

ISSN 0240-8759

Vie et Milieu

Vol. 33 n°3/4 - Sept. Déc. 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

VIE ET MILIEU, 1983, 33 (3/4)

SOMMAIRE — SUMMARY

The control of digestion in Octopus. I : the anticipatory response and the effects of severing the nerves to the gut. E.M.H. BEST and M.J. WELLS	135
Nouvelles données sur la biologie de la reproduction de <i>Mustelus asterias</i> Cloquet, 1821 (Pisces, Pleurotremata, Triakidae) des côtes tunisiennes. <i>New data on the biology of the reproduction of Mustelus asterias Cloquet, 1821 (Pisces, Pleurotremata, Triakidae) from tunisian coast</i> Ch. CAPAPÉ	143
Identification des stades juvéniles de <i>Sabatieria proabyssalis</i> (Nematoda, Comesomatidae). <i>Identification of juvenile stages of Sabatieria proabyssalis (Nematoda, Comesomatidae)</i> F. de BOVÉE	153
Le phytobenthos de la frange infralittorale dans le port de Port-Vendres (Pyrénées-Orientales, France) : première partie. <i>The phytobenthos of the infralittoral fringe in the Port-Vendres harbour (Pyrénées-Orientales, France) : part one.</i> J. MARCOT-COQUEUGNIOT, C.F. BOUDOURESQUE et M. KNOEPFFLER	161
Altérations hydro-minérales induites par une Microsporidie dans l'hémolymphe et les muscles squelettiques de l'Ecrevisse pallipède hôte (<i>Austropotamobius pallipes</i> Le., 1858). <i>Alterations in the water and ionic balance induced by the microsporidian Thelohania contejeani, in the hemolymph and skeletal muscles of the palliped crayfish host (Austropotamobius pallipes Le, 1858).</i> Cl. CHAISEMARTIN	171
Sur la présence en Espagne de <i>Sonsinotrema tacapense</i> (Sonsino, 1894) Balozet et Callot, 1938 (Trematoda : Lecithodendriidae) parasite d'Amphibiens et de Reptiles. <i>Presence in Spain of Sonsinotrema tacapense (Sonsino, 1894) Balozet and Callot, 1938 (Trematoda : Lecithodendriidae), a parasite of Amphibians and Reptiles.</i> V. ROCA, J. LLUCH et P. NAVARRO	177
Flore marine de la région de Cabo Frio (Brésil). 3. Ectocarpaceae (Phaeophyta) nouvelles pour la côte brésilienne. <i>Marine flora of Cabo Frio region (Brazil). 3. New occurrences of Ectocarpaceae (Phaeophyta) in Brazilian waters.</i> Y. YONESHIGUE et M.A. de OLIVEIRA FIGUEIREDO	181
Biologie de <i>Paracentrotus lividus</i> (Lamarck) sur substrat rocheux en Corse (Méditerranée, France) : alimentation des adultes. <i>Biology of Paracentrotus lividus (Lamarck) on rocky bottoms in Corsica (Mediterranean, France) : Diet of adults.</i> Marc VERLAQUE et Henri NÉDELEC	191
Application à l'écologie parasitaire des indices d'association fondés sur le caractère présence-absence. <i>The use of presence-absence coefficients in parasitologie</i> Claude COMBES	203
Présence d' <i>Oriopsis eimeri</i> (Langerhans, 1880) (Polychaeta, Sabellidae) en Méditerranée. <i>Présence of Oriopsis eimeri (Langerhans, 1880) (Polychaeta, Sabellidae) in the Mediterranean Sea.</i> M.C. GAMBI, A. GIANGRANDE et E. FRESI	213
Le domaine aquatique souterrain de la plaine alluviale du Rhône à l'est de Lyon. 1. Diversité hydrologique et biocénotique de trois stations représentatives de la dynamique fluviale. <i>Groundwaters of the alluvial plain of the Rhône river. 1. Hydrological and biocenotical diversity of three representative sampling sites.</i> Marie-José DOLE	219
<i>Talorchestia spinifera</i> (E. Mateus, 1962), Amphipode, Talitridae au Maroc. Répartition, description. <i>Talorchestia spinifera (E. Mateus, 1962), Amphipode Talitridae in Morocco. Distribution, description.</i> Jean-Pierre MARFIN	231
Présence de l'espèce <i>Esperiopsis fucorum</i> (Demospongia, Poecilosclerida) en Méditerranée. <i>Presence of the species Esperiopsis fucorum (Demospongia, Poecilosclerida) in the Mediterranean Sea</i> M.J. URIZ.	237
Analyses d'ouvrages / <i>Book reviews.</i>	241
Table des matières du tome 33 / <i>Table contents of number 33.</i>	245

SOMMAIRE — SUMMARY

132 The control of digestion in *Ostrea*: the autophagic response and the effects of severing the nerves to the gut. F.M.H. BEST and M.J. WHEELS

133 Nouvelles données sur la biologie de la reproduction de *Mulinus astutus* Claparede, 1821 (Pisces, Téléostei, Labridae) des côtes tunisiennes. F. de ROYER

134 New data on the biology of the reproduction of *Mulinus astutus* Claparede, 1821 (Pisces, Téléostei, Labridae) from Tunisian coast. F. de ROYER

135 Identification des stades juvéniles de *Sabuncus vishnitskii* (Nematoidea, Comensalidae). F. de ROYER

136 Identification of juvenile stages of *Sabuncus vishnitskii* (Nematoidea, Comensalidae). F. de ROYER

137 La phylogénèse de la frange latérale dans le pont de Port-Vendres (Pyrénées-Orientales, France). J. MARCOT-COUBOUIGNOT, C.E. BOUDOURESQUE et M. KNOEPFELER

138 The phylogeny of the lateral fringe in the Port-Vendres harbor (Pyrénées-Orientales, France). J. MARCOT-COUBOUIGNOT, C.E. BOUDOURESQUE et M. KNOEPFELER

139 Altérations hydrominéralisées induites par une microsporidie dans l'hémolymphe et les muscles squelettiques de l'écrevisse paléarctique (*Aspingtonia palpestris* L., 1828). J. CHAISEMARTIN

140 Alterations in the water and ionic balance induced by the microsporidian *Isospora* sp. in the hemolymph and skeletal muscle of the crayfish host (*Aspingtonia palpestris* L., 1828). J. CHAISEMARTIN

141 Sur la présence en Espagne de *Soninaea lacustris* (Sonnina, 1894) Balazet et Collot, 1938 (Trematoda: Lecithobothriidae) parasite d'Amphibiens et de Reptiles. V. BOCA, J. LUCH et P. NAVARRO

142 Presence in Spain of *Soninaea lacustris* (Sonnina, 1894) Balazet and Collot, 1938 (Trematoda: Lecithobothriidae), a parasite of Amphibians and Reptiles. V. BOCA, J. LUCH et P. NAVARRO

143 Flore marine de la région de Cabo Frio (Brésil). 3. Ectocarpacées (Phaeophyta) nouvelles pour la côte brésilienne. Y. YONESHIGUE et M.A. de OLIVEIRA FIGUEIREDO

144 Marine flora of Cabo Frio region (Brazil). 3. New occurrences of Ectocarpacées (Phaeophyta) in Brazilian waters. Y. YONESHIGUE et M.A. de OLIVEIRA FIGUEIREDO

145 Biologie de *Pantodonius indicus* (Lamarck) sur substrat rocheux en Côte (Méditerranée, France): alimentation des adultes. Marc VERLAQUE et Henri NÉDELLEC

146 Biology of *Pantodonius indicus* (Lamarck) on rocky bottom in Corsica (Mediterranean, France): diet of adults. Marc VERLAQUE et Henri NÉDELLEC

147 Application à l'écologie parasitaire des indices d'association fondés sur le caractère présence-absence. Claude COMBES

148 The use of presence-absence coefficients in parasitology. Claude COMBES

149 Présence d'*Oogona curvis* (Langehans, 1880) (Polychaeta, Sabellidae) en Méditerranée. (à paraître)

Les référés suivants ont examiné les manuscrits publiés dans le volume 33. La rédaction leur exprime sa reconnaissance pour leurs analyses et leurs critiques constructives.

The following persons have reviewed manuscripts published in volume 33. Their constructive comments have been valuable for the authors and are greatly appreciated by the redaction.

- G. BELLAN, Marseille; T. BELSCHER, Roscoff; M. BERTRAND, Montpellier; M. BHAUD, Banyuls-sur-Mer; F. BLANC, Marseille; S.V. BOLETZKY, Banyuls-sur-Mer; C.F. BOUDOURESQUE, Marseille; J.P. CANCELA DA FONSECA, Fontainebleau; J. CAPBLANC, Toulouse; H.J. CECCALDI, Marseille; C. COMBES, Perpignan; Mme M.L. FURNESTIN, Marseille; E. GERAERT, Gent; P.P. GRASSÉ, Paris; C. HEIP, Gent; A.V. HOLDER, Pitlochry; G. JACQUES, Banyuls-sur-Mer; G. KECK, Charbonnières-les-Bains; J.P. LABAT, Banyuls-sur-Mer; L. LAUBIER, Paris; Mme K. MANGOLD, Banyuls-sur-Mer; J. NEVEUX, Banyuls-sur-Mer; D. NICHOLS, Exeter; P.O' CEIDIGH, Galway; E. PATER, Villeurbanne; R. POURRIOT, Paris; R. PRODON, Banyuls-sur-Mer; J.P. QUIGNARD, Montpellier; Mme S. RAZOULS, Banyuls-sur-Mer; J. REY, Marseille; J. ROUCH, Moulis; B. SALVAT, Paris; F.J.R. TAYLOR, Vancouver; F.W. TESCH, Helgoland; J. TRAVÉ, Banyuls-sur-Mer; J. VACELET, Marseille; W. VERVOORT, Leiden; C.P. VIVARES, Montpellier.

THE CONTROL OF DIGESTION IN *OCTOPUS* I : THE ANTICIPATORY RESPONSE AND THE EFFECTS OF SEVERING THE NERVES TO THE GUT

E.M.H. BEST and M.J. WELLS

Department of Zoology, University of Cambridge, U.K.
Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer, France

OCTOPUS
DIGESTION
CÉPHALOPODES
CONTRÔLE NERVEUX

RÉSUMÉ. — Chez *Octopus vulgaris*, la vue d'un Crabe suffit, à elle seule, à déclencher la sécrétion de « boules » porteuses d'enzymes dans la glande digestive. Cette réponse d'anticipation est anéantie lorsque les nerfs somatogastriques (« sympathiques ») sont sectionnés au-dessus ou en-dessous du jabot. La section des nerfs abdominaux et atrio-rectaux n'affecte ni l'ingestion de la chair de Crabe, ni sa digestion normale.

OCTOPUS
DIGESTION
CEPHALOPOD
NERVOUS CONTROL

ABSTRACT. — The sight of a crab is by itself sufficient to induce secretion of enzyme-containing "boules" by the digestive gland of *Octopus vulgaris*. This anticipatory response is eliminated by section of the sympathetic nerves above or below the crop. Normal digestion, following the ingestion of a crab meal is not affected by section of the abdominal or atrio-rectal nerves.

INTRODUCTION

The anatomy of the Octopod gut is well known down to a histological, and in some cases to an Electronmicroscope level (Bidder, 1957; Boucaud-Camou & Boucher-Rodoni, 1983). The sequence of events that takes place when the animal catches, kills, dismembers, ingests and digests crabs has been described by a number of authors (review, see Boucaud-Camou & Boucher-Rodoni, 1983). The innervation of the salivary glands and buccal mass has been studied by Ducros (1972a, b, c) and Young (1965a) and there has been a number of studies of the effects of interference with elements of the buccal apparatus on the ability to inject saliva and dismember crabs (Altman & Nixon, 1970; Nixon, 1983; Young, 1965a, b). These stages in the feeding process appear to be initiated by the superior buccal lobe in the supraoesophageal part of the brain,

acting through the inferior buccal and subradular ganglia (Boyle *et al.*, 1979; Young, 1965b).

Relatively little is known about the control of the later stages of digestion. Andrews & Tansey (1983) have studied the pharmacology of the gut in *Octopus*, and examined the movements that occur in freshly excised guts *in vitro*. Their findings indicate a dual nervous control, modulating the activity of an inherently rhythmic gut musculature. The present account deals with the activity of the digestive tract *in vivo*. It is concerned first with responses to external stimuli (seeing, or seeing and touching a crab). It then considers the effects of cutting some or all of the nerves linking the gut to the central nervous system on digestive events beginning with the seizure of a live crab.

A second report will deal with internal stimuli-responses of the digestive system to the presence of food in the gut in the absence of external stimuli.

Anatomy

The gross anatomy of the nervous system innervating the gut has been described by Young (1967, 1971). The gut is innervated from both ends (Fig. 1). Anteriorly, nerves from the paired Inferior Buccal ganglia run backwards to form elaborate plexuses with mono-, bi- and multi-polar nerve cells within the walls of the oesophagus and crop. There is a superficial plexus in the external collagenous layer, a deeper intramuscular plexus, and a third sub-epithelial plexus consisting mainly of sensory cells in the lining of the gut (Alexandrowicz, 1928; Young, 1967, 1971). At the downstream end of the oesophagus, the sympathetic system connects to the large gastric ganglion, at the junction between stomach and caecum. If the sympathetic nerves are cut between the Inferior Buccal ganglia and the oesophagus, some fibres do not degenerate. This suggests that at least some of the nerves run from the gut to the inferior buccal ganglia and could signal internal events to the buccal and the rest of the CNS through these (Young, 1965a).

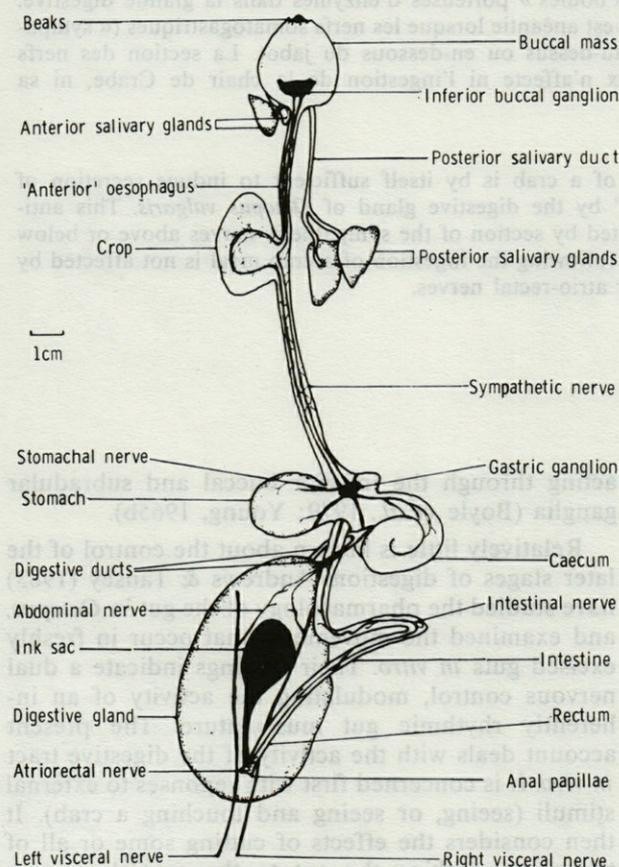


Fig. 1. — The innervation of the digestive tract of *Octopus*. This diagram shows the main nerve trunks; in addition there are extensive networks in the fore and hind parts of the gut. In life, the stomach and caecum lie posteriorly with the intestine and rectum folded forward, below the digestive gland.

The stomach is innervated from the gastric ganglion, and again there are intramuscular and epithelial plexuses, without, however, any indications of sensory cells comparable with those in the lining of the crop and oesophagus (Botar, 1961a, b, 1967).

The gastric ganglion also supplies the caecum, and the digestive gland, via the paired digestive ducts. A plexus in the walls of these ducts connects nerves from the gastric ganglion to the abdominal nerves, linking the ganglion to the visceral nerves and the hind part of the brain.

Finally, there is a plexus of nerves in the intestine and rectum, in the muscle layers and again penetrating to the gut epithelia. No certain anatomical connection has been demonstrated, but the network may link the gastric ganglion to the atrio-rectal nerves and to the brain via the visceral nerve trunks.

There are thus two, and perhaps three routes by which the brain may communicate with the gut. The sympathetic nerves connect to the anterior supraoesophageal part of the CNS, via the inferior buccal ganglia and the superior buccal lobe. The abdominal nerves connect to the posterior suboesophageal part of the brain, and the atrio-rectals constitute a third pathway, from the hindmost part of the gut.

In the account that follows, the effects of cutting these connexions, severally and individually, will be considered.

MATERIAL AND METHODS

Animals

Octopus vulgaris Cuvier was used throughout. The experiments were carried out at the Arago Laboratory during 1979-1981 at 17-23 °C. The animals, males and females and nearly all in the 200-500 g range were kept in individual tanks and fed on crabs, *Carcinus mediterraneus*. Individuals that were damaged, or did not feed regularly, and sexually mature females with enlarged gonads, were discarded. Because the experiments included comparisons of the condition of the digestive tract after various treatments, it was important to ensure that all the octopuses had the same recent feeding history. This was achieved by feeding each individual in its holding tank at a rate of one 20-25 g crab each morning for at least 4 days. The *Octopus* was then starved for a further 4 days. Any surgical operation was carried out on the fifth day, and the *Octopus* allowed to recover in the experimental tank overnight. Feeding and other experiments were made next day. Most lasted for six hours, after which the *Octopus* was decapitated, surgery checked and the gut examined, with material fixed as required for histological studies. Exceptions to the above pattern are noted in Table I and in the text.

Table I. — The effect of nerves section on crab cleaning and digestion. The gut was examined in each case 6 hours after the octopus had seized a crab.

Number of animals in group	Prior starvation (days)	Crab cleaning	Crop and Stomach	Caecum and intestine	Digestive gland histology	Oxygen consumption
A. Anterior oesophageal nerves cut						
6	4-5	poor	A little clear fluid in crop	Empty or a little clear fluid	3 inactive 2 with few boules 1 active	No post-prandial peak in 3 tested
B. Posterior oesophageal nerves cut						
3	4-5	1 good 2 crabs intact	Larve volume of clear fluid*, a little crab flesh in one.	As above	All inactive	No p.p.p. in 2 tested
C. Anterior oesophagus, abdominal and atrio-rectal nerves cut						
4	4 or 5	1 good 1 poor 2 crabs intact	Empty	Empty some brown mucous	All inactive	No p.p.p.
D. Posterior oesophagus, abdominal and atrio-rectal nerves cut						
5	3-7	poor to none	Large volume of clear fluid* and few bits of crab flesh	Empty	4 inactive some small boules in one	No p.p.p. in 3 tested
E. Abdominal and atrio-rectal nerves cut						
3	4-7	perfect	Crop with some brownish fluid. Gastric faeces in stomach	Distended, pink faecal ropes in intestine	All active	Normal p.p.p. about 2 hrs. after taking crab.
F. Abdominal nerves cut						
3	5	Results as in E above. One of the animals in G had an inactive digestive gland though normal in all other respects.				
G. Atrio-rectal nerves cut						
3	5					
* API tests, see «Methods», show that this came from the posterior salivary glands. (This information is broken down, on an individual basis, Best, 1981 (PhD thesis))						

Surgery

Nerve-cutting operations were carried out under 2% Ethanol anaesthesia. One or more of the three possible connexions between brain and gut were cut as follows :

1) Section of the sympathetic nerves just behind the brain. A medial cut was made just behind the eyes, to form an opening into the blood sinus around the posterior salivary glands. The oesophagus was ligated in two places about 1 cm apart, and cut through between the ligatures. The salivary gland sinus was then carefully sewn up.

2) Section of the sympathetic nerves between the crop and the stomach. An incision was made more posteriorly through the mantle wall into the dorsal part of the mantle cavity. A second cut through the connective tissue forming the floor of the dorsal mantle space penetrates the blood sinus surrounding the gut. The oesophagus can be drawn out through the small slit, ligated cut and replaced as before, with the cut between the crop and stomach.

3) Section of the abdominal nerves. The median pallial adductor muscle was cut and the mantle folded inside out. The visceral nerves are clearly visible on either side of the rectum and can be traced to the point where the abdominals branch off. The abdominal nerves were cut immediately distal to the branch. This leaves the visceral nerves to the hearts intact. Cutting the pallial adductor does not prevent normal ventilatory movements or change the resting oxygen consumption of *Octopus* (Wells & Wells, 1984).

4) Section of the atrio-rectal nerves. These branch from the visceral nerves at the level of the ink sac duct and rectum, and lie perilously close to the thin-walled cephalic vena cava, so that this was by far the most difficult of the operations carried out. The mantle must be turned inside out as before, and the top of the rectum freed from the surrounding muscle so that the last 3 or 4 cm of the rectum can be carefully cleared of tissue to ensure that all branches of the atrio-rectal nerves are cut.

The possibility that these operations might themselves stimulate activity in the gut was exami-

ned by doing 3 each of operations 1, 3 and 4 above. The octopuses were killed 6 hours later. In no case was the digestive gland active.

Methods used to assess the performance of the digestive system

The sequence of events in normal digestion of a crab meal has been described by Bidder (1957). Further details and studies of the influence of temperature, meal size and animal size have been added by Boucher-Rodoni and Mangold (1977), Boucaud-Camou *et al.* (1976) and Boucher-Rodoni (1973 — using *O. cyanea*). The effect of the digestive process on oxygen consumption has been described by Wells *et al.* (1983).

A number of measures could be used to determine whether digestion is normal or not following an experimental treatment. Those adopted here were :

- 1) The appearance of the gut, and of its contents

(if any) when the animal was killed at the end of the experiment. Experiments normally lasted for 6 hours; by this time one would expect most of the particulate matter from a crab meal to have been cleared from the crop and stomach and the indigestible remains to be compacted into brown or reddish mucous strings in the intestine and rectum. The caecum fills with a brown fluid (see 'brown bodies', below) soon after ingestion and this becomes clear as digestion is completed.

2) The histological appearance of the digestive gland. The digestive gland is concerned with secretion and absorption as well as with excretion. An active gland from an animal that has recently fed secretes enzymes in the form of proteinaceous 'boules'; later it discharges waste products in the form of brown and grey bodies (Bidder, 1957). Boules decrease progressively in starvation and are absent after 1-3 days, while some of the brown bodies typically persist to be discharged at the beginning of the next digestive phase. The presence of large numbers of boules defines a gland as quite clearly « active » (compare plates 1a and 1b).

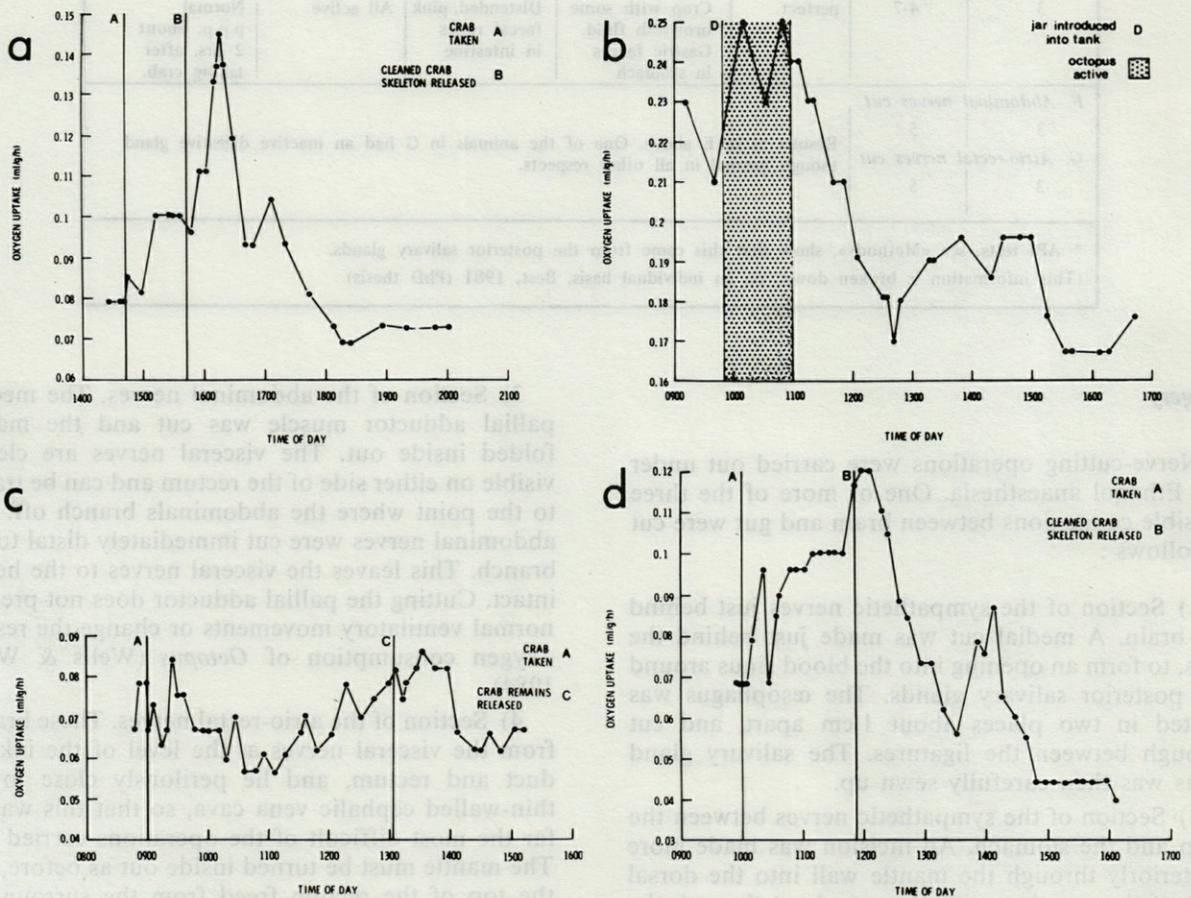


Fig. 2. — Oxygen uptake during digestion. a) in an unoperated control; there is a sharp peak 11/2-2 hours after a crab is taken, typically shortly after the cleaned-out remains are discarded. b) shows oxygen consumption by an animal presented with a crab in a glass jar; oxygen uptake rises while the octopus is struggling unsuccessfully to get the crab out of the jar, and falls off after this. c) shows the effect of cutting all of the nerves to the gut, the crab is taken, killed and partly dismembered, but no oxygen uptake peak occurs. d) shows the effect of cutting the abdominal and atrio-rectal nerves; this does not prevent normal digestion, and the normal rise and fall in oxygen uptake is observed.

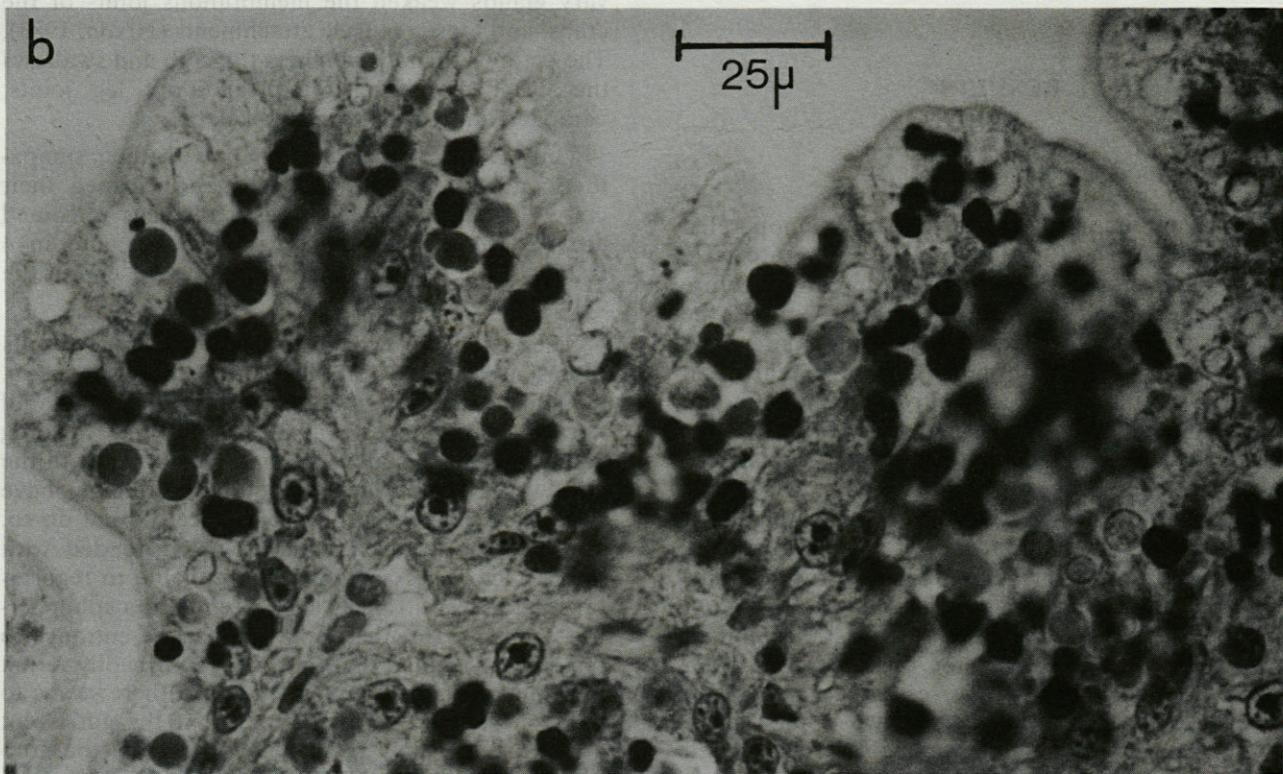
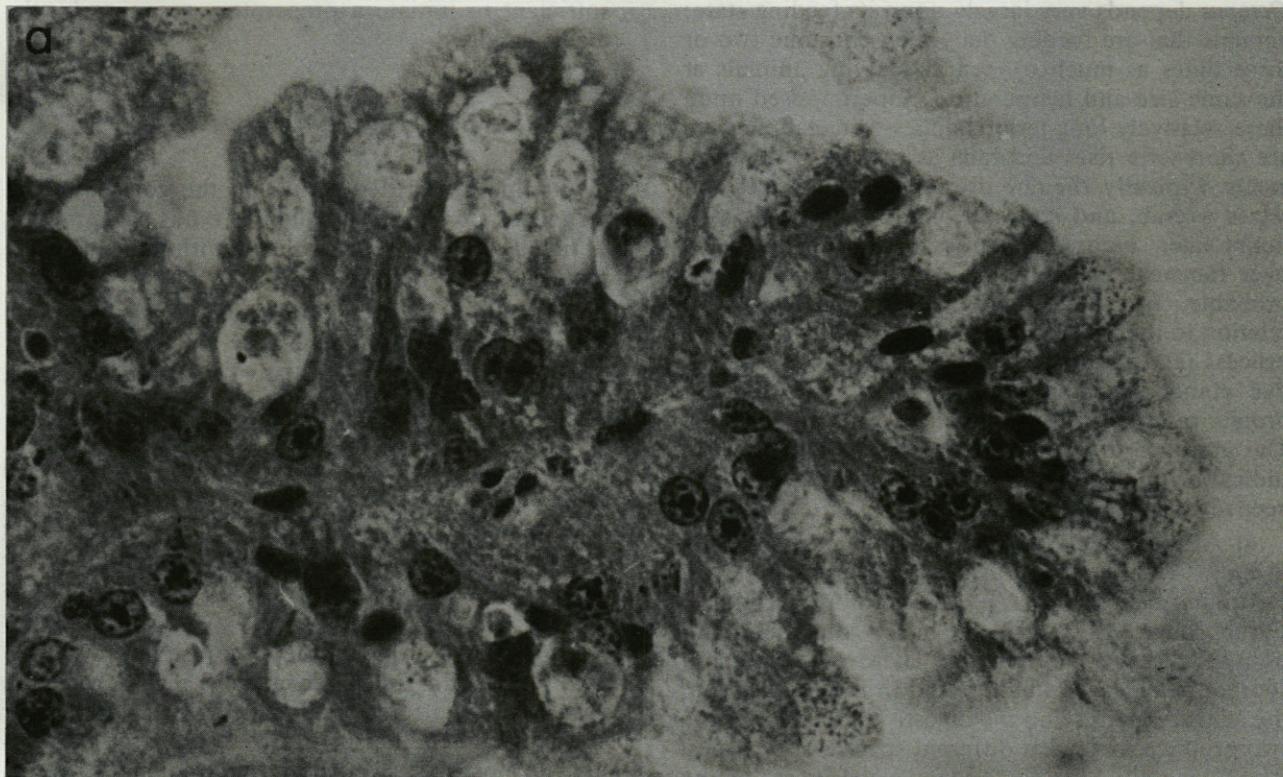


Plate. — 1a. A section through an inactive digestive gland, stained with Azan. This animal had been starved for 96 hours. 1b. A similar section through the digestive gland of an octopus shown a crab in a glass jar. Many darkly stained 'boules' containing digestive enzymes are visible.

3) Oxygen consumption. The metabolic rate of *Octopus* depends very largely upon its feeding state; animals that are feeding daily may consume two or three times as much oxygen as starving animals at the same size and temperature. Superimposed upon these relatively long-term changes in metabolic rate are short-term rises and falls associated with single meals. Typically, the rate rises as an animal sees and seizes a crab, and shows a sharp peak about two hours later, before declining to its 'resting' value over the next half-dozen hours (Fig. 2a). It seems probable, from the timing of the peak and its relation to the first absorption phase of the digestive process (as indicated by the histology of the digestive gland) that the peak represents the cost of protein resynthesis in the tissues (Wells *et al.*, 1983). The presence of a sharp oxygen uptake peak is an indication that digestion and absorption have proceeded normally.

4) API Enzyme tests. Fluids in the gut were tested using a commercially available semi-quantitative colorimetric method (API Laboratory Products, Farnborough, U.K.) which permits the identification of a range of enzymes. There are two main sources of digestive fluids found in the *Octopus* gut, the salivary glands and the digestive gland. Since the two produce somewhat different spectra of enzymes, it was generally possible to identify the source of any digestive fluids found in the gut.

EXPERIMENTAL RESULTS

The anticipatory response

In a preliminary experiment two unoperated octopuses, starved for 3 days, were allowed to seize and poison crabs. The crabs were removed before the octopuses had time to dismember them and the octopuses themselves were killed 3 hours later. The digestive glands of both animals were similar in all features to those of fed controls, with abundant boules in the secretory cells. In order to restrict the nature of any possible stimulus, the feeding experiment was repeated with crabs sealed in glass jars. Four octopuses previously starved for the standard 4 days were allowed to attack the crabs through the glass. Exposure to this stimulus lasted for an hour, with the jar — on the end of a line — jerked from time to time to cause the crabs to move and stimulate the octopus. Five hours later the octopuses were sacrificed. In 3 out of the 4 cases the digestive gland was clearly 'active' (Plate 1b). In two instances, the oxygen consumption of the animals was measured during the period of exposure to the crabs in jars and afterwards until death. It rose during the exposure period, while the animals struggled to get at the crabs, and then fell (Fig. 2b). There was no sign of a subsequent peak.

It is evident that even the sight of food is sufficient to initiate a preparatory response by the digestive gland.

Control of the digestive gland response

Attention was then turned to the control of the response. *A priori* this might be nervous or hormonal, or involve both types of pathway within the digestive system.

The 'pure hormonal' possibility (that digestive gland activity is stimulated by a chemical agent originating outside the digestive tract and released, perhaps, when the octopus sees a crab) was eliminated by cutting the sympathetic nerves.

Severing these above or below the crop prevented any secretion by the digestive gland in 14 out of 18 experiments (A to D, Table I). In 3 out of the remaining 4 experiments a few scattered boules were found; in a single instance the digestive gland was plainly active.

In these experiments the octopuses were free to seize, kill and dismember crabs. They all took the crabs when offered and killed them, but their subsequent handling of the dead crabs was abnormal in most cases. In the normal course of events digestive enzymes released from the posterior salivary glands weaken the membranous joints of the crabs, and loosen muscle attachments (Nixon, 1983). The octopus then dismembers the crab and swallows the flesh, discarding the cleaned-out leg joints, carapace and endophragmal skeleton.

Only 2 out of the 18 animals with their sympathetic nerves cut dismembered and cleaned their crabs efficiently. In most cases the legs remained attached to the endophragmal skeleton, and in 4 instances the crabs were still intact at the end of the experiment (Table I).

The extent to which the crab-cleaning results represent a purely physical problem is uncertain. Animals with their anterior oesophagus cut could not, of course, ingest any flesh, and crab-cleaning could have been stalled by that. Octopuses with the gut severed behind the crop could, in principle, have swallowed crab flesh, but in practice did not do so. These animals all had their crops distended with saliva. Octopuses are apparently unable to regurgitate. Andrews & Tansey (1983) reported a sphincter-like thickening of the oesophagus at the entrance to the crop and noted that food does not readily reflux into the anterior oesophagus. In fact, there seems to be a one-way valve at this point; if the gut is cut upstream of it and again below the crop, the crop can be lifted out and inflated to a supernormal volume through the posterior oesophagus without ligating the anterior end. It seems likely that animals with the posterior oesophagus ligated and cut fail to ingest significant quantities of flesh because they

begin the digestive process by flooding the gut with saliva which cannot escape forward once it has passed the valve in front of the crop. If the gut is blocked below the crop this fills with fluid and further ingestion is impossible.

Inability to swallow might explain the failure to clean the crabs, but it does not obviously explain the failure to dismember them; there is a hint here that stimuli arising from within the gut may be necessary for the proper performance even of the external stages in crab processing.

In contrast to the sympathetic nerves the abdominal and atrio-rectals seem to play no part in the digestive process. The 9 animals tested in various experiments (Table I, E, F and G) all cleaned out their crabs, and the food was evidently processed in the normal manner and at a normal rate in the gut. The post-prandial rise in oxygen consumption occurred at the usual time and was of a magnitude comparable with that of controls (Fig. 2).

The apparent irrelevance of the nerves innervating the hind part of the gut was a surprise, and a further experiment was carried out to see if there were long-term effects on digestion that might be undetected in experiments lasting only a few hours. 5 octopuses had operations 3 and 4 (all posterior nerves cut) and were kept and fed daily for 14 days. All of them continued to feed regularly, gained weight at a rate (3.6-11.4 g day; animals in the range 380 to 686 g at death) fully comparable with those of unoperated animals (see Mangold & Boletzky, 1973) and were apparently digesting their meals at normal rates when sacrificed 1-12 hours after taking their last crabs.

The function of the abdominal and atrio-rectal nerves remains a mystery.

Further experiments on the function of the sympathetic nerves

If the sympathetic nerves are the pathway by which external stimuli trigger a response by the digestive gland, ligating the oesophagus without actually cutting it should prevent the entry of food without stopping the anticipatory response, provided that it can be done without damaging the nerves. Conversely, it should be possible to cut and re sew the oesophagus, thus cutting the nerves but allowing food particles through; if the response of the digestive gland is dependent upon messages received through the sympathetic nerves, it should remain inactive.

The ligation experiment was tried with 3 animals. Crab cleaning was poor and no food passed beyond the ligation. In all 3 instances the digestive gland was active.

In two further animals, the ligation was removed in a second operation. One of these cleaned a crab

successfully, ate and digested most of the flesh; its digestive gland was active. The second did not clean its crab well, took in a minuscule quantity of flesh, and produced no boules in the digestive gland. The site of the ligation in this animal was still very prominent on dissection after the end of the experiment, and it is probable that the nerves were damaged.

Only one of 4 octopuses with complete re sewn transections of the anterior oesophagus ingested a substantial quantity of crab and a few scattered boules were found in this individual. The other 3 had inactive glands, although all 3 had ingested some flesh. A further 3 animals with partial transections each ate quantities of crab, but only one synthesised a substantial number of boules; a second, like one of those with the total transections cited above, produced a few, and the third none.

The majority of the ligation and transection experiments, including all those in which boules were present, were made with animals starved for only 2-3 days. Perhaps because of this the results were not as clear-cut as one might have hoped; the presence of a few boules could simply have been a reflexion of the short period of starvation since the last meal. What is important, however, is the difference between the two main sets; all 3 ligated animals showed substantial numbers of boules, only one out of 7 partially or totally cut and re sewn animals did so. The general conclusion from these experiments is the same as from those summarised in Table I. The sympathetic nerves must remain intact if digestion is to proceed.

DISCUSSION

The results summarised above have shown that the presence of potential food is by itself sufficient to stimulate activity in the gut; when an *Octopus* sees a crab the digestive gland begins to secrete.

The pathway by which this effect is mediated appears to be nervous. Cutting the sympathetic nerves, above or below the crop nearly always prevented it. The abdominal and atrio-rectal nerves could be cut without altering the response.

The results reported do not entirely eliminate the possibility of hormonal involvement in the digestive process. In the main group of experiments, summarised in Table I, 4 animals out of 18 allowed to take crabs after section of their sympathetic nerves produced boules in the digestive gland. In 3 cases the boules were few, and scattered, but one of the glands (in an animal with the anterior oesophagus cut) was fully active. In addition one animal out of 4 with the anterior oesophagus transected and re sewn produced a few boules. These results show that digestive gland secretion *can* occur in the absence of

a nerve supply from the sympathetic nerves. None of the 9 animals used as controls for the effects of surgery (see p. 197) produced any boules, so it may be that the sight of crabs and/or the presence of food (and/or saliva) in the foregut may play a part in stimulating the digestive gland by possibly non-nervous means. The absence of boules in all but one of the 8 animals with the posterior œsophagus cut (6 of which had crab flesh in the crop when killed) does not necessarily mean that food in the crop is an inadequate stimulus. As pointed out under 'results', one effect of blocking the posterior œsophagus is the accumulation of huge volumes (30 ml and more) of saliva in the crop, so that at best only a little flesh can be added. Even if flesh or some product of flesh plus saliva were a stimulus in the normal course of events, the concentration might here be inadequate to excite.

