qui se décomposent lentement. Ce sont des espèces dites « acidifiantes » (Duchaufour, 1980). Le Chêne se décompose assez lentement et le Hêtre est considéré comme franchement acidifiant. On comprend donc pourquoi la Tillaie a un peuplement qui se maintient à un stade d'évolution plus juvénile que celui de Meerdael où la décomposition est plus rapide et met en jeu un grand nombre d'organismes édaphiques.

L'étude du peuplement animal permet par conséquent de mieux préciser certains caractères édaphiques, peut-être même à une échelle inhabituellement fine en pédologie; elle a aussi l'avantage d'attirer l'attention sur l'importance des phénomènes biologiques dans la genèse, le maintien et la caractérisation des sols.

5. CONCLUSIONS GÉNÉRALES

L'ensemble de ce travail a contribué à la connaissance des principaux caractères des Uropodides, animaux dont l'écologie était jusque là très peu étudiée.

La biologie des Uropodides était surtout connue chez quelques espèces cosmopolites d'intérêt économique et dont l'élevage est relativement facile. En revanche, les peuplements des milieux naturels ont été longtemps négligés, notamment parce qu'ils sont peu abondants dans les sols et que leur intérêt écologique paraissait négligeable.

Les Uropodides sont des Acariens paisibles et aux faibles dépenses énergétiques (Athias-Binche, 1982). Ce sont des biolytiques qui consomment généralement des substances élaborées, le plus souvent sous forme liquide avec prédigestion extra-orale. La digestion produit donc peu de déchets figurés et le rendement d'assimilation doit être élevé. Les rejets sont le plus souvent liquides. Lorsqu'ils sont prédateurs, les Uropodides chassent à l'affût des proies lentes ou déjà blessées ou amoindries. Ils ne déploient pas l'extrême activité prédatrice des Gamasides qui leur sont voisins. Lorsqu'ils sont inquiétés, ils pratiquent l'acinèse, ou « réflexe du mort », plutôt que la fuite qui est coûteuse en énergie. Ils se déplacent lentement, toutefois, la dissémination active de l'espèce peut être assurée par la phorésie, mode de locomotion particulièrement économique.

Au sein des Arthropodes, les Uropodides ont une stratégie démographique de type K. L'effort de reproduction est relativement minime et la mortalité juvénile est limitée surtout chez les formes humicoles. Les chances de réussite de la fécondation sont améliorées par l'existence d'une pariade sexuelle et d'un pseudo-accouplement avec la transmission du spermatophore. Cette stratégie est plus efficace que chez la majorité des autres Acariens édaphiques qui se contentent de disperser leurs spermatophores sur le substrat, ce qui diminue les probabilités de contact avec la femelle.

Le cycle biologique des Uropodides se caractérise principalement par le rôle prépondérant de la deutonymphe, la stase préadulte. Cette stase est la plus résistante aux conditions défavorables et elle a la possibilité de retarder la mue imaginale lorsque le milieu devient contraignant. Chez les espèces phorétiques occasionnelles, les deutonymphes peuvent échapper à des conditions défavorables par la phorésie. Enfin chez les espèces phorétiques obligatoires, qui peuplent essentiellement des biocénoses limitées ou transitoires, la deutonymphe assure la dissémination de l'espèce et la colonisation de biotopes écologiquement neufs (Athias-Binche, 1978/79).

L'ensemble des caractères morphologiques et biologiques des Uropodides en font des Arachnides évolués et exigeants quant aux qualités du biotope.

Ce sont des Acariens relativement sténoèces, dont la plupart se situent en fin de chaîne trophique, ce qui les rend sensibles à la moindre modification du milieu. La plupart sont inféodés aux substrats riches en matière organique en décomposition (mulch, bois décomposé, couche de fermentation de la litière, etc...). L'exemple de la catena RG de la Massane, où la structure des peuplements varie, en l'espace d'une centaine de mètres, en fonction de conditions édaphiques parfois très voisines illustre cette réactivité aux facteurs mésologiques.

Le nombre limité d'espèces en jeu et l'homogénéité écologique du groupe simplifient la prise et le traitement des données comparativement à d'autres groupes, comme les Acariens Oribates, par ex., chez qui on rencontre fréquemment plus de 200 espèces différentes dans un sol forestier.

Bien que le nombre de radiations adaptatives soit relativement faible chez les Uropodides (comparé à l'extrême diversité des Oribates par ex.), il existe une certaine variété écologique : il y a des espèces euryèces opportunistes à forte capacité d'expansion, comme *Olodiscus minimus*; on rencontre tout un cortège d'espèces plus ou moins tolérantes, et enfin, des espèces spécialisées dont le maintien n'est possible que dans les milieux les plus riches. Remarquons que chez les Uropodides, il n'existe pas de lignées parasites comme chez les Gamasides. Ces valences écologiques variées vont de pair avec les caractéristiques démographiques : les espèces pionnières des substrats juvéniles tendent vers des stratégies démographiques de type r; dans les biocénoses transitoires, le dynamisme r-colonisateur repose sur la phorésie (Athias-Binche, 1978/79); dans les substrats soumis à une certaine pression du milieu (comme la litière), les espèces sont moins prolifiques; enfin, dans les milieux stables comme l'humus, on rencontre surtout des stratèges K (Athias-Binche, sous presse a).

La sensibilité des Uropodides aux facteurs mésologiques en font un élément de choix comme donnée descriptive du milieu. On a pu clairement distinguer les caractères des 4 stations étudiées (Meerdael, la Tillaie et les 2 parcelles de la Massane) et notamment la maturité écologique de la chênaie à Charmes, qui pouvait paraître peu différente de la hêtraie de la Tillaie. Dans la station RG de la Massane, il a été possible de reconnaître à une échelle très fine tous les maillons d'une chaîne de sols. En outre, l'étude des peuplements d'Uropodides édaphiques permet d'estimer la qualité et l'activité des échanges au niveau de l'interface litière/sol. C'est un horizon dont l'importance est primordiale dans les cycles biogéochimiques, mais qui est relativement peu étudié en pédologie classique, faute sans doute de techniques d'analyse très fines. Dans les sols équilibrés, les Uropodides se concentrent dans la couche de fragmentation de la litière. Dès que le milieu se dégrade, la faune devient plus profonde, l'abondance, la biomasse et la diversité spécifique dimi-

nuent en même temps que la structure du peuplement régresse, que la concurrence augmente et que les espèces spécialisées disparaissent. Dans les cas les plus drastiques, les effectifs diminuent rapidement et seules subsistent les espèces les plus tolérantes. L'analyse de ces taxocénoses constitue donc un critère à la fois descriptif et précis de l'état des sols au cours d'une succession écologique.

Ces résultats et les appréciations sur l'intérêt des Uropodides comme témoin de l'efficacité des échanges de matière et d'énergie entre la litière et le sol découlent d'un faisceau d'analyses qui se complètent. L'interprétation des données spécifiquement quantitatives (effectifs, biomasses, distribution spatiale, diversité spécifique, structure quantitative des peuplements) est facilitée par la connaissance préalable de l'écologie de chacune des espèces : strate préférentielle, sténo- ou eurytopie, sensibilité aux facteurs biotiques, stratégie démographique, occurrence de la phorésie... Cet ensemble permet de dresser un tableau de la structure écologique des peuplements. L'étude des relations interspécifiques, des phénomènes d'affinité ou au contraire d'indifférence ou de concurrence, définit non seulement des biotopes caractérisés par ces associations, mais aussi le pourquoi de ces interrelations et les modifications qu'elles peuvent subir sous la contrainte du milieu. Enfin, connaissant tous ces éléments, l'interprétation des analyses multivariates est facilitée et montre comment la disposition respective des stations représentées par leur peuplement, traduit fidèlement le degré d'évolution et l'activité biologique des sols, et ceci à une échelle très fine. L'analyse des peuplements d'Uropodides apporte donc un moyen d'appréciation, voire de détection, de la fertilité et des potentiels des sols.

Les Uropodides apparaissent pourtant comme des Acariens ayant un faible impact direct sur les systèmes édaphiques : peu abondants, ils ont en outre une faible action sur la structure des sols car ils ne sont pas fousseurs et leurs *feces* sont émises généralement sous forme liquide. Peu d'entre eux sont des décomposeurs vrais car ils s'attaquent surtout à de la matière organique vivante. Du fait même de leur nombre restreint, ils ont un faible rôle dans l'ensemble des relations complexes faune/microflore dans le turn-over de la matière organique du sol (voir à ce sujet la revue récente de Wauthy, 1982). Ils pourraient toutefois favoriser la dissémination de moisissures car leur morphologie complexe est fréquemment encombrée de conidies fixées sur leurs téguments; les espèces phorétiques pourraient aussi contribuer à élargir la répartition de cette flore. Enfin, l'influence des Uropodides sur les réseaux trophiques des sols est limitée : certains consomment des Algues unicellulaires, mais d'autres animaux comme les Collembolés ont à cet égard un impact prépondérant; d'autres s'attaquent à des hyphes mycéliens, à des Bactéries ou à des levures, mais des Acariens comme les Oribates, de par leur nombre,

ont un rôle beaucoup plus important. Certains Uropodides sont des prédateurs, mais leur influence est minime car leur lenteur ne leur permet d'attaquer que des proies peu mobiles, souvent déjà blessées ou amoindries. En somme, les Uropodides n'occupent pas une place de premier plan dans les réseaux d'échanges du sous-système sol. Leur présence est un luxe que ne peuvent se permettre que les écosystèmes les plus diversifiés et les plus évolués. Paradoxalement c'est là tout l'intérêt de ce groupe : c'est ce luxe, qui paraît superflu, qui est touché en premier lorsqu'intervient une cause quelconque de perturbation, même limitée. Toute dégradation ou modification de la structure de leur peuplement est un signe avant-coureur d'un déséquilibre susceptible de s'aggraver. De fait, les Uropodides ont toutes les qualités de bons indicateurs biologiques : les peuplements sont relativement peu abondants donc d'étude rapide, et leur sensibilité aux facteurs du milieu, les facteurs biotiques en particulier, fait qu'ils réagissent notablement à toute altération du milieu.

Ces résultats soulignent l'intérêt des indicateurs écologiques en pédobiologie : les organismes détectent immédiatement toute altération du milieu, leurs réactions sont bien plus fines et plus sensibles que les possibilités techniques des analyses utilisées en pédologie. Enfin, ces données rappellent, s'il faut encore le souligner, que le sol n'est pas uniquement le support physique de phénomènes physico-chimiques, mais que les organismes édaphiques ont un rôle essentiel dans la genèse, le maintien et l'évolution de ce substrat qui est l'origine et la base de la vie dans les écosystèmes terrestres.

BIBLIOGRAPHIE

- ARNAUD, M., A.M. BOUCHET & G. URBACH, 1978. Notice d'utilisation de programme d'analyses de données. Ronéo, CITIM, Uni. Montpellier : 38 p.
- ATHIAS-BINCHE, F., 1979. Etude quantitative des Uropodides (Acariens : Anactinotriches) d'un arbre mort de la hêtraie de la Massane. 2. Eléments démographiques d'une population d'*Allodinychus flagelliger* (Berlese, 1910). *Vie Milieu*, **28/29** (1 C) : 35-60.
- ATHIAS-BINCHE, F., 1981a. Contribution à la connaissance des Uropodides libres (Arachnides : Anactinotriches) de quelques écosystèmes forestiers européens. Thèse d'Etat, Paris VI : 308 p.
- ATHIAS-BINCHE, F., 1981b. Différents types de structures des peuplements d'Uropodides édaphiques de trois écosystèmes forestiers (Arachnides : Anactinotriches). *Acta Oecologica, Eco. Gene.*, **2** (2) : 153-169.
- ATHIAS-BINCHE, F., 1982. Ecologie des Uropodides édaphiques (Arachnides : Parasitiformes) de trois écosystèmes forestiers. 1. Introduction, matériel, biologie. *Vie Milieu*, **31** (2) : 137-147.
- ATHIAS-BINCHE, F., 1983a. Ecologie des Uropodides édaphiques (Arachnides : parasitiformes) de trois écosystèmes forestiers. Stations d'étude, méthodes et techniques, facteurs du milieu. *Vie Milieu*, **31** (3/4) : 221-241.