Further experiments on the role of internal stimuli in the control of digestion are outlined in the paper that will follow.

ACKNOWLEDGMENTS. The work summarised here (and in the paper to follow) formed part of Dr Best's PhD Thesis, and has been prepared for publication by M.J.W., who supervised the research. During her PhD Dr Best was supported by a British Science Research Council grant, no. B/78/30633X.

The experiments were carried out in the Laboratoire Arago, Banyuls-sur-Mer, France; we are deeply grateful to the Director and Staff for the animals, facilities, help and encouragement that they provided. Dr Nixon of the Wellcome Institute, London, very kindly read and criticised the manuscript for us.

REFERENCES

- ALEXANDROWICZ, J.S., 1928. Note sur l'innervation du tube digestif de Céphalopodes. *Arch. Zool. exp. gén.*, **67** : 69-90.
- ALTMAN, J.S. & NIXON, M., 1970. Use of beaks and radula by *Octopus vulgaris* in feeding. *J. Zool. (Lond)*, **161** : 25-38.
- ANDREWS, P.L.R. & TANSEY, E.M., 1983. The digestive tract of *Octopus vulgaris*: The anatomy, physiology and pharmacology of the upper tract. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **63** : 109-134.
- BIDDER, A.M., 1957. Evidence for an absorptive function of the 'liver' of *Octopus vulgaris*. *Pubbl. Staz. Zool. Napoli*, **29** : 129-150.
- BOTAR, J., 1961a. Note préliminaire sur l'innervation de la musculature viscérale lisse des invertébrés. *Monit. Zool. Ital.*, **68** : 131-135.
- BOTAR, J., 1961b. Note sur l'innervation de l'épithélium de l'estomac chez l'*Octopus vulgaris*. *Monit. Zool. Ital.*, **68** : 136-139.
- BOTAR, J., 1967. Innervation of visceral smooth muscle and the question of nerve termination in *Octopus vulgaris*. *Acta Anat.*, **67** : 561-570.
- BOUCAUD-CAMOU, E., R. BOUCHER-RODONI, & K. MANGOLD, 1976. Digestive absorption in *Octopus vulgaris* (Cephalopoda : Octopoda). *J. Zool. (Lond)*, **179** : 261-271.
- BOUCAUD-CAMOU, E. & R. BOUCHER-RODONI, 1983. Feeding and Digestion in Cephalopods. Physiology. Part 2, 149-187. Vol. 5. In *The Mollusca*. Eds. A.S.M. Saleuddin & K.M. Wilbur.
- BOUCHER-RODONI, R., 1973. Vitesse de digestion d'*Octopus cyanea* (Cephalopoda, Octopoda). *Mar. Biol.*, **18** : 237-242.
- BOUCHER-RODONI, R. & K. MANGOLD, 1977. An experimental study of digestion in *Octopus vulgaris*. *J. Zool. Lond.*, **183** : 505-515.
- BOYLE, P.R., K. MANGOLD & D. FROESCH, 1979. The mandibular movement of *Octopus vulgaris*. *J. Zool. (Lond)*, **188**, 53-67.
- DUCROS, C., 1972a. Etude ultrastructurale de l'innervation des glandes salivaires postérieures chez *Octopus vulgaris*. I. Les troncs nerveux du canal salivaire. *Z. Zellforsch. Microscop. Anat.*, **132** : 35-49.
- DUCROS, C., 1972b. Etude ultrastructurale de l'innervation des glandes salivaires postérieures chez *Octopus vulgaris*. II. Innervation de la musculature du canal et des glandes. *Z. Zellforsch. Microscop. Anat.*, **132** : 51-65.
- DUCROS, C., 1972c. Etude ultrastructurale de l'innervation des glandes salivaires postérieures chez *Octopus vulgaris*. III. L'innervation des tubules de la glande. *Z. Zellforsch. Microscop. Anat.* **132**, 67-78.
- MANGOLD, K. & S.V. BOLETZKY, 1973. New data on reproductive biology and growth of *Octopus vulgaris*. *Mar. Biol.*, **19** : 7-12.
- NIXON, M., 1984. Is there external digestion in *Octopus*? *J. Zool. (Lond)*, (in press).
- WELLS, M.J., R.K. O'DOR, K. MANGOLD, & J. WELLS, 1983. Feeding and metabolic rate in *Octopus*. *Mar. Behav. Physiol.*, **9** : 305-317.
- WELLS, M.J. & J. WELLS, 1984. The effects of reducing gill area on the capacity of regulate oxygen uptake and on metabolic scope in a cephalopod. *J. exp. Biol.*, **108** : 393-401.
- YOUNG, J.Z., 1965a. The buccal nervous system of *Octopus*. *Phil. Trans. Roy. Soc. (B)*, **249** : 27-67.
- YOUNG, J.Z., 1965b. The nervous pathways for poisoning, eating and learning in *Octopus*. *J. exp. Biol.*, **43** : 581-593.
- YOUNG, J.Z., 1967. The visceral nerves of *Octopus*. *Phil. Trans. Roy. Soc. B*, **253** : 1-22.
- YOUNG, J.Z., 1971. *The Anatomy of the nervous system of Octopus vulgaris*. Clarendon Press, Oxford.

NOUVELLES DONNÉES SUR LA BIOLOGIE DE LA REPRODUCTION DE *MUSTELUS ASTERIAS* CLOQUET, 1821 (PISCES, PLEUROTREMATA, TRIAKIDAE) DES CÔTES TUNISIENNES

*New data on the biological
of the reproduction of Mustelus asterias Cloquet, 1821
(pisces, pleurotremata, triakidae) from tunisian coasts*

Christian CAPAPÉ

Institut Pasteur, 13, place Pasteur,
1002 Tunis-Belvédère, Tunisie

REPRODUCTION
MUSTELUS ASTERIAS
PISCES
CÔTES TUNISIENNES

RÉSUMÉ. — Certains aspects de la biologie de la reproduction de *Mustelus asterias* Cloquet, 1821 sont étudiés dans cette note. La taille de première maturité sexuelle est atteinte par les mâles et les femelles respectivement pour 75 cm et 96 cm de longueur. Le cycle de reproduction dépasse sensiblement une année; l'accouplement et la parturition ont lieu en été. Les relations taille-masse brute du corps, taille-masse du foie et taille-masse des gonades, le coefficient cubique de condition pour la masse brute et pour la masse éviscérée, ainsi que pour les rapports hépatosomatique et gonosomatique, montrent que la phase de maturation est une phase de grande activité métabolique chez les deux sexes. La fécondité ovarienne (10-45 ovocytes) et la fécondité utérine (10-35 foetus) sont peu élevées et s'accroissent avec la taille des femelles.

REPRODUCTION
MUSTELUS ASTERIAS
PISCES
TUNISIAN COASTS

ABSTRACT. — Several aspects of the reproductive biology of *Mustelus asterias* Cloquet, 1821 have been pointed out in this paper. The sizes at first sexual maturity for males and females are respectively 75 cm and 96 cm of total length. The reproductive cycle covers more than one year; mating and parturition occur during summer; the pregnancy lasts about 12 months. The relationship of size versus body-weight, size versus liver-weight, and size versus gonad weight, and the cubic coefficient of condition for full body-weight and eviscerated body-weight as well as hepatosomatic and gonosomatic indexes point to the maturation as a period of great metabolic activity in both sexes. The ovarian fecundity (10-45 ovocytes) and the uterine fecundity (10-35 foetus) are small and increase with the size of the females.

INTRODUCTION

Dans de précédents travaux (Quignard et Capapé, 1971 et 1972; Capapé, 1975) nous avons signalé, au long des côtes tunisiennes, la présence de trois espèces du genre *Mustelus* Linck, 1790 : *Mustelus mustelus* (Linné, 1758), *M. asterias* et *M. mediterraneus* Quignard et Capapé, 1972.

De ces trois espèces, *M. asterias* est la moins abondante en Tunisie. Elle n'est capturée régulièrement que sur le littoral nord du pays, dont les eaux sont de type atlantique et très rarement dans le golfe de Tunis qui semble être sa limite méridionale à l'intérieur du cadre maritime local.

D'après Tortonèse et Hureau (1979), il n'y aurait d'autres informations sur la biologie de la repro-

duction de *M. asterias* que celles présentées par Lo Bianco (1909) et par nous-même dans un travail préliminaire (Capapé, 1974a).

Les observations d'un nombre relativement élevé de mâles et de femelles, juvéniles, subadultes et adultes de longueurs différentes nous ont permis de déterminer la taille de première maturité pour chaque sexe, de cerner le cycle de reproduction, de mettre en évidence les fluctuations du coefficient de condition et des rapports hépatosomatique et gonosomatique avec la taille et l'état physiologique des femelles adultes et d'évaluer la fécondité de l'espèce.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Nous avons échantillonné pendant l'année 1981, au marché aux Poissons de Tunis, 1 120 individus (511 adultes et 609 juvéniles) provenant de captures effectuées au large des côtes septentrionales de la Tunisie. Les exemplaires dépassant 80 cm de longueur totale sont parfois rapportés éviscérés.

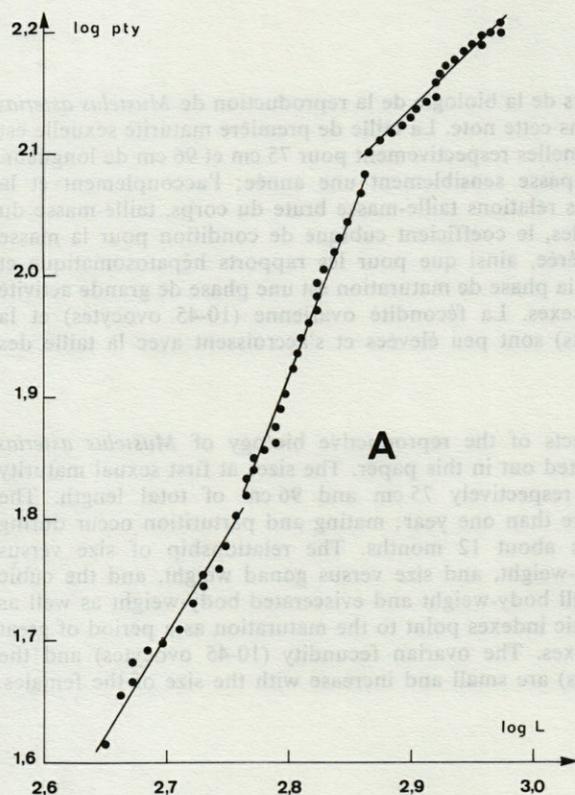


Fig.1. — A, Croissance linéaire relative des ptérygopodes (pty) en fonction de la longueur totale (L) chez les mâles, en coordonnées logarithmiques; B, évolution de la fécondité ovarienne (nombre d'ovocytes majeurs prêts à être pondus) et de la fécondité utérine (nombre d'œufs encapsulés ou de foetus à terme) en fonction de la longueur totale (L, exprimé en cm). Chaque symbole correspond à un seul individu. Il est précédé d'un chiffre lorsqu'il en concerne plusieurs.

Les méthodes et les nombres d'individus utilisés pour chaque aspect de la biologie de la reproduction seront donnés au cours des différents paragraphes.

RÉSULTATS

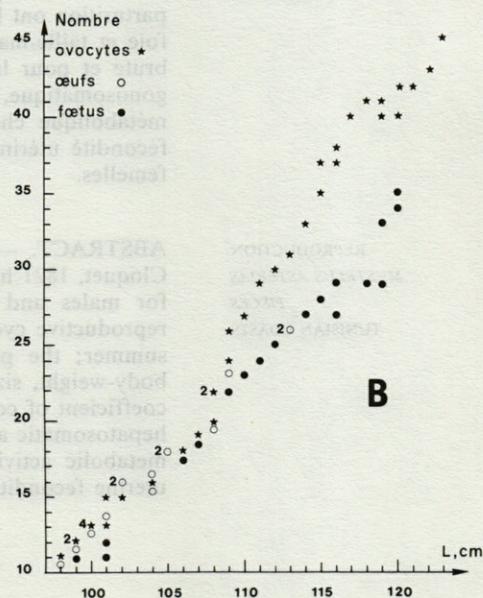
Taille de première maturité sexuelle

a) Cas des mâles

Pour définir la taille de première maturité sexuelle des mâles, nous avons utilisé la relation existant entre la longueur des ptérygopodes (pty) et la longueur totale de l'individu (L). Cette relation est de la forme $y = bx^a$, soit $pty = bL^a$; transposée en coordonnées logarithmiques, elle s'écrit :

$$\log pty = \log b + a \log L.$$

Il apparaît ainsi, d'après la disposition des points (Fig. 1A), 3 droites de pente différente qui correspondent chacune à une des 3 phases de la vie sexuelle des individus : phase juvénile, phase de maturation, phase adulte. Pour chacune, nous donnons le nombre d'individus examinés : n, la droite de régression de Y en X : DR Y/X, le coefficient de corrélation : r



A, Relative linear growth of claspers (pty) versus total length (L) in males in logarithmic co-ordinates; B, evolution of the ovarian fecundity (number of mature ovocytes ready to be ovulated) and of the uterine fecundity (number of encapsuled eggs or foetus at the end of gestation) versus total length (L, cm). Each symbol concerns only one individual and it is preceded by a number when several individuals are concerned.

Tabl. I. — A, Effectifs des différentes catégories de femelles en fonction de la longueur totale (L, cm); B, taux de masculinité (rapport mâles/femelles) au cours de chaque mois de l'année 1981; C, relations taille-masse du corps taille-masse du foie; taille-masse des gonades chez les mâles (taille = longueur totale exprimée en cm, masse en g).

A, Numbers of different classes of females versus total length (L, cm); B, rate of masculinity (Rapport mâles/femelles) monthly during the year 1981; C, relation between size and body mass, size and liver mass, size and gonad mass (size = total length in cm; mass in grammes).

A												
L (cm)	50	50-60	60-70	70-80	80-90	90-100	100-110	110	Effectifs totaux			
Juveniles	44	28	29	34	3	0	0	0	138			
Subadultes	0	0	0	4	36	6	0	0	46			
Nullipares	0	0	0	0	0	7	3	0	10			
Gravides	0	0	0	0	0	4	15	13	32			
Parturientes	0	0	0	0	0	0	6	2	8			
B												
Mois	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
Mâles	10	8	16	21	37	33	20	15	24	12	10	12
Femelles	5	12	13	17	35	32	48	45	40	15	12	19
M/F	2,00	0,66	1,23	1,25	1,05	1,03	0,42	0,33	0,60	0,80	0,83	0,63
C												
Catégorie d'individus	n et longueurs extrêmes		DR Y/X									r
Juveniles	20 (35-60)		log Wp = 2,267 log L - 3,717 log Wv = 2,365 log L - 3,904 log F = 3,440 log L - 6,892 log G = 4,067 log L - 9,451									0,998 0,996 0,993 0,980
Subadultes	19 (61-75)		log Wp = 4,703 log L - 10,431 log Wv = 4,848 log L - 10,532 log F = 6,318 log L - 14,900 log G = 5,461 log L - 13,318									0,995 0,994 0,995 0,982
Adultes	22 (75-112)		log Wp = 2,580 log L - 4,198 log Wv = 3,019 log L - 5,145 log F = 4,903 log L - 11,826 log G = 3,309 log L - 7,826									0,993 0,993 0,992 0,989

Phase juvénile (n = 20). Elle concerne les individus dont la taille est inférieure à 600 mm de longueur totale. La croissance relative des ptérygopodes est déjà rapide :

$$\log \text{pty} = 1,796 \log L - 3,147; r = 0,985$$

Phase de maturation (n = 19). Elle comprend les mâles dont la taille varie entre 600 mm et 750 mm de long. La croissance relative des ptérygopodes s'accélère :

$$\log \text{pty} = 2,647 \log L - 5,498; r = 0,995$$

Phase adulte (n = 22). Elle comprend les exemplaires dont la longueur totale atteint ou dépasse 750 mm. Elle se traduit par un ralentissement de la croissance relative des ptérygopodes :

$$\log \text{pty} = 0,782 \log L - 0,133; r = 0,981$$

b) Cas des femelles

Pour déterminer la taille de première maturité sexuelle des femelles, nous avons observé l'évolution

morphologique du tractus génital et l'activité vitellogénétique (fondée sur l'examen du diamètre maximum des ovocytes à divers stades de leur développement). A partir de ces 2 paramètres, nous avons pu regrouper les femelles en 3 catégories : juvéniles, subadultes et adultes.

Juveniles : l'ovaire impair et médian se présente comme une petite masse lisse, allongée, s'effilant aux deux extrémités. Les trompes et les utérus sont pairs, placés latéralement dans la cavité générale, ils apparaissent filiformes et membraneux. Les glandes nidamentaires sont à peine indiquées par un léger renflement.

Subadultes : l'ovaire se renfle par endroits et augmente de volume. De nombreux ovocytes se forment du centre de la gonade vers la périphérie. Translucides, tout d'abord, ces ovocytes qui mesurent à ce stade 2 mm de diamètre environ, se chargent progressivement en vitellus et s'accroissent jusqu'à atteindre approximativement 6 mm au maximum.

Les trompes s'épaississent, les utérus s'élargissent de l'ostium au cloaque; les glandes nidamentaires augmentent de volume et s'arrondissent.

Adultes : les ovocytes évolutifs entrent dans la phase de grande activité vitellogénétique pour devenir des ovocytes majeurs prêts à être pondus dont le diamètre et le poids moyens sont respectivement de 2,5 cm et de 3,6 g.

Parmi les adultes, il faut distinguer les nullipares des uni- ou multipares, ces dernières se caractérisent par la présence d'œufs encapsulés ou d'embryons *in utero*. Les parturientes se différencient des 2 catégories précédentes par un utérus, élargi, flasque et rempli seulement d'un liquide sécrété par les villosités utérines; ces femelles possèdent en outre, des ovocytes prêts à être pondus : la mise-bas précédant toujours de peu l'ovulation.

Le tableau IA résume nos observations sur l'état sexuel des femelles en fonction de la longueur totale. Au-delà de 90 cm, il n'y a plus de femelles juvéniles, le plus grand exemplaire de la catégorie observée mesurait 83 cm de longueur totale. Dès cette taille, apparaissent les premières subadultes et à partir de 96 cm, il semblerait que toutes les femelles aient atteint le stade adulte. La première adulte nullipare et la première gravide avec œufs encapsulés dans l'utérus ayant respectivement 97 cm et 98 cm de longueur totale et les femelles gravides avec embryons, 99 cm de long.

Cycle de reproduction

Lo Bianco (1909) écrit que ponte ovulaire, fécondation et mise-bas se déroulent au cours du mois de juin dans la région de Naples. Le même auteur a pu examiner à la fin de l'hiver et au printemps des

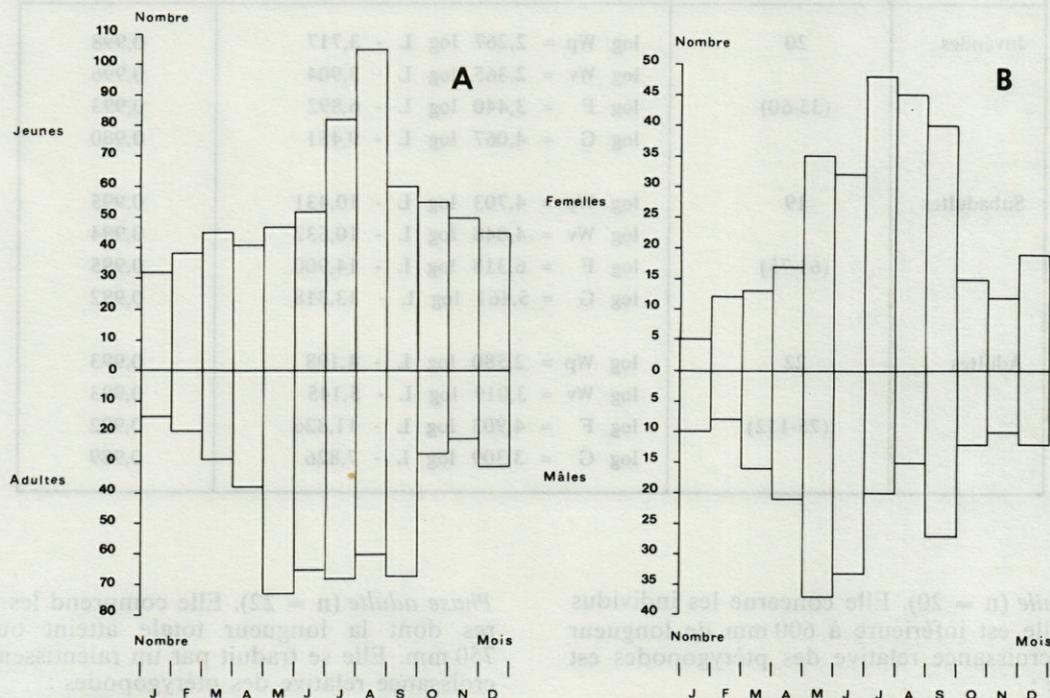


Fig. 2. — A, Histogramme représentant les nombres d'individus juvéniles et adultes capturés chaque mois de l'année 1981 au large des côtes septentrionales de la Tunisie; B, histogramme représentant les nombres d'individus adultes mâles et femelles capturés chaque mois de l'année 1981 au large des côtes septentrionales de la Tunisie.

A, Histogram showing the numbers of juvenile and adult specimens caught monthly during the year 1981 off the northern coasts of Tunisia; B : histogram showing the numbers of adult males and females caught monthly during the year 1981 off the northern coasts of Tunisia.

femelles gravides portant des foetus à différents stades de la gestation. Le cycle de reproduction de *M. asterias* s'étendrait sur une année dans ce secteur des mers italiennes.

Capapé (1974a) retrouve pour les individus des côtes tunisiennes les mêmes résultats avec pourtant un décalage d'un ou deux mois dans le cycle.

De nombreuses observations nous ont montré que les chalutiers opérant dans les régions septentrionales de la Tunisie et dans le golfe de Tunis rapportaient de juin à septembre des femelles nullipares avec ovocytes majeurs prêts à être pondus et des femelles gravides avec œufs encapsulés ou des embryons à terme *in utero*.

La gestation s'étale approximativement entre 10 et 14 mois, la durée moyenne la plus vraisemblable serait de 12 mois.

Tout comme pour *M. mediterraneus*, la phase d'activité ovarienne est concomitante de la phase d'activité utérine. Il en est de même des phases de repos ovarienne et utérine, celles-ci correspondent au temps nécessaire à la migration des œufs, après l'ovulation, des gonades vers le tractus génital; la durée de ce laps de temps peut être estimée à quelques jours.

Dans la figure 2A, sont mis en évidence les nombres d'individus juvéniles (609) et adultes (511), 1120 en tout recensés chaque mois au marché de gros de Tunis pendant l'année 1981. Les juvéniles semblent plus abondants en juillet et en août. Durant ces 2 mois, il faut noter le pourcentage relativement élevé, 60 % environ, de nouveau-nés.

Les nombres de mâles et de femelles adultes observés la même année sont sensiblement équilibrés en mai et en juin, mois pendant lesquels le taux de masculinité (rapport mâles/femelles) est très peu différent de 1 (Fig. 2B., tabl. IB). C'est probablement à cette période de l'année qu'ont lieu les accouplements. Les femelles sont surtout pêchées en juillet et en août lorsqu'elles se rapprochent du littoral pour mettre bas.

L'ensemble de ces observations nous amène à conclure que le cycle de reproduction (accouplement, ovulation, migration des œufs, gestation et parturition) ne doit pas excéder 12 mois, 15 mois au maximum chez *M. asterias* des côtes tunisiennes.

Relations taille-masse du corps, taille-masse du foie et taille-masse des gonades

Ces relations sont de la forme $y = bx^a$ et deviennent en coordonnées logarithmiques :

$$\log y = a \log x + \log b.$$

Pour chaque cas considéré, nous avons $\log y = \log W_p$ (masse brute de l'animal) = $\log W_v$ (masse de l'animal éviscéré) = $\log F$ (masse du foie) = $\log G$ (masse des gonades). $\log x = \log L$ (longueur totale de l'animal).

Pour chaque relation, nous donnons la droite de régression de Y en fonction de X (DR Y/X), le nombre d'individus observés (n) et le coefficient de corrélation (r). Les tests de comparaison des pentes de ces droites de régression ont été effectués selon les méthodes préconisées par Mayrat (1959).

a) Cas des mâles (Tabl. IC)

Les relations taille-masse brute du corps et taille-masse éviscérée présentent une allométrie minorante ou très faiblement majorante chez les juvéniles et les adultes et une allométrie majorante (pentes et ordonnées à l'origine significativement élevées) chez les subadultes.

La croissance pondérale relative du foie est très rapide pour toutes les catégories d'individus et plus particulièrement pour les subadultes.

La croissance pondérale relative des gonades se calque sensiblement sur la croissance relative des ptérygopodes : déjà active chez les juvéniles, elle s'accélère chez les subadultes et régresse chez les adultes, l'allométrie demeurant toutefois majorante.

b) Cas des femelles juvéniles et subadultes (Tabl. IIA)

Les 3 relations montrent une allométrie fortement majorante, ce caractère étant significativement plus marqué pour les subadultes.

Coefficient de condition.

Rapports hépatosomatique et gonosomatique

Pour étudier les variations de la condition de *M. asterias* en fonction de la taille, nous avons utilisé le coefficient composite ou de Fulton $K_c = 1000 (W/L^3)$; W étant la masse de l'individu en grammes, L^3 le cube de la longueur en cm : K_{cp} correspond au coefficient composite pour la masse brute et K_{cv} pour la masse éviscérée.

Le rapport hépatosomatique se définit comme le rapport entre la masse du foie et celle du corps, de formule $RHS = (W_h/W) \times 100$ (W_h étant la masse du foie, W la masse brute exprimée en grammes).

Le rapport gonosomatique se définit comme le rapport entre la masse des gonades et celui du corps, de formule $RGS = (W_g/W) \times 100$ (W_g étant la masse des gonades, W la masse brute exprimée en grammes).

a) Cas des mâles (n : Tabl. IC)

Le coefficient cubique de condition (fig. 3A) pour la masse brute (K_{cp}) se maintient à des valeurs pratiquement identiques (3-3,20) jusqu'à la phase de maturation (65 cm de longueur totale environ). Pendant cette phase, le K_{cp} s'accroît significativement et varie ensuite très peu chez les adultes,

subissant quelques fluctuations dues probablement aux aléas de l'échantillon.

Le coefficient cubique de condition pour la masse éviscérée (Kcv) suit l'évolution de Kcp mais les écarts entre les valeurs de ces 2 paramètres augmentent avec la taille des individus; ils atteignent un maximum chez les adultes. Ces écarts sont probablement consécutifs à l'augmentation parallèle et simultanée de la masse du foie et de celle des testicules (Fig. 3B).

b) Cas des femelles juvéniles et subadultes (n : Tabl. IIA)

Kcp augmente régulièrement et lentement avec des variations de faible amplitude et non significatives chez les femelles juvéniles. Il s'accroît brusque-

ment dès 77 cm de long, et cette croissance explosive se maintient durant toute la phase de maturation (Fig. 3C).

L'évolution de Kcv est parallèle à celle de Kcp mais l'écart entre ces 2 paramètres se creuse pour les individus de grande taille, vers 90-93 cm de long. Cet écart est partiellement dépendant de l'élévation du RHS et du RGS. Il apparaît de plus que pour une même taille les Kcp et Kcv des femelles sont significativement plus élevés que ceux des mâles, les premières ayant, le plus souvent, une masse supérieure à celle des seconds.

Le RHS croît régulièrement et il n'y a pas de rupture brutale de pente (Fig. 3D).

Le RGS augmente surtout après 75 cm de longueur totale parallèlement à la multiplication et au développement des ovocytes (Fig. 3D).

Tabl. II. — A, Relations taille-masse du corps; taille-masse du foie; taille-masse des gonades chez les femelles juvéniles et subadultes (taille = longueur totale exprimée en cm; masse en gr); B, évolution de Kcp, Kcv, RHS, RGS et RCUS en fonction des différentes catégories de femelles adultes.

A, Relation between size and body mass, size and liver mass, size and gonad mass in juvenile and subadult females (size = total length in cm; mass in grammes); B, variation of Kcp, Kcv, RHS, RGS and RCUS versus different classes of adult females.

A		DR Y/X					r
Catégories d'individus	n et longueurs extrêmes						
Juvéniles	46 (60-80)	log Wp = 3,248 log L - 6,174				0,975	
		log Wv = 3,357 log L - 6,432				0,978	
		log F = 4,503 log L - 9,777				0,986	
		log G = 4,225 log L - 9,882				0,995	
Subadultes	42 (80-91)	log Wp = 4,053 log L - 8,467				0,981	
		log Wv = 5,119 log L - 11,499				0,990	
		log F = 6,831 log L - 18,620				0,982	
		log G = 5,525 log L - 14,736				0,979	
B							
Catégorie de femelles	Kcp	Kcv	RHS	RGS	RCUS	n	Tailles extrêmes (cm)
Nullipares avec ovocytes prêts à être pondus	6,125 [0,065]	4,260 [0,055]	12,640 [0,318]	2,605 [0,009]	—	10	97-109
Gravides avec oeufs encapsulés <i>in utero</i>	5,230 [0,061]	3,887 [0,052]	10,190 [0,073]	—	3,251 [0,015]	14	98-113
Gravides avec foetus à terme	5,051 [0,071]	3,557 [0,062]	7,653 [0,082]	2,720 [0,021]	8,420 [0,093]	18	99-120
Parturientes	5,016 [0,043]	3,670 [0,036]	7,906 [0,075]	2,480 [0,020]	—	8	111-124
N.B. : Pour chaque paramètre, nous avons figuré l'écart-type entre crochets [].							

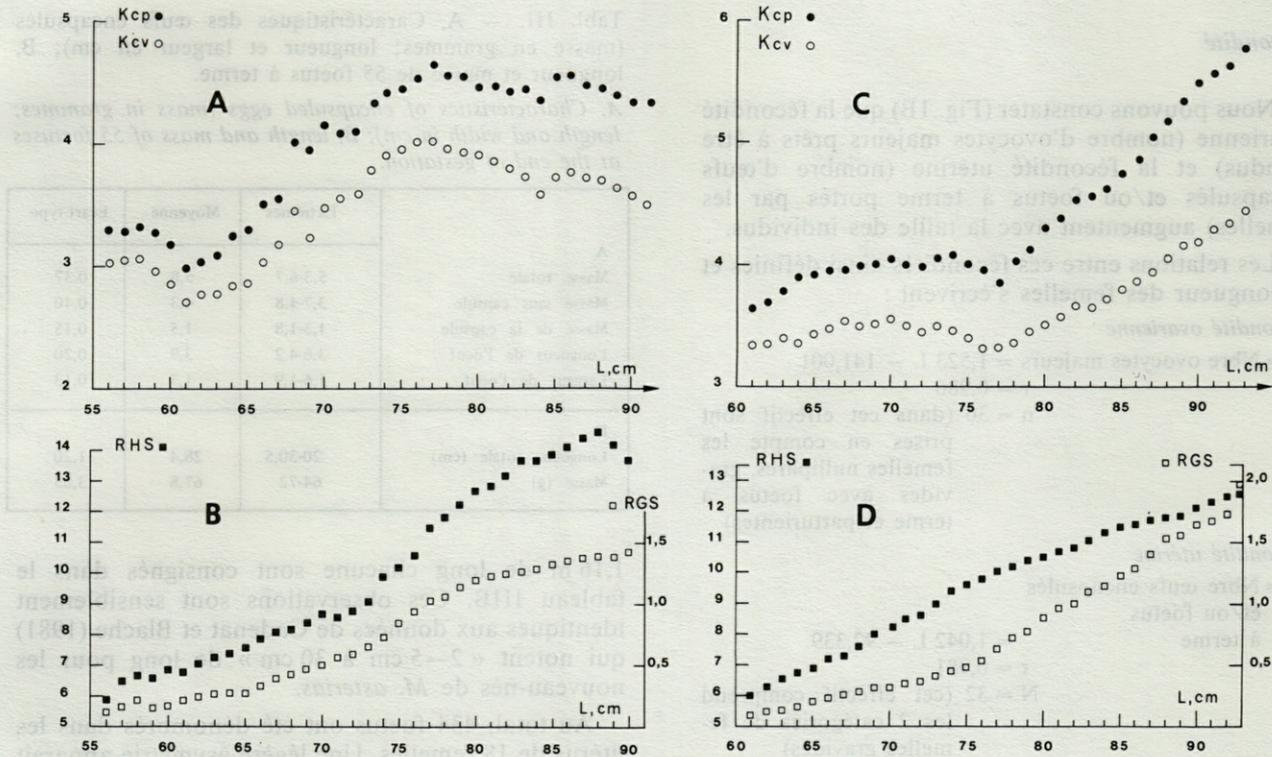


Fig. 3. — Evolution chez les mâles en fonction de la longueur totale (L, exprimée en cm) : A, du coefficient cubique de condition pour la masse brute (Kcp) et pour la masse de l'animal éviscéré (Kcv); B, du rapport hépatosomatique (RHS) et du rapport gonosomatique (RGS). Chaque symbole représente la moyenne d'une classe de taille (L arrondi au plus proche cm); convention reprise en C et D. Evolution chez les femelles juvéniles et subadultes en fonction de la longueur totale (L, exprimé en cm); C, du coefficient cubique de condition pour la masse brute (Kcp) et pour la masse de l'animal éviscéré (Kcv); D, du rapport hépatosomatique (RHS) et du rapport gonosomatique (RGS).

Variations in males versus total length (L, in cm); A, of the cubic coefficient of condition for the full body-mass (Kcp) and for the eviscerated body-mass (Kcv); B, of the hepatosomatic index (RHS) and of the gonosomatic index (RGS). Each symbol shows the average in one size class (L, rounded to the nearest cm); same convention resumed in C and D. Evolution in juvenile and subadult females versus total length (L, in cm); C, of the cubic coefficient of condition for the full body-mass and for the eviscerated body-mass; D, of the hepatosomatic index (RHS) and of the gonosomatic index (RGS).

c) Cas des femelles adultes (Tabl. IIB)

Les facteurs de condition, Kcp, Kcv, RHS et RGS ont été envisagés non pas en fonction de la taille des individus mais en fonction des 3 catégories de femelles adultes, précédemment définies, nullipares, gravides et parturientes. Cette approche nous a paru possible car nous n'avons pas observé, au sein de chacune de ces catégories de femelles, une modification sensible de valeurs de ces coefficients avec la taille.

Parmi les femelles gravides, nous avons séparé les individus avec œufs encapsulés *in utero* de ceux porteurs de foetus à terme.

Dans le tableau IIB, nous donnons également un autre paramètre, RCUS, le rapport entre la masse du contenu utérin, (WCU) et celle du corps (Wp) en g. Ce rapport s'écrit $RCUS = (WCU/Wp) \times 100$.

Les Kcp, Kcv, RHS et RGS des femelles nullipares sont pratiquement analogues à ceux des subadultes de grande taille.

Ces paramètres baissent, en revanche, de manière significative chez les gravides avec œufs encapsulés *in utero*. Cet amaigrissement peut s'expliquer par une intense activité métabolique au cours de l'embryogenèse et par les déplacements effectués par ces individus pour se rapprocher des côtes.

A la fin de la gestation, nous pouvons encore observer une baisse des coefficients de conditions moins marquée que celle du RHS; le foie participerait directement ou indirectement à l'élaboration des productions utérines destinées à la formation des foetus; l'élévation concomitante et significative du RCUS pourrait éventuellement, en donner la preuve.

Les valeurs calculées des différents paramètres évoluent peu chez les parturientes, mais nous remarquons néanmoins un léger accroissement de Kcv et du RHS qu'il est possible de considérer comme l'amorce d'une phase de récupération entre la parturition et le début d'une nouvelle gestation.

Fécondité

Nous pouvons constater (Fig. 1B) que la fécondité ovarienne (nombre d'ovocytes majeurs prêts à être pondus) et la fécondité utérine (nombre d'œufs encapsulés et/ou foetus à terme portés par les femelles) augmentent avec la taille des individus.

Les relations entre ces fécondités ainsi définies et la longueur des femelles s'écrivent :

Fécondité ovarienne

$$= \text{Nbre ovocytes majeurs} = 1,523 L - 141,001$$

$$r = 0,986$$

n = 36 (dans cet effectif sont prises en compte les femelles nullipares, gravides avec foetus à terme et parturientes)

Fécondité utérine

= Nbre œufs encapsulés et/ou foetus à terme

$$= 1,042 L - 92,339$$

$$r = 0,981$$

N = 32 (cet effectif comprend les 2 catégories de femelles gravides)

La fécondité ovarienne est significativement plus élevée que la fécondité utérine pour l'ensemble des individus observés et quelle que soit la taille de ces derniers. Pour chacune de ces fécondités nous avons calculé une moyenne respective de 28,04 et de 22,20. Ce phénomène, signalé à maintes reprises chez les Sélaciens vivipares aplacentaires ou placentaires, s'explique par le fait que certains ovocytes majeurs entrent en atresie; les ovules pondus peuvent ne pas avoir été fécondés et n'entament donc pas leur développement. Des avortements sont également possibles; en effet, bien que protégés dans des loges ou chambres utérines, quelques foetus sont expulsés avant terme, soit naturellement, soit au cours de la capture des femelles.

Cadenat et Blache (1981) notent à propos de *M. asterias* que « le nombre de foetus est extraordinairement variable ». Il apparaît, en effet, très différent suivant les auteurs, en Méditerranée notamment : 60 (Risso, 1826), 6-30 (Moreau, 1881), pour les côtes françaises, 4-15 (Lo Bianco, 1909) en fonction de la taille au large de Naples. En Atlantique, Wheeler (1969) précise que les femelles expulsent 15 nouveau-nés par portée.

En Tunisie, nous avons trouvé entre 16 et 35 foetus par femelle gravide avec une moyenne de 26,37.

Les caractéristiques pondérale et linéaire de 36 œufs encapsulés prélevés dans les utérus de 2 femelles mesurant respectivement 1,04 et 1,08 m de longueur totale sont résumées dans le tableau IIIA.

De même la longueur et le poids de 55 foetus à terme trouvés dans 2 femelles gravides mesurant

Tabl. III. — A, Caractéristiques des œufs encapsulés (masse en grammes; longueur et largeur en cm); B, longueur et masse de 55 foetus à terme.

A, Characteristics of encapsuled eggs (mass in grammes; length and width in cm); B, length and mass of 55 foetuses at the end of gestation.

	Extrêmes	Moyenne	Ecart-type
A			
Masse totale	5,3-6,7	5,8	0,37
Masse sans capsule	3,7-4,8	4,3	0,40
Masse de la capsule	1,3-1,8	1,5	0,15
Longueur de l'œuf	3,6-4,2	3,9	0,20
Largeur de l'œuf	1,6-1,9	1,7	0,13
B			
Longueur totale (cm)	20-30,5	28,4	1,20
Masse (g)	64-72	67,8	3,05

1,16 m de long chacune sont consignés dans le tableau IIIB. Ces observations sont sensiblement identiques aux données de Cadenat et Blache (1981) qui notent « 2—5 cm à 30 cm » de long pour les nouveau-nés de *M. asterias*.

Au total, 434 foetus ont été dénombrés dans les utérus de 18 femelles. Une légère asymétrie apparaît dans la répartition de ces derniers : le nombre de foetus comptés dans l'utérus gauche, 225, est légèrement supérieur à celui de l'utérus droit, 209; les foetus femelles, 188, étant moins nombreux que les foetus mâles, 246.

DISCUSSION

Les mâles de *M. asterias* sont adultes avant les femelles, à 75 cm et 96 cm de longueur totale respectivement.

Les mâles ne dépassent pas, en général, 1 m de long, le plus grand d'entre eux mesurant 1,26 m; les femelles atteignent souvent 1,20 m avec un maximum de 1,48 m.

La maturité sexuelle est atteinte chez *M. asterias* plus précocement que chez *M. mediterraneus* et plus tardivement que chez *M. manazo* et *M. griseus* (Tabl. IVA). Ces écarts importants contribuent à mieux séparer les 3 espèces et plus particulièrement *M. asterias* et *M. manazo* souvent mises en synonymie dans la littérature ichthyologique.

Le cycle de reproduction de *M. asterias* des côtes tunisiennes dépasse une année à peine; la gestation s'étend de 10 à 12 mois au maximum et la parturition se déroule entre juin et août. Ces observations corroborent les données préliminaires de Capapé (1974a) en Tunisie sur la même espèce. Elles se rapprochent de celles effectuées par Capapé et Quignard (1977) sur *M. mediterraneus* des côtes tunisiennes et par Teshima (1981) sur *M. manazo* et *M. griseus* des côtes japonaises.

Teshima (1981) note que chez ces deux Sélaciens, la gestation dure environ 10 à 12 mois, la parturition se déroule en avril et en mai, et le cycle de reproduction ne dépasse pas une année.

Le rôle de la phase de maturation sexuelle dans la mise en réserve de substances avant les processus ultérieurs du cycle de reproduction semble important chez *M. asterias*. Ces substances sont destinées à l'élaboration des produits gonadiques et/ou des sécrétions utérines. Les chutes significatives de la condition et du RHS à certains stades de la gestation peuvent témoigner en ce sens.

Le rôle du foie dans la vitellogenèse et la formation des foetus a été mis en évidence dès 1932 et 1934 par Ranzi. De nombreux auteurs y ont depuis souscrit pour de nombreux Sélaciens vivipares aplacentaires (Ranzi et Zezza, 1936; Mellinger, 1973; Capapé, 1980; Capapé et Quignard, 1980). Cependant Baldrige (1970 et 1972) estime que le foie a seulement un rôle hydrostatique; l'auteur admettant que les produits gonadiques et les sécrétions utérines sont élaborées à partir de matières prélevées dans les muscles squelettiques sans que les réserves du foie soient mobilisées. Il constate à cet effet un amaigrissement corporel significatif au cours de la phase de grande activité vitellogénétique et de la gestation. Capapé (1980) a reconnu des processus analogues chez *Hepranchias perlo* (Bonnaterre, 1788). *M. asterias* dont le cycle de reproduction se rapproche de celui de ces deux espèces par la durée et de celui des Dasyatidae par l'importance de la phase d'activité utérine dans l'embryogenèse, constitue un terme moyen dans la mesure, où, muscles squelettiques et

foie participent à l'élaboration des ovocytes et des foetus.

Le rôle hydrostatique du foie est difficile à mettre en évidence chez *M. asterias*. Il semblerait, a priori, peu important. L'espèce est benthodémersale; elle vit à des profondeurs moyennes ne dépassant pas 100 m (Quignard et Capapé, 1971) et ne semble pas effectuer d'importants déplacements verticaux.

La fécondité de *M. asterias* est supérieure à celles de *M. manazo* et de *M. griseus* mais, très voisine de celles de *M. mediterraneus* et de *M. mustelus*. Ce caractère pourrait s'expliquer par le contexte géographique mais aussi par la relation existant entre la longueur et la fécondité. Le nombre de foetus par portée s'accroîtrait non seulement avec la taille des individus mais encore avec celle de l'espèce dans le genre *Mustelus* (Tabl. IVB). Il ne semble pas que ce soit tout à fait la règle pour le genre *Carcharhinus* Blainville d'après Bass, D'Aubrey et Kistanasamy (1973) et Garrick (1982). En revanche, dans la famille des Squalidae, *C. granulosus* ne donne qu'un seul spécimen par mise-bas, alors que *Squalus blainvillei*, de taille moins importante en donne plusieurs. Il existe des exemples analogues chez d'autres familles de Sélaciens, Dasyatidae, notamment. Dans la plupart des cas, le niveau de fécondité des Sélaciens ne dépend pas uniquement de la taille, mais constitue un caractère inhérent à cette dernière.

Pour les cinq espèces du genre *Mustelus*, il faut noter que la taille à la naissance est pratiquement identique; elle se situe entre 28 et 32 cm de longueur totale.

Tabl. IV. — A, Taille de première maturité sexuelle (longueur totale en centimètres) chez cinq espèces du genre *Mustelus*; B, relation entre la taille maximale courante (longueur totale en cm) et la fécondité de cinq espèces du genre *Mustelus*.

A, First sexual maturity size (total length in cm) in five species of the genus *Mustelus*; B, relation between common maximal size (total length in cm) and the fecundity of five species of the genus *Mustelus*.

A				
Espèces	Aire géographique	Mâles	Femelles	Auteurs
<i>M. asterias</i>	Tunisie	75	93	Capapé
<i>M. mustelus</i>	Tunisie	96	108	Capapé, 1974
<i>M. mediterraneus</i>	Tunisie	90	100	Capapé et Quignard, 1977
<i>M. manazo</i>	Japon	60	70	Teshima et coll., 1971
<i>M. griseus</i>	Japon	68	70	Teshima, 1981
B				
Espèces	Aire géographique	Taille maximale courante des femelles gravides	Fécondité (nombres extrêmes de foetus par portée)	Auteurs
<i>M. asterias</i>	Tunisie	125	10-35	Capapé
<i>M. mustelus</i>	Tunisie	140	12-38	Données nouvelles non publiées
<i>M. mediterraneus</i>	Tunisie	140	—	Capapé et Quignard, 1977
<i>M. manazo</i>	Japon	100	1-8	Teshima et coll., 1971
<i>M. griseus</i>	Japon	110	5-16	Teshima, 1981

CONCLUSION

Ces nouvelles données sur la biologie de la reproduction de *M. asterias* des côtes tunisiennes confirment et précisent les observations préliminaires effectuées par Capapé (1974a) et les informations antérieures de Lo Bianco (1909) et de Wheeler (1969) pour les spécimens des côtes italiennes et des mers britanniques.

M. asterias et *M. manazo* possèdent un certain nombre de similitudes : viviparité placentaire, utérus compartimentés en loges, gestation d'une année, cycle de reproduction dépassant à peine 12 mois; les autres espèces congénères, *M. griseus*, *M. mustelus* et *M. mediterraneus*, bien que vivipares aplacentaires ont un cycle de reproduction analogue dans toutes ses phases à celui de *M. asterias* et de *M. manazo*.

Ces Sélaciens diffèrent essentiellement par la taille de première maturité sexuelle et par la fécondité. Ces caractères sont liés à la morphologie de ces espèces et pourraient éventuellement contribuer à mieux les différencier en cas de confusions.

RÉFÉRENCES

- BALDRIDGE, H.D. Jr., 1970. Sinking factors and average densities of Florida sharks as functions of liver buoyancy. *Copeia*, 4 : 744-754.
- BALDRIDGE, H.D. Jr., 1972. Accumulation and function of liver oil in Florida. *Copeia*, 2 : 306-325.
- BASS, A.J., H.D. D'AUBREY, et N. KISTNASAMY, 1973. Sharks of the east coast of southern Africa. I. The genus *Carcharhinus* (Carcharhinidae). *Inst. Rep. oceanogr. Res. Inst.*, 33 : 168 p.
- CADENAT, J. et J. BLACHE, 1981. Requins de Méditerranée et d'Atlantique. In *Faune tropicale*, 21 : 330 p.
- CAPAPÉ, C., 1974a. Observations sur la sexualité, la reproduction et la fécondité de 16 Sélaciens pleurotrèmes vivipares aplacentaires des côtes tunisiennes. *Archs. Inst. Pasteur Tunis*, 51(3).
- CAPAPÉ, C., 1974b. Observations sur la sexualité, la reproduction et la fécondité de 8 Sélaciens pleurotrèmes vivipares placentaires des côtes tunisiennes. *Archs. Inst. Pasteur Tunis*, 51(4) : 329-344.
- CAPAPÉ, C., 1975. Sélaciens nouveaux et rares le long des côtes tunisiennes. Premières observations biologiques. *Archs. Inst. Pasteur Tunis*, 51(1-2) : 107-128.
- CAPAPÉ, C., 1980. Nouvelle description de *Heptranchias perlo* (Bonnatere, 1788) (Pisces, Pleurotremata, Hexanchidae). Données sur la biologie de la reproduction et le régime alimentaire des spécimens des côtes tunisiennes. *Bull. Off. natn. Pêch.*, Tunisie, 4(2) : 231-264.
- CAPAPÉ, C. et J.P. QUIGNARD, 1977. Contribution à la biologie des Triakidae des côtes tunisiennes. I — *Mustelus mediterraneus* Quignard et Capapé, 1972 : Répartition géographique et bathymétrique, migrations et déplacements, reproduction, fécondité. *Bull. Off. natn. Pêch.*, Tunisie, 1(1) : 103-122.
- CAPAPÉ, C. et J.P. QUIGNARD, 1980. Recherches sur la biologie de *Squalus blainvillei* (Risso, 1826) (Pisces, Squalidae) des côtes tunisiennes. Relations taille-poids du corps, du foie et des gonades. Coefficients de condition. Rapports hépato et gonosomatique. Croissance embryonnaire. *Archs. Inst. Pasteur Tunis*, 57(4) : 385-408.
- COMPAGNO, L.V.J., 1973. Carcharhinidae. In : Check-list of the fishes of the north-eastern Atlantic and of the Mediterranean (CLOFNAM). J.C. Hureau and Th. Monod eds. : 23-31.
- GARRICK, J.A.F., 1982. Sharks of the genus *Carcharhinus*. NOAA Technical Report NMFS circular 445 : 194 p.
- LO BIANCO, S., 1909. Notizie biologiche riguardanti specialmente il periodo di maturità sessuale degli animali del golfo di Napoli. *Mitth. Zool. Stat. Neapel*, 19(4) : 513-761.
- MAYRAT A., 1959. Nouvelle méthode pour l'étude comparée d'une croissance relative de deux échantillons. Application à la carapace de *Penaeus kerathurus* (Forsk.). *Bull. Inst. Fr. Afr. noire*, 21, série A1 : 21-59.
- MELLINGER, J., 1973. Croissance et reproduction de la Torpille (*Torpedo marmorata*). II. Croissance et variations pondérales de l'appareil digestif, particulièrement du foie. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, 107(3) : 213-230.
- MOREAU, E., 1881. Histoire naturelle des poissons de la France. I. Masson ed. Paris : 478 p.
- QUIGNARD, J.P. et C. CAPAPÉ, 1971. Liste commentée des Sélaciens de Tunisie. *Bull. Inst. Océanogr. Pêche, Salammbô*, 2(1-2) : 132-142.
- QUIGNARD, J.P. et C. CAPAPÉ, 1971. Liste commentée des méditerranéennes du genre *Mustelus* (Selachii, Galoidea, Triakidae). *Rev. Trav. Inst. pêches marit.*, 36(1) : 15-29.
- RANZI, S., 1932. Le basi fisio-morfologiche dello sviluppo embrionale dei Selaci I. *Pubbl. Staz. zool. Napoli*, 12(2) : 209-290.
- RANZI, S., 1934. Le basi fisio-morfologiche dello sviluppo embrionale dei Selaci. II, III. *Pubbl. Staz. zool. Napoli*, 13(3) : 331-497.
- RANZI, S. et P. ZEZZA, 1936. Fegato, maturità sessuale e gestazione in *Trygon violacea*. *Pubbl. Staz. zool. Napoli*, 15 : 355-367.
- RISSE, A., 1826. Histoire naturelle des principales productions de l'Europe méridionale et particulièrement de celles des environs de Nice et des Alpes maritimes. F.G. Levrault, Paris, 3 : XVI + 480 p.
- TESHIMA, K., 1981. Studies on the reproduction of Japanese smooth dogfishes, *Mustelus manazo* and *M. griseus*. *J. Shimonoseki Univ. Fish.*, 21 : 25-30.
- TESHIMA, K., H. YOSHIMURA et K. MIZUE, 1971. On the reproduction of Japanese dogfish *Mustelus manazo* Bleeker. *Bull. Fac. Fish., Nagasaki Univ.*, 32 : 41-50.
- TORTONESE, E. et J.C. HUREAU, 1979. CLOFNAM, supplément 1978, Les Presses de l'Unesco; *Cybium*, 3^e série, 1979(5) : 5, 333-66 394.
- WHEELER, A., 1969. The fishes of the British Isles and North-West Europe. MacMillan, London, Melbourne and Toronto : XVII + 613 p.

IDENTIFICATION DES STADES JUVÉNILES DE *SABATIERIA PROABYSSALIS* (NEMATODA, COMESOMATIDAE)

*Identification of juvenile stages
of Sabatieria proabyssalis (Nematoda, Comesomatidae)*

Francis de BOVÉE

Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer

CYCLE BIOLOGIQUE
STADES JUVÉNILES
NÉMATODE MARIN
NUÉES DYNAMIQUES

LIFE CYCLE
JUVENILE STAGES
FREE-LIVING MARINE NEMATODE
DYNAMIC CLUSTERS ANALYSIS

RÉSUMÉ. — *Sabatieria proabyssalis* est une des espèces dominantes du peuplement de Nématodes des vases terrigènes côtières de Banyuls-sur-Mer. Afin de pouvoir étudier sa dynamique et sa production, nous identifions d'abord les stades juvéniles. La méthodologie des Nuées Dynamiques est appliquée à un ensemble de 1282 juvéniles. Les 4 stades se différencient morphométriquement. L'œsophage et la queue sont proportionnellement plus importants chez les formes de petite taille que chez les adultes. Les individus âgés sont proportionnellement plus filiformes que les jeunes. Les diverses parties du juvénile n'ont pas la même dynamique de croissance. Au début des stades 1, 2 et 3, l'œsophage croît d'abord puis la queue et enfin le reste du corps. Pendant le 4^e stade, il est possible de distinguer les tendances morphométriques des adultes (mâles, femelles).

ABSTRACT. — *Sabatieria proabyssalis* is one of the most dominant species of free-living marine Nematodes from the sublittoral muds of Banyuls-sur-Mer. To elucidate the dynamic and the production of this species we first identify the juvenile stages. A set of 1282 juveniles was studied with the help of the Dynamic clusters Analysis method. The four stages are morphometrically differentiated. The œsophagus and the tail are proportionally longer than in juveniles. The oldest forms are more slender than the juveniles. The different parts of the juvenile body have not the same dynamic growth. The œsophagus increases first followed by growth of the tail and finally of the rest of the animal. During the fourth stage it is possible to separate the morphometrical trends of adults (males, females).

1. INTRODUCTION

Les Nématodes sont le groupe dominant du méiobenthos. Toutefois, et spécialement dans le domaine sublittoral, les cycles biologiques et la production de ces formes demeurent mal connus sinon inconnus (Warwick, 1980; Heip et coll., 1982a).

Ces lacunes sont à relier à la grande abondance de ces organismes et à la diversité élevée des

peuplements. En effet, l'application de techniques directes (mesures) à la dynamique des populations de Nématodes nécessite l'observation d'un grand nombre d'individus. De plus, le suivi d'histogrammes de fréquence de taille ne fournit le plus souvent, pour ces espèces à cycle généralement court, que des résultats difficilement interprétables en raison du chevauchement des générations et de la variabilité dimensionnelle intraspécifique.

La croissance des Nématodes se fait classiquement selon 4 stades juvéniles puis adultes. Afin de

pallier ces difficultés nous tentons d'affecter chacun des spécimens à son stade de développement. Il est très aisé de distinguer les adultes des jeunes sur la base des seuls critères morphologiques. Mais, l'attribution des jeunes, notamment chez les Comesomatidae, devient pratiquement impossible dans le cadre d'études où il est nécessaire de traiter un nombre important d'échantillons. Nous avons donc adopté une démarche à posteriori. Nous acquérons sur chaque individu un ensemble de données biométriques. Puis, à l'aide de techniques d'analyse multidimensionnelles (Nuées Dynamiques), nous identifions les 4 stades juvéniles. Nous établissons les principales caractéristiques morphométriques des jeunes et des adultes.

L'espèce étudiée : *Sabatieria proabyssalis* a été décrite en 1971 par Vitiello et Boucher à partir de spécimens provenant des vases terrigènes côtières de Banyuls-sur-Mer et de la région provençale. Elle appartient aux consommateurs non sélectifs de dépôts (Wieser, 1953). Sur l'ensemble de 27 prélèvements répartis au cours d'un cycle annuel (de Bovée, 1981) elle constitue avec 2 202 individus déterminés 7,4 % de la Nématofaune et occupe le 4^e rang.

2. MATÉRIEL ET MÉTHODES

2-1. Récolte et conservation du matériel

Le prélèvement est réalisé en plongée sur les vases terrigènes côtières de la baie de Banyuls à 35 m (de Bovée et Soyer, 1974). L'échantillon est une carotte de 3,14 cm² de surface et 15 cm de long. Il est fixé au formol neutre. Tous les individus sont comptés et extraits après tamisage sur 40 µm (de Bovée et coll., 1974). Ils sont ensuite traités par la méthode glycéro éthanol (Seinhorst, 1959). Les spécimens sont montés dans la glycérine pure. Afin d'éviter leur écrasement la lamelle est bloquée par des languettes de papier.

2-2. Le fichier des données biométriques

Les mesures sont faites après tracé du contour de l'animal à la chambre claire avec un objectif $\times 100$ immersion. Dans ces conditions l'erreur sur la longueur totale ne peut excéder 50 µm, celle sur un diamètre 2 à 3 µm.

Nous mesurons pour cette seule espèce 2 133 individus sur les 2 200 identifiées; soit une « perte » inférieure à 5 %. Ce sont 1 282 formes juvéniles sur 1 334, et 851 adultes sur 868. Le critère de séparation est la présence ou non des organes reproducteurs (spicules, vulve). Les adultes se répartissent en 356 mâles (sur 359), 207 femelles non gravides (sur 211)

et 288 femelles gravides (sur 298). Le critère de séparation de ces deux dernières catégories est l'absence ou la présence d'ovocytes nettement développés.

Sur chacun des individus, nous disposons d'un minimum de 10 variables : nous mesurons la longueur totale (L.T.), la longueur de l'œsophage (L.O.) et de la queue (L.Q.), les diamètres maximal (d.M.), céphalique (d.C.) et anal (d.A.). Nous calculons les coefficients de de Mann (a,b,c) et le rapport L.Q./d.A..

Pour les mâles, nous ajoutons la longueur du spicule (L.S.) et de sa corde (L.C.) et calculons les rapports L.Q./L.S. et L.S./d.A.. Pour les femelles, nous apportons la distance de la vulve à l'extrémité antérieure (L.V.) et calculons le pourcentage correspondant (V %).

Enfin, nous calculons pour chacun des groupes identifiés le rapport L.O./L.Q..

La non mesure d'une dimension (animal mal positionné, organe mal distingué ou incomplet) entraîne l'éviction de l'individu du fichier de données. De même, nous écartons les rares formes où nous observons une cicatrisation de l'extrémité caudale à la suite d'un sectionnement.

2-3. Traitement des données : agrégation autour de centres variables

Cette méthode est plus connue sous le nom des Nuées Dynamiques (Diday, 1970 in Diday, 1971). C'est selon les auteurs et les utilisateurs la technique de partitionnement la plus efficace pour traiter les tableaux de grande dimension. Elle n'a, à notre connaissance, jamais été employée en Océanographie ou en Biologie marine.

Cette méthode de classification est basée sur le réassignement. Elle permet de rechercher une partition sur un tableau de grande dimension telle que les individus au sein d'un même groupe se ressemblent le plus possible entre eux, et que les individus de deux groupes différents soient aussi dissemblables que possible. La distance entre individus est mesurée, selon la nature des données soit par une métrique euclidienne, soit par une distance du CHI².

Les individus sont agglomérés autour de m individus types, tirés ou non au hasard, qui constituent k noyaux. Les individus sont alors attribués au groupe dont ils sont à distance minima du noyau. On retire de nouveaux individus types dans chaque groupe pour constituer de nouveaux noyaux. Cet algorithme est répété plusieurs fois. Il y a convergence vers une variance minima pour chaque groupe. Toutefois, on ne peut être sûr que ce soit le minima minimorum. On répète donc l'algorithme n fois. On obtient $n \times k$ groupes d'individus. La notion de « Formes Fortes » se définit ainsi : ce sont

des ensembles d'individus qui dans les $n \times k$ groupes trouvés ont toujours été réunis. Ils ont donc entre eux la plus grande affinité.

La dernière phase de la méthode est d'établir une hiérarchie entre les formes fortes. La distance entre chacune d'elles est calculée par le nombre de fois où elles n'ont pas été ensemble dans les $n \times k$ groupes.

La structure des données biométriques nous fait adopter une métrique euclidienne sur une matrice centrée réduite. Les étalons par noyaux sont au nombre de 20 et tirés au hasard. Le nombre de classes est égal à celui des stades juvéniles et fixé à 4. La convergence est toujours atteinte (entre la 3^e et la 5^e itération).

3. INDIVIDUALISATION DES STADES

Le jeune de *S. proabyssalis* est au plan de la morphologie générale un adulte en miniature. Son aspect est celui des stades âgés. L'ornementation cuticulaire est du même type que celle de l'adulte, mais de moins en moins franche au fur et à mesure que la taille diminue. En raison des difficultés d'observation nous n'apportons pas de précisions sur d'éventuelles variations de la sétation céphalique ou corporelle. Nous sommes donc contraint de nous borner aux seuls résultats apportés par la méthodologie des Nuées Dynamiques. A l'issue du calcul, il se dégage 29 formes fortes dont 16 ont 10 individus ou plus. Le tracé de la hiérarchie des formes fortes met en évidence les 4 stades (J1, J2, J3, J4). Ces groupes comprennent respectivement 359, 272, 169 et 452 individus. La discussion de leurs caractéristiques morphométriques et quelques observations qualitatives nous permettront de critiquer leur validité.

3-1. Caractéristiques morphométriques des jeunes et des adultes (tabl. I)

La longueur totale demeure le paramètre le plus directement accessible. Aussi, est-ce en fonction de cette variable que nous traçons les histogrammes de fréquence de taille (Fig. 1) et les graphes de l'évolution des valeurs moyennes (Fig. 2).

Les tailles moyennes des 4 stades sont respectivement de 521,7 μm ; 760,1 μm ; 936,9 μm et 1221,7 μm et correspondent à la classe modale. La taille des premiers adultes est voisine de 1100 μm . La longueur totale moyenne des mâles est de 1 497 μm , celle des femelles non ovigères est égale à 1 633 μm , celle des femelles gravides à 1 741,6 μm . Ces dimensions correspondent à la classe modale sauf pour les femelles gravides où elle apparaît légèrement décalée. Ces remarques et la considération de la figure 1 permettent d'admettre que les

tailles de ces organismes sont à peu de choses près normalement distribuées au sein des différents groupes et selon un seul mode.

Tant pour les jeunes que pour les adultes, la variabilité au sein d'un stade demeure élevée, le coefficient de variation (c.v.) est souvent proche de 10 %. Ainsi, chez les mâles, le rapport des tailles extrêmes est voisin de 1,6; il est proche de 2 pour les jeunes du premier stade.

Il est aisé de constater (Fig. 2) que les valeurs moyennes des divers organes et des coefficients sont liées à la longueur totale. Ainsi, pour des jeunes dont la taille moyenne varie de 521,6 à 1221,7 μm , la longueur de l'œsophage et de la queue croissent respectivement de 122,2 à 185,5 μm et de 70,7 à

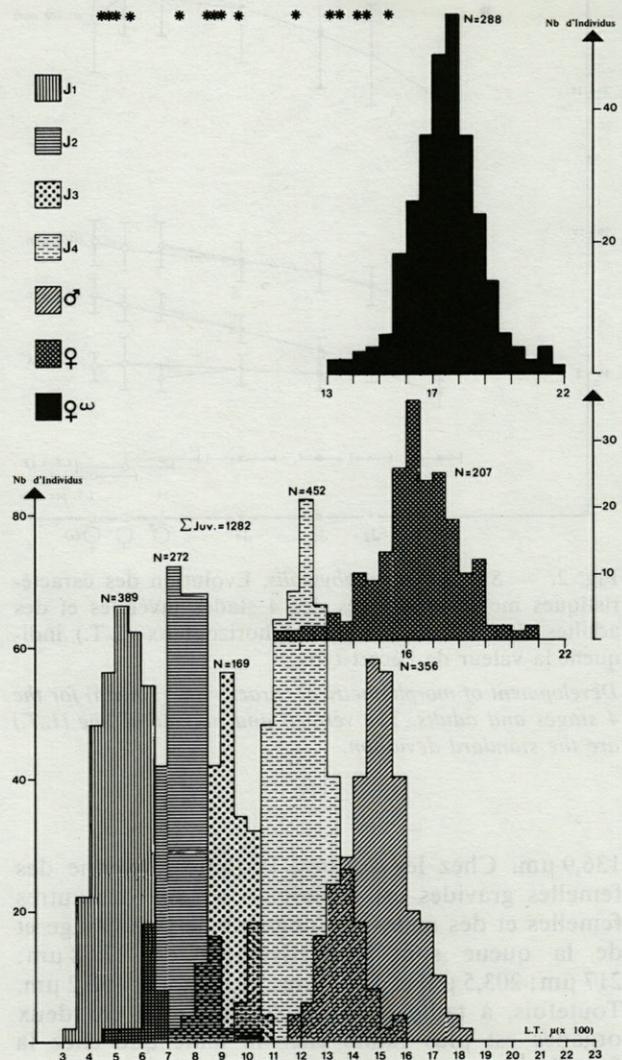


Fig. 1. — *Sabatieria proabyssalis*. Histogrammes de fréquence de taille des 4 stades juvéniles et des adultes. Les étoiles indiquent l'emplacement des individus à double amphide.

Length frequency histograms for the 4 juvenile stages and adults. The asterisks indicate the larvae with a double amphid.

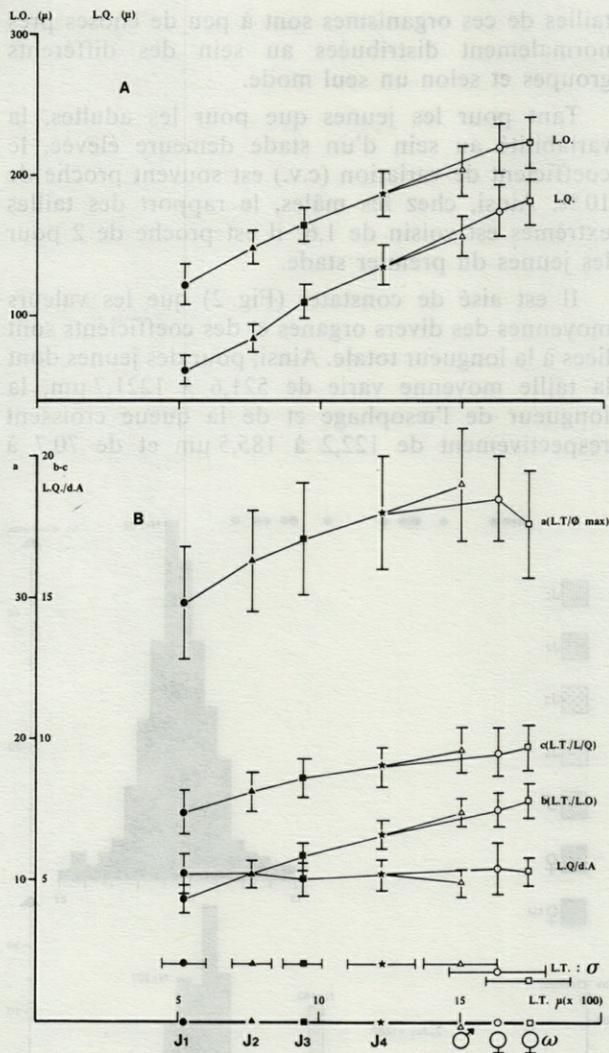


Fig. 2. — *Sabatieria proabyssalis*. Evolution des caractéristiques morphométriques des 4 stades juvéniles et des adultes. Les traits verticaux et horizontaux (L.T.) indiquent la valeur de l'écart type.

Development of morphometrical characteristics (mean) for the 4 stages and adults. The vertical and horizontal line (L.T.) are the standard deviation.

136,9 µm. Chez les adultes, la taille moyenne des femelles gravides est supérieure à celle des autres femelles et des mâles, la longueur de l'œsophage et de la queue sont respectivement de 277,8 µm; 217 µm; 203,5 µm et 180,7 µm; 173,1 µm et 156,2 µm. Toutefois, à taille égale, la longueur de ces deux organes est plus faible chez le mâle que chez la femelle.

Le coefficient a (L.T./d.m.) croît, chez les jeunes de 29,7 à 36,1. Chez les femelles gravides il est de 35,2 et inférieur à celui des autres femelles (36,9) et surtout des mâles (38,1). En raison de la présence des ovocytes le diamètre maximal est proportionnellement plus important donc, le rapport a décroît.

Tabl. I. — *Sabatieria proabyssalis*. Données morphométriques des 4 stades juvéniles (J1 à J4) et des adultes. m = moyenne, σ = écart type, c.v. = coefficient de variation, min. et max. = valeur la plus petite et la plus grande. Abréviations des paramètres (L.T....) expliquées dans le texte.

Morphometrical data for the 4 juvenile stages (J1 to J4) and adults. m = mean, σ = standard deviation; c.v. = coefficient of variation; min. and max. = minimal and maximal value. The parameters (L.T....) are explained in the text.

	J1	J2	J3	J4	♂	♀	♀w
Nb	389	272	169	452	356	207	288
L.T. m	521,66	760,11	936,90	1221,74	1497,04	1633,83	1741,64
σ	79,53	64,10	69,05	118,88	133,84	166,32	148,26
c.v.	15,2	8,4	7,4	9,7	8,9	10,2	8,5
min.	339	600	740	960	1170	1130	1320
max.	670	1005	1070	1620	1885	2100	2160
L.O. m	122,19	147,38	162,94	185,85	203,85	217,04	222,77
σ	13,75	12,32	13,00	15,87	18,25	18,17	18,10
c.v.	11,2	8,4	8,0	8,5	9,0	8,4	8,1
min.	90	95	130	145	160	170	185
max.	155	182	200	242	280	290	280
L.Q. m	70,67	93,80	109,95	136,86	156,22	173,07	180,73
σ	10,40	9,97	11,57	14,74	14,34	18,17	16,26
c.v.	14,7	10,6	10,5	10,8	9,2	10,5	9,0
min.	40	50	66	99	115	115	130
max.	105	125	180	190	205	220	235
d.C. m	6,25	7,46	8,28	9,61	10,82	11,46	11,59
σ	0,76	0,83	0,85	1,17	1,10	2,45	1,05
c.v.	12,2	11,1	10,3	12,2	10,2	21,4	9,1
min.	4	5	6	7	8	9	9
max.	9	12	12	13	14	14	14
d.M. m	17,78	23,53	27,64	34,40	39,62	45,39	49,94
σ	2,05	2,75	2,48	4,82	4,72	7,83	6,10
c.v.	11,5	11,7	9,0	14,0	11,9	17,2	12,2
min.	10	17	20	17	27	34	34
max.	29	32	33	51	52	62	67
d.A. m	13,78	18,07	21,78	26,33	32,77	32,17	34,07
σ	2,05	1,91	1,87	2,90	3,63	3,80	3,55
c.v.	14,9	10,6	8,6	11,0	11,1	11,8	10,4
min.	9	11	17	19	25	23	26
max.	19	23	29	37	40	41	49
a m	29,73	32,60	34,17	36,12	38,10	36,92	35,22
σ	3,95	3,47	3,92	4,53	3,94	3,15	3,86
c.v.	13,3	10,9	11,5	12,5	10,3	8,5	10,9
min.	15,72	20,31	26,00	24,88	29,42	28,96	25,38
max.	59,50	51,00	46,36	77,65	49,68	48,59	49,41
b m	4,27	5,18	5,78	6,59	7,38	7,54	7,84
σ	0,47	0,52	0,53	0,53	0,51	0,63	0,60
c.v.	11,0	10,0	9,2	8,0	6,9	8,4	7,7
min.	3,05	4,07	4,30	5,19	5,93	5,96	5,86
max.	6,21	7,37	7,50	8,80	8,85	10,03	9,50
c m	7,42	8,15	8,58	8,97	9,62	9,48	9,68
σ	0,80	0,65	0,73	0,72	0,78	0,80	0,82
c.v.	10,8	8,0	8,5	8,0	8,1	8,4	8,5
min.	5,31	6,43	4,78	7,10	6,97	7,82	7,28
max.	9,89	12,10	11,27	11,57	12,30	12,18	12,91
L.Q. m	5,17	5,22	5,07	5,23	4,92	5,44	5,34
σ	0,67	0,59	0,58	0,56	0,54	0,92	0,55
c.v.	13,0	11,3	11,4	10,7	11,0	16,9	10,3
min.	3,46	3,57	3,28	3,52	2,88	4,13	3,57
max.	7,50	7,73	9,47	6,88	6,43	6,80	6,77
L.O./L.Q.	1,73	1,57	1,48	1,36	1,30	1,25	1,23
L.V. m						801,50	841,37
σ						82,09	67,74
c.v.						10,2	8,1
min.						575	580
max.						1045	1055
V % m						48,86	48,28
σ						2,32	1,76
c.v.						4,7	3,6
min.						35,76	42,82
max.						59,77	57,50
L.S. m					44,27		
σ					4,86		
c.v.					11,0		
min.					30		
max.					58		
L.C. m					36,91		
σ					4,18		
c.v.					11,3		
min.					22		
max.					46		
L.Q. m					3,55		
σ					0,34		
c.v.					9,6		
min.					2,72		
max.					4,87		
L.S. m					1,40		
σ					0,13		
c.v.					9,3		
min.					0,92		
max.					1,74		

Chez les juvéniles le coefficient b (L.T./L.O.) croît de 4,3 à 6,6. Le rapport c (L.T./L.Q.) augmente de 7,4 à 9. Conformément aux remarques formulées plus haut sur l'évolution de la taille moyenne de l'œsophage et de la queue, ces rapports sont, chez le mâle, et à taille égale, supérieurs à ceux des femelles. Ces deux organes sont donc proportionnellement plus importants chez les formes de petite taille. Ainsi, l'œsophage constitue-t-il 23,4 % de J1 et

seulement 15,2 % de J4. Le rapport L.O./L.Q. traduit l'importance relative de ces deux parties du corps : il décroît de 1,73 (J1) à 1,36 (J4).

Le rapport L.Q./d.a. est plus constant. Les valeurs les plus basses sont calculées chez les mâles. Pour ce sexe, le développement de l'appareil spiculaire entraîne un diamètre anal plus important et par conséquent un rapport moindre. La longueur moyenne des spicules est voisine de 45 μm pour une

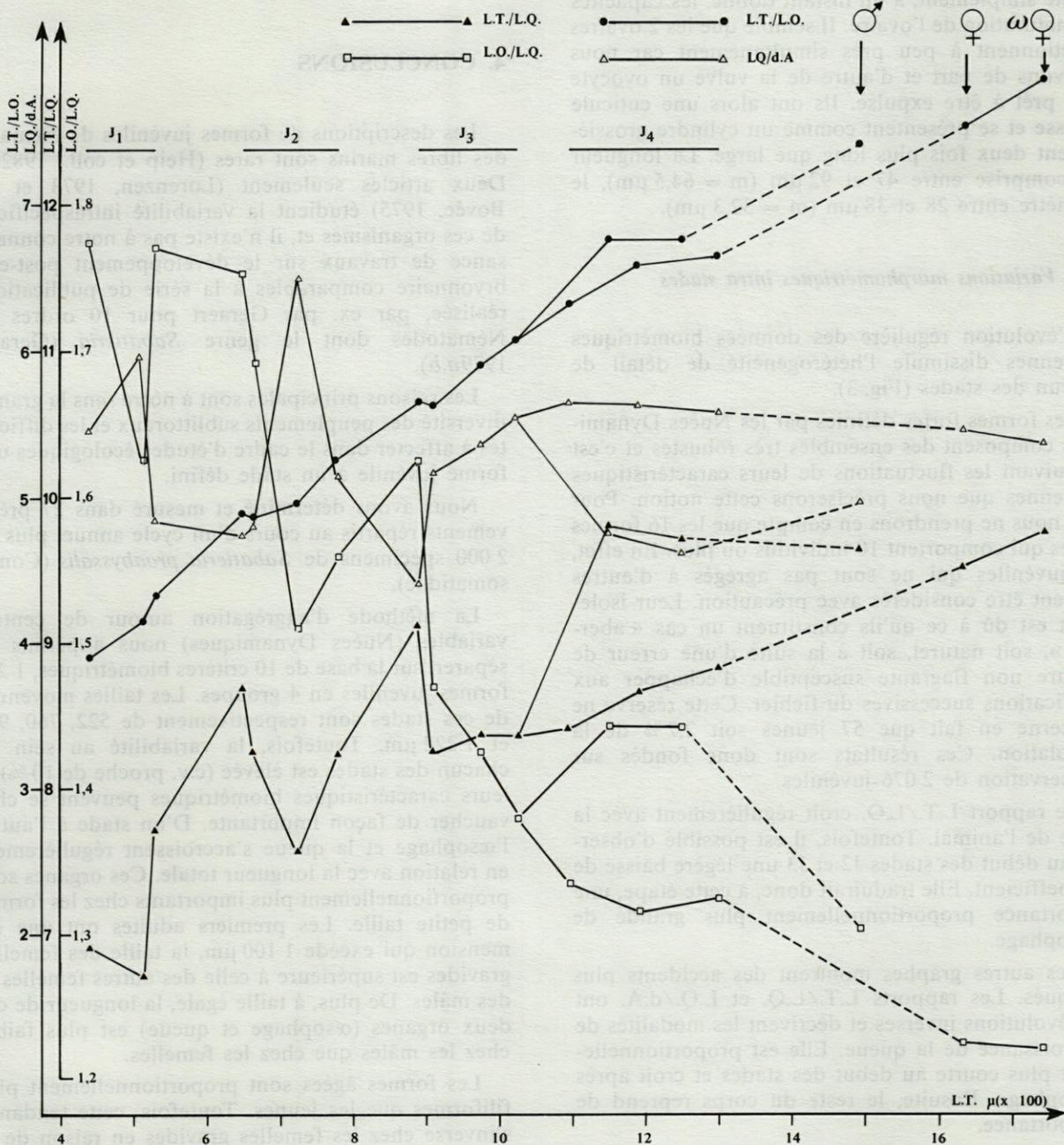


Fig. 3. — *Sabatieria proabyssalis*. Evolution des caractéristiques morphométriques des 16 principales formes fortes définies par la technique des Nuées Dynamiques et des adultes; les traits horizontaux (J1 à J4) indiquent à quel stade juvénile les formes fortes appartiennent.

Development of morphometrical characteristics (mean) for the 16 « formes fortes » isolated by the Dynamic Clusters Method and adults. The horizontal line (J1 to J4) indicate the larval stage of successive « formes fortes ».

corde de 36,9 μm . Ils représentent un peu moins de 1,5 fois le diamètre anal et environ 28 % de la longueur de la queue.

Chez cette espèce la vulve est située vers le milieu du corps, un peu antérieurement. Nous comptons généralement de 16 à 21 ovocytes répartis également entre les 2 ovaires. Seule une femelle de 1750 μm ne possédait qu'un ovocyte mûr dans l'ovaire supérieur. Il ne nous est toutefois pas possible de préciser si ce nombre doit être considéré comme définitif ou reflète simplement, à un instant donné, les capacités de maturation de l'ovaire. Il semble que les 2 ovaires fonctionnent à peu près simultanément car nous trouvons de part et d'autre de la vulve un ovocyte mûr prêt à être expulsé. Ils ont alors une cuticule épaisse et se présentent comme un cylindre grossièrement deux fois plus long que large. La longueur est comprise entre 47 et 92 μm ($m = 64,5 \mu\text{m}$), le diamètre entre 28 et 38 μm ($m = 32,3 \mu\text{m}$).

3-2. Variations morphométriques intra stades

L'évolution régulière des données biométriques moyennes dissimule l'hétérogénéité de détail de chacun des stades (Fig. 3).

Les formes fortes définies par les Nuées Dynamiques composent des ensembles très robustes et c'est en suivant les fluctuations de leurs caractéristiques moyennes que nous précisons cette notion. Pour cela nous ne prendrons en compte que les 16 formes fortes qui comportent 10 individus ou plus. En effet, les juvéniles qui ne sont pas agrégés à d'autres doivent être considérés avec précaution. Leur isolement est dû à ce qu'ils constituent un cas « aberrant », soit naturel, soit à la suite d'une erreur de mesure non flagrante susceptible d'échapper aux vérifications successives du fichier. Cette réserve ne concerne en fait que 57 jeunes soit 2,7 % de la population. Ces résultats sont donc fondés sur l'observation de 2 076 juvéniles.

Le rapport L.T./L.O. croît régulièrement avec la taille de l'animal. Toutefois, il est possible d'observer au début des stades J2 et J3 une légère baisse de ce coefficient. Elle traduirait donc, à cette étape, une importance proportionnellement plus grande de l'œsophage.

Les autres graphes montrent des accidents plus marqués. Les rapports L.T./L.Q. et L.Q./d.A. ont des évolutions inverses et décrivent les modalités de la croissance de la queue. Elle est proportionnellement plus courte au début des stades et croît après l'œsophage. Ensuite, le reste du corps reprend de l'importance.

L'étude comparée de la croissance de l'œsophage et de la queue (rapport L.O./L.Q.) confirme ces points, notamment pour les stades 1, 2 et 3.

Les dernières formes fortes du stade 4 montrent un allongement grossièrement isométrique de l'œso-

phage, de la queue et de la longueur totale. A partir de ce groupe, les valeurs semblent s'ordonner selon 2 directions séparées puisque 2 des 5 formes fortes de ce stade s'éloignent systématiquement des 3 autres.

Nous avons précédemment montré qu'il est possible de différencier morphométriquement les diverses catégories d'adultes. Nous les relierons aux formes fortes du stade J4 qui possèdent les caractéristiques les plus voisines.