- ATHIAS-BINCHE, F., 1983b. Ecologie des Uropodides éda-
phiques (Arachnides : Parasitiformes) de trois écosys-
tèmes forestiers. 3. Abondance et biomasse des Mi-
croarthropodes du sol, facteurs du milieu et distribu-
tion spatiale des Uropodides. *Vie Milieu*, **32** (1) : 47-60.
- ATHIAS-BINCHE, F., 1983c. Ecologie des Uropodides éda-
phiques (Arachnides : Parasitiformes) de trois écosys-
tèmes forestiers. 4. Abondances, biomasses, distribution
verticale, sténo- et eurytopie. *Vie Milieu*, **32** (3) :
159-170).
- ATHIAS-BINCHE, F., 1983d. Ecologie des Uropodides éda-
phiques (Arachnides : Parasitiformes) de trois écosys-
tèmes forestiers. 5. Affinités interspécifiques, diversité,
structure écologique et quantitative des peuplements.
Vie Milieu, **33** (1).
- ATHIAS-BINCHE, F. La phorésie chez les Acariens Uropodi-
des (Anactinotriches), une stratégie écologique origi-
nale. *Acta Oecologica, Oeco. Gene.* (sous-presse).
- BONNET, L., 1964. Les peuplements thécamoebien des sols.
Rev. Ecol. Biol. Sol., **1** : 123-408.
- BOUCHON, J., A. FAILLE, G. LEMÉE, A.M. ROBIN et A.
SCHMITT., 1973. Cartes et notices des sols, du peup-
lement forestier et des groupements végétaux de la
réserve biologique de la Tillaie en forêt de Fontaine-
bleau. Orsay, 12 p.
- DAGET, J., 1976. Les modèles mathématiques en écologie.
Masson, Paris, 172 p.
- DUCHAUFOUR, P., 1980. Ecologie de l'humification et
pédogenèse des sols forestiers. *In* Actualités d'écologie
forestière. Sol, flore, faune. P. Pesson (ed.), Gauthier
Villars, Paris : 177-202.
- FAILLE, A., 1975. Recherches sur les écosystèmes des
réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau. V.
Evolution à court terme des humus à la suite de
l'ouverture de clairières. *Oecol. Plant.*, **10** (1) : 43-62.
- JACCARD, P., 1902. Lois de distribution florale dans la zone
alpine. *Bull. Soc. vaud. Sci. nat.*, **38** : 69-130.
- LEBRUN, P., 1971. Ecologie et biocénotique de quelques
peuplements d'arthropodes édaphiques. *Mém. Inst. roy.
Sci. nat. Belg.*, **163** : 203 pp.
- LEGENDRE, L. et P. LEGENDRE, 1979. Ecologie numérique.
2. La structure des données écologiques. Masson/
Presse Univ. Québec, 247 pp.
- LEMÉE, G. 1978. La hêtraie naturelle de Fontainebleau. *In*
Structure et fonctionnement des écosystèmes terrestres.
M. Lamotte et F. Bourlière (eds), Masson, Paris :
75-178.
- ODUM, E.P., 1950. Bird populations of the Highlands
(North Carolina) plateau in relation to plant succession
and avian invasion. *Ecology*, **31** : 587-605.
- SØRENSEN, T. 1948. A method of establishing groups of
equal amplitude in plant sociology based on similarity
of species content and its application to analysis of the
vegetation on Danish commons. *Biol. Skr.* : 1-34.
- WAUTHY, 1982. — Revue critique des relations entre la
faune, la matière organique et les microorganismes
dans les horizons organiques forestiers. *Agronomie*, **2**
(7) : 667-675.

RED TIDE IN GREEK WATERS

John SATSMADJIS and Nicholas FRILIGOS

Institute of Oceanographic and Fisheries Research,
GR 166 04, Hellinikon, Greece

MARÉE ROUGE
ÉLÉMENTS NUTRITIFS
GYMNODINIUM
GRÈCE

RÉSUMÉ. — Durant l'été 1978 une marée rouge entraînant une mortalité de Poissons se déclara en quelques points de la côte orientale du Golfe pollué du Saronikos (Grèce). Elle est due au Dinoflagellé *Gymnodinium breve*, dont la densité cellulaire croît près de la côte, se traduisant par une augmentation au niveau de la demande chimique en oxygène (DCO). Dans les premiers stades, le taux de nitrate atteint des valeurs élevées qui tendent à diminuer vers la pleine mer. Ensuite, il décroît considérablement et inverse cette tendance. Les variations des concentrations de phosphate et de silicate suivent celles du DCO, diminuant vers la mer pendant toute la durée du « bloom ». Seule, la teneur en ammonium ne présente pas de profil distinct. Il semble que la prolifération des organismes résulte de l'eutrophisation dans un environnement riche en phosphate et quelque peu toxique. Le nitrate, pratiquement absent près du rivage vers la fin du phénomène, semble constituer le principal facteur limitant. L'excès d'éléments nutritifs provient en grande partie de déchets déversés par un ruisseau voisin. Il est retenu aux alentours en raison de la configuration de la côte et de courants favorables.

RED TIDE
NUTRIENTS
GYMNODINIUM
GREECE

ABSTRACT. — During the summer of 1978, a red tide involving fish mortality broke out at some locations on the eastern coast of the polluted Greek Gulf of Saronikos. It was caused by the Dinoflagellate *Gymnodinium breve*, the cell density of which increased near the land and was reflected in the level of the chemical oxygen demand (COD). In the early stages, the amount of nitrate reached high values, tending to decline towards the open sea. Later on, it fell dramatically and reversed the trend. The phosphate and the silicate concentrations followed that of the COD, diminishing seaward throughout the bloom. Only the quantity of ammonium did not exhibit any distinct pattern. It seems that the proliferation of the organisms resulted from eutrophication in a phosphate-rich and somewhat toxic environment. The nitrate, nearly absent inshore towards the end of the phenomenon appeared to be the main limiting factor. The excess nutrient originated in great part from waste discharged from a neighbouring stream. It remained trapped in the vicinity because of the configuration of the coast and favourable currents.

INTRODUCTION

Red tide or red sea-water bloom formation has been known for a very long time. However, it was not described before 1832, when Darwin undertook his « Beagle » voyage. It results from an excessive production of phytoplankton organisms, most commonly dinoflagellates, but not always (Lassus *et al.*, 1980). Some conditions frequently accompany it (Ryther, 1955; Jacques et Sournia, 1978-1979) : calm,

sunny weather, rather elevated sea temperatures and, fairly often, enhanced nutrient levels close to large cities.

The attention of the authors was drawn towards such a signal event, rare in Greece, in March 1978, when port authorities reported the appearance of an orange-coloured patch off the harbour of Kavalla, in the northern Aegean Sea. Only a few months later, in August 1978, another fish-killing, red brown phytoplankton bloom occurred in the Gulf of Saronikos (Fig. 1), giving them an opportunity to study

it at close quarters. Its location (Fig. 2) is directly exposed to pollution, with the nutrient levels tending to increase over the years (Friligos, 1981, 1982). It comprises a series of natural and artificial coves.

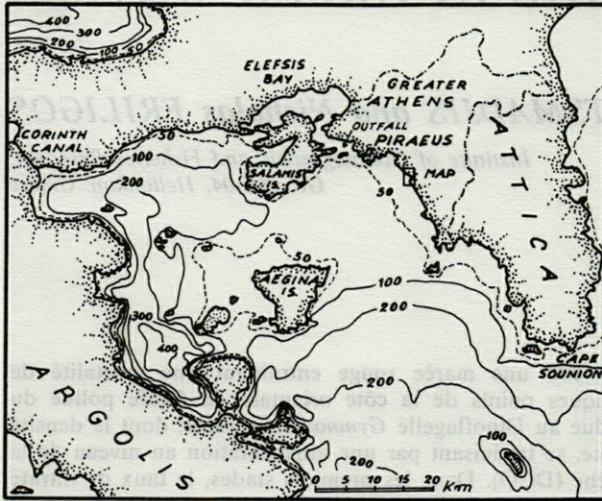


Fig. 1. — Bathymetric map of the Saronikos Gulf.

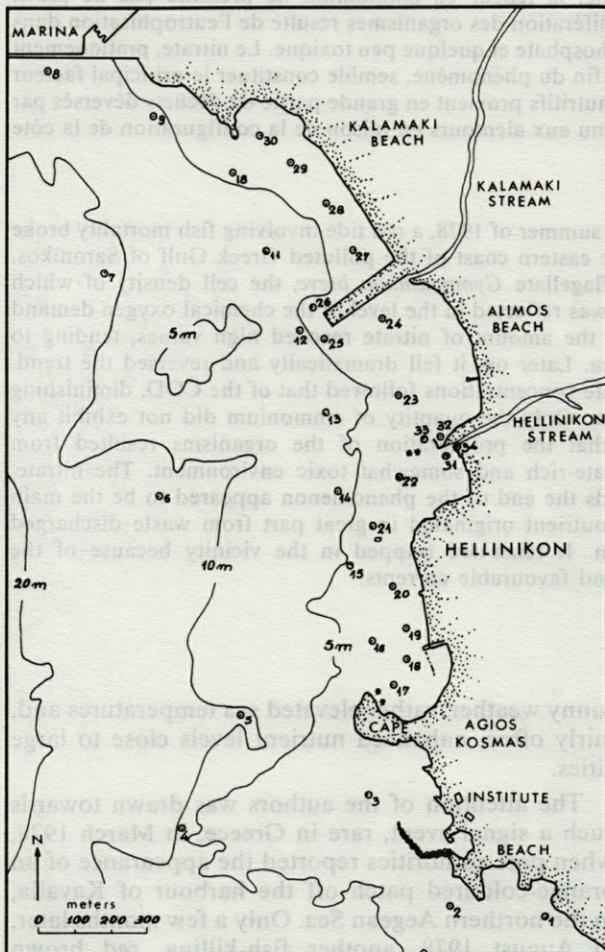


Fig. 2. — Sampling stations during the September 12th 1978 cruise.

Two brooks run into it, but they are dry most of the time. Its largest, northern part forms an open bay, with water mass dynamics considerably smaller than in other sections of the Gulf (Coachman and Hopkins, 1975). Its southern appendage, protected by its diminutive promontory, has even weaker currents. During summer, the weather is very dry, sunny, hot and with winds of moderate velocity, blowing predominantly from a NNE direction (Table I A, made from data published by the National Meteorological Service in Athens).

MATERIALS AND METHODS

Surface water samples were taken, on August 31st, near the Alimos Beach, on September 4th, off the Institute, on September 8th, by the Agios Kosmas paying Beach and, on September 12th, over the whole area, during a three-hour cruise, while a south-west wind blew with a velocity of just 0.7 to 2 m/s. The sea water was collected in 100 ml plastic bottles. Those for the determination of dissolved nutrients received immediately on filling one drop of 1% mercuric chloride solution as preservative. In the laboratory, they were stored in deep freeze. Colorimetric methods were used: Murphy and Riley's (1962) for reactive phosphorus, that of Armstrong *et al.* (1967) for nitrite, nitrate and silicate and Slawyk and MacIsaac's (1972) for ammonium. Processing took place on the Technicon CSM₆ Autoanalyser and the mathematical treatment of the data was carried out according to Satsmadjis (1978). The determinations of dissolved total phosphorus (TP) and COD were performed in conformity with the FAO manual. The samples were also examined for the identification of the main dinoflagellate species.

RESULTS

Table I A indicates that the weather conditions prior to the outbreak were normal for the season. Table I B establishes that, a few days after the manifestation of the red tide, the sea off Alimos Beach held large amounts of phosphate, inorganic nitrogen and organic matter, with all the quoted parameters bar the silicate exhibiting a close dependency. Table I C affords a similar picture. On the contrary, Table I D, although still displaying a good correlation between COD and all the nutrients except silicate, proves that the sea on the edge of the Agios Kosmas Beach was much cleaner, with the nitrate even well below normal. Table II shows that, save in the area directly influenced by the Hellinikon stream, the amount of organic matter, generally quite large, depended on both the eastward distance

Table I. — A, Meteorological features ; B, Nutrients in $\mu\text{g-at/l}$ and COD in mg/l in water samples collected off Alimos Beach on 31.8.78 ; C, Nutrients in $\mu\text{g-at/l}$ and COD in mg/l in water samples collected off the Institute on 4-9-78 ; D, Nutrients in $\mu\text{g-at/l}$ and COD in mg/l in water samples collected off Agios Kosmas Beach on 8.9.78.

IA									
Year	Mean air temperature °C			Mean wind velocity m/sec			Mean precipitation mm		
	July	August	Sept.	July	August	Sept.	July	August	Sept.
	1901 -								
1950	27.2	27.0	23.4	3.9	3.8	3.4	6.2	8.7	15.4
1976	25.8	24.2	22.2	1.8	1.6	1.1	0.1	17.2	13.5
1977	27.3	27.3	21.9	2.0	2.5	3.5	0.0	0.0	20.4
1978	27.2	25.7	21.4	3.1	1.8	1.4	0.0	0.0	47.3
1979	26.5	26.3	23.6	1.7	1.9	1.7	1.6	0.5	1.1
1980	27.5	26.4	22.7	1.4	2.4	1.6	0.0	2.1	0.4

IB								
Sample	Distance m	COD	NH ₄ -N	NO ₂ -N	NO ₃ -N	PO ₄ -P	TP	SiO ₄ -Si
1a	1	33.2	2.30	0.55	12.30	6.30	11.40	7.70
2a	50	32.6	1.60	0.40	10.00	5.60	9.30	2.00
3a	200	24.3	0.80	0.10	2.80	0.35	1.90	0.95
4a	30	33.8	1.30	0.35	9.60	5.20	8.20	3.40
5a	100	20.5	0.80	0.15	4.20	1.50	3.30	3.40
6a	1	32.6	1.50	0.10	9.30	7.90	12.50	4.60
7a	1	33.2	1.90	0.45	10.80	6.10	9.70	7.00
8a	1	41.4	2.80	0.65	13.50	9.00	13.80	3.80
9a	1	32.5	2.00	0.35	9.80	5.10	7.90	4.20
mean	40	31.6	1.70	0.34	9.10	5.20	8.70	4.10

IC								
Sample	Distance m	COD	NH ₄ -N	NO ₂ -N	NO ₃ -N	PO ₄ -P	TP	SiO ₄ -Si
1b	1	33.6	1.85	0.60	11.80	10.00	16.80	7.10
2b	100	6.4	1.10	0.30	3.20	5.00	8.50	3.40
3b	200	14.4	0.90	0.45	7.10	4.50	7.70	5.80
4b	200	4.8	0.85	0.20	2.50	3.10	6.00	3.00
5b	1	36.8	1.65	0.60	13.90	9.00	13.20	6.00
mean	100	19.2	1.27	0.43	7.70	6.30	10.40	5.10
normal	1	0.8	0.90	0.20	2.40	0.20	1.00	2.50

ID								
Sample	Distance m	COD	NH ₄ -N	NO ₂ -N	NO ₃ -N	PO ₄ -P	TP	SiO ₄ -Si
1c	1	8.0	0.60	0.10	0.25	0.85	2.80	3.90
2c	1	9.6	0.60	0.10	0.15	1.10	3.20	6.30
3c	1	8.0	0.60	0.20	0.25	1.10	2.80	7.20
4c	1	9.6	0.55	0.10	0.10	0.80	2.90	2.20
5c	1	6.4	0.60	0.15	0.30	1.10	2.40	4.40
6c	1	17.6	0.85	0.30	1.15	1.30	4.20	5.50
mean	1	9.9	0.63	0.16	0.37	1.04	3.00	4.90

from the land and the position, rising inshore and northwards. The nitrate content, in contrast remarkably low, presented the opposite trend. The other dissolved nutrients had about the same concentrations as those existing previously around the corresponding spots, but their relationships with COD had weakened. Figures 3 A, B, C, D and 4 A, B, C depict the values of the various parameters during the September 12th 1978 cruise.

The microscopical examination of the samples implicated *Gymnodinium breve* as the only species responsible for the red tide, with concentrations of around 10^7 cells per litre.

DISCUSSION

Though red tide had never appeared to any marked extent in the Saronikos Gulf prior to 1978,

Table II. — Nutrients in $\mu\text{g-at/l}$ and COD in mg/l in water samples collected during the 12.9.78 cruise.

Sample	Distance	COD	NH ₄ -N	NO ₂ -N	NO ₃ -N	PO ₄ -P	TP	SiO ₄ -Si
1	50	1.4	0.95	0.10	0.85	0.50	1.80	2.90
2	280	0.7	0.85	0.10	0.85	0.35	1.60	2.00
3	200	0.2	0.90	0.05	0.90	0.75	2.10	1.90
4	740	0.2	0.45	0.05	0.90	0.10	1.30	1.00
5	320	0.6	0.75	0.05	0.85	0.20	1.90	1.20
6	850	0.1	1.85	0.15	2.35	0.30	1.60	1.10
7	800	0.6	0.85	0.05	0.90	0.15	1.30	0.80
8	250	3.0	0.75	0.05	0.60	0.75	1.90	1.30
9	180	4.6	0.60	0.05	0.40	0.90	2.40	1.50
10	280	4.2	0.75	0.10	0.70	1.10	3.00	2.20
11	340	23.2	0.90	0.05	0.85	0.20	1.50	0.90
12	440	6.4	0.85	0.05	0.90	0.45	1.60	1.50
13	420	15.2	0.40	0.05	0.35	0.70	1.60	1.80
14	360	10.4	0.50	0.05	0.30	0.35	1.20	1.30
15	180	10.4	0.60	0.10	0.25	0.40	1.00	1.60
16	150	2.4	0.50	0.05	0.10	0.60	2.40	1.80
17	140	13.3	0.50	0.05	0.05	1.05	2.30	2.30
18	120	8.8	0.40	0.05	0.05	0.85	2.00	2.20
19	50	10.4	0.40	0.05	0.05	0.50	2.40	1.80
20	80	24.0	0.50	0.05	0.05	0.95	3.20	2.30
21	120	16.0	0.60	0.05	0.10	1.15	3.70	3.20
22	180	26.4	1.10	0.40	0.35	4.00	5.70	7.20
23	220	29.6	1.00	0.10	0.25	4.00	8.50	3.50
24	200	12.8	0.50	0.10	0.05	1.10	2.90	3.70
25	380	15.2	0.60	0.10	0.10	1.00	2.50	2.70
26	250	16.8	0.65	0.05	0.10	0.85	3.00	2.70
27	100	28.0	0.85	0.05	0.05	2.25	6.50	4.10
28	80	17.6	1.10	0.10	0.25	1.05	3.40	3.00
29	100	14.4	0.75	0.05	0.05	0.55	2.80	3.00
30	120	15.2	0.75	0.05	0.05	0.65	2.90	3.00
31	20	12.0	11.20	2.20	11.20	3.00	5.60	13.90
32	1	16.8	0.65	0.05	0.40	0.75	2.70	5.50
33	40	19.2	0.65	0.10	0.40	1.00	2.90	3.70
34	0	15.2	4.80	0.55	13.10	1.10	1.40	17.60

its advent had seemed likely. Thus, Friligos (1974) indicated the possibility there of monoculture phytoplankton bloom. Also, from the work carried out by Coachman *et al* (1976), as well as Dugdale and Hopkins (1978), the area between Aegina island and Piraeus harbour looked susceptible to dinoflagellate bloom. Furthermore, Moraitou-Apostolopoulou and Ignatiades (1980) reported *Gymnodinium breve* as a dominant phytoplankton species in the Gulf in May and June 1978, together with « *Exuviaella baltica* » and *Prorocentrum micans*. Ioannou (personal communication) has been observing the presence of *Gymnodinium breve* in the region since 1972. Nümann (1955-56) and Agara and Nalbandoglu (1960) also blamed the *Gymnodinium* group for the red tide in the Gulf of Izmir and suspected the phosphate in the domestic wastes of the city as the prime factor. Maretic *et al* (1978) offered the same explanation for the phenomenon, which occurred several times in ten years around the harbour of Pula in Yugoslavia. The involvement of phosphate is no surmise in the case of the *Noctiluca scintillans* bloom (10^5 cells/l) that appeared in March 1978 near the port of Kavalla, since it followed the wreck of a ship loaded with superphosphates. As the organism does not hold any chlorophyll, the sullied environment must have at first favoured the rapid multiplication of one or more photosynthetic phytoplankton species, which were feasted upon later. Anonymous (1971) and Lopez and Arte (1971, 1972) quoted a similar (0.38×10^5 cells/l) *Noctiluca scintillans* cell concentration during a bloom in 1971 on the north west coast

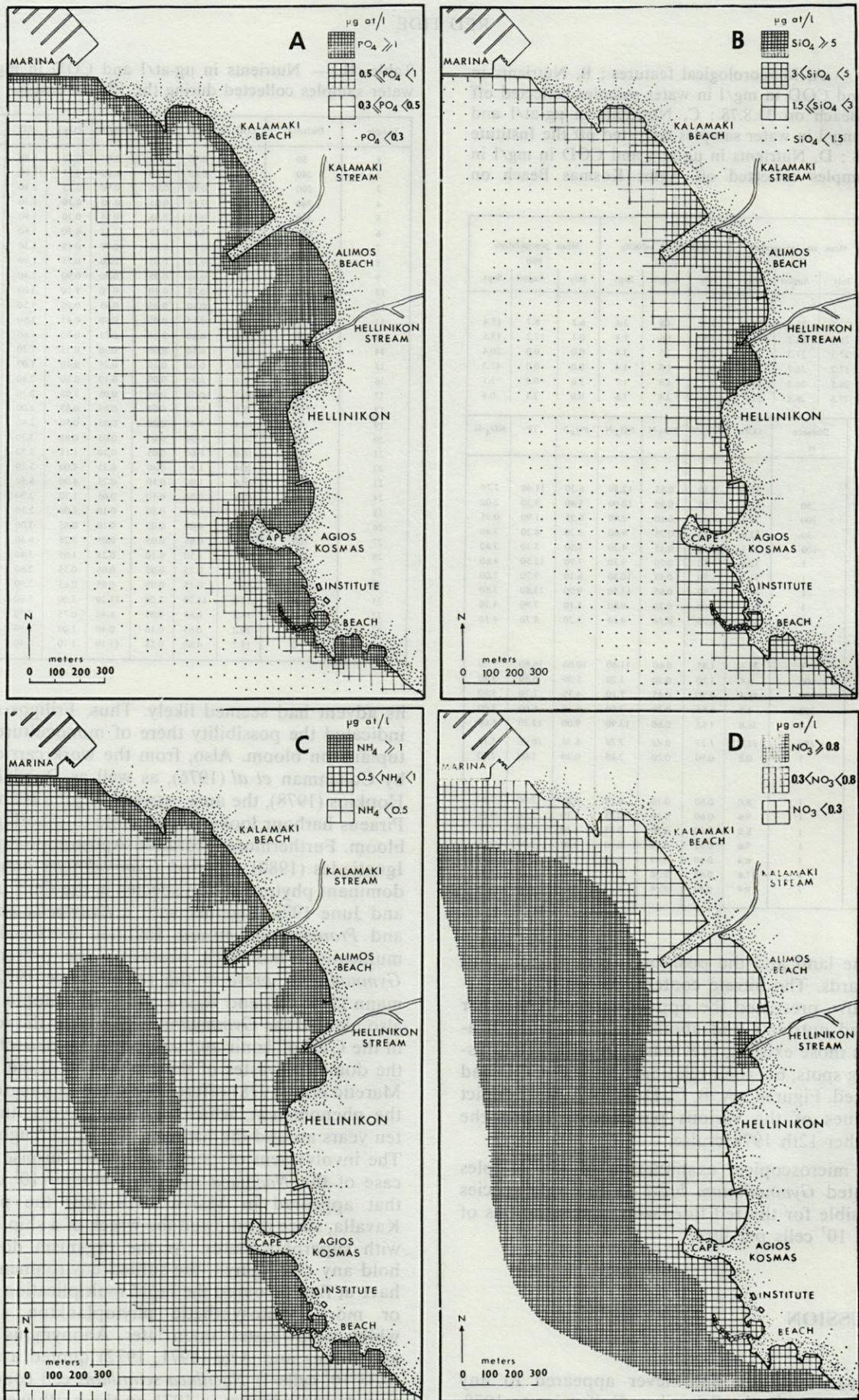


Fig. 3. — A, Distribution of the phosphate ; B, distribution of the silicate ; C, distribution of the ammonium ; D, distribution of the nitrate.

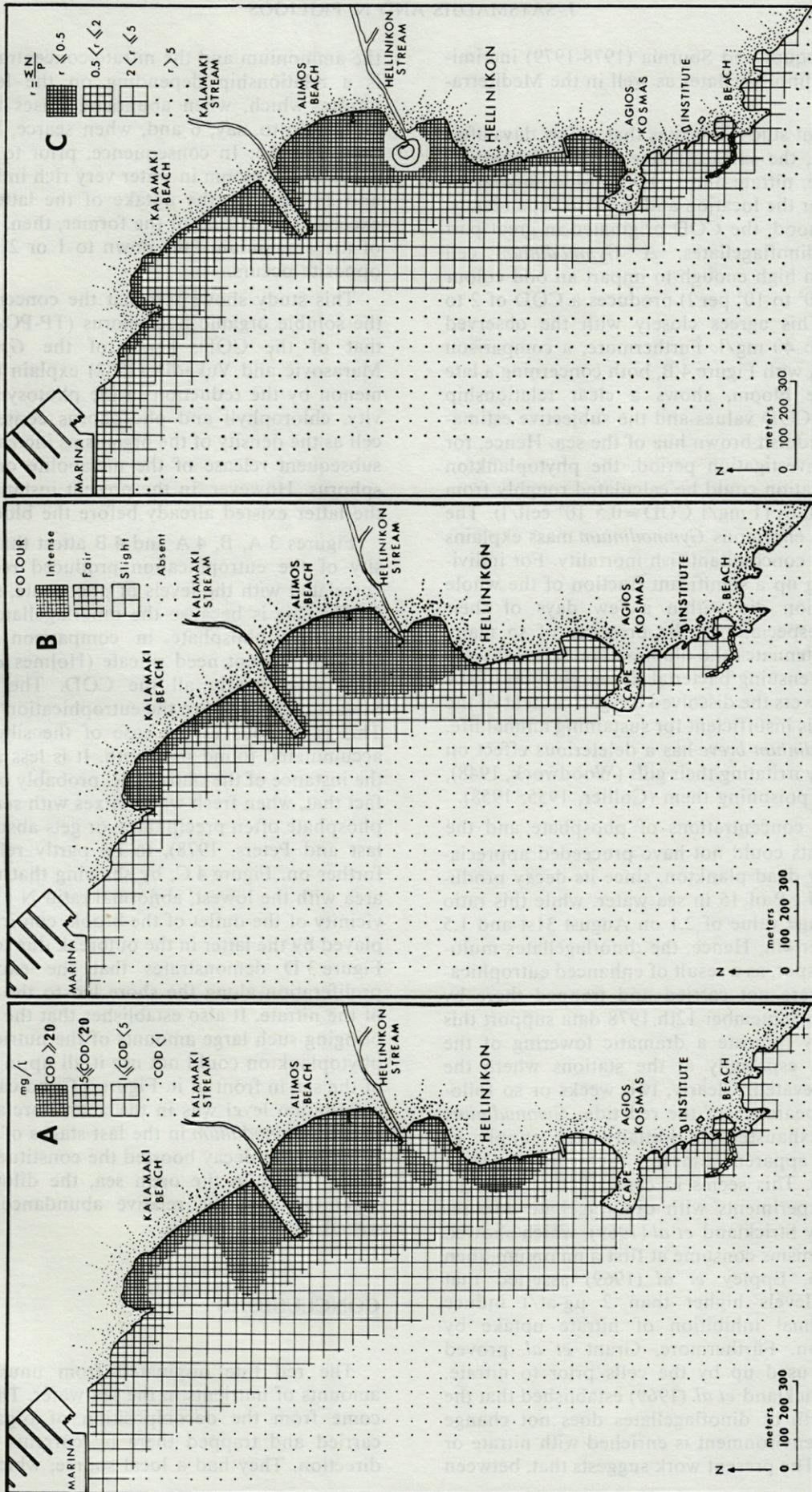


Fig. 4. — A, Distribution of the chemical oxygen demand (COD) ; B, subjective colour assessment ; C, distribution of the $\Sigma N : P$ ratio.

of Spain. Jacques and Sournia (1978-1979) incriminated other dinoflagellates as well in the Mediterranean.