4. CONCLUSIONS

Les descriptions de formes juvéniles de Nématodes libres marins sont rares (Heip et coll., 1982b). Deux articles seulement (Lorenzen, 1973 et de Bovée, 1975) étudient la variabilité intraspécifique de ces organismes et, il n'existe pas à notre connaissance de travaux sur le développement post-embryonnaire comparables à la série de publications réalisée, par ex. par Geraert pour 10 ordres de Nématodes dont le genre *Sabatieria* (Geraert 1979a,b).

Les raisons principales sont à notre sens la grande diversité des peuplements sublittoraux et les difficultés à affecter dans le cadre d'études écologiques une forme juvénile à un stade défini.

Nous avons déterminé et mesuré dans 27 prélèvements répartis au cours d'un cycle annuel plus de 2 000 spécimens de *Sabatieria proabyssalis* (Comesomatidae).

La méthode d'aggrégation autour de centres variables (Nuées Dynamiques) nous a permis de séparer, sur la base de 10 critères biométriques, 1 282 formes juvéniles en 4 groupes. Les tailles moyennes de ces stades sont respectivement de 522, 760, 937 et 1 222 μm . Toutefois, la variabilité au sein de chacun des stades est élevée (c.v. proche de 10 %) et leurs caractéristiques biométriques peuvent se chevaucher de façon importante. D'un stade à l'autre, l'œsophage et la queue s'accroissent régulièrement en relation avec la longueur totale. Ces organes sont proportionnellement plus importants chez les formes de petite taille. Les premiers adultes ont une dimension qui excède 1 100 μm , la taille des femelles gravides est supérieure à celle des autres femelles et des mâles. De plus, à taille égale, la longueur de ces deux organes (œsophage et queue) est plus faible chez les mâles que chez les femelles.

Les formes âgées sont proportionnellement plus filiformes que les jeunes. Toutefois, cette tendance s'inverse chez les femelles gravides en raison de la présence des ovocytes. Chez les mâles, la présence des spicules explique que le diamètre anal soit plus important.

Les diverses parties du juvénile de *Sabatieria proabyssalis* n'ont pas la même dynamique de

croissance. Au début des stades 1, 2 et 3 c'est d'abord l'œsophage qui croît plus rapidement que le reste du corps. Puis, nous relevons un accroissement plus marqué de la queue. Enfin, le reste du corps de l'animal s'allonge. Il est intéressant de souligner que les phases d'augmentation rapide de l'œsophage et de la queue ne sont traduites que par des formes fortes dont la variable, longueur totale moyenne, est inférieure à la taille moyenne du stade. Il est donc tout à fait probable que c'est un phénomène précoce, rapide et bref vis-à-vis de la durée totale du stade. Au cours du 4^e stade, il est possible de discerner chez les juvéniles les tendances morphométriques des adultes.

Peu d'informations qualitatives sont susceptibles d'aider à préciser les différents stades larvaires. Ce sont 1 forme de 510 µm dotée d'une exuvie et 14 juvéniles qui possèdent une double amphide. Ils se concentrent surtout (Fig. 1) entre 450 et 550 µm, lors du passage de J1 à J2. Un second ensemble s'observe entre 850 et 960 µm et regroupe des juvéniles de J2 et J3. En J4, ces jeunes sont plus dispersés, de 1 200 à 1 450 µm et traduisent le transfert du dernier stade larvaire aux adultes.

Il nous paraît évident, qu'au plan individuel, en raison d'ambiguïtés d'attribution et notamment dans les marges des distributions, telle ou telle forme n'a sans doute pas été affectée à son vrai stade. Elle demeure par ailleurs impossible à identifier. En dépit de cette réserve, les précisions que nous apportons sur la croissance des organes au sein de chaque groupe de juvéniles, la distribution nette des histogrammes et la position privilégiée de la plupart des individus en intermue, nous conduisent à admettre que les ensembles définis par la méthode des Nuées Dynamiques correspondent globalement à la réalité de chaque stade juvénile. Ces renseignements nous seront précieux lors de l'étude de la dynamique et de la production de cette espèce (de Bovée, 1984).

REMERCIEMENTS — Ce travail a été réalisé dans le cadre des recherches de l'U.R.A. 117 (C.N.R.S.). Le logiciel des Nuées Dynamiques est celui de la bibliothèque de programmes du CNUC. Nous tenons à remercier M. Ph. Albert pour son aide précieuse lors de la préparation du matériel biologique.

BIBLIOGRAPHIE

- BOVÉE, F. de, 1975. Etude morphométrique de *Dorylaimopsis mediterranea* Grimaldi de Zio, Nématode libre marin. *Vie Milieu*, **25** (2A) : 215-226.
- BOVÉE, F. de, 1981. Ecologie et dynamique des Nématodes d'une vase sub-littorale (Banyls-sur-Mer). Thèse doct. état, Univ. P. M. Curie Paris VI, 194 p.
- BOVÉE, F. de, 1984. Life cycle of *Sabatieria proabyssalis* (Nematoda, Comesomatidae). II Dynamic and Production (à paraître).
- BOVÉE, F. de et J. SOYER, 1974. Cycle annuel quantitatif du méiobenthos des vases terrigènes côtières de Banyuls-sur-Mer. *Vie Milieu*, **24** (1B) : 147-157.
- BOVÉE, F. de, J. SOYER et Ph. ALBERT, 1974. The importance of the mesh size for the extraction of muddy bottom meiofauna. *Limnol. Oceanogr.*, **19** (2) : 350-354.
- DIDAY, E., 1970. La méthode des nuées dynamiques et la reconnaissance des formes. Fascicule D.I.A., IRIA Rocquencourt.
- DIDAY, E., 1971. Une nouvelle méthode en classification automatique et reconnaissance des formes, la méthode des nuées dynamiques. *Rev. Stat. App.*, **19** (2) : 19-33.
- GERAERT, E., 1979a. Growth and form in Nematodes : III Comparison of Oesophagus and body shape. *Nematologica*, **25** (1) : 1-21.
- GERAERT, E., 1979b. Growth and form in Nematodes : IV Tail length and vulva position. *Nematologica*, **25** (4) : 439-444.
- HEIP, C., P.M. HERMAN et A. COOMANS, 1982. The productivity of Marine meiobenthos. *Meded. K. Acad. Wet. lett. Schone Kunsten Belg. Kl. Wet.*, **44**, (2) : 1-20.
- HEIP, C., M. VINX, N. SMOL et G. VRAKEN, 1982a. The systematics and Ecology of free-living Marine Nematodes. *Helminth. Abstr., Series B*, **51** (1) : 1-31.
- LORENZEN, S., 1973. Die Familie *Eosilonematidae* (Nematoda). *Mikrofauna des Meeresboden*, **25** : 1-86.
- SEINHORST, J.W., 1959. A rapid method for the transfer of nematodes from fixative to anhydrous glycerine. *Nematologica*, **4** : 67-69.
- WARWICK, R.M., 1980. Population Dynamics and Secondary Production of Benthos. in : Marine Benthic Dynamics : 1-23. The Belle W. Baruch library in marine sciences 11. Edit. R. Tenore et B. Coull. University of South Carolina Press.
- WIESER, W., 1953. Die Beziehung zwischen Mundoehlen-gestalt, Ernährungsweise und Vorkommen bei freilebenden marinen Nematoden. *Ark. Zool.*, **4** : 439-484.

LE PHYTOBENTHOS DE LA FRANGE INFRALITTORALE DANS LE PORT DE PORT- VENDRES (PYRÉNÉES-ORIENTALES, FRANCE) : Première partie

*The phytobenthos of the infralittoral fringe
in the Port-Vendres harbour
(Pyrénées-Orientales, France) : part one*

J. MARCOT-COQUEUGNIOT *, C.F. BOUDOURESQUE *
et M. KNOEPFFLER **

* Laboratoire d'Écologie du Benthos
et de Biologie végétale marine
Case 901, Faculté des Sciences de Luminy,
70, route Léon Lachamp, 13288 Marseille Cedex 9
** Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer

PHYTOBENTHOS
POLLUTION
PORT

RÉSUMÉ. — Une description succincte du Port de Port-Vendres et de ses activités (trafic, pêche, plaisance, population) est donnée. Des mesures des caractéristiques chimiques et des polluants ont été effectuées trois années de suite, au printemps, dans les eaux du port. Ces résultats sont comparés à ceux obtenus dans des grands ports méditerranéens : Naples, Gênes, Marseille, Barcelone. Il apparaît que le niveau général de la pollution dans le port de Port-Vendres est souvent comparable, quelquefois même supérieur, à ce qui a été observé dans les grands ports méditerranéens. Enfin, les variations saisonnières du phytobenthos de la frange infralittorale sont décrites et analysées.

PHYTOBENTHOS
POLLUTION
HARBOUR

ABSTRACT. — A brief description of the Port-Vendres harbour is given : traffic, fisheries, yachting, population. Over three years, in spring, measures of chemical characteristics and of pollutants were carried out in the waters of the harbour. The results are compared with those of important mediterranean harbours such as Naples, Genova, Marseilles, Barcelona. It appears that the general pollution in the Port-Vendres harbour is at the same level, sometimes higher, as that of the great Mediterranean harbours. Seasonal modifications of the phytobenthos in the upper infralittoral fringe of the harbour are described and analysed.

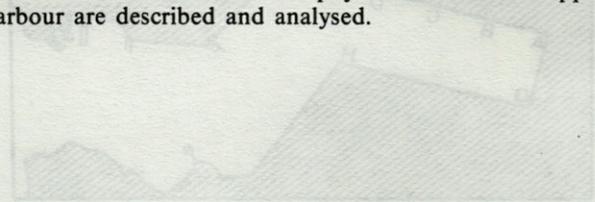


Fig. 1. — Le port de Port-Vendres, emplacement des stations étudiées.

I. INTRODUCTION

1. Le port de Port-Vendres

Port-Vendres est une petite ville de 6 000 habitants dotée d'un port très important; le trafic du port de commerce (150 000 à 200 000 tonnes par an) est surtout tourné vers l'Afrique du Nord (agrumes, engrais); la pêche y est active (conserveries d'anchois); Port-Vendres est enfin un port de plaisance (150 emplacements de bateaux) utilisé surtout en été.

Cette forte et multiple activité portuaire (plaisance, pêche et commerce), ajoutée au tourisme saisonnier, fait de Port-Vendres une station bien représentative des ports méditerranéens de moyenne importance.

C'est pourquoi cette station fait l'objet, depuis 1974, d'une étude pluridisciplinaire à laquelle ont participé plusieurs chercheurs, stagiaires et techniciens de l'Université de Marseille-Luminy, du Laboratoire Arago et de l'I.U.T. de Perpignan. Le présent travail a pour but de synthétiser les données rassemblées au cours de 10 années de recherche (mémoires, travaux inédits, publications préliminaires). L'importance des données accumulées autorise des comparaisons précises avec les autres ports méditerranéens.

2. Les caractéristiques physico-chimiques des eaux du port

La population de Port-Vendres double en été tandis que le volume des eaux usées triple. Celles-ci sont rejetées en mer, au sud de la ville, mais des égoûts secondaires et des surverses d'eaux pluviales débouchent dans le port : lors des orages, un volume important d'eaux douces, chargées d'engrais et de pesticides provenant des vignobles de l'arrière-pays, se déverse dans le port.

Depuis 1979, les caractéristiques physico-chimiques de l'eau du bassin de plaisance (Fig. 1) sont analysées régulièrement (Casanobas, 1979; Llauberes et Ortiz, 1980; Herquel et Javaux, 1981).

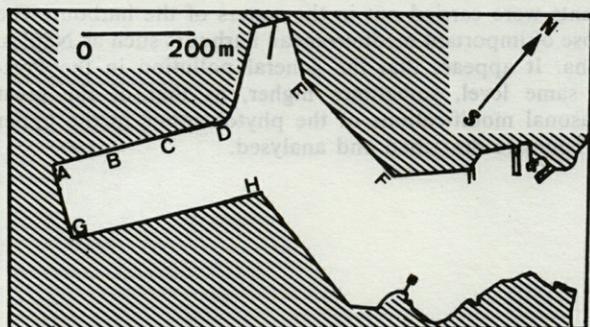


Fig. 1. — Le port de Port-Vendres. Emplacement des stations étudiées.

The Port-Vendres harbour with studied sites.

Nous avons calculé, d'après l'ensemble des mesures des auteurs ci-dessus cités, des moyennes générales concernant le printemps et permettant de donner une idée de l'ordre de grandeur et de l'amplitude des variations de ces paramètres. Pour chaque paramètre, nous avons classé l'ensemble des mesures par ordre croissant, et séparé les mesures les plus faibles (10 % de l'ensemble) et les mesures les plus élevées (10 % de l'ensemble); dans le tableau I (A à E), la valeur médiane représente la moyenne générale de toutes les données; la valeur de gauche est la moyenne des 10 % les plus faibles, la valeur de droite est la moyenne des 10 % les plus élevées.

a) Salinité

En Méditerranée occidentale, les salinités superficielles se situent entre 37 et 38 ‰. Dans le port de Port-Vendres, une légère dessalure est presque toujours perceptible en surface où la salinité moyenne est de (28,2) 35,3 (37,7) ‰. En profondeur (6 à 7 m), la salinité moyenne est un peu plus élevée : (33,6) 36,5 (37,8) ‰. Lors des orages, la salinité de surface peut diminuer dans des proportions considérables : (17,9) 30,1 (36,7) ‰.

b) Phosphates

Des différences sensibles ont été notées d'une année à l'autre. En 1979, Casanobas a obtenu des valeurs comprises entre 0,08 et 10,44 μatg de P/l. En 1981, Herquel et Javaux trouvent des valeurs très supérieures à celles de 1980 (Llauberes et Ortiz, 1980) (Tabl. I A).

c) Nitrates

Les eaux de surface sont toujours nettement plus riches en nitrates que les eaux proches du fond (6 à 7 mètres) (Tabl. I B).

d) Détergents

La teneur en détergents anioniques est généralement inférieure à 1 mg/l (Tabl. I C); nous disposons également de quelques données concernant les détergents cationiques (Tabl. I D).

e) Oxygène dissous

Les eaux de surface et les eaux du fond du port sont en moyenne en légère sursaturation (Tabl. I E).

f) Turbidité

La profondeur de disparition du disque de Secchi, mesurée à des heures variables, est en moyenne comprise entre 4 et 6 m (Tabl. I F).

Tabl. I. — Teneur des eaux A, en phosphate ($\mu\text{atg P-PO}_4/1$) dans le port de Port-Vendres; B, en nitrates ($\mu\text{atg N-NO}_3/1$); C, en détergents anioniques (mg/l); D, en détergents cationiques (mg/l); E, en oxygène dissous (% de saturation); F, turbidité (m entre la surface de l'eau et le disque de Secchi lors de sa disparition).

A, phosphate contents in the Port-Vendres harbour ($\mu\text{atg P-PO}_4/1$); B, nitrate contents ($\mu\text{atg N-NO}_3/1$); C, anionic detergents (mg/l); D, cationic detergents (mg/l); E, dissolved O_2 (% of saturation); F, turbidity (meters of disappearance of the Secchi disc under the water level).

	Date et auteurs	Printemps 1979 (Casanobas)			Printemps 1980 (Llaubères & Ortiz)			Printemps 1981 (Herquel & Javaux)		
A	Surface				(0,06)	0,50	(1,95)	(0,00)	1,03	(6,73)
	Fond				(0,06)	0,18	(0,40)	(0,00)	0,34	(1,74)
B	Surface	(0,34)	2,51	(7,70)	(0,88)	17,67	(57,86)	(0,26)	5,37	(25,32)
	Fond	(0,13)	1,52	(5,40)	(0,29)	3,72	(13,51)	(0,23)	1,99	(4,94)
C	Surface	(0,003)	0,069	(0,176)	(0)	0,163	(1,055)	(0)	0,101	(0,558)
	Fond	(0,035)	0,038	(0,045)	(0)	0,051	(0,236)	(0)	0,048	(0,176)
D	Surface	(0,019)	0,045	(0,078)						
	Fond	(0,019)	0,154	(0,384)						
E	Surface				(98,55)	113,03	(132,00)	(83,80)	106,27	(122,40)
	Fond				(92,45)	111,05	(130,70)	(88,70)	103,73	(122,43)
F	Turbidité	(3,33)	5,40	(7,13)	(1,83)	4,00	(6,00)	(1,71)	4,49	(7,13)

g) Pollution du port de Port-Vendres

De façon à pouvoir établir des comparaisons avec les données de Port-Vendres, nous avons présenté de façon homogène (choix des unités, méthode de calcul des moyennes) les données de la littérature (Tabl. II, A à D).

De l'ensemble de ces données, difficiles à confronter dans la mesure où certaines d'entre elles ne concernent pas que le printemps, et où la maille spatio-temporelle n'est pas la même, il apparaît que le niveau général de la pollution dans le port de Port-Vendres est souvent comparable, quelquefois même supérieur, à ce qui a été observé dans les grands ports méditerranéens. Les teneurs en nitrates sont, par exemple, supérieures à celles du port de Marseille et les teneurs en détergents anioniques sont supérieures à celles du port de Gênes.

II. MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les relevés phytosociologiques ont été effectués, en plongée, par prélèvement intégral du substrat au marteau et au burin. Sauf indication contraire, la profondeur est comprise entre 10 et 20 cm, sous le zéro biologique (limite médiolittoral - infralittoral).

La surface des relevés est supérieure ou égale à l'aire minimale déterminée par les « points Molinier » (Boudouresque et Belsher, 1979); elle est ici comprise entre 100 et 200 cm^2 . Pour ces surfaces, la similitude qualitative entre relevés contigus (indice de Sørensen, 1948) est voisine de 0,75 (Marcot-

Coqueugnot et Boudouresque, 1979; Boudouresque *et al.*, 1980); la similitude quantitative pour des surfaces de 100 à 160 cm^2 (indice de Czekanowski *in* Goodall, 1978) est comprise entre 0,59 et 0,66; ces valeurs traduisent l'hétérogénéité naturelle du peuplement; nous ne considérerons donc des relevés comme différents que lorsque leurs similitudes seront nettement inférieures à ces valeurs.

Les groupes systématiques considérés sont les Bangiophyceae, les Florideophyceae, les Phaeophyceae, les Chlorophyceae et les Bryopsidophyceae. Les germinations ne sont pas prises en compte. Les Algues sont déterminées au laboratoire, la petite taille de la plupart d'entre elles rendant indispensable l'utilisation de la loupe et du microscope.

Certaines espèces possèdent des cycles hétéromorphes (par exemple le sporophyte *Aglaozonia melanoidea* et son gamétophyte *Cutleria adspersa*). Les différents stades d'un cycle hétéromorphe ont presque toujours une écologie et même une distribution géographique différentes, de telle sorte qu'il est préférable de maintenir la distinction entre eux, et commode de les traiter comme des espèces différentes. Pour simplifier l'exposé, l'expression « nombre de taxons » désignera donc aussi bien les espèces et variétés que les différents stades d'une espèce à cycle hétéromorphe.

Les paramètres phytosociologiques utilisés (recouvrement de chaque espèce R_i , recouvrement total R_t , densité de reproduction dG , nombre de taxons par relevé T , diversité selon Shannon H ., équitabilité, dominance en fonction du recouvrement DR , dominance qualitative DQ , tension) sont définis dans les publications de Boudouresque (1971), et de

Boudouresque et Cinelli (1976). Ces paramètres sont estimés ou calculés au laboratoire après le tri des relevés.

Une étude préliminaire du peuplement de surface de l'ensemble du port de Port-Vendres (Belsher *et al.*, 1975a et 1975b) nous permet de considérer la station C (Fig. 1) comme la plus représentative d'une éventuelle phytocénose portuaire, par l'ensemble des paramètres de son peuplement algal (nombre de taxons, diversité, équitabilité, densité de reproduction, etc.); c'est la raison pour laquelle nous l'avons choisie pour notre étude des variations saisonnières du peuplement, de ses fluctuations pluriannuelles et de sa réinstallation après destruction expérimentale.

Afin de préciser l'extension en profondeur du peuplement superficiel étudié, un transect a été réalisé le long de la paroi verticale du quai, de la surface jusqu'à 6 m de profondeur (le fond étant à 7 m).

III. VARIATIONS SAISONNIÈRES

1. Nombre de taxons

De février 1979 à septembre 1980 nous avons récolté au total 91 taxons à la station C. Dans un relevé donné, le nombre de taxons présents est compris entre 39 et 52; il ne paraît pas lié au cycle saisonnier.

Les Florideophyceae sont presque toujours légèrement dominantes (Tabl. III, A); mais toutes les classes sont bien représentées; en particulier les Bangiophyceae, dont la dominance qualitative est relativement importante (DQ = 10 à 15 %); Belsher (1974, 1977) a souligné l'importance des Bangiophyceae dans les peuplements d'eaux polluées.

2. Recouvrement

Le recouvrement total R_t varie de 160 % à 420 %. Cette dernière valeur, exceptionnellement élevée, correspond au développement spectaculaire, au mois de mai, de *Cutleria adspersa* et de « *Aglaozonia parvula* » stadium. D'une façon générale, le recouvrement total se situe aux environs de 200 %, ce qui est comparable aux valeurs du port de Port-Cros (Boudouresque *et al.*, 1977).

Les Phaeophyceae sont presque toujours dominantes, suivies des Florideophyceae. On remarque que la dominance des Bangiophyceae est négligeable (Tabl. III, B).

3. Densité de reproduction

La densité de reproduction est très élevée (6 à 7) en été et en automne. Elle est minimale en mars-avril (Fig. 2).

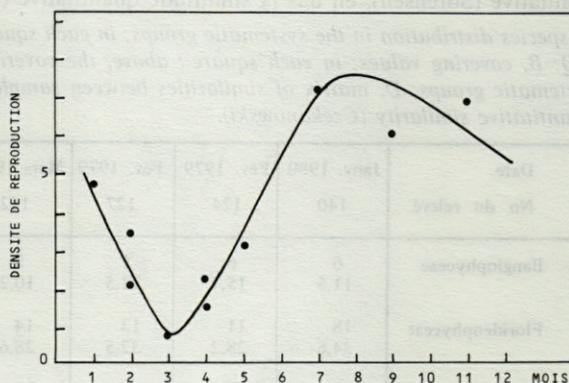


Fig. 2. — Densité de reproduction à la station C, tout au long de l'année.

Seasonal changes of Reproduction density at site C.

Des valeurs aussi élevées n'ont été rencontrées, en mer ouverte, que pour le peuplement épiphyte des feuilles de *Posidonia oceanica* (Linnaeus) Delile (*Posidoniolum oceanicae* Funk). Panayotidis (1980) trouve en effet des valeurs comprises entre 4 et 10 (moyenne 7,8).

Les espèces qui contribuent le plus aux variations de la densité de reproduction au cours de l'année sont :

- *Dictyota dichotoma*, qui est fertile de juillet à janvier,
- plusieurs espèces du genre *Cladophora* : *C. albidata*, *C. coelothrix*, *C. laetevirens*, *C. sericea*.

4. Tension

La Tension est considérée comme un indice de l'adaptation (lorsqu'elle est > 1, surtension) ou de l'inadaptation (lorsqu'elle est < 1, soustension) d'un groupe à un biotope (Boudouresque, 1971). Les Phaeophyceae sont toujours en forte surtension; de faibles surtensions sont occasionnellement réalisées par les Florideophyceae et les Bryopsidophyceae, tandis que les Bangiophyceae sont toujours en forte soustension (Tabl. III, C). Boudouresque *et al.* (1977) observent les mêmes tendances dans le port de Port-Cros.

5. Similarités

La similarité qualitative entre relevés est toujours très forte (0,61 à 0,84) (Tabl. III, D); elle traduit une grande homogénéité de la composition floristique du peuplement tout au long de l'année, ce que confirme la position aléatoire des relevés dans le dendrogramme (Fig. 3, A). En revanche, la similarité quantitative est plus variable (0,26 à 0,83) (Tabl. III, D); le dendrogramme (Fig. 3, B) permet de distinguer le groupe des relevés de juillet à janvier; les

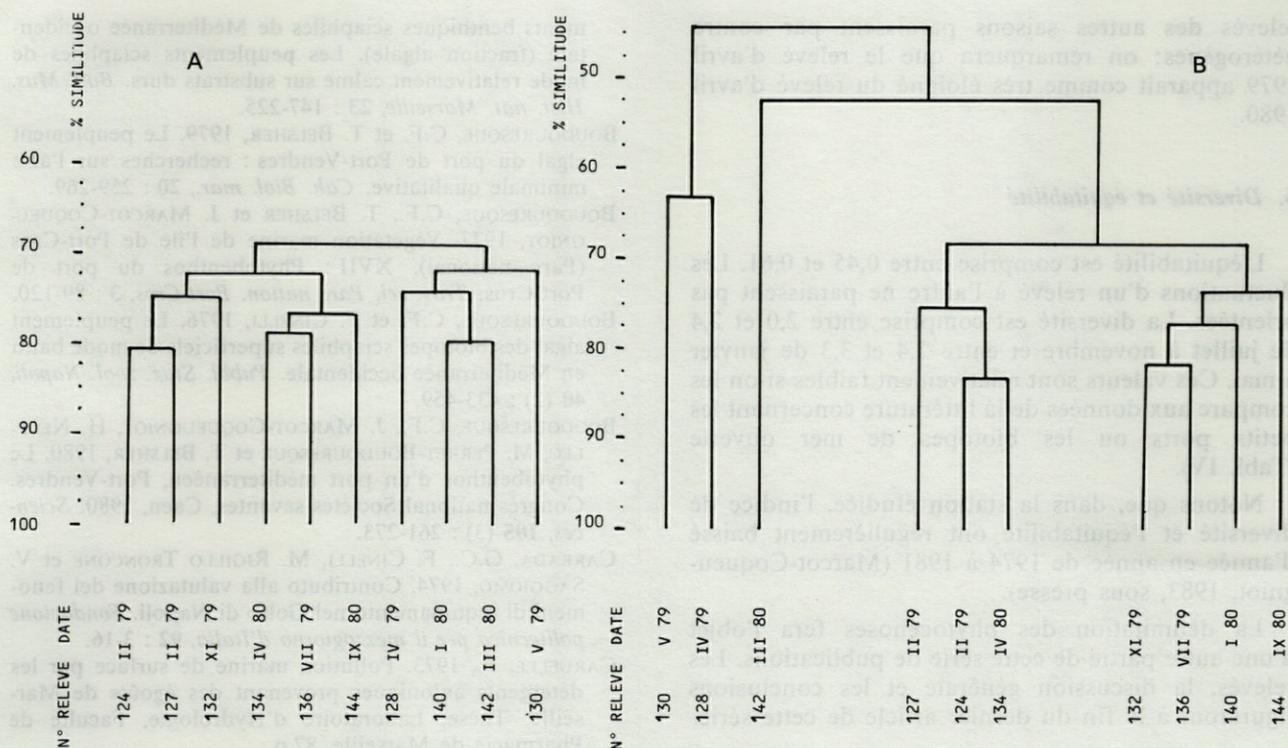


Fig. 3. — A. Dendrogramme des similarités qualitatives. B. Dendrogramme des similarités quantitatives.
 A. Dendrogram of qualitative similarities. B. Dendrogram of quantitative similarities.

Tabl. IV. — Comparaison de l'indice de diversité (Shannon) et de l'équitabilité dans différents peuplements méditerranéens.
 * = calculs faits à partir des données publiées par les auteurs.

Comparison of diversity index (Shannon) and equitability in different mediterranean milieus. * = calculations made from the author's published results.

Types de peuplement et lieux de récolte	Profondeur en mètres	Indice de diversité	Equitabilité	Références
Peuplement à <i>Cystoseira mediterranea</i> (Banyuls-sur-Mer, Pyrénées-Orientales)	0,0 à 0,2	2,70 à 3,62*	0,55 à 0,70 m = 0,65*	Boudouresque, 1969
Peuplement à <i>Cystoseira stricta</i> (îles de Jarre, Riou, Pomègues, B. du Rhône)	0,0 à 0,2	2,11 à 3,40	0,44 à 0,60 m = 0,54	Belsher, 1977
Peuplement de la roche infralittorale inférieure (île de Bagaud, Var)	3	2,43 à 3,27*	0,42 à 0,57 m = 0,48*	Coppejans, 1977
Peuplement de la roche infralittorale supérieure soumis à une pollution thermique (Port de Sénéymes, B. du Rh.)	0,0 à 0,3	1,52 à 4,68	0,30 à 0,75 m = 0,63*	Verlaque, 1977
Peuplement de la roche infralittorale inférieure soumis à une pollution thermique (Port de Sénéymes, B. du Rh.)	0,5 à 3,5	3,68 à 4,65	0,57 à 0,72 m = 0,64*	Verlaque & Giraud, 1979
Peuplement de la roche infralittorale peuplement de référence (Golfe de Fos, Ponteau, Bouches du Rhône)	1,7 à 3,3	4,34 à 4,68	0,66 à 0,70 m = 0,68*	Verlaque & Giraud, 1979
Peuplement des quais d'un port de plaisance (port de Port-Cros, Var)	0,0 à 0,2	2,98 à 3,22	0,54 à 0,66 m = 0,59*	Belsher, 1977
Peuplement épiphyte des feuilles de <i>Posidonia</i> (Golfe de Marseille, B. du Rh.)	7 à 13	1,16 à 2,85	0,29 à 0,58 m = 0,39	Panayotidis, 1980
Peuplements benthiques sciaphiles de Méditerranée occidentale	0,15 à 33	1,515 à 4,431		Boudouresque, 1973

relevés des autres saisons paraissent par contre hétérogènes; on remarquera que le relevé d'avril 1979 apparaît comme très éloigné du relevé d'avril 1980.

6. Diversité et équitabilité

L'équitabilité est comprise entre 0,45 et 0,61. Les fluctuations d'un relevé à l'autre ne paraissent pas orientées. La diversité est comprise entre 2,0 et 2,4 de juillet à novembre et entre 2,4 et 3,3 de janvier à mai. Ces valeurs sont relativement faibles si on les compare aux données de la littérature concernant les petits ports ou les biotopes de mer ouverte (Tabl. IV).

Notons que, dans la station étudiée, l'indice de diversité et l'équitabilité ont régulièrement baissé d'année en année de 1974 à 1981 (Marcot-Coqueugniot, 1983, sous presse).

La délimitation des phytocénoses fera l'objet d'une autre partie de cette série de publications. Les relevés, la discussion générale et les conclusions figureront à la fin du dernier article de cette série.

BIBLIOGRAPHIE

- ARIAS, E. et E. MORALES, 1963. Ecología del puerto de Barcelona y desarrollo de adherencias orgánicas sobre embarcaciones. *Investigacion pesquera*, **24** : 139-163.
- ARIAS, E. et E. MORALES, 1979. Variacion estacional de organismos adherentes en el puerto de Castellon de la Plana. *Investigacion pesquera*, **43** : 353-383.
- BELSHER, T., 1974. Séquence des effets d'un égoût urbain en fonction de l'éloignement de la source de pollution sur les peuplements photophiles de mode battu (fraction algale) : premiers résultats. *Bull. Soc. phycol. Fr.*, **19** : 158-163.
- BELSHER, T., 1977. Analyse des répercussions de pollutions urbaines sur le macrophytobenthos de Méditerranée (Marseille, Port-Vendres, Port-Cros). Thèse doct. 3^e cycle, Univ. d'Aix-Marseille II, 287 p.
- BELSHER, T., C.F. BOUDOURESQUE et J. MARCOT, 1975a. Le peuplement algal du port de Port-Vendres : indices de diversité. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, **23** (2) : 83-85.
- BELSHER, T., C.F. BOUDOURESQUE, J. MARCOT et M. PERRET, 1975b. Le peuplement algal du port de Port-Vendres : dominances qualitatives des grands groupes systématiques. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, **23** (2) : 87-89.
- BENON, P., B. BOURGADE et R. KANTIN, 1977. Impact de la pollution sur les écosystèmes méditerranéens côtiers, aspects planctoniques. Thèse doct. 3^e cycle, Océanologie. Centre univ. Marseille-Luminy, Univ. d'Aix-Marseille II, 400 p. + annexes.
- BOUDOURESQUE, C.F., 1971. Méthodes d'étude qualitative et quantitative du benthos (en particulier du phytobenthos). *Téthys*, **3** (1) : 79-104.
- BOUDOURESQUE, C.F., 1973. Recherches de bionomie analytique, structurale et expérimentale sur les peuplements benthiques sciaphiles de Méditerranée occidentale (fraction algale). Les peuplements sciaphiles de mode relativement calme sur substrats durs. *Bull. Mus. Hist. nat. Marseille*, **23** : 147-225.
- BOUDOURESQUE, C.F. et T. BELSHER, 1979. Le peuplement algal du port de Port-Vendres : recherches sur l'aire minimale qualitative. *Cah. Biol. mar.*, **20** : 259-269.
- BOUDOURESQUE, C.F., T. BELSHER et J. MARCOT-COQUEUGNIOT, 1977. Végétation marine de l'île de Port-Cros (Parc national). XVII : Phytobenthos du port de Port-Cros. *Trav. sci. Parc nation. Port-Cros*, **3** : 89-120.
- BOUDOURESQUE, C.F. et F. CINELLI, 1976. Le peuplement algal des biotopes sciaphiles superficiels de mode battu en Méditerranée occidentale. *Pubbl. Staz. zool. Napoli*, **40** (2) : 433-459.
- BOUDOURESQUE, C.F., J. MARCOT-COQUEUGNIOT, H. NEDELEC, M. PERRET-BOUDOURESQUE et T. BELSHER, 1980. Le phytobenthos d'un port méditerranéen, Port-Vendres. Congrès national Sociétés savantes, Caen, 1980. *Sciences*, **105** (3) : 261-273.
- CARRADA, G.C., F. CINELLI, M. RIGILLO TRONCONE et V. SAGGIOMO, 1974. Contributo alla valutazione dei fenomeni di inquinamento nel Golfo di Napoli. *Fondazione politecnica per il mezzogiorno d'Italia*, **92** : 3-16.
- CARUELLE, F., 1973. Pollution marine de surface par les détergents anioniques provenant des égouts de Marseille. Thèse, Laboratoire d'Hydrologie, Faculté de Pharmacie de Marseille, 87 p.
- CASANOBAS, B., 1979. Hydrologie du port de Port-Vendres, étude préliminaire. Mémoire I.U.T. de Perpignan, 61 p.
- COSSA, D., 1973. Evaluation de la pollution par les détergents anioniques en cinq zones du littoral français. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **37** (3) : 429-469.
- COSTE, B. et H. MINAS, 1967. Premières observations sur la distribution des taux de productivité et des concentrations en sels nutritifs des eaux de surface du Golfe du Lion. *Cah. océanogr.*, **19** (5) : 417-429.
- COPPEJANS, E., 1977. Bijdrage tot de studie van de wierpopulaties (Chlorophyceae, Phaeophyceae, Rhodophyceae) van het fotofiel infralittoral in het noordwestelijk mediterranean bekken. Proefschrift. Doctor in de Wetenschappen, Rijksuniversiteit Gent, Belgique, 635 p.
- GOODALL, D.W., 1978. Sample similarity and species corelation. Ordination of plant communities, R.H. WHITTAKER edit., Junk publ., Netherl. : 99-149.
- HERQUEL, A. et M. JAVAUX, 1981. Le port de Port-Vendres : données économiques, hydrologiques et biologiques (Printemps 1981). Mémoire de fin d'études, Stage 1981, I.U.T. Hygiène de l'environnement, Perpignan, 54 p. + nb p. non numérotées.
- LEUNG TACK KIT, D., 1971. Etude d'un milieu pollué : le Vieux Port de Marseille. Influence des conditions physiques et chimiques sur la physiologie du peuplement du quai. *Téthys*, **3** (4) : 767-826.
- LLAUBERES, B. et A. ORTIZ, 1980. Le port de Port-Vendres. Quelques données sur l'hydrologie et la biomasse (algues benthiques essentiellement) au printemps. I.U.T. Hygiène de l'environnement, Perpignan, 85 p. + nb Fig. Tabl. et p. non numérotés.
- MARCOT-COQUEUGNIOT, J., 1983. Le peuplement algal du port de Port-Vendres : évolution et dérive de 1974 à 1981. *Rapp. Comm. Mer Médit.*, **28** (3) : 223-224.
- MARCOT-COQUEUGNIOT, J. et C.F. BOUDOURESQUE, 1979. Le peuplement algal du port de Port-Vendres : étude de l'homogénéité qualitative du peuplement superficiel. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, **25/26** (4) : 191-193.

- MINAS, H.J., 1961. Etude comparée de quelques facteurs physico-chimiques des eaux portuaires et des eaux du Golfe de Marseille. *Rapp. P. V. Réun. C.I.E.S.M.*, **16** (3) : 663-667.
- MINAS, H.J., 1968. Recherches sur la production organique primaire dans le bassin méditerranéen nord-occidental. Rapports avec les phénomènes hydrologiques. Thèse Doctorat d'Etat, Fac. Sci. Univ. Aix-Marseille.
- MOR, E., E. SESSI et G. RELINI, 1970. Fouling di zone inquinate. Osservazioni nel Porto di Genova. Caratteristiche ambientali e metodi di studio. *Pubbl. Staz. zool. Napoli*, **38** (suppl) : 55-91.
- PANAYOTIDIS, P., 1980. Contribution à l'étude qualitative et quantitative de l'association *Posidonietum oceanicae* Funk, 1927. Thèse Doctorat de 3^e cycle, Univ. Aix-Marseille II, 213 p.
- PATRITI, G., 1976. Structure et fonctionnement du système planctonique dans l'écosystème des zones fermées et semi-fermées des ports de Marseille (dystrophie et pollution). Thèse Doctorat d'Etat, Fac. Sci. Univ. Aix-Marseille : 202 p.
- SØRENSEN, T., 1948. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content. *Biol. Skr.*, **5** (4) : 1-34.
- VERLAQUE, M., 1977. Etude du peuplement phytobenthique au voisinage de la centrale thermique de Martigues-Ponteau (Golfe de Fos, France, Méditerranée). Thèse Doctorat 3^e cycle, Univ. Aix-Marseille II, 172 p.
- VERLAQUE, M. et G. GIRAUD, 1979. Etude de l'impact du rejet thermique de Martigues-Ponteau sur le macrophytobenthos (phase II). Rapp. Contrat E.D.F. - U.E.R. des Sciences de la Mer, n° 2130, impr. offset Luminy : 140 p.

ALTÉRATIONS HYDRO-MINÉRALES INDUITES PAR UNE MICROSPORIDIE DANS L'HÉMOLYMPHE ET LES MUSCLES SQUELETTIQUES DE L'ÉCREVISSE PALLIPÈDE HÔTE (*AUSTROPOTAMOBIOUS PALLIPES* LE., 1858)

*Alterations in the water and ionic balance
induced by the microsporidian *Thelohania contejeani*,
in the hemolymph and skeletal muscles
of the palliped crayfish host
(*Austropotamobius pallipes* Le., 1858)*

Cl. CHAISEMARTIN

Laboratoire de Biologie Expérimentale (Hydrobiologie),
U.E.R. des Sciences, 87060 Limoges

MICROSPORIDIÉS
ÉCREVISSE
HÉMOLYMPHE
MUSCLE
OSMO ET IONORÉGULATION

RÉSUMÉ. — L'influence de la Microsporidie, *Thelohania contejeani*, Henneguy (Henneguy et Thelohan, 1892), sur l'équilibre hydro-minéral de l'hémolymphe et du muscle chez *Austropotamobius pallipes* Lereboullet, 1858 (Crustacea : Decapoda, Macroura) est étudiée en fonction du nombre de sporoblastes et de spores se substituant largement à la structure myofibrillaire (plus de 10⁸ spores/g de muscle infesté). La progression de l'infestation parasitaire est ponctuée par des altérations hydro-ioniques dans les muscles squelettiques abdominaux, modifications des concentrations répercutées dans l'hémolymphe. Kalémie et cuprémie sont retenues comme indicateurs physiologiques de la parasitose : elles révèlent les perturbations métaboliques de l'Écrevisse-hôte.

MICROSPORA
CRAYFISH
HEMOLYMPH
MUSCLE
OSMOTIC AND IONIC REGULATION

ABSTRACT. — The influence of the microsporidian *Thelohania contejeani* Henneguy (Henneguy et Thelohan, 1892), on water-mineral balance of the hemolymph and muscle of *Austropotamobius pallipes* Lereboullet, 1858 (Crustacea : Decapoda Macroura) is studied in relation to sporoblasts and spores in the sarcoplasm, which replace largely the myofibrillar structure (up to 10⁸ spores/g infected muscle). Parasitic infestation progressively alters water and ionic levels in abdominal skeletal muscles, alterations that are ultimately reflected in biochemical changes in the host blood. Hemolymph kalium and copper are given as physiological indicators of parasitic infestation; they are showing metabolic disturbance of the crayfish host.

INTRODUCTION

Les Microsporidies, groupe de Protozoaires parasites à haute spécialisation intracellulaire, procèdent par une invasion massive des cellules musculaires de l'Ecrevisse hôte (Weidner, 1970; Maurand et Vey, 1973; Cossins et Bowler, 1973). Elles modifient la composition biochimique et électrolytique des tissus infestés (Vivarès et col., 1980). L'environnement cellulaire de l'hôte agit, réciproquement, sur les activités métaboliques du parasite. Ces perturbations induites restent relativement peu étudiées (von Brand, 1973; Vivarès, 1978; Findley et col., 1981).