The present study indicates that, a few days after the outbreak, the surface water contained amounts of phosphate, nitrate and COD considerably larger than usual for the location and in close dependency. In all likelihood, the COD originated in great part from the dinoflagellates. A *Gymnodinium* cell concentration high enough to impart an odd colour to the sea (10^6 to 10^8 per l) produces a COD of 2 to 200 mg/l. This agrees closely with the observed range of 4 to 40 mg/l. Furthermore, a comparison of Figure 4 A with Figure 4 B, both concerning a late stage of the bloom, shows a clear relationship between the COD values and the subjective estimation of the reddish brown hue of the sea. Hence, for the whole investigation period, the phytoplankton cell concentration could be calculated roughly from the COD values ($1 \text{ mg/l COD} = 0.5 \cdot 10^6 \text{ cell/l}$). The thus inferred enormous *Gymnodinium* mass explains the observed concomitant fish mortality. For individuals making up a significant fraction of the whole live population die within a few days of their generation, especially as the presence of so many organisms attenuates the illumination below the sea surface. The ensuing bacterial decomposition of the dead cells lowers the dissolved oxygen content of the water to levels insufficient for sustaining animal life. Also *Gymnodinium breve* has a deleterious effect on fish, either by irritating their gills (Woodcock, 1948), or, possibly, poisoning them (Collier, 1955, 1958).

The huge concentrations of phosphate and the other nutrients could not have proceeded appreciably from any dead plankton, since its decay produces a ratio N : P of 15 in sea water, while this ratio had an average value of 2.1 on August 31st and 1.5 on September 4th. Hence, the dinoflagellates multiplied on the spot, as a result of enhanced eutrophication; they were not carried and trapped there by currents. The September 12th 1978 data support this finding. They indicate a dramatic lowering of the nitrate level, especially at the stations where the COD was elevated. Clearly, two weeks or so following the appearance of the red tide, *Gymnodinium breve* had exhausted its initially rich supply of nitrate, the apparent limiting factor in its swift reproduction. This seems in contradiction with the results of experiments with dinoflagellate cultures performed by Strickland *et al* (1969), which showed that the organisms consume at first ammonium, then nitrate. Also, Eppley *et al* (1969) asserted that ammonium levels higher than $2 \mu\text{g-at/l}$ induce almost maximal inhibition of nitrate uptake by phytoplankton. Furthermore, Grant *et al.* proved that urea is used up by the cells prior to nitrate. However, Strickland *et al.* (1969) established that the rate of growth of dinoflagellates does not change whether the environment is enriched with nitrate or ammonium. The present work suggests that, between

the ammonium and the nitrate concentrations, there is a relationship depending on the level of the nitrate, which, when abundant, raises the NO_3 to NH_4 ratio to, say, 6 and, when scarce, lowers it to only, say, 0.5. In consequence, prior to the appearance of the bloom in water very rich in both nitrate and ammonium, the uptake of the latter probably exceeds greatly that of the former, then, as the level of the ammonium falls down to 1 or $2 \mu\text{g-at/l}$, the opposite occurs.

This study shows too that the concentrations of the soluble organic phosphorus (TP- PO_4) rose with that of the COD, hence of the *Gymnodinium*. Marasovic and Vukadin (1982) explain this phenomenon by the reduction in the photosynthetic activity, chlorophyll and phosphorus content of each cell as the density of the organisms increases and the subsequent release of the metabolite organic phosphorus. However, in the present instance, most of the latter existed already before the bloom.

Figures 3 A, B, 4 A and 4 B attest that the intensity of the eutrophication produced red tide was correlated with the levels of phosphate, silicate and COD. This is because the dinoflagellates consume very little phosphate in comparison with total nitrogen, do not need silicate (Holmes *et al.*, 1967) and cause nearly all the COD. The Hellinikon Stream contributed to the eutrophication of the area. This is obvious in the case of the silicate, which accumulated round its mouth. It is less apparent in the instance of the phosphate, probably owing to the fact that, when fresh water mixes with sea water, the phosphate often precipitates, or gets absorbed (Wollast and Peters, 1978), to be partly released later further on. Figure 4 C, by showing that most of the area with the lowest, abnormal ratio N : P lay in the vicinity of the outlet of the brook, confirms the part played by the latter in the outbreak due to pollution. Figure 3 D demonstrates that the excessive cell proliferation along the shore led to the exhaustion of the nitrate. It also establishes that the runnel was bringing such large amounts of the nutrient that the phytoplankton could not use it all up in the section of the sea in front of it. Figure 3 C indicates that the ammonium level was in the main unrelated to that of the *Gymnodinium* in the last stages of the bloom. It seems that decay boosted the constituent near the shore, while, in the open sea, the dilution of the organisms and the relative abundance of nitrate sowed its consumption.

CONCLUSIONS

The red tide originated from unusually large amounts of nutrients in the sea water. These did not come from the decomposition of organic matter carried and trapped there by currents of suitable direction. They had a local source, which added to

the load of the surrounding heavily polluted area, some spots of which presented also a bloom later on. The reason for the *Gymnodinium breve* monoculture could be the excessive concentration of phosphate from waste and the presence of toxic substances. The weather conditions (high temperature, strong insolation, negligible rain, moderate wind), though perfectly normal for the season, favoured the multiplication of the species. The organisms grew more numerous northward and inshore because the prevailing current tended to move to the north the nutrients poured out by the pollution source. Part of them dispersed into the open sea. The rest went to the coves, accumulating near the land, in places with minimal outgoing water velocity. Hence the degree of proliferation of the dinoflagellates depended upon the distance from the shore, the position, orientation and configuration of the coast, the presence of capes, breakers and piers.

ACKNOWLEDGEMENTS. — The authors wish to thank Eustathius Hadjigeorgiou for helping with the analyses, Dr Marios Toannou for assistance in the biological field and Basel Marouda-Lambropoulou for drawing the maps.

REFERENCES

- ANONYME, 1971. *Noctiluca miliaris* plankton bloom. Smithsonian Instn, Center for short-lived phenomena, Cambridge, Mass., Event 38-71 : 1 fiche.
- AGARA, A. and U. NALBANDOGLU, 1960. Preliminary report on the red tide outbreak in the Gulf of Izmir. *Rapp. P.-v. Réun. Comm. int. Explor. scient. Mer Méditerr.*, **22** (6) : 33-35.
- ARMSTRONG, F.A., C.R. STEARNS and J.D. STRICKLAND, 1967. The measurement of upwelling and subsequent biological processes by means of the Technicon AutoAnalyser and associated equipment. *Deep-Sea Res.*, **14** : 381-389.
- COACHMAN, L.K. and T.S. HOPKINS, 1975. Description, analysis and conclusions on water masses of the Saronikos Gulf. *Environmental Pollution Control Project-Athens*, **3** : 165-226.
- COACHMAN, L.K., T.S. HOPKINS and R.C. DUGDALE, 1976. Water masses of the Saronikos Gulf in winter. *Acta Adr.*, **18** (9) : 131-161.
- COLLIER, A., 1955. Gulf fishery Investigation. In annual Report for fiscal year 1955, Branch of Fishery Biology. *Fish Wild. Serv.*, 29-32.
- COLLIER, A., 1958. Some biochemical aspects of red tides and related oceanographic problems. *Limnol. Oceanogr.*, **3** (1) : 33-39.
- DUGDALE, R.C. and T.S. HOPKINS, 1978. Predicting the structure and dynamics of a pollution-driven marine ecosystem embedded in an oligotrophic sea. *Thalassia Jugosl.*, **14** : 107-126.
- EPPLEY R.W., J.L. COATSWORTH and L. SOLORZANO, 1969. Studies of nitrate reductase in marine phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, **14** : 194-205.
- FAO, 1975. Manual of methods in aquatic environment research. *FAO Fisheries Technical Paper*, No. 137.
- FRILIGOS, N., 1974. Effect of nutrient enrichment in a pollution situation in the Saronikos Gulf in winter. *Journées Etud. Pollutions*, **2** : 159-162.
- FRILIGOS, N., 1981. On some aspects of the marine pollution in the Saronikos Gulf. *Thalassia Jugosl.*, **17** : 135-140.
- FRILIGOS, N., 1982. Enrichment of inorganic nutrients in the Inner Saronikos Gulf (1973-1976). *Mar. Poll. Bull.*, **13** : 154-158.
- GRANT, B.R., J. MADGWICK and G. DAL PONT, 1967. Growth of *Cylindrotheca closterium* var. California (Mereschk) Reiman and Lewin on nitrate, ammonia and urea. *Australian J. Mar. Freshwater Res.*, **18** : 129-136.
- HOLMES R.W., P.M. WILLIAMS and R.W. EPPLEY, 1967. Red water in la Jolla Bay, 1964-1966. *Limnol. Oceanogr.*, **12** (3) : 503-512.
- JACQUES G. and A. SOURNIA, 1978-1979. Les eaux rouges dues au phytoplancton en Méditerranée. *Vie Milieu*, **28-29** (2 AB) : 175-187.
- LIASSUS P., P. MAGGI and C. BESSINETON, 1980. Les phénomènes d'eaux colorées de la Baie de Seine en 1978. *Science et Pêche, Bull. Inst. Pêches marit.*, **298** : 1-28.
- LOPEZ J. and P. ARTE, 1971. Aguas rojas en las costas catalanas. *Investigacion Pesq.*, **35** (2) : 699-708.
- LOPEZ, J. and P. ARTE, 1971. Aguas rojas en el Mediterraneo occidental. *Publ. tecn. Dir. Gen. Pesca marit.*, **10** : 399-412.
- MARASOVIC I. and I. VUKADIN, 1982. Red tide in the Vranjic basin (Kastela bay). *Acta Adr.*, **48** : 1-7.
- MARETIC Z., I. POJED, R. ZEKIC and M. BUJAN, 1978. Red tide due to dinoflagellates in the harbour of Pula. *Period. biol.*, **80** (suppl. 1) : 153-159.
- MORAITOU-APOSTOLOPOULOU, M. and L. IGNATIADES, 1980. Pollution effects on the phytoplankton-zooplankton relationships in an inshore environment. *Hydrobiologia*, **75** : 259-266.
- MURPHY, J. and J.P. RILEY, 1962. A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. *Anal. Chim. Acta*, **27** : 31-36.
- NUMANN, W., 1955-56. Izmir Korfezinde « Balic Kirilmasi » hadisesi. *Hid. Bio. Mec.*, **3** (2) : 90-93.
- RYTHER, J.H., 1955. Ecology of autotrophic marine dinoflagellates with reference to red water conditions. *Contrib. Woods Hole Oceanographic Institution*, **72** : 387-414.
- SATSMADJIS, J. 1978. The simultaneous determination of nutrients by AutoAnalyser in Greek coastal waters. *Thalassographica*, **2** : 173-189.
- SLAWYK, G. and I. MACISAAC, 1972. The specificity of an automated phenolphthorite ammonium method in a region of coastal upwelling. *Deep-Sea Res.*, **19** : 521-524.
- STRICKLAND, J.D.H., O. HOLM-HANSEN, R.W. EPPLEY and R.J. LINN, 1969. The use of a deep tank in plankton ecology. I. Studies of the growth and composition of phytoplankton crops at low nutrient levels. *Limnol. Oceanogr.*, **14** (1) : 23-34.
- WOLLAST, R. and J.J. PETERS, 1978. Biogeochemical properties of an estuarine system : the river Scheldt. Proceedings of a Unesco/SCOR workshop, Melreux, Belgium.
- WOODCOCK, A.H., 1948. Note concerning human respiratory irritation associated with high concentration of plankton and mass mortality of marine organisms. *J. Mar. Res.*, **7** : 57-62.

ÉTUDE D'UNE POPULATION ÉPIGÉE DE L'AMPHIPODE SOUTERRAIN *NIPHARGUS RHENORHODANENSIS* :

Réponse physiologique face aux conditions hydrologiques du milieu

Study of an epigeal population of the subterranean Amphipod *Niphargus rhenorhodanensis* : physiological answer to hydrological conditions

M. DHOMPS-AVENAS et J. MATHIEU

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

AMPHIPODE SOUTERRAIN
PHYSIOLOGIE
HYDROLOGIE

RÉSUMÉ. — Dans les forêts de la Dombes (département de l'Ain, France), le milieu de vie des *Niphargus rhenorhodanensis* (Crustacés Amphipodes hypogés) est représenté par une nappe phréatique, d'origine directement météorique. Ce milieu subit un rythme annuel « mise en eau — assèc ». Pour mettre en évidence la relation existant entre ce rythme biologique naturel et la réponse physiologique apportée par les *Niphargus* face à celui-ci, des dosages biochimiques (glucides, lipides et protéines) ont été effectués sur des séries d'individus, prélevés dans le milieu naturel ou élevés au laboratoire. Les résultats montrent qu'en période de sécheresse (naturelle ou artificielle), les *Niphargus* qui vivent alors enfoncés dans le sédiment, consomment essentiellement leurs réserves glucidiques et lipidiques. Durant les périodes de remplissage des canaux, les *Niphargus* ont librement accès à la litière, dans laquelle ils trouvent une nourriture abondante; ils peuvent alors accumuler des réserves nécessaires à leur reproduction d'une part, à leur survie durant la prochaine période de sécheresse d'autre part. Un cycle métabolique naturel, annuel, en relation avec le cycle écologique dépendant des conditions hydrologiques du milieu, est ainsi mis en évidence.

SUBTERRANEAN AMPHIPOD
PHYSIOLOGY
HYDROLOGY

ABSTRACT. — In the Dombes forest (Ain department, France), the habitat of the subterranean *Niphargus rhenorhodanensis* (Crustacea, Amphipoda) consists in a phreatic sheet solely fed by rain water. This biotope has an annual rhythm of submersion and draining. Our aim was to investigate the possible physiological answer of *Niphargus* to this natural hydrological rhythm. Biochemical analyses of glucids, lipids and protids were performed on sets of individuals recently taken from their habitat or reared in the laboratory. The results show that during the periods of natural or artificial drought, *Niphargus*, who then buries deep into the sediment, survives essentially on its glucidic and lipidic stores. While the ditches are flooded, *Niphargus* has access to the leaf litter in which it can feed abundantly. It then accumulates reserves to be used for its reproduction as for its survival during the next dry period. This study thus reveals a natural metabolic cycle which is correlated with the ecological cycle of the hydrological conditions in the biotope.

Niphargus rhenorhodanensis Schellenberg est une espèce de Gammaridé hypogée. On rencontre cependant certaines populations dans des collections d'eau très liées à la surface du sol, en particulier dans les canaux de drainage de la forêt de Chassagne, près de Chalamont (département de l'Ain; carte I.G.N. 1/25 000 Ambérieu-en-Bugey : x = 824; y = 2112,20; alt. = 322,50 m). Leur présence y a été signalée pour la première fois par Ginot et David (1963).

Ce milieu superficiel, alimenté par une nappe phréatique, présente la particularité de n'être en eau que pendant 6 mois environ durant l'année (origine météorique de l'eau). L'ensemble des individus est donc intéressé périodiquement par une phase de vie libre sub-épigée, caractérisée par l'accès à la litière de feuilles mortes accumulées sur le fond des canaux et à la nourriture qu'elle constitue, puis par une phase de vie souterraine, en espace confiné, conditionnée par la baisse du niveau piézométrique.

Le présent travail a pour but de définir les relations pouvant exister entre le niveau d'eau du biotope et le métabolisme alimentaire de *Niphargus*, par l'intermédiaire de la mesure des teneurs en composants organiques principaux. Dans un travail antérieur, Mathieu et Taveau ont montré, entre autre, qu'après une période de sécheresse du milieu, la composition organique des individus était proche de celle trouvée après une période de jeûne, avec utilisation des réserves glucidiques et lipidiques. L'étude exposée ici représente une poursuite de leurs observations.

I. LA POPULATION DE *NIPHARGUS RHENORHODANENSIS*

Les prélèvements de *Niphargus* sont faits lorsque les canaux de drainage sont submergés. Ces drains superficiels ont une largeur et une profondeur n'excédant pas 1 m, leur longueur peut varier de quelques m à une cinquantaine de m.

Les *Niphargus* sont capturés en assez grand nombre à l'aide de pots en verre (hauteur : 10 cm; diamètre : 5 cm) qui servent de pièges; ces pièges sont remplis d'eau, enfoncés dans le sol d'un canal et retirés au bout de 1 à 3 h. Leur contenu est vidé dans un récipient calorifugé et le tout est ramené au laboratoire.

II. LES ÉLEVAGES AU LABORATOIRE

1. Confection des bacs

Afin de se rapprocher au mieux des conditions naturelles, les *Niphargus* sont élevés dans des bacs

verticaux transparents, de dimension 100/20/5 cm (Fig. 1). Sur le terrain, ces bacs sont partiellement remplis avec le sédiment d'origine, prélevé sur les bords d'un canal. La disposition des différents horizons est respectée (horizon humifère peu épais, surmontant un horizon sablo-limoneux également peu développé, au-dessous, un horizon limoneux de lessivage des moraines glaciaires).

L'eau, ramenée du lieu de prélèvement au laboratoire, complète le volume de chaque bac. Une cinquantaine de mâles et autant de femelles, adultes, sont alors déposés à la partie supérieure.

L'ensemble est placé en chambre obscure, climatisée en permanence à 11 °C. Un tuyau de vidange permet le renouvellement de l'eau; ce dispositif limite le confinement et conserve les propriétés physiques et chimiques de l'eau.

2. Différents types d'élevage

Trois types d'élevage ont été pratiqués :

— l'un, pour lequel le niveau d'eau est variable; ces variations sont recréées artificiellement de manière identique à celles enregistrées sur le terrain; cet élevage correspond au « milieu naturel reconstitué ».

— un autre, pour lequel le sédiment est simplement maintenu humide, sans eau libre à la partie supérieure : c'est l'élevage H.

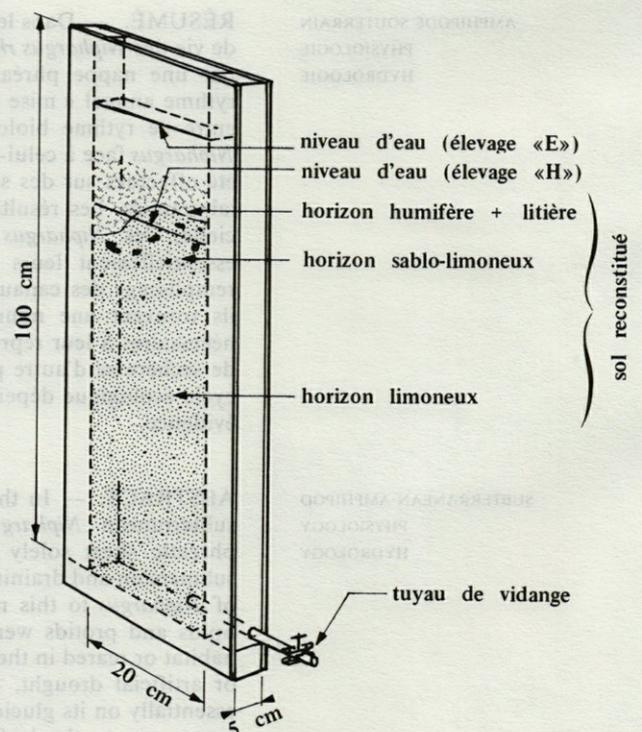


Fig. 1. — Bac d'élevage
Container for breeding

— le dernier, où l'eau libre dépasse constamment la limite supérieure de la litière : c'est l'élevage E.

Dans ces élevages, les individus ne disposent que de la nourriture qu'ils trouvent dans le sédiment ou la litière; il s'agit de matière organique (représentant 32% de l'horizon superficiel, 14% de l'horizon inférieur) et d'organismes aquatiques (Cyclopoïdes, Planaires *Phagocata vitta*, larves de Culicidés...).

Afin d'établir un certain nombre de comparaisons, il est fait référence aux travaux réalisés par Mathieu et Taveau en 1979. Dans ces expériences, les *Niphargus* étaient élevés dans des bols de 0,5 l: un lot disposait uniquement de la nourriture naturelle contenue dans ces bols (individus *non nourris*); un autre lot était nourri chaque semaine avec de la viande (individus *nourris*).

III. ÉTUDE DE LA COMPOSITION ORGANIQUE

1. Choix des individus

L'évolution des teneurs en glucides, lipides et protéines a été suivie parallèlement sur des individus provenant directement du milieu naturel d'une part, et sur les individus des élevages d'autre part.

La durée de l'expérience est de 6 mois, temps suffisant pour connaître le sens de l'évolution biochimique (Gibert et Mathieu, 1980); c'est également la durée moyenne de la présence d'eau dans les canaux.

Les dosages sont effectués uniquement sur les mâles; les femelles, en effet, montrent des variations dues à l'ovogenèse et au développement des œufs, qui peuvent perturber les résultats recherchés.

Les variations des teneurs en composants organiques n'ayant pas été étudiées au cours du cycle de mue, seuls les mâles au stade d'intermue C (Graf, 1969), sont utilisés.

2. Techniques de dosage

Ce sont celles décrites en détail par Mathieu et Gibert (1980) :

Glucides : méthode enzymatique permettant de doser le glucose libre et le glycogène.

Lipides : différence entre la masse sèche et la masse sèche délipidée, ramenée à la masse fraîche de l'individu.

Protéines : réaction des protéines (traitées auparavant par une solution de carbonate de sodium contenant du sulfate de cuivre) avec une solution phosphomolybdique-phosphotungstique (réaction de Folin-Ciocalteu).

Les dosages sont effectués, en principe, sur des lots de 15 individus. Les résultats sont exprimés par la moyenne des valeurs obtenues pour chaque individu. Ils sont donnés en mg/g de masse fraîche. Le test de Student permet de comparer les résultats entre eux.

3. Résultats

a) Evolution biochimique comparée entre le milieu naturel et le milieu naturel reconstitué

Pour indication, la chronologie réelle des états hydriques du sol des canaux est indiquée dans le tableau suivant :

Tabl. I. — Etats hydriques du sol des canaux, pendant la période de l'étude

1979		1979-1980		Correspondance avec les dosages	Température (en 1979)
Février	sec eau humide sec	Novembre	sec eau	Témoins	6°5
Mars	eau	Janvier	eau humide	1 mois	7°
Avril	humide	Février	eau	2 mois	8°5
Mai (début)	eau humide sec	Mars	eau humide sec	3 mois	8°5
Mai (fin)	eau sec			4 mois	12°
Juin	humide eau	Avril	eau sec	5 mois	13°1
Juillet	sec	Mai	eau sec	6 mois	

Les 2 années d'expériences (1979 et 1980) confirment les résultats obtenus en 1978 par Mathieu et Taveau : en milieu naturel, les teneurs en composants organiques varient d'un mois à l'autre. Avec les élevages reproduisant des conditions de vie similaires (milieu naturel reconstitué), l'évolution générale de ces teneurs est parallèle à la précédente, avec cependant des amplitudes de variation plus faibles (Fig. 2).

Pour les deux années, il existe un palier des taux de glucides (de mars à mai environ) pour lequel les valeurs ne sont différentes ni entre elles, ni des valeurs originales (prises comme valeurs témoins).

Il y a, par contre, une nette augmentation de ces taux en juin 1979 et février 1980 (valeurs comparables entre elles, mais différentes de toutes les autres).

En 1979, le taux des lipides suit une évolution identique à celle des glucides, avec une augmentation en juin, la valeur étant alors significativement différente de celle de mai, mais non différente des autres valeurs.

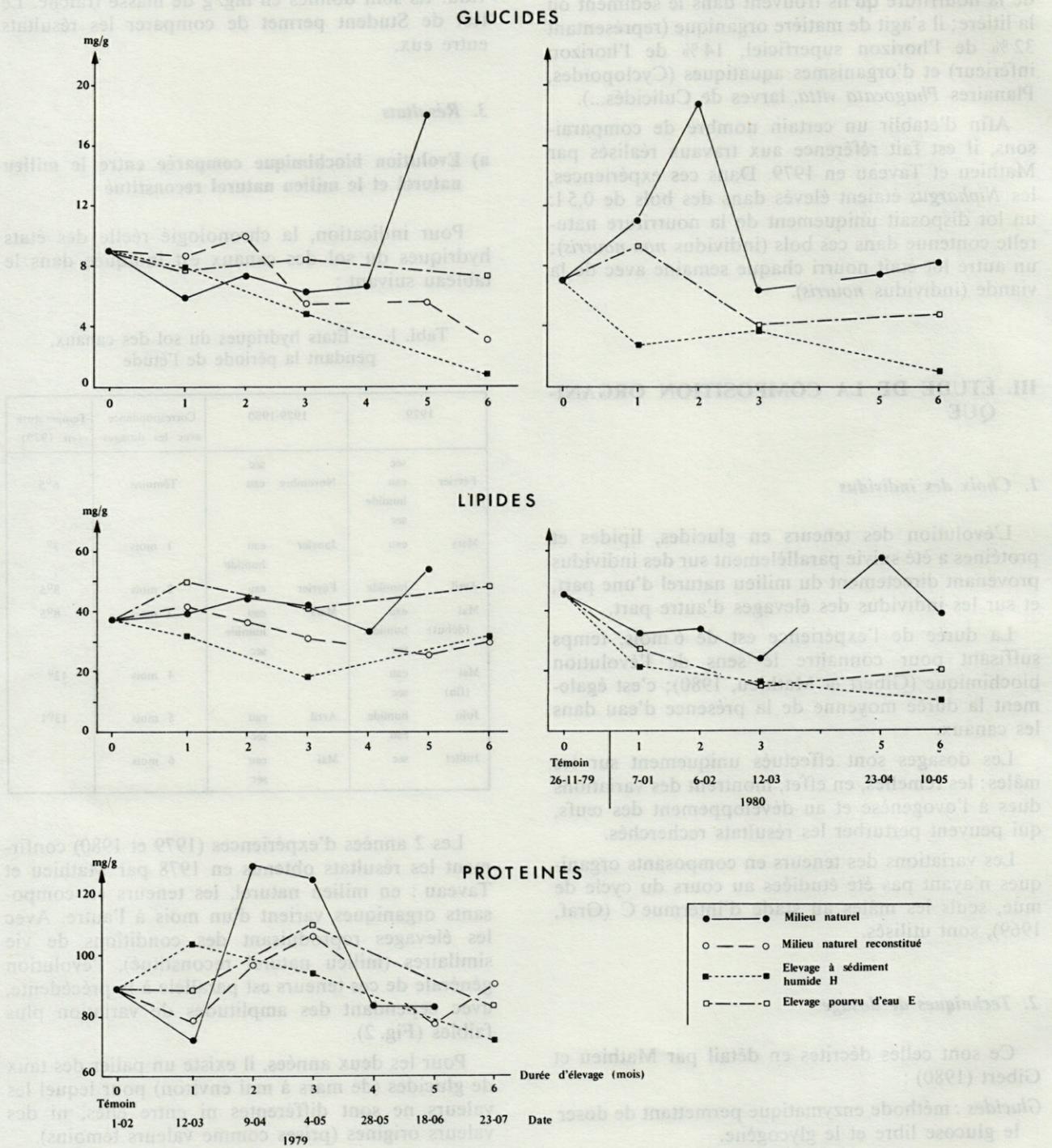


Fig. 2. — Evolution des composants organiques, en milieu naturel et dans les élevages.
 Evolution of organic components, in natural or breeding conditions.