La composition hydro-minérale tissulaire, chez les Ecrevisses témoins utilisées dans cette étude est très voisine de celle précédemment notée chez les populations d'Ecrevisses pallipèdes infestées à des eaux très déminéralisées des régions granitiques (Chaisemartin, 1961; 1967). De nombreux facteurs exo et endogènes, agissent sur l'euryhalinité de l'Ecrevisse pallipède. Sous cet aspect, l'effet du parasitisme n'a pas été étudié.

La sporogénèse de *Thelohania contejeani* (Microspora, Thelohaniidae) s'installe dans le sarcoplasme de l'Ecrevisse. Les schizontes, après avoir pénétré dans les myofibrilles, se différencient en sporontes, puis se multiplient sous forme de sporoblastes. Le cycle s'achève par la formation des spores, au nombre de 8, enchassées dans un pansporoblaste. La structure myofibrillaire très organisée du muscle squelettique est progressivement perdue.

Notre étude vise à caractériser les principales étapes de la progression microsporidienne dans les muscles fléchisseurs abdominaux d'une part, les muscles locomoteurs thoraciques et mandibulaires de l'autre. Elle s'appuie sur les modifications de l'équilibre osmotique et ionique, retenu comme « indice physiologique » d'impact.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Animaux

Des Ecrevisses pallipèdes femelles (*Austropotamobius pallipes* Le., 1858), saines ou parasitées, sont capturées à l'étiage dans des eaux de substrats granitiques. Transportées sur de la glace, elles sont réparties en 4 lots répondant à 4 groupes de masses vives individuelles de 10, 20, 30 et 40 g.

L'évaluation du niveau du parasitisme repose sur le remplacement progressif de la musculature squelettique de l'Ecrevisse hôte par des spores. Les nombres élevés de colonies sporoblastiques dans le

sarcoplasme, sont le résultat d'une désorientation et de la perte progressive de la structure myofibrillaire très organisée dans le muscle de l'Ecrevisse saine.

De petites sections des muscles fléchisseurs abdominaux, au niveau du 5^e sternite (Vey et Vago, 1972; Vey, 1977), permettent de déterminer l'extension du développement parasitaire et du niveau individuel d'infestation :

1) Les muscles abdominaux sont seuls atteints et présentent moins de 10⁶ parasites/g frais : ces infestations, importantes, comportent un plus grand nombre de jeunes sporoblastes;

2) Les muscles thoraciques, puis mandibulaires sont atteints : dans cette infestation massive, les muscles fléchisseurs abdominaux comportent plus de 10⁸ formes parasitaires/g de muscle atteint.

Prélèvements et analyses tissulaires

L'hémolymphe est obtenue par ponction cardiaque sur l'Ecrevisse vivante : 500 µl sont immédiatement centrifugés à 1 000 g, pendant 4 minutes. Les échantillons musculaires sont séparés de l'exosquelette et du tractus digestif après la saignée. Ils sont broyés dans 5 ml d'une solution de trypsine à 1 % et incubés 3 h à 37 °C, sous agitation continue. Le broyat est filtré sur un tamis à mailles de 3 µm. Le minéralisat (digestat), privé de spores sert à la détermination des éléments Na, Ca, Mg, Cu et Zn, par spectrométrie d'absorption atomique (en présence de 0,65 % de LaCl₃ pour le Ca). Le K est déterminé par spectrométrie d'émission et les chlorures par potentiométrie. L'osmolarité de l'hémolymphe est déterminée comparativement, au niveau de la température d'extinction, entre nicols croisés, de tubes type Drummond, renfermant des solutions étalons, distribuées parmi les tubes échantillons. Lié aux hémocyanines, le Cu ne franchit pas les membranes cellulaires : avec une teneur de 0,18 %, il est lié, en totalité aux cupro-protéines oxyphoriques. Il sert à la détermination du volume extracellulaire du tissu musculaire. La teneur du Cu musculaire passe, en effet, de 144 ± 11 à 26 ± 6 µM/g sous l'effet de la saignée « totale » de l'Ecrevisse.

Au niveau du prélèvement de tissu musculaire, le volume extracellulaire relatif est égal à :

$$V \text{ ext. r.} = \frac{V \text{ extracellulaire}}{V \text{ musculaire total}} = \frac{\text{cuivre total/g de muscle}}{\text{cuivre total/ml d'hémolymphe}}$$

Dans le calcul des concentrations ioniques musculaires, la contamination hémolympatique est corrigée et obtenue à partir de l'équation suivante (Chaisemartin, 1967) :

$$(C) \text{ corrigée} = (C) \text{ mesurée} - \frac{V \text{ ext.r.} (0,18) \times (C) \text{ hém. mes.}}{(1 - V \text{ ext.r.})}$$

RÉSULTATS

1. Hémolymphe

L'évolution des équilibres osmotiques et ioniques de l'hémolymphe, comparée entre individus sains et parasités, est traduite par les données du tableau IA et illustrée par les droites de régression de la Fig. 1. Après l'établissement d'une corrélation très significative entre masse humide et masse sèche ($r = 0,987$ chez les Ecrevisses saines et $0,964$ chez les parasitées), une relation est recherchée entre la valeur de chaque paramètre et celle de la masse humide totale (l'âge reste difficile à établir directement) : les interprétations les plus significatives s'établissent comme suit :

1) Le pH du milieu circulant est régulé, quel que soit le niveau d'infestation. Globalement plus faible chez les Ecrevisses fortement infestées, le pH ne présente pas de variation significative.

2) Osmolarité et masse humide globale varient dans le même sens. Si la régulation est maintenue, voire renforcée, chez les Ecrevisses très parasitées, les valeurs globales diminuent avec l'élévation de l'infestation.

3) Natrémie et chlorémie occupent des paliers successifs, en diminution, avec la progression de l'infestation. Si l'on considère la valeur initiale de la natrémie pour chacun des niveaux d'infestation, le mécanisme de régulation de la natrémie n'est pas significativement perturbé.

4) La chlorémie diminue par paliers avec la progression de l'infestation.

5) Les masses fraîches sont corrélées à la calcémie ($r = 0,734$). La corrélation est maintenue au début de l'infestation ($r = 0,910$), elle est perturbée à l'approche des stades terminaux ($r = 0,445$).

6) Durée de coagulation et masse humide sont très significativement corrélées au début de l'infestation ($r = 0,954$), alors que cette corrélation n'est pas significative chez l'Ecrevisse saine. Pour une infestation massive, le temps de coagulation diminue avec la masse : cette relation inverse révèle une altération du mécanisme de régulation.

7) La kalémie apparaît comme un paramètre révélateur de l'infestation dès le début de sa manifestation macroscopique. Chez les Ecrevisses saines, elle est plus ou moins régulée avec la masse. Par contre, dès le début de l'infestation, la régulation n'est plus suffisante et la kalémie augmente avec la masse.

8) La magnésémie n'est pas régulée chez les Ecrevisses saines. Dès le début de l'infestation, nous assistons à une accumulation importante du magnésium hémolympatique en fonction de la masse.

9) La cuprémie est régulée avec la masse chez les Ecrevisses saines, par contre, dès le début de l'infestation,

le cuivre hémolympatique s'élève significativement avec la masse ($r = 0,933$). Le phénomène s'amplifie avec la progression de l'infestation.

10) La zincémie, chez les Ecrevisses saines, augmente avec la masse, mais de façon non significative ($r = 0,590$). En fin d'infestation, une régulation apparente significative semble se confirmer.

Tabl. I. — Résultats comparatifs de la composition inorganique de l'hémolymphe (A) et des muscles squelettiques abdominaux (B), chez l'Ecrevisse pallipède saine — en cours d'infestation — à la fin de l'infestation parasitaire. Concentration en $\mu\text{M}/\text{ml}$ ou g de tissu frais; teneur en eau, en mg d'eau/g de tissu frais; pression-osmotique en $\mu\text{Osm}/\text{ml}$; temps de coagulation en mn. \bar{X} = moyenne; σ = écart-type.

Comparative results of the inorganic components of the hemolymph of abdominal skeletal muscle in healthy Crayfishes and the initial or ultimate stage of a parasitic infestation. Concentrations in $\mu\text{M}/\text{ml}$ or g fresh tissue; the water amount in mg of water/mg of fresh tissue; the osmotic pressure in $\mu\text{Osm}/\text{ml}$; the coagulation time in mn. \bar{X} = average; σ = standard deviation.

IA : HEMOLYMPHE						
	Témoins		Parasitose moyenne		Parasitose accentuée	
	\bar{X}	σ	\bar{X}	σ	\bar{X}	σ
pH	7,5	0,2	7,4	0,1	7,15	0,06
Osmolarité $\mu\text{Osm}/\text{ml}$	553	28	465	24	356	15
Temps de coagulation	7,7	1	11,4	2,6	10,9	1,2
Teneur en eau mg/g frais	886	35	907	39	930	23,6
Sodium $\mu\text{M}/\text{g}$ frais	212,2	12,6	184,8	6,2	155	9,4
Potassium	4,7	0,26	7,04	1,15	10	1,2
Calcium	13,2	1,38	12,9	0,86	9,9	0,5
Magnésium	1,99	0,62	1,72	0,15	1,86	0,70
Cuivre total	0,85	0,08	1,44	0,32	1,07	0,29
Zinc	0,02	0,008	0,025	0,009	0,017	0,007
Chlorures	198,4	13	182,8	11	141	11
Phosphates	2,84	0,26	2,61	0,28	2,04	0,13
Masse totale	20510	9462	\bar{X}	23783	σ	7664,8
Masse sèche	5899,8	2945,3	\bar{X}	6161,9	σ	2157,3
IB : MUSCLES SQUELETTIQUES ABDOMINAUX						
pH	7,22	0,15	7,19	0,11	7,87	0,21
Osmolarité $\mu\text{Osm}/\text{ml}$	302,4	50	322	19,4	300,2	11,2
Teneur en eau mg/g frais	764	16,9	762,3	23,9	732,2	8,4
Sodium $\mu\text{M}/\text{g}$ frais	16,3	0,37	16	1	19,2	1,9
Potassium	77,4	1,6	77,4	2,1	46,8	11
Calcium	4,45	0,27	4,29	0,38	4,88	0,3
Magnésium	7,99	0,59	7,78	0,77	8,74	0,84
Cuivre total	0,146	0,014	0,155	0,012	0,195	0,02
Cuivre exangue	0,024	0,007	0,03	0,004	0,042	0,008
Chlorures	79,58	2,33	80,3	2,07	89,2	4
Zinc	0,248	0,015	0,253	0,028	0,276	0,019
Phosphates	63,67	2,98	64,51	4,11	94,62	4,07

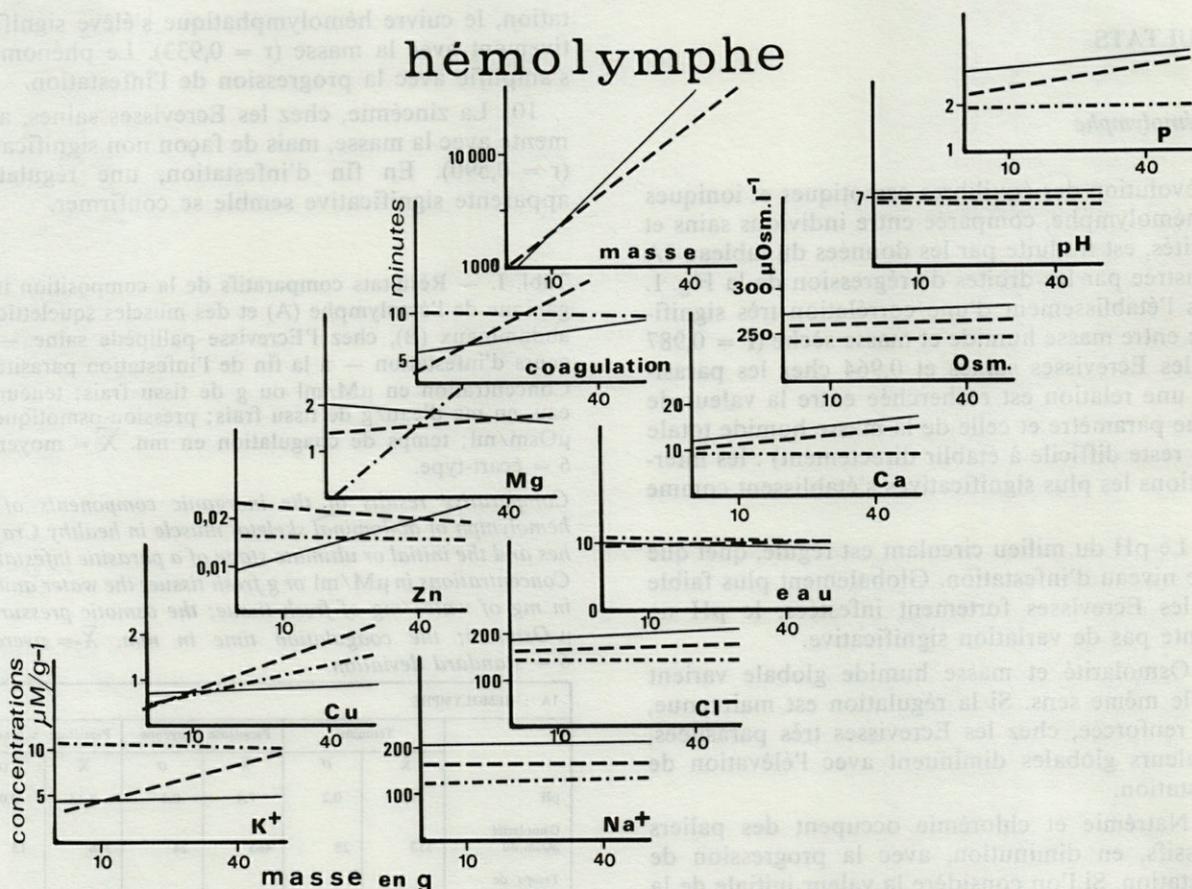


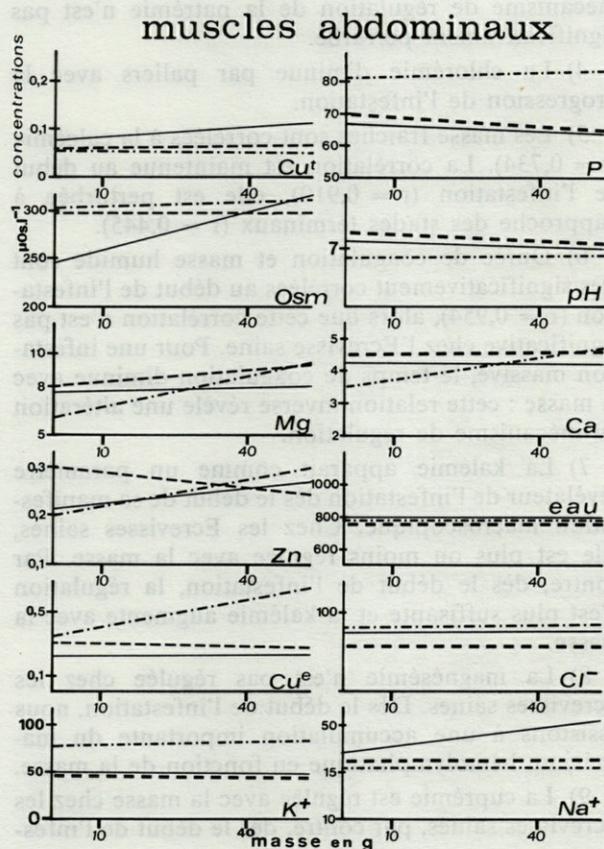
Fig. 1 et 2. — Expression graphique des corrélations entre les masses humides des Ecrevisses, exprimées en g (abscisses) et les différents paramètres retenus comme « indices physiologiques » : Ca, Na, K, Mg, Cu, Zn, Cl et P en $\mu\text{M}/\text{ml}$; l'osmolarité est exprimée en $\mu\text{Osm}/\text{ml}$. Traits pleins : Ecrevisses saines; tiretés : Ecrevisses au début de l'infestation; tiretés et pointillés : Ecrevisses en phases ultimes de la parasitose.

Graph of correlations between wet weight of Crayfishes expressed in g (abscisses) and the different parameters as physiological index. Continuous line : healthy Crayfishes; broken line : Crayfishes from the outset of infestation, broken line and points : Crayfishes at the ultime stage of parasitosis.

La phosphatémie n'est pas significativement corrélée avec la masse au début de l'infestation : elle est plus ou moins régulée en fin d'infestation.

Chez les Ecrevisses saines, les valeurs des paramètres hémolympatiques se situent dans la gamme des fluctuations précédemment établies. Avec une teneur de 0,18 %, le Cu est lié aux cuproprotéines respiratoires, soit 90 % des protéines circulantes (38 mg/ml). Le zinc serait normalement lié à l'activité de l'anhydrase carbonique.

Au début de l'infestation, natrémie chlorémie et pression osmotique totale varient peu, mais de façon significative. Bien que tous les constituants hémolympatiques testés se trouvent modifiés ($P < 0,01$),



seules kalémie et cuprémie varient du simple au double dans le cas d'une infestation massive : elles sont retenues comme « indicateurs » physiologiques de la parasitose : elles sont le reflet des perturbations hydro-minérales de l'Ecrevisse-hôte.

2. Muscles squelettiques abdominaux

Les distributions ioniques obtenues à partir de l'extrait musculaire sain ou contaminé, mais débarrassé des spores de la microsporidie, sont résumées sur le tableau IB et les droites de corrélations des différents paramètres, traduites sur la figure 2. Les modifications induites par l'infestation microsporidienne concernent tous les gradients de concentration des éléments inorganiques majoritaires.

Les profils des principaux éléments minéraux, dans les muscles sains et parasités, s'établissent comparativement comme suit : en $\mu\text{M/g}$ de tissu frais :

Muscles	K^+	Na^+	Ca^{++}	Mg^{++}	Cl^-
sains	77,4	16,3	4,40	7,80	79,6
parasités	46,8	19,3	4,90	8,70	89,0
Vertébrés Mammifères	112	54	6,70	17,30	52

— Le pH de l'extrait musculaire s'élève significativement dans le muscle abdominal totalement infesté.

— Les teneurs des ions Na^+ , K^+ et Cl^- sont significativement modifiées. La concentration potassique du muscle global se trouve diminuée de moitié par l'invasion parasitaire. Les forces poussant le K^+ intrafibrillaire au dehors sont fortement accrues. Celles liées au gradient de concentration, ou celles liées à la barrière de potentiel s'opposent moins à la sortie de K^+ . Le Na^+ remplace une partie du K^+ de la fibre musculaire envahie par la microsporidie.

— Le cuivre total est significativement accru; la valeur du cuivre exangue est même doublée. Il en est ainsi des phosphates totaux.

— Teneur en eau et osmolarité, calcium, magnésium et zinc ne sont pas significativement modifiés.

Au niveau des tissus musculaires squelettiques infestés, il apparaît essentiellement une perte de potassium musculaire et un gain de sodium et de chlorures hémolympatiques. Cette visualisation de l'évolution des éléments minéraux entre tissus sains et contaminés est confirmée par la comparaison, chez une même Ecrevisse, des muscles abdominaux fortement infestés et de la musculature des pinces et des mandibules où l'atteinte n'intervient que secondairement.

DISCUSSION-CONCLUSIONS

Thelohania contejeani manifeste une prévalence accrue dans les secteurs des ruisseaux les plus stagnicoles et lorsque l'eau est la plus chaude et la moins oxygénée. De tels facteurs édaphiques agissent aussi sur les aptitudes à la régulation du milieu intérieur de l'hôte.

Atteinte d'infestations importantes, avec la présence relative d'un plus grand nombre de jeunes sporoblastes, l'Ecrevisse parasitée s'accommode de la lyse cellulaire initiale au niveau des muscles squelettiques abdominaux. Une extension des dommages n'est plus jugulée par les mécanismes osmo et iono-régulateurs insuffisants. Aux stades ultimes de l'infestation, la destruction massive de la musculature squelettique libère les éléments minéraux intracellulaires. Ainsi la teneur en K^+ circulant est doublée.

Chez *Carcinus mediterraneus*, Décapode lagunaire parasité par la Microsporidie *Thelohania maenadis*, Vivarès et Cuq, 1981, n'observent aucune modification dans la teneur ionique de l'hémolymphe. Il s'agit, en fait, de deux Crustacés Décapodes, systématiquement très éloignés et vivant dans un environnement, en particulier ionique, totalement différent.

Ce travail met en évidence l'importance des régulations hydriques et salines chez un Décapode dulçaquicole, inféodé à des eaux très oligohalines, véritables facteurs limitants de la survie face à la protozoose. Le phénomène se confirme chez les populations parasitées et vivant dans des eaux calcaires.

Un enchaînement des processus pathologiques où les causes primaires relèvent des qualités de l'eau va aggraver la situation face à laquelle l'Ecrevisse américaine (*Orconectes limosus* Ra., 1817) se trouve mieux armée. Cette dernière espèce, polluo-résistante (Boutet et Chaisemartin, 1973), n'est-elle pas aussi thélohanio-résistante ? Les études actuelles à partir de l'analyse comparée des réponses dans des milieux perturbés ou face à différentes nuisances expérimentales semblent confirmer ce point de vue.

BIBLIOGRAPHIE

- BOUTET, C. et C. CHAISEMARTIN, 1973. Propriétés toxiques spécifiques des sels métalliques chez *Austropotamobius pallipes pallipes* et *Orconectes limosus*. C.R. Soc. Biol., 167 : 1933-1937.

CHAISEMARTIN, C., 1961. Les variations de la teneur en calcium total de l'hémophympe chez *Astacus pallipes* Le., 1858. *Vie Milieu*, **12** : 605-613.

CHAISEMARTIN, C., 1967. Contribution à l'étude de l'économie du calcium chez les Astacidae. Influence du milieu de vie. Thèse Doct. état. Sc. Nat., Poitiers, A.O. 1220, 268 p.

COSSINS, A.E. et K. BOWLER, 1973. An histological and ultrastructural study of *Thelohania contejeani*: a microsporidian parasite of crayfish *A. pallipes* Le. *Parasitology*, **68** : 81-91.

FINDLEY, A.M. et W.B. STICKLE, 1981. Effects of salinity fluctuation on hemolymph composition of the blue crab *Callinectes sapidus*. *Mar. Biol.*, **46** : 9-15.

HENNEGUY, F. et P. THELOHAN, 1892. Myxosporidies parasites des muscles chez quelques Crustacés Décapodes. *Ann. de Micrographie*, **4** : 617-621.

MORAND, J. et A. VEY, 1973. Etude histopathologique et ultrastructurale de *Thelohania contejeani* (Microsporida, Nosematidae) parasite de l'écrevisse *Austropotamobius pallipes* Le. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, **48** : 411-421.

VEY, A. et C. VAGO, 1972. Recherches sur les maladies des écrevisses en France. *Ann. Hydrobiol.*, *I.N.R.A.*, **3** : 59-64.

VEY, A., 1977. Studies on the pathology of crayfish under rearing conditions. *Freshwater Crayfish*, **3**, O. Lindqvist Edit., Univ. de Kuopio, Finlande.

VIVARES, C.P., 1978. Grégarioses et microsporidioses de Brachyours (Crustacés Décapodes) de la Méditerranée occidentale : aspects cytologiques, biochimiques et physiologiques. Thèse Etat Sc. Nat. Univ. Montpellier, 227 p., Bibl. 21 p.

VIVARES, C.P., J.L. CUQ, H.J. CECCALDI, et P.J. RICHARD, 1980. Influence d'une microsporidiose sur les acides aminés libres de *Carcinus mediterraneus* Czerviansky, 1884, soumis à diverses salinités et à des valeurs extrêmes de températures. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **43** : 207-220.

VIVARES, C.P. et J.L. CUQ, 1981. Physiological and metabolic variations in *Carcinus mediterraneus* (Crustacea : Decapoda) parasitized by *Thelohania maenadis* (Microsporida : Microsporida) : an ecophysiological approach. *J. Invertebr. Pathol.*, **37** : 38-46.

VON BRAND, T., 1973. Biochemistry of parasites. Academic Press, New York, 348 p.

WEIDNER, E., 1970. Ultrastructural study of microsporidian development. *Z. Zellforsch.*, **105** : 33-54.

Elément	Unité	Crustacés sains	Crustacés parasités
Ca	Mg%	1,20	1,10
K	g%	0,20	0,15
Na	g%	0,10	0,08
Mg	g%	0,05	0,04

Chez *Carcinus mediterraneus*, Décapode lagunaire parasité par la microsporidie *Thelohania maenadis* Vivares et Cuq, 1981, n'observent aucune modification dans la teneur ionique de l'hémolymph. Il s'agit, en fait, de deux Crustacés Décapodes, systématiquement très éloignés et vivant dans un environnement, en particulier ionique, totalement différent.

Ce travail met en évidence l'importance des régulations hydriques et salines chez un Décapode d'origine méditerranéenne, introduit à des eaux très oligohalines, véritables facteurs limitants de la survie face à la protozoose. Le phénomène se confirme chez les populations parasitées et vivant dans des eaux calcaires.

Un enchaînement des processus pathologiques où les causes primaires relèvent des qualités de l'eau va aggraver la situation face à laquelle l'écrevisse américaine (*Orconectes limosus* R... 1817) se trouve mieux armée. Cette dernière espèce, poly-résistante (Boutet et Chaisemartin, 1973), n'est-elle pas aussi thélohanio-résistante ? Les études actuelles à partir de l'analyse comparée des réponses dans des milieux perturbés ou face à différentes nuisances expérimentales semblent confirmer ce point de vue.

BIBLIOGRAPHIE

Boutet, C. et C. Chaisemartin, 1973. Propriétés ioniques spécifiques des sels métalloïdes chez *Austropotamobius pallipes* et *Orconectes limosus*. *C.R. Soc. Biol.*, **167** : 1937-1937.

Le pH de l'extrait musculaire s'élevé significativement dans le muscle abdominal totalement innervé.

Les teneurs des ions Na^+ , K^+ et Cl^- sont significativement modifiées. La concentration globale du muscle global se trouve diminuée de moitié par l'invasion parasitaire. Les forces poussant le K^+ intracellulaire au dehors sont fortement accrues. Celles liées au gradient de concentration, ou celles liées à la partie de potentiel opposant moins à la sortie de K^+ . La Na^+ remplace une partie du K^+ de la fibre musculaire envahie par la microsporidie.

Le cuivre total est significativement accru ; la valeur du cuivre échange est même doublée. Il en est ainsi des phosphates totaux.

Teneur en eau et osmolarité, calcium, magnésium et zinc ne sont pas significativement modifiés.

Au niveau des tissus musculaires squelettiques innervés, il apparaît essentiellement une perte de potassium musculaire et un gain de sodium et de chlorure hémolympiques. Cette visualisation de l'évolution des éléments minéraux entre tissus sains et contaminés est confirmée par la comparaison, chez une même écrevisse, des muscles abdominaux fortement innervés et de la musculature des pinces et des mandibules où l'innervation n'intervient que secondairement.

SUR LA PRÉSENCE EN ESPAGNE DE *SONSINOTREMA TACAPENSE* (SONSINO, 1894) BALOZET ET CALLOT, 1938 (TREMATODA : LECITHODENDRIIDAE) PARASITE D'AMPHIBIENS ET DE REPTILES

*Presence in Spain of Soinotrema tacapense (Sonsino, 1894)
Balozet and Callot, 1938 (Trematoda : Lecithodendriidae),
a parasite of Amphibians and Reptiles*

V. ROCA, J. LLUCH et P. NAVARRO

*Departemento de Zoologia, Facultad de Ciencias Biológicas,
Burjassot (Valencia), Espagne*

SONSINOTREMA TACAPENSE
TREMATODA
AMPHIBIENS
REPTILES
ESPAGNE

RÉSUMÉ. — La présence de *Soinotrema tacapense* (Sonsino, 1894) Balozet et Callot, 1938 est signalée pour la première fois en Espagne. Cette espèce a été trouvée dans l'intestin de *Rana perezi* Seoane, 1885, *Tarentola mauritanica* L., 1758 et *Podarcis hispanica* Steindachner, 1870, ces deux derniers étant des hôtes nouveaux pour ce Digène. L'extension de *S. tacapense* à travers la Péninsule Ibérique à partir d'une origine nord africaine est confirmée.

SONSINOTREMA TACAPENSE
TREMATODA
AMPHIBIENS
REPTILES
SPAIN

ABSTRACT. — *Soinotrema tacapense* (Sonsino, 1894) Balozet and Callot, 1938 is reported for the first time in Spain. This species is found in the intestine of *Rana perezi* Seoane, 1885, *Tarentola mauritanica* L., 1758 and *Podarcis hispanica* Steindachner, 1870. Both Reptiles are new hosts for that Digenean species. The spreading of *S. tacapense* across the Iberian Peninsula from its North African origin is confirmed.

Cette espèce parasite de plusieurs Amphibiens a été décrite par Sonsino (1894) sous le nom de *Distomum tacapense* à partir d'exemplaires provenant de *Chamaeleo chamaeleon* L., 1758 (Reptilia : Chamaeleonidae) de la localité de Gabès (Tunisie). Sonsino (1896) retrouva l'espèce chez *Chamaeleo vulgaris* Daudin, en Egypte. Looss (1898), après l'étude des préparations de Sonsino (*loc. cit.*) met *Distomum tacapense* en synonymie avec *D. medians* (= *Pleurogenoides medians* Olsson, 1876). C'est ainsi qu'on le trouve dans plusieurs travaux (Joyeux, R. Du Noyer et Baer, 1930; Travassos, 1930; Callot, 1936). Postérieurement, Balozet et Callot (1938) créent le nouveau genre *Soinotrema* pour *Distomum taca-*

pense Sonsino, 1894 en le dissociant du genre *Pleurogenoides* Travassos, 1921 par la vessie excrétrice en forme d'Y pour le premier et en V pour le second. Cependant, quelques auteurs (Dawes, 1968; Yamaguti, 1971; Rao, 1977) considèrent encore le genre *Soinotrema* comme synonyme de *Pleurogenoides*.

Joyeux et Gaud (1945) signalent *S. tacapense* dans l'intestin de *Rana ridibunda* Pallas, 1771 de Marrakech (Maroc), indiquant qu'ils avaient déjà trouvé cette espèce en 1923, la rattachant à *P. medians*. Dollfus (1951) fait une révision complète de l'histoire de cette espèce et étudie plusieurs exemplaires. Il distingue 4 formes de *S. tacapense* qu'il dénomme formes *typica*, *secunda*, *tertia* et *quarta*. En

même temps, il crée une nouvelle espèce, *S. calloti* pour les exemplaires trouvés par Callot (1936).

Rebecq (1958) signale l'espèce pour la première fois en France chez *Rana esculenta* L., 1758 de Camargue. Dollfus (1964) décrit une nouvelle forme de *S. tacapense* et l'appelle *intermedia*. Celle-ci provient de l'intestin de *Rana ridibunda* du sud du Maroc. Combes et Gerbeaux (1970) trouvent *S. tacapense* et *S. calloti* Dollfus, 1951 chez *Rana ridibunda perezii* Seoane, 1885 du Roussillon (France), remarquant que *S. tacapense* var. *intermedia* de Dollfus (1964) doit être rapportée à *S. calloti*. Benmokhtar-Bekkouche (1974) signale aussi l'espèce chez le même hôte, de la localité d'Oran (Algérie).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Espèce : *Sonsinotrema tacapense* (Sonsino, 1894) Balozet et Callot, 1938 (Digenea : Lecithodendriidae).

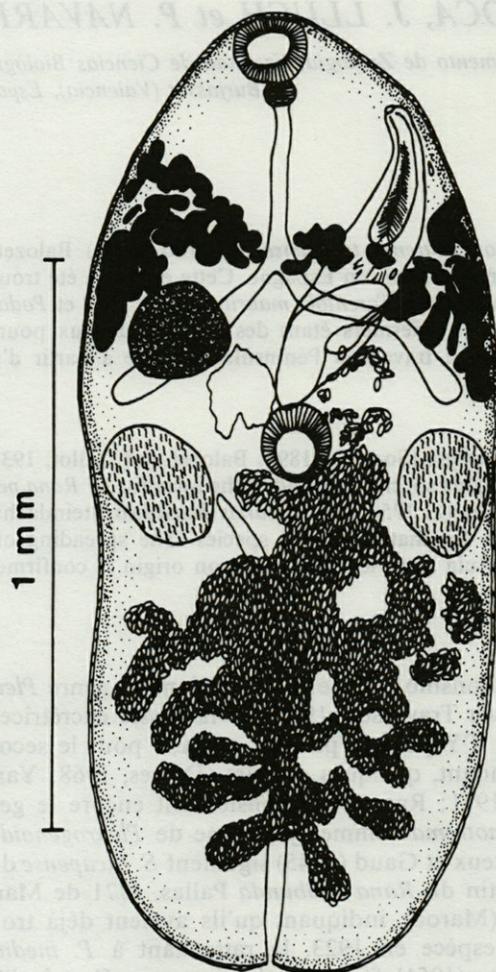


Fig. 1. — *Sonsinotrema tacapense* : exemplaire adulte de *Tarentola mauritanica* L., vue ventrale.

Sonsinotrema tacapense : adult specimen, parasite of *Tarentola mauritanica* L., in ventral view.

Hôte : *Rana perezii* Seoane, 1885 (Amphibia : Ranidae); *Tarentola mauritanica* L., 1758 (Reptilia : Geckonidae); *Podarcis hispanica* Steindachner, 1870 (Reptilia : Lacertidae).

Habitat : Intestin.

Localités : Ortxeta (Alicante), Torrent (Valencia), Castellón, Ribera de Cabanes (Castellón) (Espagne).

Matériel examiné : nombreux exemplaires fixés au Bouin, colorés au Carmin et montés au Baume du Canada.

DESCRIPTION

Le corps est plus ou moins ovoïdal-allongé avec la cuticule pourvue d'épines. La vessie excrétrice, caractère déterminant pour l'attribution générique, montre une forme d'Y, la branche impaire étant généralement un peu plus grande que les branches paires. Celles-ci atteignent fréquemment la ventouse ventrale. La poche du cirre est grande, traversant toujours le caecum gauche et arrivant généralement à toucher le bord antérieur de l'acetabulum et même le surpassant quelquefois. Les glandes vitellogènes sont formées par des follicules se trouvant des deux côtés du corps, toujours en avant des caeca intestinaux. L'utérus occupe la moitié postérieure du corps, sans avoir de métraterme. Les œufs sont operculés et d'une couleur jaune foncé (Tabl. I).

Hôtes	Reptiles	Amphibiens
Nombre d'exemplaires	n = 5	n = 12
Longueur totale	984-1668 (1221)	698-1349 (1004)
Largeur maximale	497-733 (606)	402-662 (524)
Pharynx	31-48/38-66 (38/50)	33-64/48-71 (47/56)
Oesophage	140-230 (206)	56-579 (194)
Ventouse orale	82-122/102-143 (101/104)	56-112/102-145 (87/125)
Ventouse ventrale	110-163/103-153 (132/125)	109-143/97-161 (127/129)
Distance entre ventouses	265-560 (424)	193-521 (336)
Testicule droit	135-251/102-174 (180/138)	121-222/77-174 (162/117)
Testicule gauche	136-241/102-163 (176/130)	106-212/68-174 (148/107)
Ovaire	115-173/94-186 (149/128)	97-145/68-135 (115/104)
Poche du cirre	347-579/82-145 (435/115)	232-502/82-140 (348/105)
Oeufs	23-29/12-14 (27/13)	27-30/11-15 (29/13)

Tabl. I. — Mesures de *Sonsinotrema tacapense* (µm).

Measures of *Sonsinotrema tacapense* (µm).

DISCUSSION

Le genre *Sonsinotrema* comprend à l'heure actuelle seulement deux espèces, *S. tacapense* et *S. calloti* qui se différencient notamment par la grandeur de la poche du cirre et par la distribution des vitellogènes. Nos exemplaires appartiennent sans doute à *S. tacapense* par la grande taille de la poche du cirre et par la position précaecale des vitellogènes. Cette espèce est abondante dans les Grenouilles étudiées de notre région (prévalence 44,3 %; intensité moyenne d'infestation 13,4), tandis que, chez les Tarentes (10,5 %; 1,5) et les Lézards hispaniques (13,8 %; 2,8) elle est plus rare.

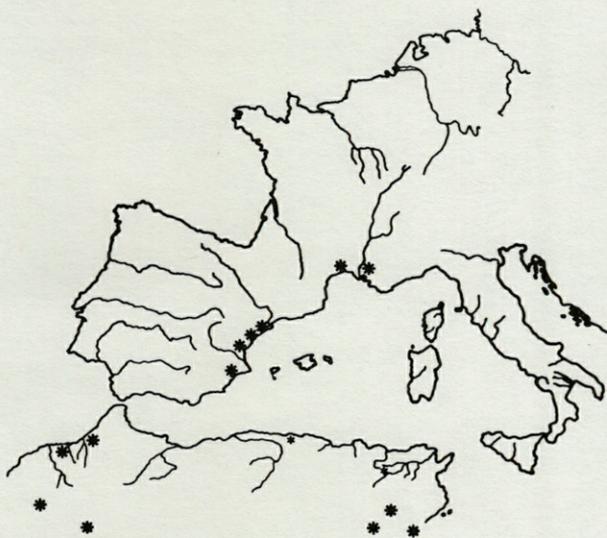


Fig. 2. — Distribution géographique de *Sonsinotrema tacapense*.

Geographical distribution of *Sonsinotrema tacapense*.

Combes et Gerbeaux (1970) signalent qu'il s'agit d'une espèce d'origine africaine et indiquent que le passage de cette espèce du Nord de l'Afrique au Sud de la France pourrait s'effectuer directement par les Oiseaux migrateurs. Néanmoins, ils signalent aussi une seconde voie possible, vraisemblablement à travers la Péninsule Ibérique.

Nos recherches confirment cette seconde voie de passage de *S. tacapense* à travers l'Espagne. Nous croyons que le passage pourrait aussi être lié à celui de *Rana perezii*, espèce d'origine nord-africaine et largement répandue dans la Péninsule Ibérique, lors de la période d'union de la Péninsule avec le Nord de l'Afrique. La découverte de *S. tacapense* chez la Tarente et chez le Lézard hispanique indique son adaptation à des formes zoogéographiquement intégrées à l'Espagne, comme *T. mauritanica*, d'origine méditerranéenne-occidentale et *P. hispanica*, endémique de la Péninsule, et démontre le caractère peu spécifique des adultes de l'espèce en question.

REMERCIEMENTS : Nous tenons à exprimer nos remerciements au Prof. Dr. S. Mas-Coma et au Prof. Dr. C. Rodriguez Babio (Valencia) pour leur aide et leurs suggestions relatives au manuscrit.

Ce travail a été effectué dans le cadre du « projet n° 1858-3 de la CAICYT du MEC ».

BIBLIOGRAPHIE

- BALOZET, L. et J. CALLOT, 1938. Trématodes de Tunisie. 1. Trématodes de *Rana ridibunda* Pallas. *Arch. Inst. Past. Tunis*, **27** : 18-30.
- BENMOKHTAR-BEKKOUCHE, Z., 1974. Helminthes d'Algérie. Trématodes Digènes de *Rana ridibunda perezii* de l'Ouest Algérien. *Bull. Soc. Hist. nat. Afr. Nord.*, **65** (1-2) : 207-214.
- CALLOT, J., 1936. Trématodes du Sud Tunisien et en particulier de Nefzaoua. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, **14** (2) : 130-149.
- COMBES, C. et M.T. GERBEAUX, 1970. Recherches éco-parasitologiques sur l'helminthofaune de *Rana ridibunda perezii* (Amphibien : Anoure) dans l'est des Pyrénées. *Vie Milieu*, **21** (1C) : 121-158.
- DAWES, B., 1968. *The Trematoda*. Cambridge University Press. Cambridge. 644 pp.
- DOLLFUS, R.Ph., 1951. Miscellanea helminthologica marroccana. I-III. Quelques Trématodes, Cestodes et Acanthocéphales. *Arch. Inst. Past. Maroc*, **4** (3) : 104-235.
- DOLLFUS, R.Ph., 1964. Miscellanea helminthologica marroccana. 39. Trématodes Digénétiques d'un *Zamenis* (Ophidien) et d'une *Rana* (Batracien). *Bull. Inst. Hyg. Maroc.*, **3** : 47-53.
- JOYEUX, C. et J. GAUD, 1945. Recherches helminthologiques marocaines. *Arch. Inst. Past. Maroc*, **3** (4) : 111-143.
- JOYEUX, C., R. DU NOYER et J.G. BAER, 1930. L'activité génitale des métacercaires progénétiques. *Bull. Soc. Path. Exot.*, **23** : 967-977.
- LOOSS, A., 1898. Quelques observations à propos de la note : Forme nuove etc. dit entozoi d'Egitto de M. le Docteur Sonsino dans ce journal. Vol. XX. 1896 *Centralbl. f. Bakt. Parasitenk.*, **13** (11) : 453-461.
- RAO, R., 1977. On a new species of *Pleurogenoides* Travassos, 1921 (Lecithodendriidae Odhner, 1910) and *P. sitapurii* Srivastava, 1934 from frogs in Hydera — bad. *Rivista di Parassitologia*, **38** (1) : 23-29.
- REBECQ, J., 1958. Quelques Trématodes parasites de la grenouille verte (*Rana esculenta* L.) en Camargue. *Compt. Rend. 83^e Congr. Soc. Sav.*, 579-596.
- SONSINO, P., 1894. Entozoi di cameleonte et di anfibii raccolti nell Sud della Tunisia. *Proc. Verb. Soc. Toscana Sc. Nat.*, **9** : 110-116.
- SONSINO, P., 1896. Forme nuove o poco conosciute in parte indeterminate di entozoi raccolti o osservati in Egitto. *Contrabbl. f. Bakt. Parasitenk. 1 Abt. Origin.*, **20** (12-13) : 437-449.
- TRAVASSOS, L., 1930. Pesquisas helminthologicas realizadas em Hamburgo. VI. Género *Pleurogenoides* Travassos, 1921 (Trematoda : Lecithodendriidae). *Mem. Inst. Osw. Cruz*, **24** : 63-71.
- YAMAGUTI, S., 1971. *Synopsis of Digenetic Trematodes of Vertebrates. Vol. I.* Keigaku Publishing Co. Tokyo.