En mars 1980, on observe une baisse du taux de lipides, avec une valeur différente de la valeur témoin. Des teneurs comparables à cette valeur sont ensuite retrouvées en avril et mai.

Les taux de protéines (dont l'évolution n'a été suivie qu'en 1979) montrent des variations importantes, tant en milieu naturel qu'en milieu naturel reconstitué : la valeur la plus faible, différente de celle des témoins, est obtenue en mars, après une période relativement sèche (de mi-février à mars); les valeurs les plus élevées sont obtenues en avril et début mai, alors que les canaux sont en eau, ou, au moins, humides, depuis le mois de mars (Tabl. I).

La variation du niveau d'eau dans les canaux induit une variation correspondante de la quantité de nourriture, et joue directement sur le taux de protéines. Par contre, elle n'explique pas, à elle seule, les variations des taux de glucides et de lipides.

La formation des produits sexuels mâles (mars-avril 1979) précédant l'apparition des femelles ovigères (mai 1979) pourrait être à l'origine, au moins en partie, des diminutions et des paliers observés pour les glucides et les lipides. Une augmentation des taux de glucides en dehors de la période de reproduction (juin 1979, février 1980) peut d'ailleurs être considérée comme une observation complémentaire.

Giese et Hart (1967), Dare et Edwards (1975) ont mis en évidence que la demande biologique de certains animaux marins est accrue lors de la gamétogenèse. Barnes et Barnes (1975) ont constaté, sur les populations de *Verruca stroemia* (Cirripèdes), qu'en l'absence de nourriture, il n'y avait pas de reproduction. Blackmore (1969) a également montré que l'accumulation de réserves est nécessaire à la croissance et à la maturation des gonades de *Patella vulgata* (Gastéropode).

Ainsi, comme chez d'autres animaux, l'activité sexuelle de *Niphargus* (et tous les phénomènes qui lui sont liés) semble, dans une certaine mesure, déterminée par les variations des conditions de milieu, en particulier par sa remise en eau, et peut permettre d'expliquer les variations du catabolisme des glucides et des lipides.

b) Evolution des composants organiques en élevages maintenus humides (H) et pourvus d'eau (E)

Cette évolution est différente en fonction du type d'élevage.

Dans les élevages maintenus humides, les teneurs en glucides diminuent régulièrement jusqu'au 6^e mois. Par rapport à la valeur témoin, les différences sont significatives dès le 1^{er} mois en 1980, seulement au 6^e mois en 1979.

Les taux de lipides diminuent également, avec une baisse significative le 3^e mois en 1979, dès le 1^{er}

mois en 1980 (la valeur du 6^e mois en 1979 est obtenue par le dosage de deux individus seulement et ne peut donc être interprétée correctement).

Les taux de protéines diminuent à l'issue de 6 mois d'élevage.

Ces conditions d'élevage entraînent donc une utilisation des lipides (avec une diminution de 64 %) et surtout des glucides dont les teneurs diminuent de 90 %. Les protéines, quant à elles ne sont que peu affectées (diminution de 20 % seulement).

Dans les élevages pourvus d'eau (E), les taux de glucides et de lipides restent très constants en 1979 ; ils ne montrent une baisse significative qu'au 3^e mois en 1980.

Les taux de protéines augmentent au 3^e mois d'élevage; les autres valeurs sont comparables à la valeur témoin.

c) Evolution biochimique comparée entre les individus issus des élevages H et E et les individus nourris et non nourris (Fig. 3).

En ce qui concerne les taux de glucides, les individus de l'élevage H se comportent comme les non nourris : les valeurs ne sont pas différentes entre elles et leur évolution est identique (diminution régulière). Par contre, les individus de l'élevage E ne se comportent pas comme les nourris : les valeurs se stabilisent dans le premier cas, alors qu'elles augmentent de 3 à 6 mois, dans le 2^e.

Pour les taux de lipides, il existe une différence en fonction de l'année d'expérience : en 1979, on observe une similitude des valeurs entre individus de l'élevage H et non nourris d'une part et, entre individus de l'élevage E et nourris d'autre part. En 1980, les teneurs des individus de l'élevage H sont très faibles. Toujours différentes de celles des non nourris (valeur témoin mise à part). Les individus de l'élevage E ont également des teneurs peu élevées, comparables à celles des non nourris et toujours différentes de celles des nourris.

Les protéines sont en plus faible quantité chez les individus de l'élevage H que chez les non nourris; la différence est significative au 6^e mois. Pour les individus de l'élevage E, les taux ont diminué à l'issue de 6 mois, ce qui les différencie des nourris pour lesquels les taux de protéines se stabilisent.

Il existe donc une similitude de réaction métabolique des *Niphargus* maintenus en élevage humide (H) et lorsqu'ils ne sont pas nourris. Cette similitude apparaît également (jusqu'à 3 mois d'élevage au moins) entre les individus nourris et ceux de l'élevage pourvu d'eau (E). Au-delà de ces 3 mois, ces derniers accusent une baisse de leurs teneurs organiques, à l'instar des non nourris.

En dépit du renouvellement régulier de l'eau, le milieu des bacs doit rester confiné et présenter, de

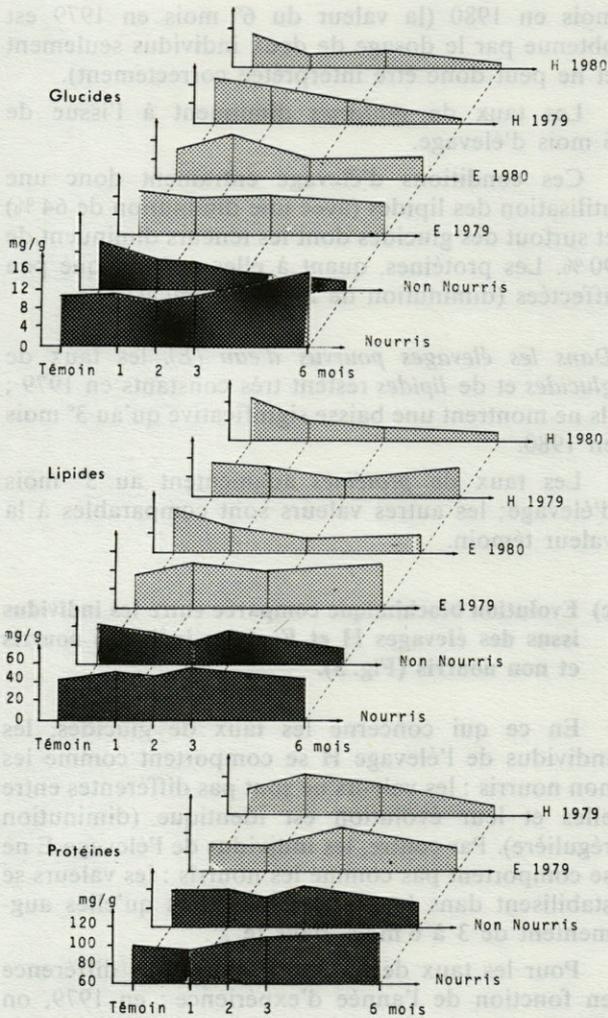


Fig. 3. — Evolution comparée des taux de composants organiques entre individus issus des élevages maintenus humides (H) ou pourvus d'eau (E), et individus nourris ou non nourris.

Comparison of variation in organic components in individuals kept in damp and flooded conditions, and in fed and unfed individuals.

ce fait, un équipement des ressources alimentaires, phénomènes qui n'affectent évidemment pas les individus nourris. Cette différence permet d'expliquer en partie les types d'évolution observés de chacun des composants organiques.

CONCLUSION

Les études biochimiques réalisées sur la population de *Niphargus rhenorhodanensis* permettent de mieux comprendre son écologie et ses relations avec les conditions d'environnement qu'elle subit.

Dans le milieu naturel, en période de remplissage des canaux, tout comme dans les élevages reproduisant ces conditions, la densité de population est forte dans la litière et dans l'horizon humifère. La présence d'une nourriture abondante conditionne alors la vie épigée des *Niphargus*. Les individus ayant accès à la litière peuvent, en effet, maintenir leurs composants organiques à des taux relativement élevés. Ceux qui ne disposent que du sédiment utilisent aussitôt leurs réserves glucidiques et lipidiques. A l'extrême, durant les périodes de sécheresse, les *Niphargus* vivent sous terre, vraisemblablement enfermés dans des logettes remplies d'air saturé d'humidité, comme leurs homologues cavernicoles (Ginet, 1955). Dans ces conditions d'immobilité, ils ne peuvent rechercher activement leur nourriture. Cette vie quasi-aérienne s'accompagne de la consommation de glucides et de lipides, qui rappelle celle observée lors de jeûnes expérimentaux (Derouet, 1953; Mathieu et Gibert, 1980; Mathieu et Taveau).

Parallèlement, sur le plan physiologique, les conditions artificielles réalisées au laboratoire permettent de confirmer un certain nombre d'hypothèses :

- les glucides apparaissent comme le substrat métabolique le plus important pour les *Niphargus* étudiés (Mathieu et Gibert, 1980; Gibert et Mathieu, 1980); leur diminution régulière dès le 1^{er} mois dans les élevages maintenus humides est la preuve qu'ils sont métabolisés immédiatement (Mathieu et Taveau);
- les lipides sont utilisés après les glucides,
- les protéines ne sont métabolisées que lorsque les taux de glucides et de lipides sont faibles (mars 1979, en milieu naturel).

La mise en eau des canaux permet donc l'accès à une nourriture abondante; les *Niphargus* mènent alors une vie sub-épigée; ils s'alimentent et accumulent des réserves. La reproduction, qui requiert l'utilisation de réserves glucidiques et lipidiques, s'effectue à ce moment-là.

L'assèchement de ces canaux contraint les individus à s'enfouir dans le sol; il s'ensuit une période de jeûne et d'utilisation de leurs réserves métaboliques. Il existe ainsi, pour cette population, un *cycle métabolique naturel*, annuel (accumulation/utilisation des réserves), en relation avec le *cycle écologique* (alimentation/jeûne), découlant des *conditions hydrologiques* saisonnières.

BIBLIOGRAPHIE

- BARNES, H. et M. BARNES, 1975. The general biology of *Verruca stroemia*-V. Effect of feeding, temperature and light regime on breeding and moulting cycles. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, **19** : 227-232.

- BLACKMORE, D.T., 1969 : Studies of *Patella vulgata* — II — Seasonal variation in biochemical composition. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, **3** : 231-245.
- DARE, P.J. et D.B. EDWARDS, 1975. Seasonal changes in flesh weight and biochemical composition of Mussels (*Mytilus edulis* L.) in the Conwy estuary, North Wales. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, **18** : 89-97.
- DEROUET, L., 1953. Vie aérienne de quelques Crustacés aquatiques, cavernicoles et épigés. 1^e Cong. Intern. Spéléol. Paris, III (3) : 233-236.
- GIBERT, J. et J. MATHIEU, 1980. Relations entre les teneurs en Protéines, Glucides et Lipides au cours du jeûne expérimental, chez deux espèces de *Niphargus* (Crustacé, Amphipode) peuplant deux biotopes différents. *Crustaceana*, suppl. **6** : 137-147.
- GIESE, A.C., et M.A. HART, 1967. Seasonal changes in component indices and chemical composition in *Katharina tunicata*. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, **1** : 34-46.
- GINET, R., 1955. Etudes sur la biologie d'Amphipodes troglobies du genre *Niphargus*. I. Le creusement de terriers; relations avec le limon argileux. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **80** (5-6) : 332-349.
- GINET, R. et J. DAVID, 1963. Présence de *Niphargus* (Amphipode Gammaridé) dans certaines eaux épigées des forêts de la Dombes (départ. Ain, France). *Vie Milieu*, **14** (2) : 299-310.
- GRAF J.F., 1969. Le stockage de calcium avant la mue chez les Crustacés Amphipodes *Orchestia* (Talitridé) et *Niphargus* (Gammaridé hypogé). *Thèse Doct. d'Etat, Fac. Sc. Univ. Dijon*, 216 p.
- MATHIEU J. et J. GIBERT, 1980. Evolutions des teneurs en Protéines, Glucides et Lipides d'une population phréatique de *Niphargus rhenorhodanensis* (Crustacés, Amphipodes), comparées au cours de l'élevage et du jeûne expérimental. *Crustaceana*, suppl. **6** : 126-135.
- MATHIEU J. et M. TAVEAU. Variations de la composition biochimique de *Niphargus rhenorhodanensis* (Amphipode hypogé), provenant du domaine naturel ou maintenus en élevage. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, (sous-presse).

Table 1. — Pourcentages des espèces rencontrées.
Percentage of species.

Species	N	%
<i>Sagitta enflata</i> Grassi	1960	93.12
<i>Sagitta minima</i> Grassi	30	1.41
<i>Sagitta bipunctata</i> Grassi	13	0.61
<i>Sagitta serratodentata</i> Grassi	3	0.14
<i>Sagitta lyra</i> Grassi	1	0.05
Autres	3	0.14

SAGITTA ENFLATA GRASSI ET AUTRES CHAETOGNATHES DE LA MER D'ALBORAN

Sagitta enflata Grassi
and other Chaetognaths from the Alboran Sea

Juan A. CAMIÑAS

Laboratorio Oceanografico, I.E.O. Málaga, España

MER D'ALBORAN
CHAETOGNATHES
MATURITÉ SEXUELLE

RÉSUMÉ. — Parmi les chaetognathes présents dans les eaux superficielles de la Mer d'Alboran, au nord de 36°N, l'espèce *S. enflata* Grassi est prépondérante. Quatre autres espèces ont été récoltées : *S. minima*, *S. bipunctata*, *S. serratodentata* et *S. lyra*. Les exemplaires immatures et à l'état I de maturité sexuelle de *S. enflata* sont les plus nombreux et vivent préférentiellement à proximité du Déroit de Gibraltar. Les individus plus matures se trouvent dans la zone orientale côtière plus chaude. La distribution de cette espèce coïncide avec deux zones d'eaux chaudes (température moyenne 22-23 °C). Les valeurs minimales se trouvent dans les aires d'upwelling localisées au cours de cette campagne océanographique.

ALBORAN SEA
CHAETOGNATHS
SEXUAL MATURITY

ABSTRACT. — Among the chaetognaths present in the surface waters of the Alboran Sea, north of the 36° parallel, *S. enflata* is dominant. Four other chaetognath species were also found. Immature specimens and stage I of sexual maturity of *S. enflata* were the most abundant, especially in the vicinity of the Straits of Gibraltar. Mature specimens were found mostly in the eastern coastal and warmer waters. The distribution coincides with the two areas of warm water (mean temperature between 22-23 °C). Minimum abundance values were recorded in the upwelling areas found during this oceanographic cruise.

La distribution des différents stades sexuels de *S. enflata* est dominée par les stades les plus précoces. C'est-à-dire jeunes et stade I, qui constituent 93,12% du total pour l'espèce (Fig. 2, A). Les stades les plus avancés de maturité sexuelle se trouvent dans la zone côtière d'eaux plus chaudes situées à l'est de Malaga. Par contre, les premiers stades se trouvent surtout sur la zone côtière et proche du Déroit de Gibraltar.

Nous avons réparti les exemplaires de *S. enflata* selon les différents stades sexuels, mais nous nous sommes aperçus de l'imperfection de la méthode et des difficultés à séparer les stades I et II ou III et IV.

Cinq espèces seulement ont été rencontrées. Quatre exemplaires n'ont pas été identifiés étant donné leur mauvais état. Les espèces récoltées furent :

La présence de *S. enflata* dans l'épiphane de ce secteur de la Mer d'Alboran est prépondérante. Ce fait est corroboré par plusieurs auteurs (Aizawa, 1954; Furutani, 1955; 1957; 1963; 1965; 1967; 1968). Elle est considérée comme l'espèce la plus importante de l'épiphane de la Méditerranée occidentale.

Comme on peut l'observer, les stades les plus avancés sont ceux qui sont situés au centre du tourbillon d'eaux chaudes (Fig. 2, B).

INTRODUCTION

En août 1976, une campagne océanographique a été réalisée dans la Mer d'Alboran à bord du B/O « Cornide de Saavedra », au Nord du parallèle 36°N, dans le but d'étudier l'hydrologie de cette zone (Cano, 1978). Les variations que subit le remous de l'Atlantique en pénétrant dans la Méditerranée ont été mises en évidence au cours de campagnes océanographiques (Cano et F. de Castillejo, 1972; Cano, 1977).

En juillet 1975, une campagne océanographique dont les résultats avaient déjà été publiés, fut réalisée (Garcia *et al*, 1981). L'étude des paramètres hydrologiques ainsi que celle de quelques communautés biologiques, pouvaient permettre de mieux comprendre le système d'échange entre l'Atlantique et la Méditerranée pendant les mois les plus chauds de l'année.

Les échantillonnages planctoniques étudiés (Fig. 1 A) correspondent aux stations 1 à 65, zone correspondant à celle que nous avons étudiée en 1975 (Camiñas, sous-presse). Le reste des stations n'a pas été inclus dans cette étude planctologique.

MÉTHODOLOGIE

Les échantillonnages planctoniques furent réalisés avec un filet type Hensen de 300 µm, tiré à une profondeur de 50 m jusqu'à la surface. Les échantillons fixés au formol ont été étudiés au laboratoire, et triés par espèces.

Les exemplaires de *Sagitta enflata* en bon état ont été mesurés (longueur totale : LT) et assemblés par stades sexuels (Alvariño, 1969).

RÉSULTATS

Cinq espèces seulement ont été recensées. Quelques exemplaires n'ont pas été identifiés étant donné leur mauvais état. Les espèces récoltées figurent Tabl. I.

La présence de *S. enflata* dans l'épéiplancton de ce secteur de la Mer d'Alboran est prépondérante, ce qui fut antérieurement indiqué par plusieurs auteurs (Alvariño, 1954; Furnestin, 1962; 1974; Andreu, 1979; 1982); elle est considérée comme l'espèce la plus importante de l'épéiplancton de la Méditerranée occidentale.

Comme on peut l'observer, les eaux les plus chaudes sont celles qui sont situées au centre du remous que forme l'eau entrante (Fig. 1, B).

Tabl. I. — Pourcentages des espèces rencontrées.
Percentage of species.

Espèces	N	%
<i>Sagitta enflata</i> Grassi	5886	99,12
<i>Sagitta minima</i> Grassi	30	0,51
<i>Sagitta bipunctata</i> Quoy et Gaimard	15	0,25
<i>Sagitta serratodentata</i> Krohn	3	0,05
<i>Sagitta lyra</i> Krohn	1	0,02
<i>Sagitta</i> sp.	3	0,05

Il existe aussi deux noyaux d'eaux froides (température inférieure à 21°C); l'un est situé approximativement en face de la ville de Málaga où l'on a détecté une zone possible d'upwelling; le deuxième est situé dans le secteur proche de la côte et à l'est du Détroit de Gibraltar, zone dans laquelle se trouve un affleurement qui a donné lieu à des études plus amples (Cano, 1978; Cheney, 1978). Les zones d'affleurement se caractérisent par une diminution de la température à la surface. D'après Cano (1978), aux environs de la station 2, les isothermes et isohalines atteignent la surface; dans les stations 25 et 26, l'upwelling est évident, bien que les températures ne soient pas aussi basses. Il existe de même un affleurement aux stations 33, 34 et 35 (Fig. 1, C).

Cette situation hydrologique est très semblable à celle obtenue au mois de juillet 1975. Comme on peut l'observer sur la figure 1, D, il existe une zone d'eaux froides à peu près en face de Málaga, et une seconde dans la région plus occidentale de l'échantillonnage, en face de Marbella.

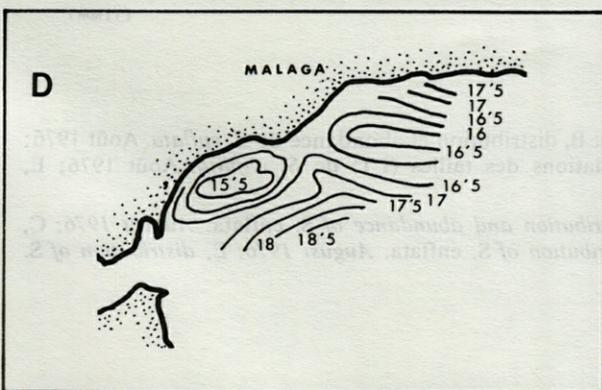
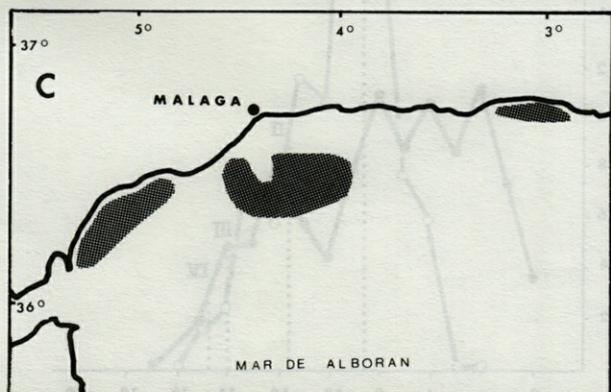
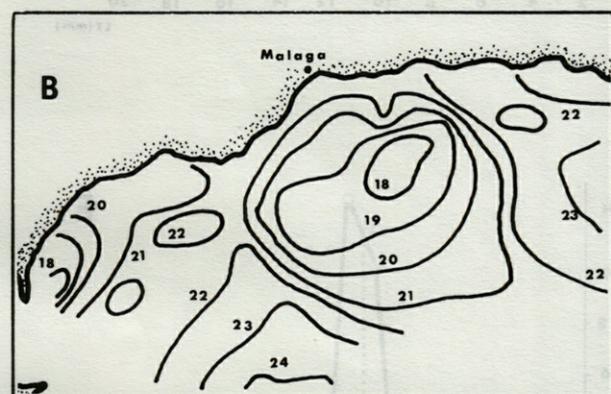
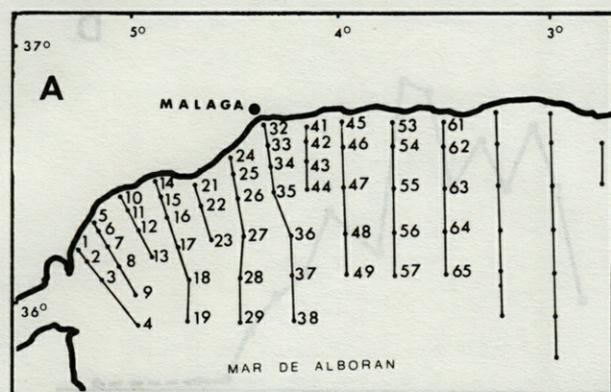
Bien qu'il y ait toujours deux zones d'eaux froides, on peut aussi voir une zone côtière plus chaude dans le secteur plus oriental, de même que des températures plus élevées dans les eaux qui forment le remous anticyclonique des eaux atlantiques entrantes.

DISTRIBUTION

La distribution des différents stades sexuels de *S. enflata* est dominée par les stades les plus précoces, c'est-à-dire jeunes et stade I, qui constituent 91,5 % du total pour l'espèce (Fig. 2, A). Les états les plus avancés de maturité sexuelle se trouvent dans la zone côtière d'eaux plus chaudes située à l'est de Málaga. Par contre, les premiers stades se trouvent surtout sur la zone côtière et proche du Détroit de Gibraltar.

Nous avons réparti les exemplaires de *S. enflata* selon les différents stades sexuels, mais nous sommes conscient de l'imperfection de la méthode et des difficultés à séparer les stades I et II ou III et IV.

Cependant nous cherchions à connaître la configuration de la population et non le nombre d'exemplaires aux stades intermédiaires de maturité sexuelle.



En ce qui concerne la distribution spatiale de *S. enflata* (Fig. 2, B) les valeurs les plus hautes, 100 ind/m³, correspondent également à la zone côtière la plus orientale, dans des eaux de températures de 22 et 23°C et de salinité supérieure à 36,5 ‰.

On peut observer un deuxième noyau d'abondance qui suit le remous anticyclonique du courant atlantique entrant, dans des eaux de températures de 22 et 23°C.

Dans la zone où se situent les deux phénomènes possibles d'upwelling, l'abondance de cette espèce est très mineure, certainement en raison des températures plus basses. Ce fait s'est aussi produit lors de la prospection effectuée en juillet 1975 (Fig. 2, C).

CROISSANCE

Sur un total de 504 individus de *S. enflata* en bon état, on a réalisé des mesures de la longueur totale (LT) aux différents stades sexuels. Les valeurs obtenues pour cette espèce sont :

stade I ... 8,58 mm stade III ... 13,75 mm
stade II ... 11,39 mm stade IV ... 14,48 mm

La distribution des variations de tailles de *S. enflata* dans la zone étudiée fait apparaître plusieurs groupes de taille. Le mode se situe entre 8-9 mm, bien que des pics secondaires apparaissent aussi à 4, 6 et 12 mm (Fig. 2, D).

En séparant les stations situées à l'est de la zone centrale des eaux froides, visibles sur la Fig. 1, B, de celles qui sont situées à l'ouest et à des températures moyennes superficielles comprises entre 20 et 23°C, nous pouvons observer ce qui suit (Fig. 2, E) :

La ligne continue correspond aux stations situées à l'ouest de la zone des eaux froides, c'est-à-dire, celles qui sont à proximité du Détroit de Gibraltar. La ligne discontinue appartient aux exemplaires recueillis à l'est de la zone des eaux froides et principalement dans les eaux côtières.

Dans les stations situées à l'est, un seul mode apparaît entre 8 et 9 mm. Par contre, à l'ouest, apparaissent 3 pics à 4, 6 et 8 mm et un plus petit à 12 mm. En représentant sur le même graphique des lignes (en pointillés) qui situent les tailles moyennes

Fig. 1. — A, Situation des stations d'échantillonnage; B, température moyenne des 20 premiers mètres. Août 1976; C, zones possibles d'upwelling (d'après Cano); D, température moyenne des 50 premiers mètres. Juillet 1975.

A, Situation of the sampling stations; B, mean temperature of the first 20 meters. August 1976; C, possible areas of upwelling (after Cano); D, mean temperature of the first 50 meters. July 1975.