FLORE MARINE DE LA RÉGION DE CABO FRIO (BRÉSIL) 3. ECTOCARPACEAE (PHAEOPHYTA) NOUVELLES POUR LA CÔTE BRÉSILIENNE

*Marine flora of Cabo Frio region (Brazil)
3. new occurrences
of Ectocarpaceae (Phaeophyta)
in Brazilian waters*

Y. YONESHIGUE et M.A. de OLIVEIRA FIGUEIREDO

*Instituto de Pesquisas da Marinha, Projeto Cabo Frio,
28.910, Arraial do Cabo (RJ), Brazil*

ECTOCARPACEAE NOUVELLES
BRÉSIL
RÉSURGENCE

RÉSUMÉ. — L'étude taxonomique des Algues marines benthiques dans la région de l'upwelling de Cabo Frio a été entreprise afin de comprendre la nature de la flore locale. Nous avons récolté trois espèces et une variété d'Ectocarpacées jusqu'alors inconnues pour la côte brésilienne : *Acinetospora crinita*, *Ectocarpus fasciculatus*, *E. fasciculatus* var. *pygmaeus* et *Kuckuckia kylinii* (?). Des descriptions précises de ces espèces sont données ainsi que de *Giffordia rallsiae* et *Protectocarpus speciosus*. L'apparition de ces plantes est liée à la période de remontée des eaux froides.

NEW OCCURRENCES ECTOCARPACEAE
BRAZIL
UPWELLING

ABSTRACT. — Taxonomic studies related to the benthic marine algae of the Cabo Frio upwelling area have been established to identify and understand the nature of local flora. Recently, during field collections, three species and one variety of Ectocarpaceae were collected providing new records for Brazilian waters : *Acinetospora crinita*, *Ectocarpus fasciculatus*, *E. fasciculatus* var. *pygmaeus* and *Kuckuckia kylinii* (?). Redescriptions of *Giffordia rallsiae* and *Protectocarpus speciosus* were added. The findings of these plants are related to the upwelling season.

INTRODUCTION

Ce travail fait partie d'une étude globale de la flore algale marine de la région de Cabo Frio (Etat de Rio de Janeiro, littoral Sud-Est du Brésil) et de ses particularités (Fig. 1).

Cette aire est le siège d'un phénomène saisonnier d'upwelling côtier qui lui imprime certaines caractéristiques hydrologiques tempérées sous une latitude tropicale. Malgré son influence biogéographique pour la côte brésilienne (Oliveira Filho, 1977), très

peu de publications sont consacrées aux Algues benthiques de cette région (Taylor, 1931; Yoneshigue-Braga, 1977 et Mitchell *et al.*, 1979).

Au cours de notre cycle d'étude, nous avons récolté un certain nombre de petites Ectocarpacées jusqu'alors inconnues dans les eaux brésiliennes. Il s'agit de *Acinetospora crinita*, *Ectocarpus fasciculatus*, *E. fasciculatus* var. *pygmaeus* et *Kuckuckia kylinii*. Nous donnons une description détaillée des spécimens récoltés, ainsi que de *Giffordia rallsiae* et *Protectocarpus speciosus*, afin de fournir des informations supplémentaires sur cette famille dans laquelle le polymorphisme est très répandu.

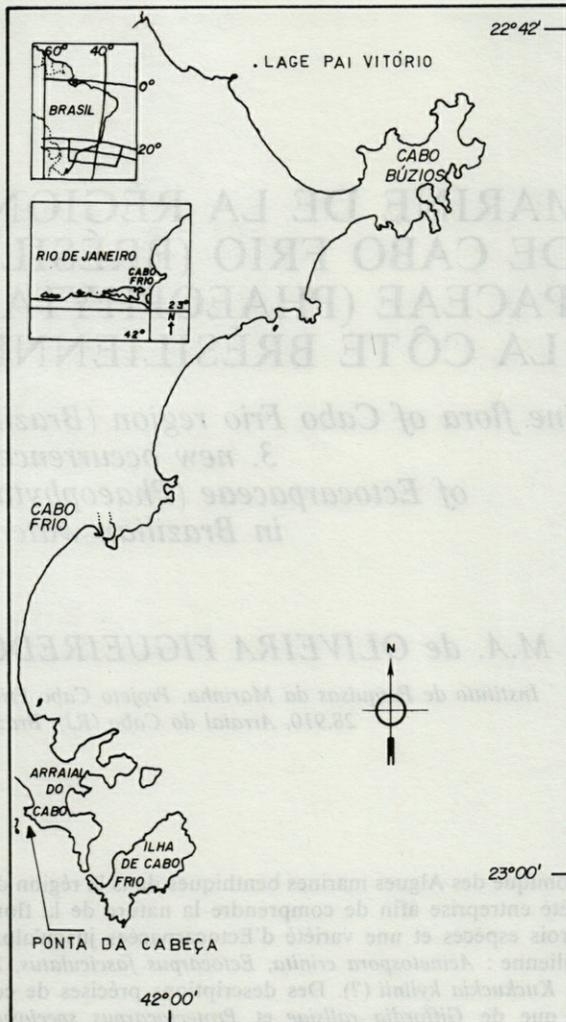


Fig. 1. — Région de Cabo Frio et stations de récolte.
Cabo Frio region and collecting stations.

Les Algues ont été prélevées en septembre, janvier et février, période qui correspond au maximum de remontée des eaux froides, et en mai, période de remontées d'eaux froides occasionnelles.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

1. *Acinetospora crinita* (Fig. 2.1 à 2.6)

Acinetospora crinita (Carmichael ex Harvey in Hooker) Kornmann : Ardré 1970, p. 242, pl. 35, fig. 8; Cardinal 1964, p. 70, fig. 37 A-F; Clayton 1974, p. 749, fig. 1; Earle 1969, p. 128; Knoepffler-Peguy, 1974, p. 56, fig. 4 et 5.

Acinetospora pusilla (Griffiths) Bornet : Dawes 1967, p. 51; Hamel 1931, p. 75, fig. 22; Taylor 1960, p. 214; Humm et Hildebrand 1962, p. 245; Humm 1963 a, p. 520; Humm 1964, p. 319.

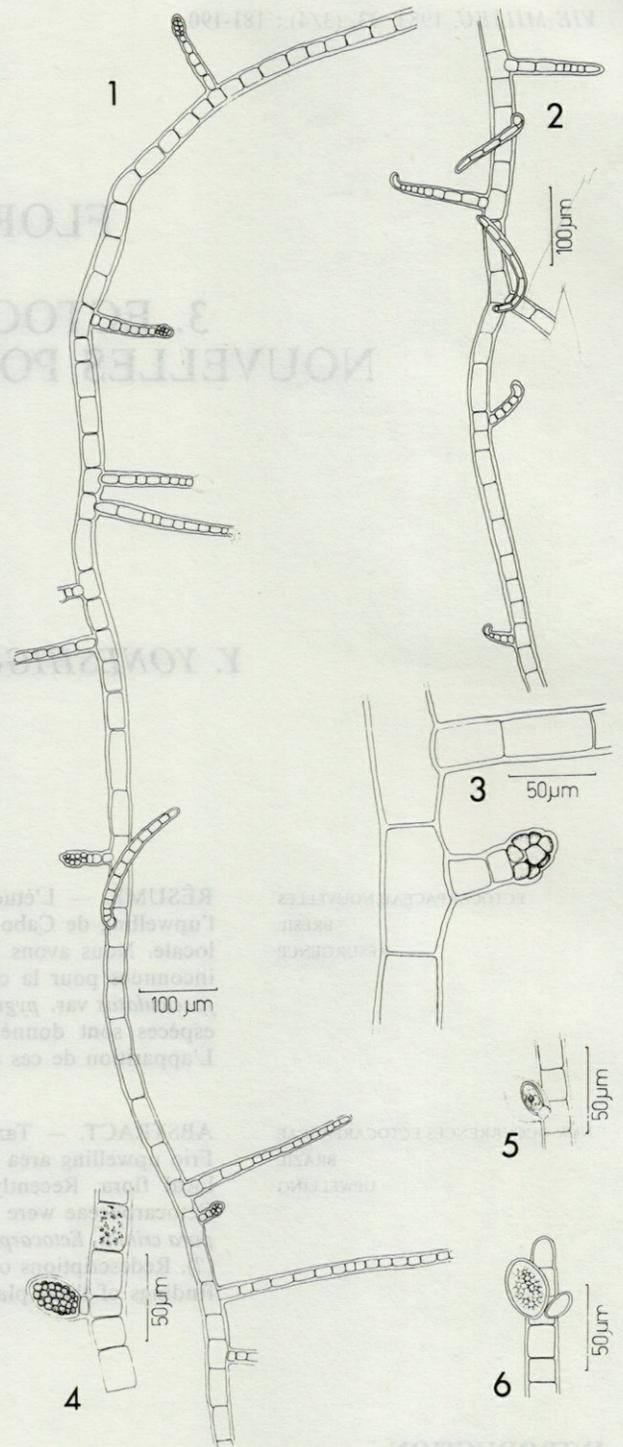


Fig. 2, 1 à 6. — *Acinetospora crinita*. 1, disposition à angle droit des ramifications; 2, « crampons » de la partie médiane du filament; 3, sporanges pluriloculaires; 4, sporangium uniloculaire (?) et organisation plastidiale; 5, formation d'un jeune monosporangium à l'intérieur d'une enveloppe vide; 6, monosporangium avec aspect spumeux du contenu.

Acinetospora crinita. 1, arrangement of the ramifications at right angle; 2, « crampons » at the middle part of the axis; 3, plurilocular sporangia; 4, sporangium unilocular (?) and chromatophore; 5, formation of a young monosporangium within an empty envelope; 6, monosporangium with contents of spumous aspect.

Ectocarpus pusillus Griffiths : Børgesen 1926, p. 30, fig. 15-17.

Description du matériel récolté

Algues filamenteuses formant des touffes laineuses intriquées atteignant 5 cm de longueur, de couleur brunâtre, fixées au substrat par des filaments rhizoïdaux émis par les cellules inférieures du thalle. Les cellules des filaments dressés ont de 30 à 42 μm de largeur et 48 à 126 μm de longueur. Ces filaments sont pauvrement pourvus de ramules courts, flexibles, insérés à angle droit avec l'axe (Fig. 2.1).

De nombreux crampons sont observés sur la partie moyenne supérieure du filament (Fig. 2.2), ces derniers sont rares sur la partie inférieure.

Les sporanges pluriloculaires sont présents aussi bien sur les filaments dressés que sur les extrémités des ramules; ils sont généralement ovoïdes et un peu incurvés vers l'apex du filament. Ils ont de 18 à 30 μm de largeur et 27 à 45 μm de longueur et possèdent de grandes logettes (Fig. 2.3).

Les monosporanges sont arrondis et placés sur les mêmes filaments que les sporanges pluriloculaires; ils sont souvent sessiles, solitaires ou groupés par deux et insérés sur le milieu de la cellule support; ils ont de 17 à 27 μm de large et de 27 à 42 μm de long. Ces monosporanges présentent une membrane épaisse avec de nombreuses vacuoles bulleuses à l'intérieur (Fig. 2.6); souvent, dans l'enveloppe vide, se trouve un monosporange jeune avec une structure centrale qui ressemble à un noyau (Fig. 2.5).

Nous avons également observé la présence d'une structure semblable à un monosporange par sa morphologie externe, mais à l'aspect interne très différent; nous pensons qu'il s'agit d'un sporange uniloculaire: il mesure 27 μm de large et 37 μm de long (Fig. 2.4).

Cette plante a été récoltée à Ponta da Cabeça en février et mai 1982, dans l'étage infralittoral supérieur, sur *Codium decortatum* (Woodward) Howe, ainsi que sur roche. Échantillons épiphytes plus petits. Température moyenne des eaux superficielles inférieure à 20 °C aux périodes de récolte, en raison de l'effet d'« upwelling ».

Remarques

Knoepffler-Péguy (1974) considère que *Acinetospora* peut constituer une écomorphose de divers espèces de *Feldmannia* et *Giffordia*. Dans le milieu naturel, ces deux genres ont été rencontrés, mais nous ne pouvons rien avancer en ce qui concerne une possible origine polymorphique, à partir d'une espèce particulière, aucune culture n'ayant été réalisée. Aucune Ectocarpacee semblable à celle-ci (ramifications courtes, à angle droit et présence de monosporanges) ne se trouve citée jusqu'à présent dans la littérature brésilienne.

2. *Ectocarpus fasciculatus* (Fig. 3.1 à 3.5)

Ectocarpus fasciculatus Harvey : Hamel, 1931, p. 25, fig. 5; 1939, p. XIV; Taylor, 1937, p. 110; Rosenvinge & Lund, 1941, p. 35, fig. 12 A-D; Russel, 1966, p. 268, fig. 1 et 2.

Ectocarpus fasciculatus var. *fasciculatus* : Ardré, 1970, p. 231, pl. 32, fig. 3-4, pl. 33, fig. 3; Cardinal, 1964, p. 27, fig. 13 A-J.

Description du matériel récolté

Petites touffes de couleur brun foncé atteignant 5 mm de hauteur dans notre région (Fig. 3.1); elles sont fixées par un minuscule disque formé par les rhizoïdes émis par les cellules inférieures du thalle; ces dernières sont cylindriques, 24-30 μm de large et 45-55 μm de longueur (Fig. 3.2). Filaments dressés formés par des cellules régulièrement renflées en forme de tonnelet, parfois plus longues que larges (de 40-60 μm de large et 20-70 μm de longueur) (Fig. 3.2). Ces filaments, nus à la base dans la plupart des cas, émettent à la partie supérieure des ramifications unilatérales ou alternées en forme de fascicules étagés se terminant en pseudopois (Fig. 3.5) fréquemment arqués de 6-12 μm de diamètre (Fig. 3.2).

La croissance intercalaire est située à la base des ramifications. Les chromatophores des cellules du filament dressé et des pseudopois sont rubanés avec plusieurs pyrénoides (Fig. 3.3).

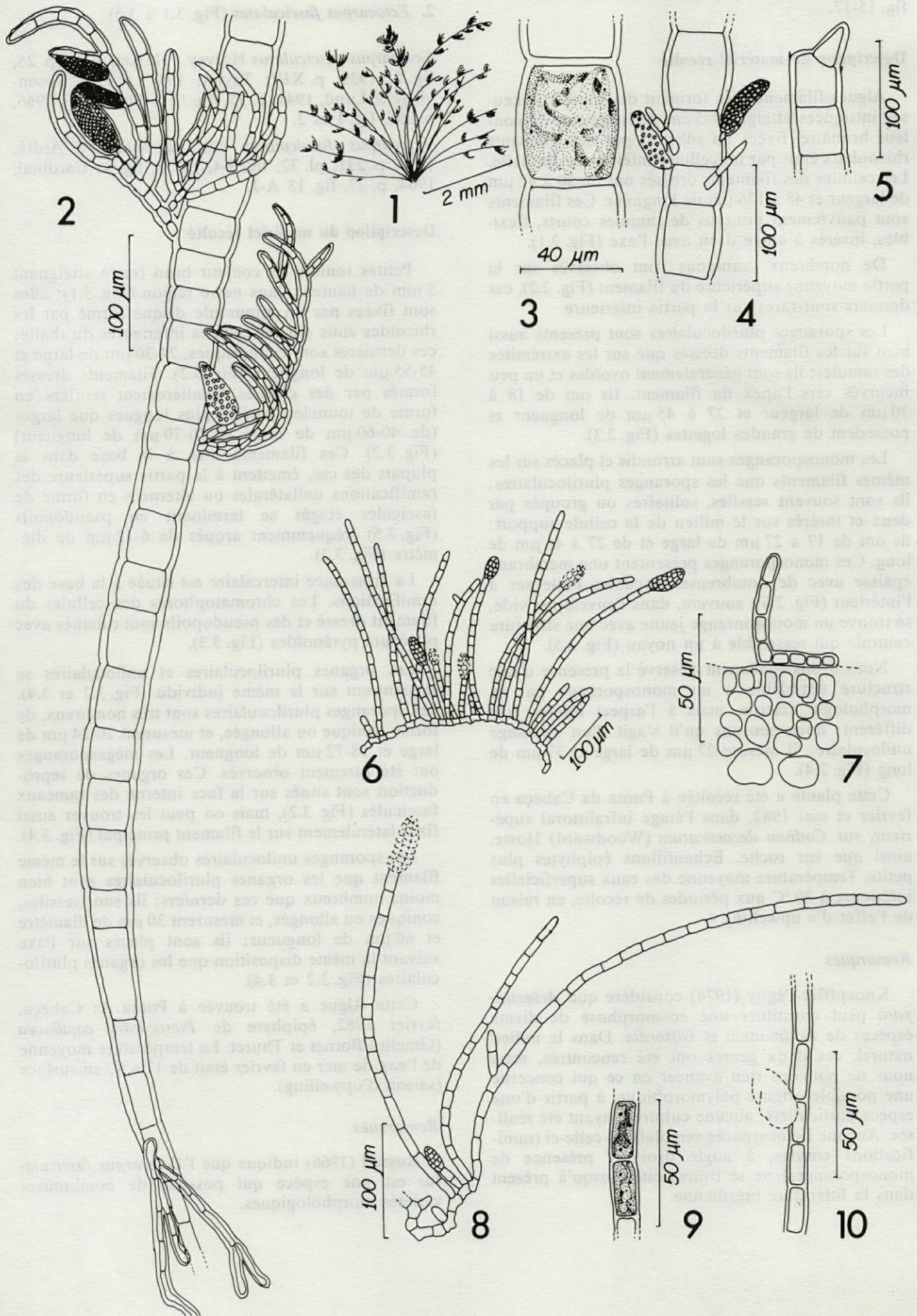
Les organes pluriloculaires et uniloculaires se rencontrent sur le même individu (Fig. 3.2 et 3.4). Les sporanges pluriloculaires sont très nombreux, de forme conique ou allongée, et mesurent 20-24 μm de large et 58-72 μm de longueur. Les mégasporanges ont été rarement observés. Ces organes de reproduction sont situés sur la face interne des rameaux fasciculés (Fig. 3.2), mais on peut les trouver aussi fixés latéralement sur le filament principal (Fig. 3.4).

Les sporanges uniloculaires observés sur le même filament que les organes pluriloculaires sont bien moins nombreux que ces derniers; ils sont sessiles, coniques ou allongés, et mesurent 30 μm de diamètre et 60 μm de longueur; ils sont placés sur l'axe suivant la même disposition que les organes pluriloculaires (Fig. 3.2 et 3.4).

Cette Algue a été trouvée à Ponta da Cabeça, février 1982, épiphyte de *Pterocladia capillacea* (Gmelin) Bornet et Thuret. La température moyenne de l'eau de mer en février était de 17.6 °C en surface (saison d'upwelling).

Remarques

Russell (1966) indique que l'*Ectocarpus fasciculatus* est une espèce qui possède de nombreuses variétés morphologiques.



Nos spécimens diffèrent des descriptions de Hamel (1931), Taylor (1937) Rosenvinge et Lund (1941), Cardinal (1964), Russell (1966) par leur petite taille : 5 mm de hauteur.

Ardre (1970) observe, dans la partie âgée, des cloisons longitudinales ou obliques et irrégulières, intercalées entre les files de cellules unisériées normales; nous n'avons pas trouvé ces structures chez nos spécimens, ni les sporocytes pluriloculaires qui, d'après Hamel (1931) seraient issus directement des rhizoïdes.

A l'exception de Ardre (1970) qui, comme nous, a trouvé cette Algue sur *Pterocladia capillacea*, les autres auteurs (Hamel, 1931, Taylor, 1937; Rosenvinge et Lund, 1941; Cardinal, 1964, et Russell, 1966) la citent comme épiphyte des phéophycées des zones tempérées.

3. *Ectocarpus fasciculatus* var. *pygmaeus* (Fig. 3, 6 à 10)

Ectocarpus fasciculatus var. *pygmaeus* (Areschoug in Kjellman) Batters : Russell, 1966, p. 270, fig. 1-c.

Ectocarpus confervoides var. *pygmaeus* (Areschoug in Kjellman) Kjellman : Cardinal, 1964, p. 23, fig. 10A-H.

Description du matériel récolté

Thalle cespiteux atteignant 1 mm de hauteur (Fig. 3.6). Filaments dressés qui naissent d'un filament rampant composé par des cellules de forme irrégulière (Fig. 3.7, 3.8). Les ramifications sont rares et, quand elles existent, sont courtes avec 1 à 3 cellules (Fig. 3.6 et 3.8). Celles de la base du filament sont légèrement plus étroites (6 μ m de diamètre) que dans la partie médiane (12 μ m de diamètre) et ont leur sommet un peu arrondi.

La croissance intercalaire se situe à la base et à la partie médiane du filament (Fig. 3.8); les cellules contiennent 1 ou 2 plastes rubannés avec quelques pyrénoides (Fig. 3.9).

Les organes pluriloculaires sont disposés latéralement sur le filament dressé, sessiles ou sur un court pédicelle; ils peuvent être terminaux sur les filaments dressés (Fig. 3.6 et 3.8), ou issus directement

du thalle rampant. Ils sont allongés et leur sommet est arrondi; dimensions : entre 15 et 24 μ m de largeur et 39 et 54 μ m de longueur.

Les organes uniloculaires sont plus rares et se trouvent sur des individus différents de ceux porteurs des organes pluriloculaires. Ils sont ovoïdes et sessiles (Fig. 3.10), localisés latéralement sur le filament dressé. Leurs dimensions sont : 12-15 μ m de largeur et 18-30 μ m de longueur.

Cette espèce a été trouvée à Lage do Pai Vitorio et Ponta do Pero, septembre 1981, dans l'étage infralittoral, épiphyte de *Pterocladia capillacea*. Ces deux stations de récolte sont relativement éloignées de l'influence directe des eaux froides de l'upwelling.

Remarques

Nos spécimens correspondent bien à la description de l'*Ectocarpus confervoides* var. *pygmaeus* par Cardinal (1964, p. 23, Fig. 10 A-H).

E. pygmaeus Areschoug in Kjellman a été réduit à une variété de *E. confervoides* par Kjellman (1890) et, ensuite transféré par Batters (1902) dans *E. fasciculatus*. Il est considéré par Russell (1966, p. 270, Fig. 1 C, D et 2 G) comme un stade jeune de *E. fasciculatus* et de *E. siliculosus*. Compte tenu du fait que les sporocytes pluriloculaires de nos spécimens sont plus courts que ceux d'*E. siliculosus*, et étant donné que cette dernière espèce n'a pas été signalée dans notre région, il semblerait que nos spécimens appartiennent réellement à *E. fasciculatus*.

4. *Giffordia rallsiae* (Fig. 4.1 à 4.5)

Giffordia rallsiae (Vickers) Taylor : Dawes 1967, p. 50; Earle 1969, p. 140, Fig. 20; Humm et Hildebrand, 1962, p. 245; Humm, 1964, p. 319; Taylor, 1960, p. 208.

Ectocarpus rallsiae Vickers, Børgesen, 1914a, p. 13, Fig. 7; 1926, Fig. 11; Philipps, 1960, p. 240.

Description du matériel récolté

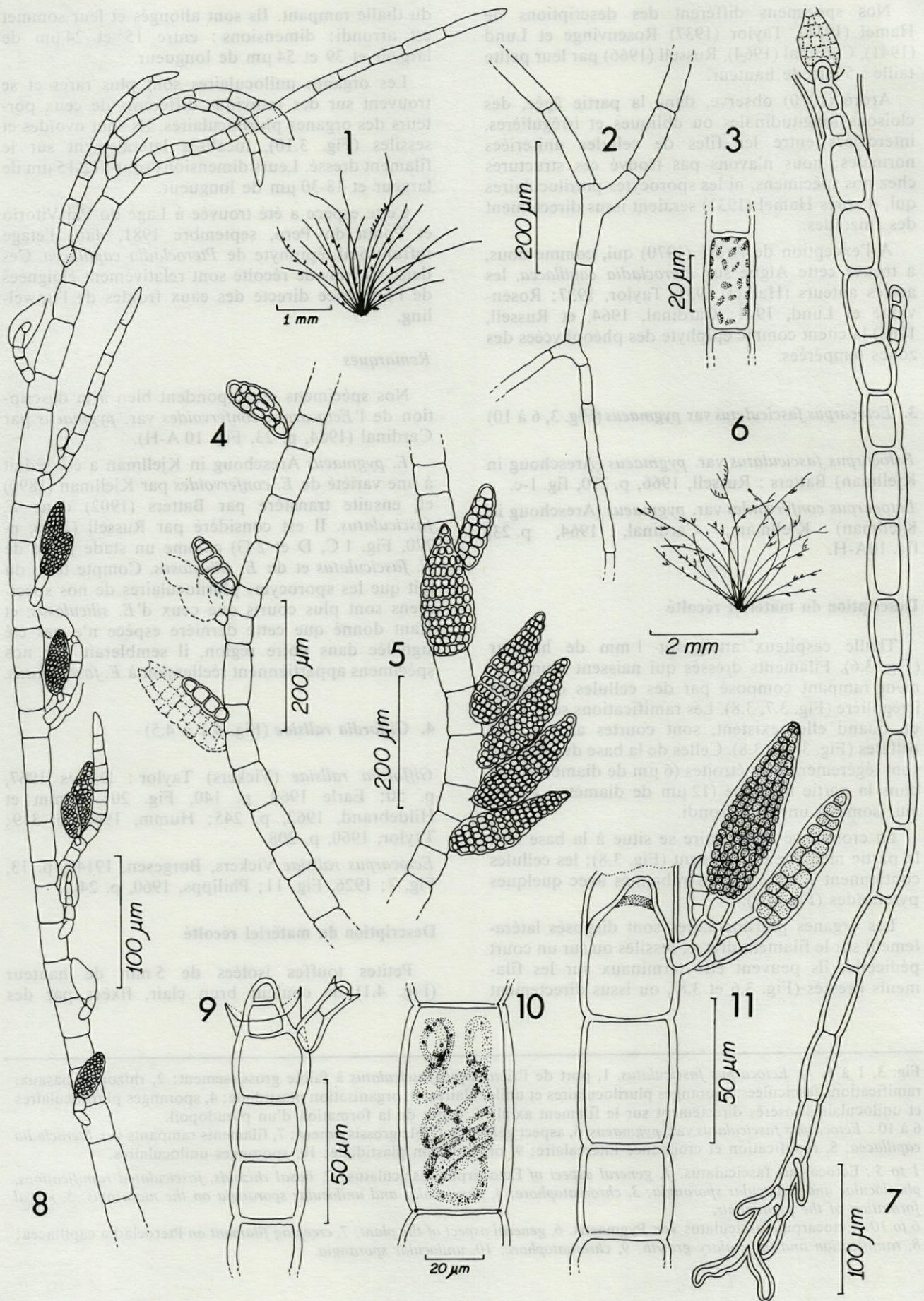
Petites touffes isolées de 5 mm de hauteur (Fig. 4.1) de couleur brun clair, fixées par des

Fig. 3, 1 à 5. — *Ectocarpus fasciculatus*. 1, port de l'*Ectocarpus fasciculatus* à faible grossissement; 2, rhizoïdes basaux, ramifications fasciculées, sporanges pluriloculaires et uniloculaires; 3, organisation plastidiale; 4, sporanges pluriloculaires et uniloculaires insérés directement sur le filament axial; 5, début de la formation d'un pseudopoil.

6 à 10 : *Ectocarpus fasciculatus* var. *pygmaeus*. 6, aspect général à faible grossissement; 7, filaments rampants sur *Pterocladia capillacea*; 8, ramification et croissance intercalaire; 9, organisation plastidiale; 10, sporanges uniloculaires.

1 to 5 : *Ectocarpus fasciculatus*. 1, general aspect of *Ectocarpus fasciculatus*; 2, basal rhizoids, fasciculated ramifications, plurilocular and unilocular sporangia; 3, chromatophore; 4, plurilocular and unilocular sporangia on the main axis; 5, initial formation of the pseudohair.

6 to 10 : *Ectocarpus fasciculatus* var. *Pygmaeus*. 6, general aspect of the plant; 7, creeping filament on *Pterocladia capillacea*; 8, ramification and intercalary growth; 9, chromatophore; 10, unilocular sporangia.



filaments rampants renforcés par des rhizoïdes issus des cellules inférieures du thalle (Fig. 4.2.).

Les filaments dressés sont peu ramifiés de façon irrégulière; occasionnellement, on peut trouver des pseudopouils à l'extrémité des ramifications. Les cellules sont cylindriques, de 21 μm de large et 36-51 μm de longueur, avec des chromatophores en plaquettes discoïdes ou légèrement allongées (Fig. 4.3). La croissance est intercalaire, non localisée, et localisée à la base du pseudopouil. Les organes pluriloculaires et uniloculaires se trouvent sur le même individu (Fig. 4.4). Ils sont sessiles et pédicellés et ont été observés à la partie supérieure et inférieure du filament (Fig. 4.4, et 4.5). Forme conique avec un apex aigu; 24-42 μm de large et 60-120 μm de longueur.

Les sporanges uniloculaires sont petits et mesurent 30-36 μm de large et 60-66 μm de longueur.

Cette plante a été trouvée sur substrat rocheux, dans la majorité de nos stations de récoltes et pendant toute l'année. Epiphyte d'autres Algues, telles que *Codium*, *Sargassum* et *Pterocladia capillacea*, et épizoïque des Moules et Crustacés Cirripèdes.

Remarques

Cette espèce a été signalée pour la première fois au Brésil par Oliveira Filho et al. (1979) sur une espèce pélagique de *Sargassum*.

Comme ces auteurs n'ont fourni aucune description de leurs échantillons, et que notre matériel est abondant, nous avons jugé utile d'en donner une description détaillée.

5. *Kuckuckia Kylinii* ? (Fig. 4.6 à 4.11)

Kuckuckia kylinii Cardinal : Ardré 1970, (?), p. 244, pl. 35, fig. 1-4; Cardinal, 1964, p. 74, fig. 39 A-M.

Description de nos échantillons

Touffes très délicates de couleur brun foncé ne dépassant pas 3 mm de longueur (Fig. 4.6). Les filaments dressés naissent d'une base formée de rhizoïdes produits par les cellules inférieures du thalle; ces rhizoïdes ont 10-14 μm de large et

34-50 μm de longueur (Fig. 4.7). Les ramifications des filaments sont peu nombreuses et de directions très variables; elles se terminent par de longs poils; les cellules des poils mesurent 12-16 μm de large et 20-34 μm de longueur. Les cellules du filament sont cylindriques (20-40 μm de large et 20-70 μm de long) (Fig. 4.7) et contiennent des chromatophores rubanés fins et ramifiés avec plusieurs pyrénoides (Fig. 4.10). La croissance est intercalaire ou terminale chez les jeunes filaments. Les poils ont une origine endogène et leur partie inférieure est enveloppée d'une gaine bien distincte (Fig. 4.8, 4.9); cette structure existe aussi à la base de poils qui se prolongent par des sporanges pluriloculaires et uniloculaires (Fig. 4.7, 4.8).

Les organes pluriloculaires et uniloculaires se rencontrent parfois sur le même individu (Fig. 4.8). Les sporanges pluriloculaires sont régulièrement cylindriques, atténués à l'extrémité, sessiles ou pédicellés, et mesurent (12) 20-24 (28) μm de large et (34) 50-88 (100) μm (Fig. 4.7 et 4.11); on peut les observer en position terminale à l'extrémité des filaments (Fig. 4.7). Les mégasporanges ont été rarement remarqués (Fig. 4.11). Les sporanges uniloculaires sont plus petits et ont 15-18 μm de large et 34-50 μm de long (Fig. 4.7).

Trouvée sur *Pterocladia capillacea*, avec *Ectocarpus fasciculatus*, à la même station et dans les mêmes conditions écologiques que ce dernier.

Remarques

Morphologiquement, nos spécimens correspondent à l'espèce décrite par Cardinal (1964). Les organes pluriloculaires ont été observés par celui-ci de mars à août. Nous les avons observés en février.

Associée à *Ectocarpus fasciculatus*. Si l'on fait exception de la présence ou de l'absence des poils à base endogène, les descriptions de nos spécimens d'*Ectocarpus fasciculatus* et de *Kuckuckia kylinii* sont très proches; nous remarquons par ailleurs que certains des « poils » de *K. kylinii* pourraient n'être que des figures de régénération après cassure (broutage) du filament principal. Nous posons donc la question de savoir si nos spécimens appartiennent réellement à cette dernière espèce, ou s'il ne s'agit que d'une morphose d'*Ectocarpus fasciculatus*.

Fig. 4, 1 à 5. — *Giffordia rallsiae*. 1, Port de *Giffordia rallsiae*, à faible grossissement; 2, rhizoïdes issus des cellules inférieures du thalle; 3, organisation plastidiale; 4 et 5, disposition des sporanges pluriloculaires et uniloculaires.

6 à 11 : *Kuckuckia kylinii*. 6, port de *Kuckuckia kylinii*, à faible grossissement; 7, rhizoïdes et forme des cellules; 8, sporanges pluriloculaires et uniloculaires; poils endogènes avec gaine basale ou figures de régénération; 9, jeunes poils avec gaine basale ou figures de régénération; 10, organisation plastidiale; 11, deux sporanges pluriloculaires dont un mégasporange.

1 to 5 : *Giffordia rallsiae*. 1, general habit of the algae; 2, rhizoidal system from the lower cells; 3, plastidial organization; 4 and 5, disposition of plurilocular and unilocular sporangia.

6 to 11 : *Kuckuckia kylinii*. 6, general aspect 7, rhizoids and cell shapes; 8, plurilocular and unilocular sporangia; endogenous hairs with basal envelope or regenerating forms; 9, young hairs with basal envelope or regenerating forms; 10, chromatophore; 11, two plurilocular sporangia one of which is megasporangium.

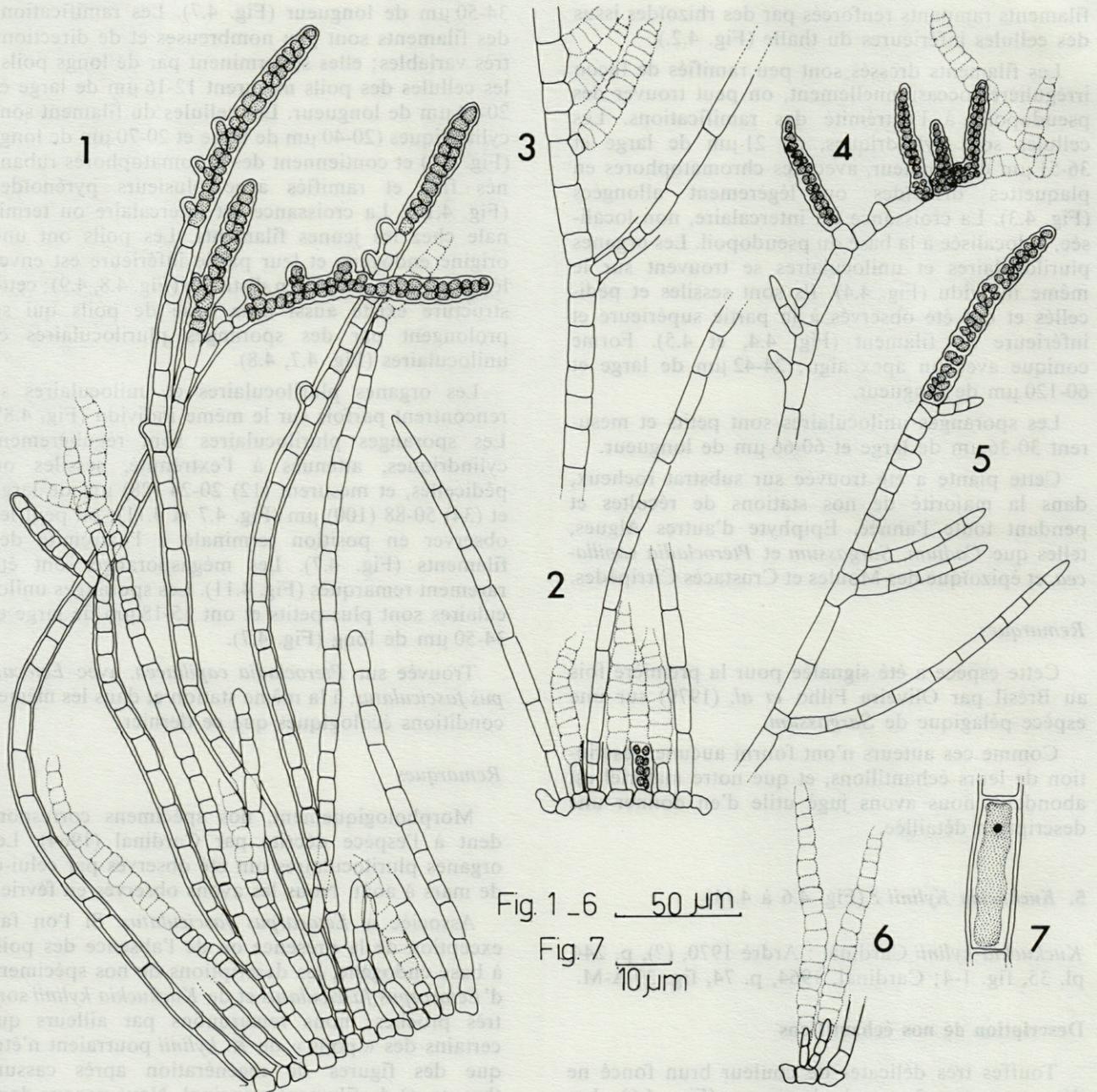
Fig. 1-6 50 μ mFig. 7 10 μ m

Fig. 5. — *Proteccarpus speciosus*. 1, aspect général de la plante : la membrane n'a été représentée que sur quelques filaments; 2 et 3, poils à insertion latérale ou basale; 4, 5 et 6, disposition des sporanges pluriloculaires; 7, organisation platiidiale.

Proteccarpus speciosus. 1, general aspect of the plant : the membrane is represented on some filaments; 2 and 3, lateral and basal insertions of the hairs; 4, 5 and 6, disposition of plurilocular sporangia; 7, plastidial organization.

6. *Proteccarpus speciosus* (Fig. 5.1 à 5.7)

Proteccarpus speciosus (Børgesen) Kuckuck : Kuckuck, 1955, p. 119, fig. 1-8; Cardinal, 1964, p. 77, fig. 41 A-J; Jaasund, 1965, p. 53, fig. 16; Kornmann et Shaling, 1977, p. 275, fig. 158 A-C.

Ectocarpus speciosus Børgesen, 1926, p. 55, fig. 29 et 30; Joly *et al.*, 1969, fig. 12-15; Ugadim, 1973, p. 13, fig. 1, 7 et 8.

Description des échantillons récoltés

Plantes petites, vert-brunâtre, formant un duvet recouvrant complètement l'axe de *Pterocladia capillacea*.

Les filaments dressés sont issus d'une partie basale rampante composée d'une seule couche cellulaire et peuvent mesurer jusqu'à 500 μ m de hauteur (Fig. 5.1). Les cellules du filament dressé sont en général cylindriques, plus hautes que larges,

et mesurent de 6 à 9 µm sur 9 à 15 µm; elles contiennent un chromatophore en plaque avec un pyrénoloïde (Fig. 5.7). Ces filaments sont peu ramifiés et de façon irrégulière. Les poils sont insérés aussi bien sur la partie basale que latéralement sur les filaments dressés; leur base est toujours entourée d'une gaine (Fig. 5.2 et 5.3).

Les sporanges pluriloculaires se présentent sous deux formes différentes : les uns sont fusiformes, terminaux ou latéraux, sessiles ou sur un court pédicelle (Fig. 5.1, 5.4 et 5.5.); les autres sont de forme irrégulière, avec des prolongations latérales donnant à l'ensemble un aspect de crête de coq (Fig. 5.1 et 5.4).

Des sporanges pluriloculaires ont été également observés fixés sur le thalle rampant; à l'intérieur de certains d'entre eux, vides et persistants, on décèle la présence d'un nouveau filament naissant (Fig. 5.2 et 5.3).

Les sporanges pluriloculaires mesurent 9 à 12 µm sur 45 à 120 µm (Fig. 5.1, 5.2, 5.3, 5.4, 5.5 et 5.6).

Les sporanges uniloculaires n'ont pas été observés dans nos échantillons.

Récoltée sur *Pterocladia capillacea* à Ponta da Cabeça, en janvier et septembre 1982, dans l'étage infralittoral supérieur. Il semble que son cycle de vie soit très court (moins d'un mois); en effet, la population de *P. capillacea* sur laquelle elle s'est développée était observée mois par mois. Pendant la période où s'est développé *P. speciosus*, la température moyenne des eaux superficielles a été inférieure à 20 °C, en raison de l'effet d'upwelling.

Remarques

P. speciosus a déjà été décrit par Joly *et al.*, (1969) et Ugadim (1973) pour les Etats de São Paulo et Paraná sur la côte brésilienne. Nos échantillons semblent plus proches de ceux décrits par Cardinal (1964), pour la Bretagne (France) que de ceux figurés par Joly *et al.*, (1969, p. 72) et Ugadim (1973, p. 66); nous avons donc préféré les décrire, afin de compléter les données concernant cette espèce.

CONCLUSIONS

Dans une famille aussi complexe que celle des Ectocarpaceae, où la délimitation des espèces est parfois subjective, seules des cultures permettront de préciser la valeur réelle de la plupart des taxa que nous mentionnons. En décrivant, aussi précisément que possible, les échantillons récoltés dans une région mal connue, et en les illustrant, nous espérons toutefois avoir contribué à une meilleure connaissance de leur variabilité et de leur distribution géographique, quelque soit le statut qui leur sera attribué dans l'avenir.

REMERCIEMENTS — Travail financé par la FINEP (Financiadora de Estudos e Projetos) et le CNPq (Conseil National de la Recherche Brésilienne) (contrats n° 30.23 26/76 et n° 10.5336/80, pour les auteurs).

Nous tenons à remercier plus spécialement, M. Charles-François Boudouresque, Laboratoire d'Ecologie du Benthos et de Biologie Végétale Marine, Université d'Aix-Marseille II, pour son aide précieuse.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ARDRE, F., 1970. Contribution à l'étude des Algues Marines du Portugal. 1. La Flore. *Portugaliae Acta Biologica* (B), 10 (1-4) : 423 p.
- BATTERS, E.A.L., 1902. A catalogue of the British marine algae. *J. Bot.*, 40, (suppl. 1) : 1-107.
- BØRGESEN, F., 1914. Marine algae of the Danish West Indies. Part. 2. Phaeophyceae. *Dansk. Bot. Arkiv.*, 2 (2) : 68 p.
- BØRGESEN, F., 1926. Marine algae from the Canary Islands II. Phaeophyceae. *Dansk Vid. Selsk., Biol. Medd.*, 6 (2) : 112 p.
- CARDINAL, A., 1964. Etude sur les Ectocarpaceae de la Manche. *Nova Hedw.*, 15 : 1-86.
- CLAYTON, M.N., 1974. Studies on the Development, Life History and Taxonomy of the Ectocarpales (Phaeophyta) in Southern Australia. *Aust. J. Bot.*, 22 : 743-813.
- DAWES, C.J., 1967. Marine algae in the vicinity of Tampa Bay, Florida. Cont., 27. *Dep. Bot. and Bact., Univ. of South Florida* 105 p.
- EARLE, S.A., 1969. Phaeophyta of the Eastern Gulf of Mexico. *Phycologia*, 7 (2) : 1-254.
- HAMEL, G., 1931-1939. Phéophycées de France. Paris : i-xlvi, 1-432, 10 pl. h.t.
- HUMM, H.J. & H.H. HILDEBRAND, 1962. Marine algae from the Gulf Coast of Texas and Mexico. *Bull. Mar. Sci. Gulf Carib.*, 8 : 227-268.
- HUMM, H.J., 1963. Some new records and range extensions of Florida Marine Algae. *Bull. Mar. Sci. Gulf Carib.*, 13 : 516-526.
- HUMM, H.J., 1964. Epiphytes of the sea grass, *Thalassia testudinum*, in Florida. *Bull. Mar. Sci. Gulf Carib.*, 14 : 306-341.
- JAASUND, E., 1965. Aspects of the marine algal vegetation of North Norway. *Botanica Gothoburgensia*, 4 : 5-174.
- JOLY, A.B., Y., UGADIM, J.J.D. DIAZ, N. YAMAGUISHI-TOMITA, M. CORDEIRO-MARINO, Y. YONESHIGUE-BRAGA, 1969. Additions to the Marine Flora of Brazil - X. *Rickia* 4 : 61-74.
- KJELLMAN, F.R., 1890. Handbok i Skandinavien hafsalglora. 1. Fucoïdeae. Stockholm, 103 p.
- KNOEPFLER-PÉGUY, M., 1974. Le genre *Acinetospora* Bornet 1891 (Phaeophyceae - Ectocarpales). *Vie Milieu*, 24 (1A) : 43-72.
- KORNMANN, P. & P.-H. SAHLING, 1977. Meeresalgen von Helgoland Benthische Grün, Braun -und Rotalgen. *Helgol. wissensch. Meeresunt.*, 29 : 1-289.

KUCKUCK, P., 1955. Ectocarpaceen - Studien, III *Proteotocarpus* nov. gen. Herausgegeben von Peter Kornmann. *Helgol. wissensch. Meeresunt.*, 5 (2) : 119-140.

MITCHELL, G.J.P., M.T.M. SCHECHY, L.A. MITSUYA, 1979. Sinopse das Clorofíceas Marinhas Bentônicas do Litoral do Estado do Rio de Janeiro. *Leandra - RJ* 8-9 : 91-123.

OLIVEIRA FILHO, E.C., 1977. Algas Marinhas Bentônicas do Brasil. Tese de Livre Docencia. Depto. Bot. Inst. Biociências Univ. São Paulo : 407 pp.

OLIVEIRA FILHO, E.C., Y. UGADIM, E.J. PAULA, 1979. Comunidades Associadas a Plantas de *Sargassum* flutuantes em águas da Corrente do Brasil - Considerações Biogeográficas. *Bol. Bot. Univ. São Paulo*, 7 : 5-9.

PHILLIPS, R.C., 1960. Ecology and distribution of marine algae found in Tampa Bay, Boca Ciega Bay and at Tarpon Springs, Florida. *Q.J. Fla. Acad. Sci.*, 23 : 222-260.

ROSENINGE, K. & S. LUND, 1941. The marine algae of Denmark II. Phaeophyceae. *I.K. Danske. Vid. Selsk. Biol. Skr.*, 1 (4) : 1-79.

RUSSELL, G., 1966. The genus *Ectocarpus* in Britain I. The attached forms. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 46 : 267-294.

TAYLOR, W.R., 1931. A synopsis of the marine algae of Brazil. *Rev. Algol.*, 5 : 279-313.

TAYLOR, W.R., 1937. Marine algae of the northeastern coast of North America. Univ. Michigan Stud. Sci., Ser. 13, Ann Arbor, 427 pp.

TAYLOR, W.R., 1960. Marine algae of the eastern tropical and sub-tropical coasts of the Americas. Univ. Michigan Stud. Sci., Ser. 21. Ann. Arbor., 870 pp.

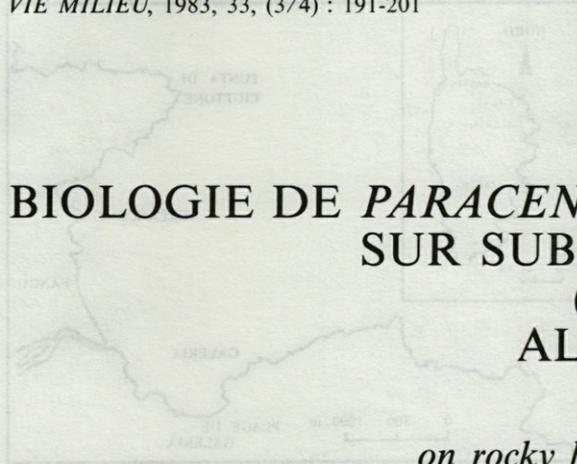
UGADIM, Y., 1973. Algas marinhas bentônicas do litoral do Estado de São Paulo e do litoral do Paraná. Divisão Phaeophyta. *Portugaliae Acta Biologica* (B). 12 (1-4) : 69-131.

WOMERSLEY, H.B.S., 1967. A critical survey of the marine algae of the Southern Australia II. Phaeophyta. *Austr. J. Bot.*, 15 : 189-270.

YONESHIGUE-BRAGA, Y., 1977. *Pseudendoclonium marinum* (Reinke) Aalen et Schultz, a first reported occurrence for South America. *Phycologia.*, 16 (1) : 113-115.

CONCLUSIONS

Dans une famille aussi complexe que celle des Ectocarpacées, où la détermination des espèces est parfois subjective, seules des cultures permettent de préciser la valeur réelle de la plupart des taxa que nous mentionnons. En devenant aussi précisément que possible, les échantillons récoltés dans une région mal connue, et en les illustrant, nous espérons toutefois avoir contribué à une meilleure connaissance de leur variabilité et de leur distribution géographique, laquelle soit le statut qui leur sera attribué dans l'avenir.



BIOLOGIE DE *PARACENTROTUS LIVIDUS* (LAMARCK) SUR SUBSTRAT ROCHEUX EN CORSE (MÉDITERRANÉE, FRANCE) : ALIMENTATION DES ADULTES

*Biology of Paracentrotus lividus (Lamarck)
on rocky bottoms in Corsica (Mediterranean, France) :
Diet of adults*

Marc VERLAQUE et Henri NÉDELEC

Laboratoire d'Ecologie du Benthos et de Biologie végétale marine,
Faculté des Sciences de Luminy, 13288 Marseille Cédex 9

PARACENTROTUS LIVIDUS
OURSIN
ALIMENTATION
PHYTOBENTHOS
BROUTAGE
CORSE

RÉSUMÉ. — En Corse, l'examen des contenus digestifs des *Paracentrotus lividus* adultes des substrats rocheux indique très clairement que cette espèce est essentiellement herbivore. Au sein des phytocénoses photophiles infralittorales denses, son alimentation est sélective : il a un comportement de brouteur et consomme, le plus souvent, les Algues photophiles dressées ainsi que les espèces à caractère saisonnier très marqué. L'impact de l'oursin sur le peuplement algal est très net : il induit un faciès de broutage dominé par des Algues encroûtantes et des Ephemerophyceae (jardins à *P. lividus*). Bien que l'oursin occupe une zone dénudée, il consomme le peuplement dense à la lisière du jardin. Le comportement de « couverture » semble jouer un rôle important dans la collecte de la nourriture (Algues et feuilles de *Posidonia oceanica* en épaves).

PARACENTROTUS LIVIDUS
SEA URCHIN
DIET
PHYTOBENTHOS
GRAZING
CORSICA

ABSTRACT. — In Corsica, the qualitative and quantitative analysis of gut contents of *Paracentrotus lividus* adults settled on rocky bottoms shows that it is essentially herbivorous. In dense photophilic infralittoral algal beds, this diet is selective : it has a grazing behaviour and it feeds especially on the erect photophilic algae. *P. lividus* prefers species with highly seasonal development. It may entail an imbalance in the phytobenthic community (*Cystoseiretum*) : it induces a grazing facies dominated by some encrusting algae and some Ephemerophyceae (*P. lividus* gardens). Although these urchins stay in bare patches of substrate, they graze in the surrounding dense algal settlement. The « heaping » behaviour seems to play a prominent part in the collecting of food (drift algae, drift *Posidonia* leaves).

INTRODUCTION

Au stade actuel de la description des peuplements phytobenthiques en Méditerranée, il devient nécessaire de prendre en compte l'impact des herbivores.

En raison, d'une part d'une alimentation souvent plus sélective que l'on a pu le croire, d'autre part de l'importance de leurs populations, ils peuvent jouer un rôle déterminant dans la genèse du paysage végétal sous-marin. Parmi ces organismes, les Ourisins ont probablement l'impact le plus considérable.

Comme le fait remarquer Lawrence (1975) : « Sea-urchins are often the determining factor with regard to the abundance and distribution of marine plants in shallow water marine environments ». Les phénomènes de surpâturage les plus spectaculaires, sur substrat rocheux, sont certainement la destruction massive de peuplements d'Algues géantes, *Macrocystis pyrifera* (L) Agardh, par *Strongylocentrotus purpuratus* (Stimpson), *S. franciscanus* A. Agassiz et *Lytechinus anamesus* Agassiz et Clarck en Californie (Leighton, 1966, 1971), et celles de champs de Laminaires, *Laminaria longicuris* de la Pylaie et *L. digitata* (Hudson) Lamouroux, par *Strongylocentrotus droebachiensis* (O.F. Müller) au Canada (Breen, 1980; Bernstein *et al.*, 1981). Des événements du même ordre ont été signalés dans la plupart des mers tempérées et froides (cf. l'analyse de Lawrence et Sammarco, 1982).

En Méditerranée, une espèce est associée à des destructions analogues : *Paracentrotus lividus* (Lamarck) (Neill et Larkum, 1965; Torunski, 1979; Verlaque et Nédelec, 1982; Zavodnik, 1977) et son éradication provoque un développement des Algues dressées (Kempf, 1962, Kitching et Ebling, 1961; Neill et Larkum, 1965).

Dans le but de préciser le rôle de cet Oursin dans l'évolution du phytobenthos de Méditerranée occidentale, nous avons commencé, en 1980, un programme de recherche sur son écologie. Ces travaux sont conduits simultanément dans les différentes phytocénoses occupées (communautés photophiles des substrats rocheux et herbier à *Posidonia oceanica* (L.) Delile (Nédelec, 1982b; Nédelec, *et al.*, 1982. Nédelec et Verlaque, 1984; Verlaque et Nédelec, 1982; Verlaque, 1983). Ce travail s'inscrit dans une analyse plus générale des phytocénoses photophiles infralittorales de Corse et de leurs relations avec la faune herbivore.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Ce travail a été réalisé dans la région de Galeria (Parc Naturel Régional de Corse). Les prélèvements ont été effectués sur la rive nord de la baie (station de Calancone) et à l'extrémité est de la rive sud (station de Galeria) (Fig. 1). Ces deux stations semblent dépendre des mêmes caractéristiques hydrologiques et climatiques : hydrodynamisme important (exposition au vent dominant de Sud-Ouest), éclaircissement (substrat sub-horizontale à 4-5 m de profondeur), température de l'eau (minimum en mars : 12.5 °C; maximum en juillet-août : 24.5 °C); elles diffèrent cependant par la composition qualitative et quantitative du phytobenthos.

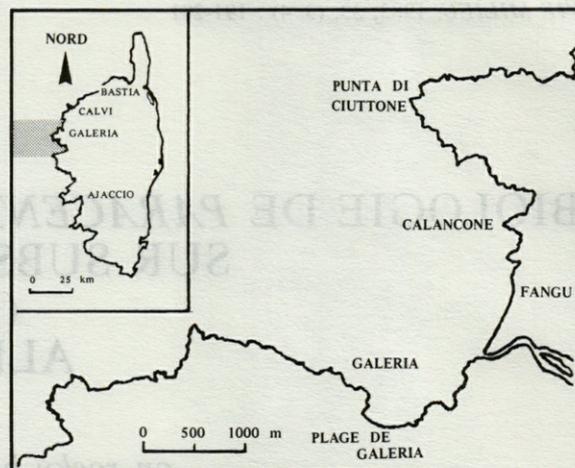


Fig. 1 — Région étudiée, à gauche carte de la Corse; grisé : façade marine du Parc Naturel Régional de Corse. The investigated area, at left the map of Corsica with, in grey, the sea-front of the « Parc Naturel Régional de Corse ».

1. Etude des phytocénoses

Dans chaque station, nous avons identifié et échantillonné les différents faciès du phytobenthos : relevés de 250 cm², substrat inclus (surface supérieure à l'aire minimale structurale du peuplement photophile, Coppejans, 1977). Les relevés sont fixés avec de l'eau de mer formolée à 5 %; ils sont ensuite examinés dans leur intégralité sous une loupe bino-culaire. Pour chaque relevé, la liste des Algues, appartenant aux Rhodophyceae, Phaeophyceae, Chlorophyceae et Bryopsidophyceae, est établie avec leur Recouvrement respectif (Ri : pourcentage de la surface du substrat couvert, en projection, par l'Algue considérée). Leur Dominance est ensuite calculée ainsi : $DRi = (Ri/Rt) \times 100$, avec Rt, le Recouvrement total : ΣRi .

2. Etude des contenus digestifs

Une étude préliminaire a permis de montrer qu'un échantillonnage limité d'Oursins permettait d'aboutir à une estimation satisfaisante du régime alimentaire moyen de *Paracentrotus lividus*, dans une station et à une saison donnée (Nédelec, 1982a).

Les lots d'Oursins (3 à 10 individus) ont été prélevés à différentes saisons, dans nos deux stations. Pour chaque individu, le diamètre horizontal, sans les piquants, est mesuré et le contenu digestif est fixé avec de l'eau de mer formolée à 5 %. L'estomac et l'intestin n'ont pas été distingués car les phénomènes de digestion n'entravent généralement pas l'identification des fragments ingérés. La méthode de tri utilisée est une adaptation de celle de Jones (1968) (Nédelec et Verlaque, 1984). Pour chaque contenu digestif, 400 contacts (identifications du fragment situé au croisement d'un réseau

Tabl. I. — Contenus digestifs moyens des populations de *Paracentrotus lividus* sur substrat rocheux à Galeria et à Calancone. Les Contributions moyennes sont exprimées en pourcentages.

Mean gut contents of *Paracentrotus lividus* populations from Galeria and Calancone rocky-bottoms. Mean Contributions are given in percentages.

STATION	GALERIA					CALANCONE	
	Mars 1980	Mars 1981	Jun 1980	Sept. 1980	Oct. 1980	Mars 1981	Jun 1980
Cyanophyceae	1.59	1.92	0.92	3.58	1.79	0.07	0.08
<i>Goniotrichum absidii</i>	0.03	0.08	—	—	—	0.11	0.08
<i>Goniotrichum cornu-cervi</i>	0.06	—	—	—	—	0.04	—
<i>Porphyra</i> sp.	—	0.08	—	—	—	0.11	—
<i>Acrochaetium daviesii</i>	1.00	0.67	0.25	—	0.25	0.14	0.17
Gelidiales indéterminée	0.16	—	—	—	—	—	—
<i>Halarachnion ligulatum</i>	—	—	—	—	—	0.14	—
<i>Phyllophora nervosa</i>	—	—	—	—	—	0.25	—
<i>Plocamium cartilagineum</i>	—	—	0.08	—	—	0.11	—
<i>Rhodophyllis dvaricata</i>	—	—	—	—	—	0.57	—
<i>Rissoella verruculosa</i>	1.19	—	—	0.17	—	0.11	1.33
<i>Botryocladia botryoides</i>	0.28	—	—	—	0.17	0.18	—
<i>Rhodymenia ardissoni</i>	—	—	—	—	—	1.50	—
<i>Acrosiphonema bremanii</i>	—	—	0.08	—	—	—	—
<i>Amphiroa rigida</i>	0.22	—	—	0.17	0.08	0.04	—
<i>Corallina</i> spp.	2.44	0.75	3.17	2.92	0.75	3.93	2.42
<i>Fosliella</i> spp.	1.53	0.58	1.08	1.00	2.08	0.50	0.67
<i>Fosliella solmsiana</i>	1.19	1.42	0.33	0.83	0.50	0.29	—
<i>Neogoniolithon notarisii</i>	0.62	1.42	0.50	1.33	0.37	1.46	—
<i>Feyssonella</i> sp.	0.16	—	0.17	0.17	0.21	1.79	0.50
<i>Bonnemaisonia</i> sp.	0.03	—	—	—	—	—	—
<i>Falkenbergia rufolanosa</i>	3.50	0.67	1.92	0.08	0.04	0.29	1.00
<i>Antithamion cruciatum</i>	0.19	1.00	—	—	—	1.10	—
<i>Callithamion corymbosum</i>	0.03	—	—	—	—	—	—
<i>Ceramium byssoides</i>	0.31	0.92	0.42	0.50	0.17	0.07	—
<i>Ceramium ciliatum</i>	0.09	2.00	—	—	0.08	—	0.08
<i>Ceramium circinatum</i>	0.28	5.42	0.17	0.08	0.08	0.21	—
<i>Ceramium diaphanum</i>	0.06	0.50	0.34	0.17	—	0.36	0.50
<i>Ceramium fastigiatum</i>	0.81	0.50	0.25	0.25	0.08	0.18	0.08
<i>Ceramium</i> sp.	—	—	—	—	0.13	—	0.67
<i>Griffithsia</i> sp.	—	0.08	—	—	0.04	—	—
<i>Platythamion plumula</i>	—	—	—	—	—	0.04	—
<i>Wrangella penicillata</i>	0.12	0.08	0.25	0.92	0.33	—	—
Ceramiales indéterminée	0.09	0.08	—	—	0.13	—	—
<i>Dasya ocellata</i>	0.28	0.58	—	—	—	0.25	—
<i>Dasya rigidula</i>	0.31	—	0.08	0.17	0.04	0.04	0.33
<i>Dasyopsis cervicornis</i>	0.09	0.17	—	—	0.08	—	—
<i>Acrosorium uncinatum</i>	—	—	0.08	—	—	—	—
<i>Hypoglossum woodwardii</i>	0.06	0.13	—	—	—	0.43	—
Delesseriaceae indéterminée	0.03	—	—	—	—	—	—
<i>Boergeseniella fruticulosa</i>	—	—	—	—	—	0.43	0.17
<i>Dipterosiphonia dendritica</i>	0.06	0.08	—	—	0.13	1.50	0.17
<i>Haloptys incurvus</i>	0.03	0.17	—	—	—	2.04	2.67
<i>Herposiphonia secunda</i>	0.25	4.74	—	0.83	1.42	0.18	—
<i>Laurencia microcladia</i>	3.62	3.17	3.92	3.67	4.38	0.57	3.08
<i>Lophosiphonia cristata</i>	0.16	0.33	1.50	—	0.21	0.04	0.50
<i>Lophosiphonia scopulorum</i>	0.09	—	—	—	—	—	—
<i>Polysiphonia opaca</i>	0.12	1.00	0.08	0.17	0.04	—	0.58
<i>Polysiphonia triplinata</i>	0.19	1.83	0.50	0.33	0.33	—	—
<i>Polysiphonia</i> sp.	2.53	0.33	0.67	0.42	0.50	0.18	0.50
<i>Pterosphonia spinifera</i>	—	—	—	—	—	—	0.08
<i>Vidalia volubilis</i>	—	—	—	—	—	1.32	1.42
Rhodomelaceae indéterminée	0.06	—	—	—	0.04	0.04	—
Rhodophyceae indéterminée	0.06	0.25	—	0.08	—	—	—
Ectocarpaceae	2.50	10.00	0.33	—	0.08	2.14	0.17
<i>Lithoderma adriaticum</i>	0.78	—	0.17	—	0.13	—	—
<i>Choristocarpus tenellus</i>	1.72	1.25	0.83	2.25	1.04	0.14	—
<i>Halopteris filicina</i>	1.03	0.33	0.08	0.17	0.08	0.04	0.08
<i>Sphaecleria</i> spp.	16.82	11.50	11.33	6.67	5.67	8.82	16.00
<i>Styopaulon scoparium</i>	1.38	—	0.67	0.42	0.83	0.39	0.75
<i>Aglaozonia</i> sp.	0.09	—	0.17	—	—	0.54	—
<i>Cutleria</i> sp.	0.03	—	—	—	—	—	—
<i>Dilophus</i> & <i>Dictyota</i> spp.	4.97	3.25	30.42	8.08	4.75	2.64	29.67
<i>Padina pavonica</i>	3.59	4.08	0.83	25.73	23.29	1.14	0.42
<i>Castagnea cylindrica</i>	—	—	0.33	—	—	—	—
Chordariales indéterminée	0.06	—	0.08	0.08	0.13	—	0.42
<i>Myrionema</i> sp.	0.91	0.17	1.58	3.00	7.50	0.21	0.75
<i>Asperococcus bullosus</i>	0.03	—	—	—	—	—	—
<i>Giraudya sphaeclerioides</i>	—	0.17	—	0.17	0.13	0.04	—
<i>Scytosiphon lomentarius</i>	0.41	—	—	0.08	—	—	—
<i>Cystoseira balearica</i>	0.44	0.67	0.50	2.58	1.38	10.50	5.83
<i>Sargassum</i> sp.	0.06	—	—	—	—	—	—
<i>Enteromorpha flexuosa</i>	0.38	0.08	0.08	—	—	—	—
<i>Phaeophila dendroides</i>	—	—	0.08	0.17	0.33	0.11	0.08
<i>Phaeophila viridis</i>	0.03	—	—	—	—	—	—
<i>Chaetomorpha aerea</i>	0.06	0.08	—	—	—	0.11	—
<i>Cladophora</i> spp.	2.00	0.17	—	1.50	0.25	0.29	—
<i>Acetabularia acetabulum</i>	—	—	—	0.17	—	—	—
<i>Anadyomene stellata</i>	0.03	—	—	—	0.54	—	—
<i>Falonia utricularis</i>	0.47	—	—	—	—	—	—
<i>Blastophysa polymorpha</i>	0.03	0.75	0.75	0.50	0.33	0.04	—
<i>Bryopsis</i> sp.	0.03	0.50	—	—	—	0.04	—
<i>Codium bursa</i>	—	—	—	—	—	—	0.08
<i>Halimeda tuna</i>	—	0.08	—	—	—	0.89	0.42
<i>Udotea petiolata</i>	0.03	—	—	—	—	1.04	—
Chlorophyceae indéterminée	—	—	—	—	0.08	—	—
Diatomophyceae	12.97	15.92	1.92	1.50	1.17	26.50	0.75
Algues indéterminées	4.41	3.08	2.25	5.42	2.25	4.07	3.25
<i>Cymodocea nodosa</i>	—	—	—	—	—	—	0.33
<i>Posidonia oceanica</i>	8.78	6.92	26.50	15.00	30.58	6.21	18.42
Phanérogames terrestres	—	—	—	—	—	0.07	—
Faune	2.38	2.83	2.67	2.17	2.04	3.86	2.58
Fraction minérale	9.66	7.25	1.67	6.50	2.96	9.64	2.92

oculaire) sont effectués au hasard sous le microscope. La Contribution d'un aliment est le rapport du nombre de contacts obtenu avec lui sur le nombre total de contacts, exprimé en pourcentage. Pour les différents lots récoltés, la liste des différents constituants du contenu digestif est établie avec leur Contribution moyenne. Pour comparer ces contenus digestifs moyens entre eux ou avec les ressources disponibles (relevés phytosociologiques) nous avons utilisé l'indice de similitude de Czekanowski (1909) calculé de la manière suivante :

$$Sc = \frac{\sum \text{Min}(P_i, Q_i)}{100}$$

Où Min (P_i , Q_i) est la Dominance (ou Contribution) minimale de l'espèce i dans les 2 groupes de données, P et Q , comparés.

Dans le but d'alléger le texte, les autorités des Algues ne seront pas mentionnées; la nomenclature adoptée est celle des inventaires floristiques de Boudouresque et Perret (1977) et Boudouresque *et al.* (1984).

RÉSULTATS

1. Description des peuplements phytobenthiques

Nous nous limiterons ici à une description sommaire des phytocénoses photophiles de la baie de Galeria. Nos 2 stations abritent des peuplements structurellement et qualitativement très différents.

À Calancone, la végétation est surtout représentée par un peuplement à *Cystoseira balearica* (Fig. 2A) très différencié qui semble se rapprocher d'une phytocénose climacique. Sa richesse floristique est l'une des plus élevées parmi celles des phytocénoses méditerranéennes, avec un maximum de 118 espèces d'Algues multicellulaires différentes par relevé et un Recouvrement total de 300 à 400%. Les faciès saisonniers sont peu marqués en raison de la prédominance des Algues pérennes arborescentes (Phanerophyceae et Hemiphanerophyceae, selon la classification en types biologiques de Feldmann, 1937) suivantes :

- *Cystoseira balearica*
- *Haloptys incurvus*
- *Vidalia volubilis*
- *Digenea simplex*.

Cette strate arborescente surplombe une végétation sciaiphile diversifiée, constituée d'espèces dressées :

- *Botryocladia botryoides*
- *Rhodymenia ardissoni*
- *Phyllophora nervosa*
- *Cryptonemia lomation*
- *Rytiphloea tinctoria*
- *Halimeda tuna*

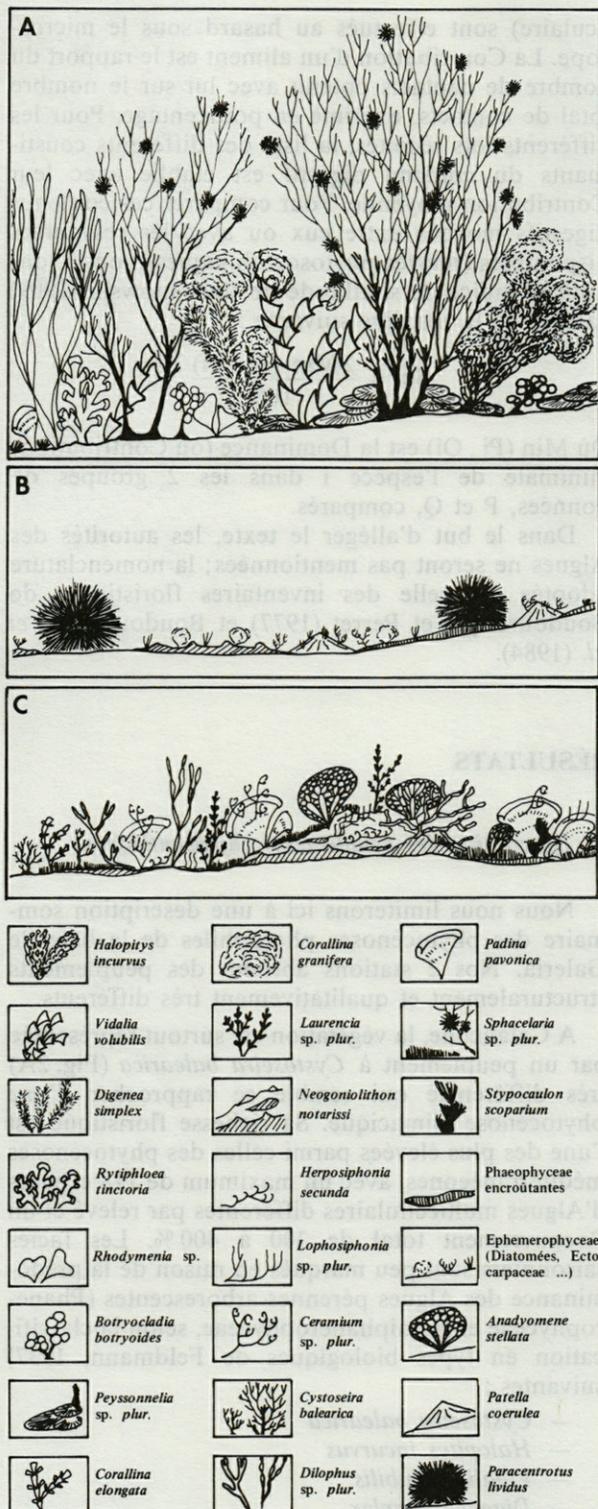


Fig. 2. — Représentations schématiques des phytocénoses des 2 stations étudiées; A, Peuplement à *Cystoseira balearica*, Calancone; B, peuplement à Algues encroûtantes et Ephemerophyceae : jardin à *Paracentrotus lividus*, Galeria et Calancone; C, peuplement à *Padina pavonica* et *Anadyomene stellata*, Galeria.

Schematic representations of phytocenosis from both study areas; A, *Cystoseira balearica* community, Calancone; B, encrusting algal and Ephemeral species community : Paracentrotus lividus garden, Galeria et Calancone; C, *Padina pavonica* et *Anadyomene stellata* community, Galeria.

et d'espèces encroûtantes :

- *Peyssonnelia harveyana*
- *Peyssonnelia polymorpha*
- *Peyssonnelia codana*
- *Lithothamnium sonderi*
- *Lithothamnium tenuissimum*
- *Contarinia peyssonneliaeformis*

Ces Algues, pérennes pour la plupart, offrent un support à une flore d'espèces épiphytes et endophytes extrêmement riche, dominée par *Sphacelaria cirrosa*, des Ceramiales (*Ceramium* spp., *Spermothamnion repens*, *Dipterosiphonia dendritica*, *Herposiphonia secunda*, *Lophosiphonia scopulorum*., *Dasya rigidula*) et des Cryptonemiales (*Corallina granifera*, *Peyssonnelia rubra*, *P. bornetii*, *P. squamaria*, *Fosliella* spp.). Bien qu'il présente certaines affinités avec le peuplement photophile infralittoral de mode calme, ou *Cystoseiretum crinitae* décrit au Cap Corse (Molinier, 1960), il s'en distingue par ses caractéristiques plus thermophiles et son adaptation à un hydrodynamisme important.

A Galeria, la végétation est dépourvue de strate arborescente et de sous-strate sciaphile (Fig. 2C). La richesse floristique reste cependant élevée (jusqu'à 95 espèces d'Algues par relevé) et le Recouvrement total oscille entre 200 et 250 %. Les espèces pérennes sont représentées par des Algues à frondes caduques (hemicryptophyceae) et par des Algues encroûtantes photophiles. Physionomiquement, la végétation est dominée par la Corallinaceae photophile *Neogoniolithon notarissi*, par des Algues filamenteuses gazonnantes appartenant aux genres *Sphacelaria*, *Lophosiphonia*, *Ceramium*, et par des Algues arbustives telles que *Padina pavonica*, *Dilophus* spp., *Anadyomene stellata*, *Acetabularia acetabulum*. Le développement saisonnier exubérant de certaines espèces détermine une succession de faciès au cours de l'année :

- en hiver, faciès à Ectocarpacées et Diatomophyceae,
- au printemps, faciès à *Dilophus* spp.,
- en été — automne, faciès à *Padina* et *Anadyomene*.

Dans les deux stations, les peuplements denses ne sont pas continus, ils sont interrompus par des zones recouvertes d'une végétation d'Algues encroûtantes photophiles (*Neogoniolithon*, *Fosliella solmsiana*, *Lithoderma adriaticum*, *Ralfsia bornetii*) et d'Algues gazonnantes à développement rapide (Ephemerophyceae : espèces à cycle court et à plusieurs générations annuelles) (Diatomophyceae, Ectocarpacées, *Sphacelaria*) (Fig. 2B). Ces zones sont toujours occupées par *Paracentrotus lividus* et occasionnellement par d'autres herbivores (*Arbacia lixula* (L.), *Patella coerulea* L.). Ces clairières, ouvertes dans le peuplement dense sont appelées « jardins à *Paracentrotus lividus* » par analogie avec les faciès de broutage de certains Patellidae ou « Patella's gardens » décrits par les auteurs anglosaxons.

Enfin, à la lisière des jardins de Calancone, se différencie l'amorce d'un peuplement clairsemé très proche qualitativement de celui de Galeria.

Tabl. II. — A, Caractéristiques générales des contenus digestifs de *P. lividus* (Contributions moyennes); B, contributions moyennes des strates du phytobenthos dans la fraction algale consommée par *P. lividus*; C, principales espèces végétales consommées par *P. lividus* sur substrat rocheux (Contributions moyennes $\geq 2\%$).

A, General characteristics of *P. lividus* gut contents (mean Contributions). B, respective mean Contributions of strata of the phytobenthos in the algal part ingested by *P. lividus*; C, major plants ingested by *P. lividus* from investigated rocky areas (Mean Contributions $\geq 2\%$).

STATION	GALERIA					CALANCONE		
	Mars 1980	Mars 1981	Juin 1980	Sept. 1980	Oct. 1980	Mars 1981	Juin 1980	$\bar{\%}$
A								
Cyanophyceae	1.59	1.92	0.92	3.58	1.79	0.07	0.08	1.42
Rhodophyceae	22.33	29.00	15.84	14.26	12.66	20.62	17.00	18.82
Phaeophyceae	34.82	31.42	47.32	49.23	45.01	26.44	54.09	41.09
Chlorophycophyta	3.06	1.66	0.91	2.34	1.53	2.52	0.58	1.80
Diatomophyceae	12.97	15.92	1.92	1.50	1.17	26.50	0.75	8.68
Algues indéterminées	4.41	3.08	2.25	5.42	2.25	4.14	3.58	3.59
Fractions algale	79.18	83.00	69.16	76.33	64.41	80.29	76.08	75.49
<i>Posidonia oceanica</i>	8.78	6.92	26.50	15.00	30.58	6.21	18.42	16.06
Flore totale	87.96	89.92	95.66	91.33	94.99	86.50	94.50	91.55
Faune	2.38	2.83	2.67	2.17	2.05	3.86	2.58	2.65
Fraction minérale	9.66	7.25	1.67	6.50	2.96	9.64	2.92	5.80
B								
Strate dressée	94.52	94.27	96.98	92.26	95.34	95.50	99.24	95.44
Strate encroûtante	5.48	5.73	3.02	7.74	4.66	4.50	0.76	4.56
C								
Cyanophyceae	—	—	—	3.58	—	—	—	—
<i>Corallina</i> spp.	2.44	—	3.17	2.92	—	3.93	2.42	—
<i>Fosliella</i> spp.	—	—	—	—	2.08	—	—	—
<i>Falkenbergia rufolanosa</i>	3.50	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ceramium ciliatum</i>	—	2.00	—	—	—	—	—	—
<i>Ceramium circinatum</i>	—	5.42	—	—	—	—	—	—
<i>Halopitys incurvus</i>	—	—	—	—	—	2.04	2.67	—
<i>Herposiphonia secunda</i>	—	4.74	—	—	—	—	—	—
<i>Laurencia microcladia</i>	3.62	3.17	3.92	3.67	4.38	—	3.08	—
<i>Polysiphonia</i> sp.	2.53	—	—	—	—	—	—	—
Ectocarpaceae	2.50	10.00	—	—	—	2.14	—	—
<i>Choristocarpus tenellus</i>	—	—	—	2.25	—	—	—	—
<i>Sphacelaria</i> spp.	16.82	11.50	11.33	6.67	5.67	8.82	16.00	—
<i>Dilophus & Dictyota</i> spp.	4.97	3.25	30.42	8.08	4.75	2.64	29.67	—
<i>Padina pavonica</i>	3.59	4.08	—	25.73	23.29	—	—	—
<i>Myrionema</i> spp.	—	—	—	3.00	7.50	—	—	—
<i>Cystoseira balearica</i>	—	—	—	2.58	—	10.50	5.83	—
<i>Cladophora</i> sp.	2.00	—	—	—	—	—	—	—
Diatomophyceae	12.97	15.92	—	—	—	26.50	—	—
<i>Posidonia oceanica</i>	8.78	6.92	26.50	15.00	30.58	6.21	18.42	—
Total	63.72	67.00	75.34	73.48	78.25	62.78	78.09	—

2. Régime alimentaire de *Paracentrotus lividus*

Les résultats de l'analyse des contenus digestifs des Oursins sont regroupés dans le tableau I. Près de 95 % du contenu digestif est identifiable. Dans le tableau IIA, nous avons dégagé les principales caractéristiques de l'alimentation de *P. lividus*. Dans les stations étudiées, le régime alimentaire est toujours à dominante végétale (flore totale comprise entre 86 et 96 %). La faune est également consommée, mais les contributions totales observées (2 à 4 %) et la petitesse des proies (petits Crustacés, très jeunes Gastéropodes, Bryozoaires et Hydriaires)

semblent indiquer que leur ingestion est tout à fait fortuite et liée à leur présence parmi les végétaux broutés. La fraction minérale est d'ailleurs, en général, plus abondante (2 à 10 %).

En ce qui concerne la fraction végétale, nous trouvons par ordre d'importance décroissante (moyennes annuelles) :

- les Phaeophyceae (41 %),
- les Rhodophyceae (19 %),
- *Posidonia oceanica* (16 %),
- les Diatomophyceae (9 %),
- les Chlorophycophyta (2 %),
- les Cyanophyta (1 %).

La plupart de ces groupes présentent une bonne stabilité, aussi bien spatiale que temporelle, de leur Contribution, sauf *Posidonia* et les Diatomophyceae. La première a une Contribution maximale en octobre à Galeria (31 %), les secondes atteignent un pic en mars, dans les 2 stations (16 et 26 %), au moment de leur bloom saisonnier.

La majeure partie de la fraction algale, qui représente en moyenne 75 % de l'alimentation, est constituée par des espèces des strates : gazonnante, arbustive et arborescente (95 % en moyenne), la strate encroûtante étant peu exploitée (5 %) (Tabl. IIB).

Au niveau spécifique, nous avons rassemblé, dans le tableau IIC, les principaux végétaux consommés par *P. lividus* (Contribution moyenne supérieure ou égale à 2 %). Quelle que soit la station ou la saison considérée, son régime alimentaire n'est dominé que par un petit nombre d'espèces ou catégories qui représentent à elles seules une Contribution totale comprise entre 63 et 78 %. Ces espèces sont souvent communes aux 2 stations (*Sphacelaria cirrosa*, *S. tribuloides*, *S. furcigera*, *S. fusca*, *Dilophus* et *Dictyota*, Ectocarpaceae, *Laurencia microcladia*, *Corallina granifera*, *C. elongata*, Diatomophyceae), mais d'autres caractérisent soit la station de Galeria (*Padina pavonica*) soit celle de Calancone (*Cystoseira balearica* et *Halopitys incurvus*).