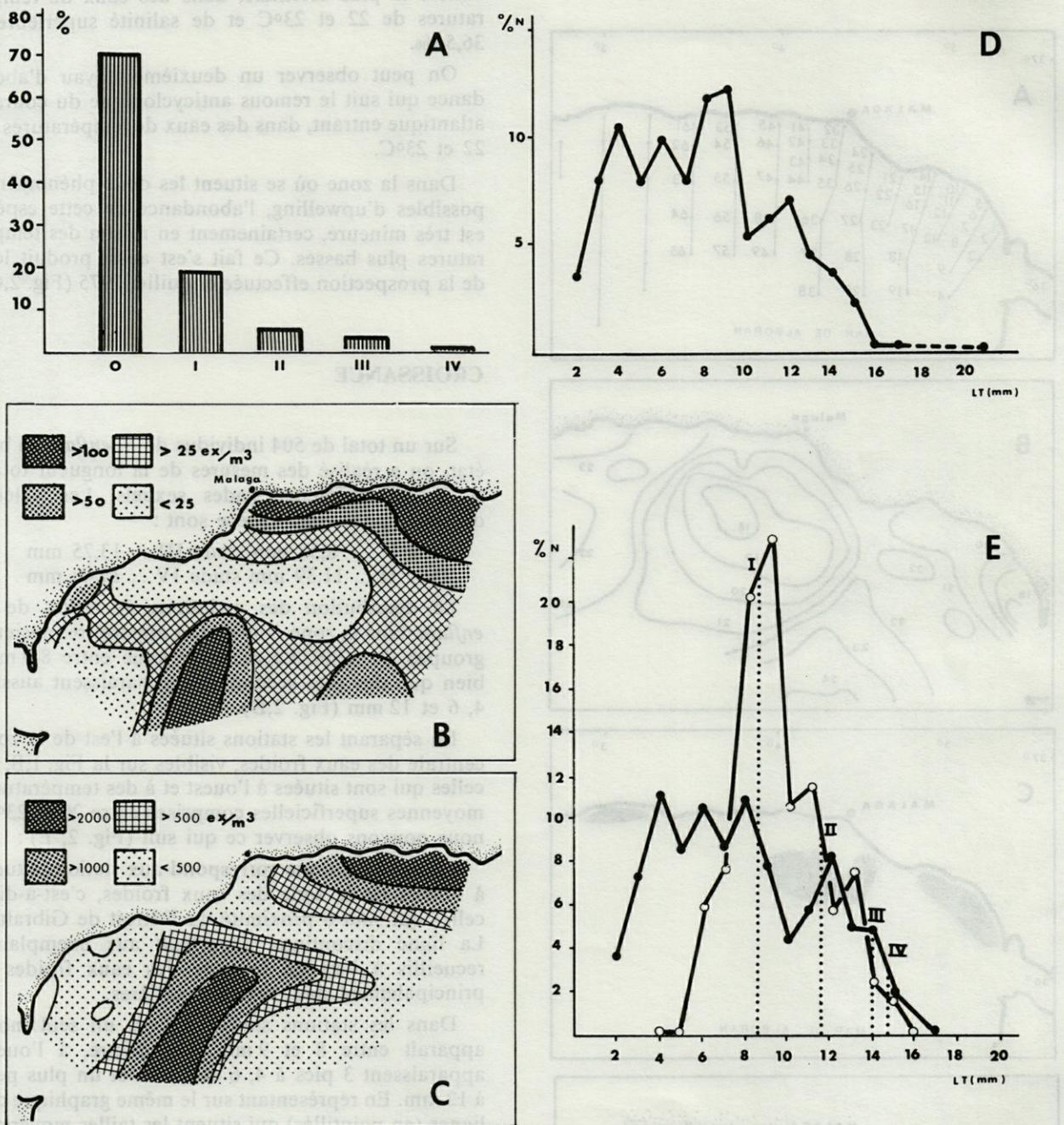


Fig. 2. — A, Distribution quantitative des états sexuels de *S. enflata*; B, distribution et abondance de *S. enflata*. Août 1976; C, distribution et abondance de *S. enflata*. Juillet 1975; D, variations des tailles (LT) de *S. enflata*. Août 1976; E, distribution de *S. enflata* dans deux zones de la Mer d'Alboran.

A, Distribution of the different sexual stages of *S. enflata*; B, distribution and abundance of *S. enflata*. August 1976; C, distribution and abundance of *S. enflata*. July 1975; D, length distribution of *S. enflata*. August 1976; E, distribution of *S. enflata* in two different areas of the Alboran Sea.

de chacun des stades sexuels, nous arrivons aux observations suivantes :

1. Dans la zone proche du Déroit de Gibraltar, on trouve surtout des exemplaires immatures et au stade I de maturité sexuelle. Un deuxième groupe serait constitué par des exemplaires au st. II, avec un faible pourcentage d'exemplaires aux stades III et IV.

2. Dans la zone côtière des eaux chaudes situées à l'est du noyau central d'eaux froides on trouverait principalement des exemplaires au stade I de maturité sexuelle, accompagnés de quelques exemplaires immatures.

Un deuxième groupe assez nombreux serait formé par des exemplaires au stade II. Le pourcentage des exemplaires au stade III serait un peu plus grand dans cette zone, et celui des exemplaires au stade IV serait le même dans les 2 groupes de stations situées à l'est et à l'ouest de la zone des eaux froides.

CONCLUSIONS

Sagitta enflata Grassi est le Chaetognathe le plus abondant de l'épiplancton de la Mer d'Alboran, représentant en août 1976, les 99,12 % du total de ce groupe.

Avec *S. enflata*, quatre autres espèces ont été recueillies : *S. minima*, *S. bipunctata*, *S. serratodentata* et *S. lyra*, mais en abondance très faible.

La distribution de *S. enflata* coïncide approximativement avec deux aires d'eaux chaudes (température moyenne de 22-23°C), l'une située sur la bande côtière orientale et l'autre dans la zone balayée par le courant anticyclonique d'eau atlantique entrant en Méditerranée.

On a établi les valeurs moyennes de la longueur totale pour chacun des états sexuels de cette espèce dans les eaux superficielles de la Mer d'Alboran.

Chez *S. enflata*, les exemplaires immatures ont été les plus nombreux, représentant 70,89 % du total de l'espèce et se trouvant de préférence dans la zone située à proximité du Déroit de Gibraltar, à l'ouest du noyau central des eaux plus froides.

Les aires de plus faible abondance coïncident approximativement avec deux zones côtières d'up-

welling, caractérisées par des eaux superficielles plus froides.

Les exemplaires sexuellement plus mûrs se situeraient surtout dans la zone côtière orientale, à l'est du noyau des eaux froides.

BIBLIOGRAPHIE

- ALVARIÑO, A., 1957. Zooplancton del Atlántico Ibérico. Campaña del Xauen en el verano de 1954. *Bol. del Ins. Esp. Ocean.*, **82**, 26 p.
- ALVARIÑO, A., 1969. Los chaetognatos del Atlántico. Distribución y notas esenciales de sistemática. *Trabajos del Ins. Esp. Ocean.*, **37**, 274 p.
- ANDREU, P., 1979. Chaetognatos del Mediterráneo occidental en Octubre de 1976. *Res. Exp. Cien. B/O Cornide de Saavedra*, **8** : 159.
- ANDREU, P., 1982. Les chaetognathes des alentours du Déroit de Gibraltar. XXVIII^e Congrès C.I.E.S.M. Cannes 1982. *Rapp. Comm. Int. Mer Médit.* (sous presse).
- CAMIÑAS, J.A. Chaetognatos del Mar de Alborán. Resultados de la campaña Alborán 76. *Bol. del Ins. Esp. Ocean.* (sous-presses).
- CANO, N. et F. de CASTILLEJO, 1972. Contribución al conocimiento del Mar de Alborán. Variaciones del remolino anticiclónico. *Bol. del Ins. Esp. Ocean.*, **157** : 1-6.
- CANO, N., 1977. Resultados de la campaña Alborán 73. *Bol. del Ins. Esp. Ocean.*, **1**.
- CANO, N., 1978. Resultados de la campaña Alborán 76. *Bol. del Ins. Esp. Ocean.*, **4** (2) : 1-50.
- CHENEY, R.E., 1978. Recent observations of the Alboran Sea frontal system. *Journal of Geophys. Research.*
- FURNESTIN, M.L., 1962. Pêches planctoniques superficielles et profondes en Méditerranée occidentale. III. Chaetognathes. *Rev. Trav. inst. Pêch. marit.*, **26** (3).
- FURNESTIN, M.L. 1974. Chaetognathes de la partie sud-occidentale du Bassin oriental de la Méditerranée. *Rapp. Comm. Int. Mer Médit.*, **22** : 135-137.
- GARCIA, A., J. RODRIGUEZ, N. CANO, et V. RODRIGUEZ, 1981. Relations entre l'hydrographie et le zooplancton dans le secteur Nord-occidental de la Mer de Alboran. I. Caractéristiques générales, copépodes et ichtyoplancton. *Rapp. Comm. Int. Mer Médit.*, **27** (7).
- MASSUTI, M., 1961. Note préliminaire à l'étude des chaetognathes de la Méditerranée occidentale (Campagne du « Xauen » X-6911). *Rapp. Comm. Int. Mer Médit.*, **26** (2) : 237-244.

ANALYSES D'OUVRAGES

KEENLEYSIDE, M.H.A. (1979). « Diversity and Adaptation in Fish Behaviour ». Springer Verlag, Berlin Heidelberg New York, 208 p. avec 67 fig. Prix : 69,- DM

Sur le plan de l'évolution biologique, les Poissons comptent parmi les Vertébrés les plus « efficaces » puisqu'ils ont réussi à peupler la totalité des milieux aquatiques de notre globe : une telle radiation a engendré une grande diversité dans les structures morphologiques, la physiologie et le comportement résultant de la confrontation avec une série de problèmes fondamentaux dont les trois suivants sont considérés par l'auteur comme étant les plus importants : la recherche et l'adaptation à une nourriture spécifique, la protection contre les prédateurs et enfin la reproduction.

Le présent livre se propose de décrire et de comparer les différentes stratégies comportementales développées par les différents groupes de Poissons pour résoudre ces problèmes. Les sujets traités sont les suivants : locomotion, comportement alimentaire, comportement de défense contre les ennemis, choix des emplacements de frai, comportement de reproduction, comportement de soins au frai et organisation sociale.

La présentation paraît équilibrée et bien documentée. Les exemples choisis sont illustrés par des dessins instructifs. La bibliographie pp. 179-197, bien que comportant près de 600 titres, est encore incomplète puisque ces dernières années, les études éthologiques sur les Poissons se sont multipliées. Néanmoins, ce livre constitue une base de travail très précieuse, notamment pour les étudiants.

Armin HEYMER

HOLDICH, D.M. and J.A. JONES, 1983. TANAÏDS. *In* Synopses of the British Fauna, Doris M. Kermack and R.S.K. Barnes ed., n° 27, published for the Linnean Society of London and the Estuarine and Brackish-water Sciences Association, Cambridge University Press, Cambridge, London, New-York, New Rochelle, Melbourne, Sydney, 98 p., 32 fig.

Ce manuel constitue le 27^e numéro de la série « Synopses of the British Fauna ». Les auteurs présentent un groupe de Crustacés benthiques encore mal connu, bien que largement répandu, les Tanaïdacs. Une première partie propose une synthèse monographique de l'ordre, avec les traits principaux de la morphologie externe et interne, de la biologie (développement, reproduction, nutrition, respiration) et de l'écologie. Puis viennent des conseils de prélèvements, fixation et observation microscopique. La dernière partie, la plus importante, concerne la systématique; elle groupe des clés, illustrées et pratiques, des familles, genres et espèces; pour chaque espèce, on trouve la synonymie, une description avec l'habitus et les principaux éléments de détermination clairement figurés, quelques notes écologiques et biologiques, la répartition précise par biotopes et aires géographiques dans les eaux britanniques, ainsi que la distribution mondiale. Le livre se termine par un glossaire des mots repérés dans le texte, suivi d'une bonne documentation bibliographique et d'un index.

Ce guide de terrain et de laboratoire représente un outil précieux de détermination, d'un usage pratique lors des campagnes (couverture imperméabilisée, emplacements prévus pour les notes), remarquable par la sobriété et la clarté d'une illustration efficace. Il s'adresse à la fois à l'amateur et au spécialiste.

Nicole COINEAU

Directeur gérant de la publication : J. SOYER

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

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

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

Printed in France

Dépôt légal : 2^e trimestre 1983

Commission paritaire n° 22217

Imprimerie LOUIS-JEAN, 05002 GAP — Dépôt légal n° 289 — Juin 1984

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, 1983, 33 (2)

SOMMAIRE — SUMMARY

Développement larvaire et fixation chez <i>Thelepus setosus</i> (Annélide Polychète) à Kerguelen, province subantarctique.	
<i>Larval development and fixation on the substrate in Thelepus setosus (Polychaete worm) at Kerguelen Island (Subantarctic Province).</i>	J.C. DUCHÊNE 65
Cycle biologique en laboratoire d'un Copépode planctonique de l'estuaire de la Gironde : <i>Eurytemora hirundoïdes</i> (Nordquist, 1888).	
<i>Biological cycle under laboratory conditions of a planktonic copepod of the Gironde estuary.</i>	J.M. POLI et J. CASTEL 79
Evolution morphométrique et énergétique de la Civelle (<i>Anguilla anguilla</i> L., 1758) en Méditerranée au cours de sa pigmentation.	
<i>Anatomical and energetical development of Mediterranean Elver (Anguilla anguilla L., 1758) during pigmentation.</i>	R. LECOMTE-FINIGER 87
Ecologie des Uropodides édaphiques (Arachnides : parasitiformes) de trois écosystèmes forestiers. 6. Similarités interstationnelles. Conclusions générales.	
<i>Soil uropodid mites ecology (Arachnides : parasitiformes) in three forest ecosystems. 6. Inter-sample similarity. General conclusions.</i>	F. ATHIAS-BINCHE 93
<i>Red tide in Greek waters</i>	J. SATSMADJIS and N. FRILIGOS 111
Etude d'une population épigée de l'Amphipode souterrain <i>Niphargus rhenorhodanensis</i> : réponse physiologique face aux conditions hydrologiques du milieu.	
<i>Study of an epigeal population of the subterranean Amphipod Niphargus rhenorhodanensis : physiological answer to hydrological conditions.</i>	M. DHOMPS-AVENAS et J. MATHIEU 119
<i>Sagitta enflata</i> Grassi et autres Chaetognathes de la Mer d'Alboran.	
<i>Sagitta enflata</i> Grassi and other Chaetognaths from the Alboran Sea.	J.A. CAMINAS 127
Analyses d'ouvrages. <i>Book reviews.</i>	133