L'importance relative de certaines Algues varie notablement au cours de l'année, nous pouvons ainsi dégager des espèces caractéristiques de l'hiver (Ec-

Tabl. III. — A, Matrice de similitude (indice de Czekanowski) entre les contenus digestifs moyens des 8 lots de *P. lividus*; B, indices de similitude entre les contenus digestifs moyens des *P. lividus* et les peuplements algaux accessibles.

A, Matrix of similarity (Czekanowski index) between mean gut contents of 8 samples of *P. lividus*; B, index of similarity between mean gut contents of *P. lividus* and the available algal settlements.

A		II	III	IV	V	VI	VII	VIII
I		0.57	0.58	0.53	0.46	0.39	0.44	0.52
II			0.67	0.43	0.46	0.35	0.55	0.40
III				0.41	0.45	0.33	0.56	0.42
IV					0.65	0.52	0.32	0.79
V						0.78	0.34	0.48
VI							0.25	0.41
VII								0.38
I	Galeria mars 1980				V	Galeria septembre 1980		
II	Galeria mars 1980				VI	Galeria octobre 1980		
III	Galeria mars 1981				VII	Calancone mars 1981		
IV	Galeria juin 1980				VIII	Calancone juin 1980		
B		Peuplement		Algal dense		Jardin <i>Paracentrotus</i>		
		Galeria mars		0.45		0.46		
		Galeria juin		—		0.13		
		Galeria septembre		0.38		—		
		Galeria octobre		0.34		—		
		Calancone mars		0.53		0.36		
		Calancone juin		0.35		0.04		

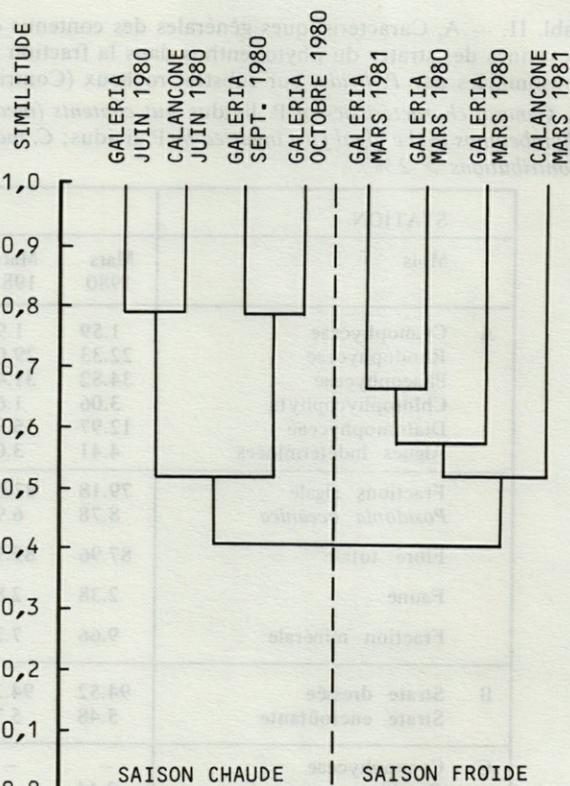


Fig. 3. — Classification des lots de *P. lividus* établie à partir des indices de similitudes (Czekanowski) entre les contenus digestifs moyens.

Classification of samples of *P. lividus* in according to values of the indice of similarity (Czekanowski) between mean gut contents.

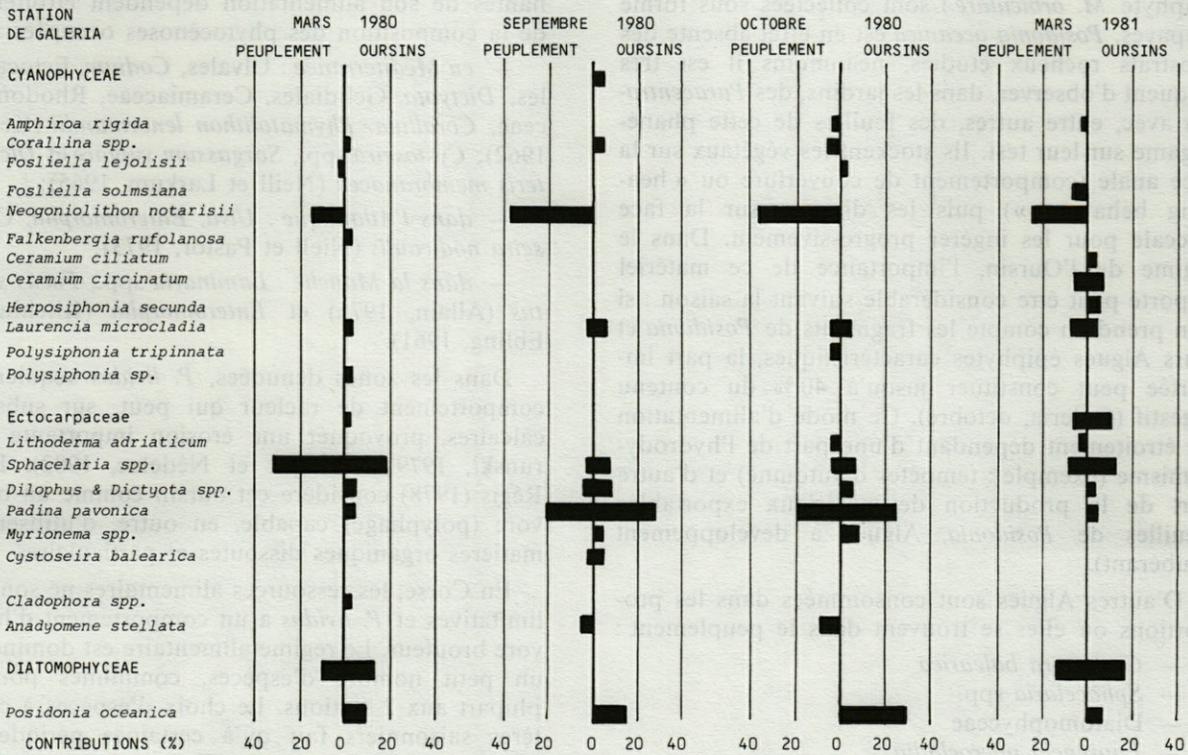
toctocarpaceae, Diatomophyceae), du printemps (*Dictyota* et *Dilophus*) et de l'été — automne (*Padina pavonica*). La Contribution de ces espèces saisonnières est en général supérieure à celle des caractéristiques stationnelles. Le facteur saisonnier est donc prépondérant comme le met en évidence l'analyse de similitude quantitative entre nos différents lots d'Oursins (Tabl. IIIA et Fig. 3). Par exemple, en juin, la similitude du régime alimentaire des Oursins des 2 stations atteint 0.79 alors que les 2 peuplements en place présentent une similitude de 0.15.

3. Site de consommation et sélectivité

A Calancone, la comparaison entre les contenus digestifs et les peuplements phytobenthiques (Tabl. IIIB) semble indiquer que l'alimentation de *P. lividus* s'effectue surtout au niveau des peuplements denses. A Galeria, cette préférence est peu marquée car la délimitation entre les jardins et la végétation dense est moins tranchée.

Si le contenu digestif de l'Oursin se rapproche plus de la composition qualitative et quantitative du peuplement dense, les similitudes calculées n'atteignent pas des valeurs très élevées (0.34 à 0.53). Il

A



B

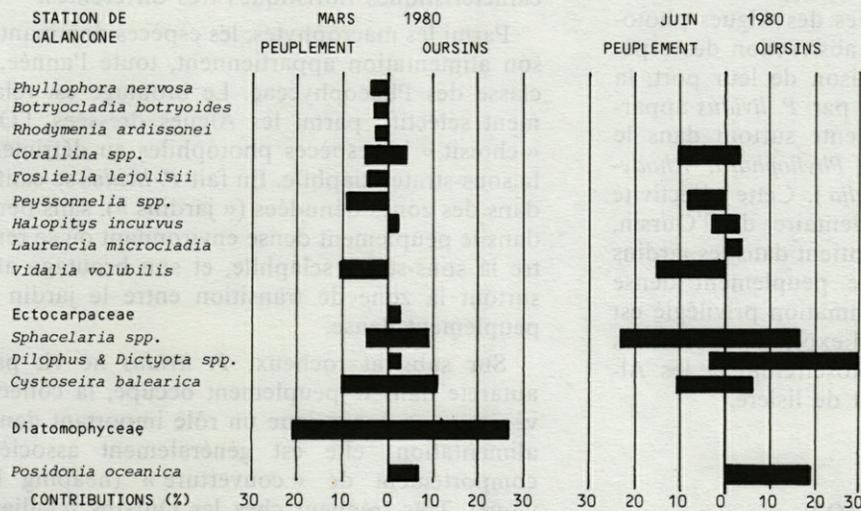


Fig. 4. — Comparaison de l'abondance relative des principales espèces du phytobenthos et du régime alimentaire de *P. lividus* (Dominance dans le peuplement et Contribution moyenne dans les contenus digestifs $\geq 2\%$). A : Galeria; B : Calancone.

Comparison of the relative abundance of major species in the phytobenthos and in the diet of *P. lividus* (Dominance and mean Contribution $\geq 2\%$). A : Galeria; B : Calancone.

existe donc des espèces préférées et d'autres évitées. Nous avons utilisé une méthode de représentation graphique simple pour les distinguer qualitativement (Fig. 4). Les espèces plus abondantes chez l'Oursin que dans le peuplement, c'est-à-dire celles que l'on peut ranger parmi les « préférées » sont les suivantes :

- *Padina pavonica*
- *Dictyota* et *Dilophus*
- *Myrionema orbiculare*
- Ectocarpaceae
- *Falkenbergia rufolanosa*
- *Halopitys incurvus*
- *Posidonia oceanica*

Parmi celles-ci, certaines (*P. oceanica* et son épiphyte *M. orbiculare*) sont collectées sous forme d'épaves. *Posidonia oceanica* est en effet absente des substrats rocheux étudiés, néanmoins il est très fréquent d'observer, dans les jardins, des *Paracentrotus* avec, entre autres, des feuilles de cette phanérogame sur leur test. Ils stockent les végétaux sur la face anale (comportement de couverture ou « heaping behaviour ») puis les dirigent sur la face buccale pour les ingérer progressivement. Dans le régime de l'Oursin, l'importance de ce matériel importé peut être considérable suivant la saison : si l'on prend en compte les fragments de *Posidonia* et leurs Algues épiphytes caractéristiques, la part importée peut constituer jusqu'à 40 % du contenu digestif (Galeria, octobre). Ce mode d'alimentation est étroitement dépendant d'une part de l'hydrodynamisme (exemple : tempêtes d'automne) et d'autre part de la production de matériaux exportables (feuilles de *Posidonia*, Algues à développement exubérant).

D'autres Algues sont consommées dans les proportions où elles se trouvent dans le peuplement :

- *Cystoseira balearica*
- *Sphacelaria* spp.
- Diatomophyceae
- *Laurencia microcladia*
- *Corallina* spp.

Ces 2 séries d'espèces appartiennent, dans l'ensemble, aux groupes écologiques des Algues photophiles. Inversement, si on fait abstraction des espèces encroûtantes évitées en raison de leur port, la majorité des Algues délaissées par *P. lividus* appartient à la flore sciaphile présente surtout dans le *Cystoseiretum* de Calancone (*Phyllophara*, *Rhodomenia*, *Botryocladia*, *peyssonnelia*). Cette sélectivité résulte du comportement sédentaire de l'Oursin, surtout à Calancone : il se maintient dans les jardins et ne s'aventure pas dans le peuplement dense environnant; le site de consommation privilégié est donc la bordure du jardin où il exploite à la fois les espèces arborescentes du *Cystoseiretum* et les Algues arbustives du peuplement de lisière.

DISCUSSION ET CONCLUSION

Sur substrat rocheux, le régime alimentaire de *Paracentrotus lividus* adulte est extrêmement variable suivant la région étudiée. Cet Oursin est considéré par la plupart des auteurs comme une espèce herbivore relativement éclectique dans le choix des espèces consommées. Lorsque les ressources disponibles ne sont pas limitatives, le régime est principalement constitué par les macrophytes non encroûtants; *P. lividus* a un comportement de brouteur contrairement à *Arbacia lixula* et *Sphaerechinus granularis* (Lam.) qui sont des Oursins racleurs

(Kempf, 1962; Verlaque, 1981). Les espèces dominantes de son alimentation dépendent étroitement de la composition des phytocénoses occupées :

— en Méditerranée : Ulvales, *Codium*, Ectocarpales, *Dictyota*, Gelidiales, Ceramiaceae, Rhodomelaceae, *Corallina*, *Phymatolithon lenormandii* (Kempf, 1962); *Cystoseira* spp., *Sargassum vulgare* et *Dictyopteris membranacea* (Neill et Larkum, 1965);

— dans l'Atlantique : *Ulva*, *Enteromorpha*, *Cystoseira nodicaulis* (Niell et Pastor, 1973);

— dans la Manche : *Laminaria* spp., *Fucus serratus* (Allain, 1975) et *Enteromorpha* (Kitching et Ebling, 1961).

Dans les zones dénudées, *P. lividus* acquiert un comportement de racleur qui peut, sur substrats calcaires, provoquer une érosion importante (Torunski, 1979; Verlaque et Nédelec, 1982). Enfin Régis (1978) considère cet oursin comme un omnivore (polyphage) capable, en outre, d'utiliser des matières organiques dissoutes et particulaires.

En Corse, les ressources alimentaires ne sont pas limitatives et *P. lividus* a un comportement d'herbivore brouteur. Le régime alimentaire est dominé par un petit nombre d'espèces, communes pour la plupart aux 2 stations. Le choix d'espèces à caractères saisonniers fait qu'à certaines périodes de l'année, les Oursins des 2 stations ont un régime très proche bien que les peuplements en place aient des caractéristiques floristiques très différentes.

Parmi les macrophytes, les espèces dominantes de son alimentation appartiennent, toute l'année, à la classe des Phaeophyceae. Le broutage est relativement sélectif : parmi les Algues dressées, l'Oursin « choisit » les espèces photophiles au détriment de la sous-strate sciaphile. En fait *P. lividus* se cantonne dans des zones dénudées (« jardins »), sans pénétrer dans le peuplement dense environnant où se rencontre la sous-strate sciaphile, et son broutage affecte surtout la zone de transition entre le jardin et le peuplement dense.

Sur substrat rocheux, *P. lividus* ne vit pas en autarcie dans le peuplement occupé, la collecte de végétaux en épave joue un rôle important dans son alimentation; elle est généralement associée au comportement de « couverture » (heaping behaviour). Très fréquent chez les Oursins réguliers, ce comportement semble correspondre à un simple réflexe (Dambach et Hentschel, 1970; Lawrence, 1976), son utilité écologique est variable suivant les espèces (Millott, 1975) :

— protection contre : la lumière (Lewis, 1958; Sharp et Gray, 1962), la température (Orton, 1929), la prédation (Dayton *et al.*, 1968; Mortensen, 1927),

— ou mécanisme d'alimentation secondaire (« covering-feeding behaviour ») (Castilla et Moreno, 1982; Dix, 1970; Ebert, 1968; Pequignat, 1966).

Dans le cas de *Paracentrotus lividus*, Gamble (1965) n'a pas trouvé de relation entre le degré de

couverture et le gradient d'intensité lumineuse dû à la profondeur, et les résultats obtenus en Corse ainsi que ceux de Kempf (1962) et Niell et Pastor (1973) vont dans le sens du comportement trophique. La récupération et l'utilisation de végétaux sous forme d'épaves est un mode d'alimentation courant chez certaines espèces d'Oursins (Abbott *et al.*, 1974; Himmelman et Steele, 1971; Lowe et Lawrence, 1976; North, 1962; Russo, 1977; Sharp et Gray, 1962; Vadas *et al.*, 1980; Yanagisawa, 1972).

Le comportement alimentaire de *Paracentrotus lividus* semble déterminant dans l'évolution des phytocénoses benthiques photophiles de Corse. Par l'élimination des Algues dressées, il réalise un faciès de broutage où seules subsistent et prolifèrent des espèces encroûtantes photophiles (*Neogoniolithon notarisii*) ainsi qu'un fin gazon d'Ephemerophyceae. Un faciès équivalent, mais dominé par la Corallinacea *Lithophyllum incrustans* a été décrit dans d'autres secteurs de Méditerranée sous le nom de faciès à *Lithophyllum incrustans* et Oursins (Pérès et Picard, 1964) ou *Lithophyllo* — *Arbaciolum lixulae* (Augier et Boudouresque, 1976).

L'un d'entre nous (Verlaque, 1983) a montré qu'il existe, à Calancone, une forte corrélation entre la diminution de la couverture végétale et l'abondance de *P. lividus*. Cet Oursin joue donc un rôle prépondérant dans le devenir du phytobenthos (Kempf, 1962; Lewis, 1976; Verlaque et Nédelec, 1982). La formation de taches dénudées dans le *Cystoseiretum* de Calancone est à rapprocher des phénomènes de destruction par les Oursins de certaines communautés à Phaeophyceae, signalés dans la plupart des mers froides et tempérées (par ex. : Dromgoole, 1964; Foreman, 1977; Himmelman, 1980; Jones et Kain, 1967; Leighton, 1960; Siversten, 1982; Vadas, 1968). L'apparition de telles taches constitue, en général, le premier stade de l'élimination du peuplement (Breen, 1980; Leighton, 1971; Mann, 1973; Paine et Vadas, 1969).

Dans le cas de surpopulations d'Oursins, le phénomène peut prendre une ampleur considérable et rendre apparemment exemptes de macrophytes de vastes étendues. Ces faciès de surpâturage, s'ils ne sont pas largement représentés dans nos stations de Corse, sont courants dans d'autres secteurs de Méditerranée (Battiato *et al.*, 1979; Harmelin *et al.*, 1981; Mastaller, 1974; Solazzi, 1968; Torunski, 1979; Zavodnik, 1977) et, sans doute, responsables de la disparition de certains peuplements climaciques à *Cystoseira* infralittorales (*C. crinita*, *C. caespitosa*, *C. balearica*, *C. elegans*, *C. sauvageauiana*) (Giaccone, 1971; Gros, 1978; Katzmann, 1974). Ce type de transformation du paysage végétal sous-marin peut se perpétuer ensuite, malgré une forte réduction de la population d'Oursins; quelques individus par mètre carré seulement interdisant toute recolonisation du substrat par les macrophytes dressés (Breen et Mann, 1976).

REMERCIEMENTS. — Ce travail a été effectué dans le cadre d'un programme de recherche subventionné par le Parc Naturel Régional de Corse. Nous tenons à exprimer notre gratitude à MM. Mariani et Bianconi, guides au Parc, pour leur collaboration efficace lors de nos missions en Corse. Nous adressons nos vifs remerciements à M. le Professeur Boudouresque pour son aide et ses critiques dans la réalisation de ce travail.

RÉFÉRENCES

- ABBOTT D.P., J.C. OGDEN et I.A. ABBOTT, 1974. Studies on the activity pattern, behavior and food of the echinoid *Echinometra lucunter* (Linnaeus) on beachrock and algal reefs at St. Croix, U.S. Virgin Isl. *West Indies Lab. spec. Bull.*, 4 : 111 p.
- ALLAIN J.Y., 1975. Structure des populations de *Paracentrotus lividus* (Lamarck) (Echinodermata, Echinoidea) soumises à la pêche sur les côtes Nord de Bretagne. *Rec. Trav. Inst. Pêches marit.*, 39 (2) : 171-212.
- AUGIER H. et C.F. BOUDOURESQUE, 1976. Végétation marine de l'île de Port-Cros (Parc National). XIII. Documents pour la carte des peuplements benthiques. *Trav. sci. Parc nation. Port-Cros*, 2 : 9-22.
- BATTIATO A., B. CORMACI, G. FURNARI et B. SCAMMACA, 1979. Osservazioni sulla zonazione dei popolamenti fitobentonici di substrato duro della penisola della maddalena (Siracusa). *Thalassia salentina*, 9 : 19-25.
- BERNSTEIN B.B., B.E. WILLIAMS et K.H. MANN, 1981. The role of behavioral responses to predators in modifying urchins (*Strongylocentrotus droebachiensis*) destructive grazing and seasonal foraging patterns. *Mar. Biol. (Berl.)*, 63 : 39-49.
- BOUDOURESQUE C.F. et M. PERRET, 1977. Inventaire de la Flore marine de Corse (Méditerranée) : Rhodophyceae, Phaeophyceae, Chlorophyceae et Bryopsidophyceae. *Bibliotheca Phycologica*, 25 : 171 p.
- BOUDOURESQUE C.F., M. PERRET-BOUDOURESQUE et M. KNOEPFFLER-PEGUY, 1984. Inventaire des algues marines benthiques des Pyrénées-Orientales (Méditerranée, France). *Vie Milieu*, (sous presse).
- BREEN P.A., 1980. Relations among lobsters, sea urchins, and kelp in Nova Scotia. *Canad. techn. Rep. Fish. aquatic Sci.*, 954 : 24-32.
- BREEN P.A. et K.H. MANN, 1976. Destructive grazing of kelp by sea urchins in eastern Canada. *J. Fish. Res. Board Can.*, 33 (6) : 1278-1283.
- CASTILLA J.C. et C.A. MORENO, 1982. Sea urchins and *Macrocystis pyrifera*. Experimental test of their ecological relations in Southern Chile. in LAWRENCE, J.M. *Echinoderms. proc. internation. Conf. Tampa Bay*. Balkema edit., Rotterdam : 257-263.
- COPPEJANS E., 1977. Résultats d'une étude d'homogénéité de peuplements algaux photophiles sur substrat rocheux à Port-Cros et à Banyuls (France). *Rapp. P.V. Réunions Commiss. internation. Explor. sci. Mer médit.*, 24 (4) : 143-144.
- CZEKANOWSKI, 1909. Zur differentialdiagnose der Neanderthalgruppe. *Korrespondenz-Blatt Dtsch. Gesell. Anthropol. Ethnol. Urgeschichte.*, 40 (6/7) : 1-3.

- DAMBACH M. et G. HENTSCHEL, 1970. Die bedeckungsreaktion von seeigeln. Neue versuche und deutungen. *Mar. Biol.* (Berl.), **6** : 135-141.
- DAYTON P.K., G.A. ROBILLARD et R.T. PAINE, 1968. Benthic faunal zonation as a result of anchor ice at McMurdo Sound, Antarctica. in HOLGATE M.W., *Antarctic ecology*. Academic Press, New-York : 244-258.
- DIX T.G., 1970. Covering response of the echinoid : *Evechinus chloroticus* (Val.). *Pac. Sci.*, **24** (2) : 187-194.
- DROMGOOLE F.I., 1964. The depredation of *Ecklonia radiata* beds by the sea urchin *Evechinus chloroticus*. *Tane*, **10** : 120-122.
- EBERT T.A., 1968. Growth rates of the sea-urchin *Strongylocentrotus purpuratus* related to food availability and spine abrasion. *Ecology*, **49** (6) : 1075-1091.
- FELDMANN J., 1937. Recherches sur la végétation marine de la Méditerranée. La côte des Albères. Imprimerie Wolf, Rouen : 339 p.
- FOREMAN R.E., 1977. Benthic community modification and recovery following intensive grazing by *Strongylocentrotus droebachiensis*. *Helgol. wiss. Meeresunters.*, **30** : 468-484.
- GAMBLE J.C., 1965. Some observations on the behaviour of two regular echinoids. *Symp. underwater Ass. Malta*, 1965 : 47-50.
- GIACCONE G., 1971. Contributo allo studio dei popolamenti algali del Basso Tirreno. *Ann. Univ. Ferrara, Bot.*, **4** (2) : 17-43.
- GROS C., 1978. Le genre *Cystoseira* sur la côte des Albères. Répartition, écologie, morphogénèse. Thèse 3^e cycle, Univ. P. et M. Curie. Paris : 115 p.
- HARMELIN J.G., C. BOUCHON et J.S. HONG, 1981. Impact de la pollution sur la distribution des échinodermes des substrats durs en Provence (Méditerranée nord-occidentale). *Téthys*, **10** (1) : 13-36.
- HIMMELMAN J., 1980. The role of the green sea-urchin *Strongylocentrotus droebachiensis*, in the rocky subtidal region of Newfoundland. *Canad. tech. Rep. Fish. aquatic Sci.*, **954** : 92-119.
- HIMMELMAN J. et O.H. STEELE, 1971. Foods and predators of the green sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis* in Newfoundland waters. *Mar. Biol.* (Berl.), **9** (4) : 315-322.
- JONES N.S. et J.M. KAIN, 1967. Subtidal algal colonization following the removal of *Echinus*. *Helgol. wiss. Meeresunters.*, **15** : 460-466.
- JONES R., 1968. A suggested method for quantifying gut contents in herbivorous fishes. *Micronesica*, **4** (2) : 369-371.
- KATZMANN W., 1974. Regression der Braunalgenbestände im Mittelmeer. *Naturwiss. Rundsch.*, **27** : 480-481.
- KEMPF M., 1962. Recherches d'écologie comparée sur *Paracentrotus lividus* (Lmk) et *Arbacia lixula* (L.). *Rec. Trav. sci. Stn mar. Endoume*, **25** (39) : 47-116.
- KITCHING J.A. et F.J. EBLING, 1961. The ecology of Lough Ine. XI. The control of algae by *Paracentrotus lividus* (Echinoidea). *J. animal Ecol.*, **30** (2) : 373-383.
- LAWRENCE J.M., 1975. On the relationships between marine plants and sea-urchins. *Oceanogr. mar. Biol. ann. Rev.*, **13** : 213-286;
- LAWRENCE J.M., 1976. Covering response in sea urchins. *Nature*, **262** (5568) : 490-491.
- LAWRENCE J.M. et P.W. SAMMARCO, 1982. Effects of feeding on the environment : Echinoidea. in JANGOUX et LAWRENCE *Echinoderm nutrition* Balkema edit., Rotterdam : 499-519.
- LEIGHTON D.L., 1960. Studies of kelp-grazing organisms. *Kelp Inv. Progr. Quart. Rep. Univ. Calif. Inst. mar. res.*, **60** (7) : 13-22.
- LEIGHTON D.L., 1966. Studies of food preference in algivorous invertebrates of southern California kelp beds. *Pac. Sci.*, **20** : 104-113.
- LEIGHTON D.L., 1971. Grazing activities of benthic invertebrates in southern California kelp beds. in NORTH W.J. The biology of giant kelp beds (*Macrocystis*) in California. *Nova Hedwigia, Suppl.*, **32** : 421-453.
- LEWIS J.B., 1958. The biology of the tropical sea urchin *Tripneustes esculentus* Leske in Barbados, British West Indies. *Canad. J. Zool.*, **36** : 607-621.
- LEWIS J.R., 1976. The ecology of rocky shores. Hodder et Stoughton edit. London : 323 p.
- LOWE E.F. et J.M. LAWRENCE, 1976. Absorption efficiencies of *Lytechinus variegatus* (Lamarck) (Echinodermata, Echinoidea) for selected marine plants. *J. exper. mar. Biol. Ecol.*, **21** : 223-234.
- MANN K.H., 1973. Seaweeds : their productivity and strategy for growth. *Science*, **182** : 975-981.
- MANN K.H., 1977. Destruction of kelp beds by sea urchins : a cyclical phenomenon or irreversible degradation ? *Helgol. wiss. Meeresunters.*, **30** : 455-467.
- MASTALLER M., 1974. Zerstörung des makrophytals an der nordadriatischen küste durch intensive abweiden durch seeigel; eine untersuchung über populationsstrukturen, nahrung und fressverhalten bei dem echinoiden *Paracentrotus lividus* (Lmk). Dipl.-Arb., Zool. Inst. Univ. Munich : 82 p.
- MILLOTT N., 1975. The photosensitivity of echinoids. *Adv. mar. Biol.*, **13** : 1-52.
- MOLINIER R., 1960. Etude des biocénoses marines du Cap Corse. *Vegetatio*, **9** (3-4-5) : 121-192, 217-312.
- MORTENSEN T., 1927. *Handbook of the echinodermata of the British isles*. Univ. Press Oxford, London : 471 p.
- NÉDELEC H., 1982a. Ethologie alimentaire de *Paracentrotus lividus* dans la baie de Galeria (Corse) et son impact sur les peuplements phytobenthiques. Thèse 3^e cycle, Univ. P. et M. Curie et Univ. Aix-Marseille I : 175 p.
- NÉDELEC H., 1982b. Sur un nouvel indice de réplétion pour les oursins réguliers. *Rapp. P.V. Réunions Commiss. internation. Explor. sci. Mer Médit., Cannes Déc. 1982*, **28** (3) : 149-151.
- NÉDELEC H. et M. VERLAQUE, 1984. Alimentation de l'oursin *Paracentrotus lividus* (Lam.) dans un herbier à *Posidonia oceanica* (L.) Delile en Corse (Méditerranée, France). in BOUDOURESQUE C.F., JEUDY de GRISSAC, A. et OLIVIER J. *International Workshop on Posidonia oceanica beds*. GIS Posidonie edit., Porquerolles, Fr. (sous presse).
- NÉDELEC H., M. VERLAQUE et S. DALLOT, 1982. Note préliminaire sur les fluctuations de l'activité trophique de *Paracentrotus lividus* dans l'herbier de posidonies. *Rapp. P.V. Réunions Commiss. internation. Explor. sci. Mer Médit., Cannes Déc. 1982*, **28** (3) : 153-155.
- NEILL J. et H. LARKUM, 1965. Ecology of some echinoderms in Maltese waters. *Symp. underwater Ass. Malta*, 1965 : 51-55.
- NIELL F.X. et R. PASTOR, 1973. Relaciones troficas de *Paracentrotus lividus* (Lmk) en la zona litoral. *Invest. Pesq.*, **37** (1) : 1-7.
- NORTH W.J., 1962. Ecology of the rocky nearshore environment in southern California and possible influences of discharged wastes. *Internation. Conf. Water Pollut. Res.*, London : 247-274.

- ORTON J.H., 1929. On the occurrence of *Echinus esculentus* on the foreshore in the British isles. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **16** : 289-296.
- PAINE R.T. et R.L. VADAS, 1969. The effects of grazing by sea urchins *Strongylocentrotus* spp. on benthic algal populations. *Limnol. Oceanogr.*, **14** : 710-719.
- PEQUIGNAT E., 1966. Skin digestion and epidermal absorption in irregular and regular urchins and their probable relation to the out-flow of spherule-coelomocytes. *Nature*, **210** (5034) : 397-399.
- PERES J.M. et J. PICARD, 1964. Nouveau manuel de Bionomie benthique de la mer méditerranée. *Rec. Trav. Stn mar. Endoume*, **31** (47) : 1-137.
- REGIS M.B., 1978. Croissance de deux échinoides du golfe de Marseille (*Paracentrotus lividus* (Lmk.) et *Arbacia lixula* L.). Aspects écologiques de la microstructure du squelette et de l'évolution des indices physiologiques. Thèse Sci. nat., Univ. St Jérôme, Aix-Marseille I, Fr. : 221 p.
- RUSO A.R., 1977. Waterflow and the distribution and abundance of echinoids (genus *Echinometra*) on an Hawaiian reef. *Aust. J. mar. freshwater Res.*, **28** : 693-702.
- SHARP D.T. et J.E. GRAY, 1962. Studies on factors affecting the local distribution of two sea urchins *Arbacia punctulata* and *Lytechinus variegatus*. *Ecology*, **43** (2) : 309-313.
- SIVERTSEN K., 1982. Destruction of kelp beds on the coast of Norway. 1^{er} internation. phycol. Congr., St John's Newfoundland, Abstracts, Canad. : 46.
- SOLAZZI A., 1968. Flora algale della Sardegna nord-orientale (Isole Tavolara, Molara e Scoglio Molarotto). *Atti Accad. nazion. Lincei, Ser.*, **45** (6) : 575-581.
- TORUNSKI H., 1979. Biological erosion and its significance for the morphogenesis of limestone coasts and for nearshore sedimentation (Northern Adriatic). *Senckenberg. marit.*, **11** (3/6) : 193-265.
- VADAS R.L., 1968. The ecology of Agarum and the kelp bed community. PhD. Dissert. Univ. Washington, Seattle : 282 p.
- VADAS R.L., T. FENCHEL et J.C. OGDEN, 1982. Ecological studies on the sea urchin *Lytechinus variegatus* and the algal — seagrass communities of the Miskito cays, Nicaragua. *Aquatic Botany*, **14** : 109-125.
- VERLAQUE M., 1981. Preliminary data on some *Posidonia* feeders. *Rapp. P.V. Réunions Commiss. internation. Explor. sci. Mer médit.*, **27** (2) : 201-202.
- VERLAQUE M., 1983. Alimentation des juvéniles de *Paracentrotus lividus* (Lmk.) : préférences alimentaires de l'espèce et impact sur le phytobenthos de substrat rocheux de Corse (Méditerranée, France). 3^e Séminaire internation. Echinodermes, Orléans, sept. 1983, *Symbioses*, **15** (4) : 221-222.
- VERLAQUE M. et H. NÉDELEC, 1982. Note préliminaire sur les relations biotiques *Paracentrotus lividus* (Lmk.) et herbier de posidonies. *Rapp. P.V. Réunions Commiss. internation. Explor. sci. Mer médit., Cannes, déc. 1982*, **28** (3) : 157-158.
- YANAGISAWA Y., 1972. Preliminary observations on the so-called heaping behaviour in a sea urchin, *Hemicentrotus pulcherrinus* (A. Agassiz). *Publ. Seto mar. biol. Lab.*, **19** (6) : 431-435.
- ZAVODNIK D., 1977. Echinodermata of the island Vir (Adriatic sea). *Biosistematika*, **3** (1) : 69-78.

APPLICATION À L'ÉCOLOGIE PARASITAIRE DES INDICES D'ASSOCIATION FONDÉS SUR LE CARACTÈRE PRÉSENCE-ABSENCE

The use of presence-absence coefficients in parasitology

Claude COMBES

Université de Perpignan, Département de Biologie animale,
avenue de Villeneuve, 66025 Perpignan Cedex

	b	a	
c + b	b	c	
a + b	a + c	b + d	
			n

COMPÉTITION
ÉCOLOGIE
INDICES D'ASSOCIATION
PARASITISME
MONOGÈNES
PLATHELMINTHES
TRÉMATODES

RÉSUMÉ. — Plusieurs indices procurent un moyen simple de mesurer l'association des espèces de parasites deux à deux dans une population d'hôtes. Certains, comme l'indice de DICE, mesurent le degré d'association; d'autres, comme le coefficient de corrélation de point et l'indice de FORBES, mesurent la déviation de cette association par rapport au hasard. Le test de χ^2 permet de tester le degré de signification de la déviation. L'application de ces indices à une enquête sur les Trématodes de l'Amphibien *Rana temporaria* dans les Pyrénées révèle des associations positives et des associations négatives très significatives. Certaines de ces associations sont mises en relation avec l'hétérogénéité du milieu; c'est le cas par exemple de l'association négative entre *Opisthioglyphe rastellus* et *Haplometra cylindracea* et de l'association également négative entre *O. rastellus* et *Polystoma integerrimum*. D'autres sont mises en relation avec des processus intervenant au niveau des individus-hôtes; c'est le cas par exemple de l'association positive entre *O. rastellus* et *Gorgodera euzeti* (interprétée par l'intervention du même deuxième hôte intermédiaire dans le cycle de ces deux parasites) et de l'association négative entre *G. euzeti* et *P. integerrimum* (interprétée par une compétition inter-spécifique dans le même micro-habitat).

ASSOCIATION-COEFFICIENT
COMPETITION
ECOLOGY
PARASITISM
MONOGENES
PLATYHELMINTHS
TREMATODES

ABSTRACT. — Several coefficients provide a simple means for measuring the association of parasite species by pairs in a host population. Some of them, such as Dice's coefficient, measure the degree of association; others such as the phi coefficient and the Forbes' index, measure the amount of association deviation from expectation. The use of these coefficients in a survey conducted in the Pyrenees on the Helminths (five trematodes and the monogene *Polystoma integerrimum*) of the amphibian *Rana temporaria*, shows some significant positive and negative associations. Some are related to the heterogeneity of the environment in the survey area; it is the case for a negative association between *Opisthioglyphe rastellus* and *Haplometra cylindracea* and for an other negative one between *O. rastellus* and *P. integerrimum*. Others are related to processes acting at the host individual level; this is the case with a positive association between *O. rastellus* and *Gorgodera euzeti* (which an identical second intermediate host can account for) and with a negative association between *G. euzeti* and *P. integerrimum* (which can be explained by an interspecific competition in the micro-habitat).

Il est habituel dans les enquêtes parasitologiques qu'une espèce d'hôte héberge plusieurs espèces de parasites et il peut être instructif d'analyser le « degré d'association » de ces espèces prises deux à deux.

Schématiquement, le nombre de cas où les représentants de deux espèces quelconques (désignons-les par P_1 et P_2) sont associés dans un échantillon d'une population d'un hôte donné peut être :

- conforme aux lois du hasard;
- plus élevé que ne le prévoit le hasard (on dit que l'association est positive, ou encore que les deux espèces de parasites sont superdispersées);
- moins élevé que ne le prévoit le hasard (on dit que l'association est négative, ou que les deux espèces de parasites sont infradispersées).

Lorsque l'une ou l'autre des deux dernières alternatives se présente, les parasitologistes pourraient sans doute en déduire de nombreuses hypothèses, touchant à la manière dont la parasitose est contractée (stade larvaire de P_1 et P_2 dans des strates semblables ou différentes du milieu, hôte intermédiaire semblable ou différent) ou à des processus intervenant après le recrutement (immunisation ou immuno-suppression croisées, compétition interspécifique), etc.

Les écologistes « libres » ont proposé une série d'indices ou coefficients, dits d'association, ayant pour objectif de quantifier ces associations positives ou négatives. Ces indices sont parfaitement applicables en écologie parasitaire et ils perdent même dans ce cas un certain nombre de leurs inconvénients. En effet, en écologie libre, on compare des séries de prélèvements (des « quadrats » par exemple) de sorte que le résultat est influencé par la taille des prélèvements; si par exemple le quadrat est choisi trop grand, n'importe quelle paire d'espèces montrera une association positive et s'il est trop petit des associations bien réelles n'apparaissent pas, comme le souligne déjà Dice (1945). Or les enquêtes parasitologiques suppriment ce genre de problème, puisque l'individu-hôte peut devenir l'unité quasi-parfaite d'échantillonnage.

Bien que les indices d'association puissent ainsi trouver des applications de choix en parasitologie, ils ont été très peu utilisés jusqu'à ce jour; font exception Cooper et Crites (1976) à propos de l'helminthofaune de Passereaux, Stone et Pence (1978), Pence et Meinzer (1979) et Custer et Pence (1981) à propos de l'helminthofaune de Canidés.

Nous nous proposons dans le présent travail d'une part d'analyser l'intérêt que différents indices d'association peuvent présenter en parasitologie, d'autre part de développer une application de ces indices à une enquête réelle. Nous nous limitons aux indices fondés sur la « présence-absence », excluant donc pour l'instant les indices fondés sur l'abondance numérique.

I. LES INDICES D'ASSOCIATION

1. Mesure du degré d'association

On peut exprimer les résultats d'une enquête concernant deux espèces de parasites P_1 et P_2 chez une population d'hôte H sous la forme d'un tableau de contingence 2×2 , dans lequel les n hôtes examinés sont répartis en 4 lots :

- a : P_1 et P_2 présents
- b : P_1 seul présent
- c : P_2 seul présent
- d : P_1 et P_2 tous deux absents.

		P_2		
		PRÉSENT . ABSENT		
P_1	PRÉSENT	a	b	$a + b$
	ABSENT	c	d	$c + d$
		$a + c$	$b + d$	n

A partir des valeurs a , b , c et d , on a proposé le calcul de toute une série d'« indices » afin de mesurer le degré d'association entre deux espèces quelconques.

Nous retiendrons ici, avant de proposer un choix, les dix indices déjà sélectionnés par Blanc *et al.* (1976) et comparés par ces auteurs de façon ordonnée (on trouvera une autre analyse critique portant sur 20 indices dans Janson et Vegelius, 1981).

Ces indices et leurs modes de calcul sont les suivants :

	$\frac{a}{a + 2(b + c)}$		$\frac{a + b}{a + d + 2(b + c)}$
SOKAL et SNEATH 1		ROGERS et TANIMOTO	
	$\frac{a}{a + b + c}$		$\frac{a + d}{a + d + b + c}$
JACCARD		SOKAL et MICHENER	
	$\frac{2a}{2a + b + c}$		$\frac{2(a + d)}{2(a + d) + (b + c)}$
DICE		SOKAL et SNEATH 2	
	$\frac{a}{\sqrt{(a + b)(a + c)}}$		$\frac{a + d}{\sqrt{(a + b + d)(a + c + d)}}$
OCHIAI		OCHIAI généralisé	
	$\frac{1}{2} \left[\frac{a}{a + b} + \frac{a}{a + c} \right]$		$\frac{1}{2} \left[\frac{a + d}{a + b + d} + \frac{a + d}{a + c + d} \right]$
KULCZYNSKI 2		KULCZYNSKI 2 généralisé	

Il est facile de comprendre les différences que ces indices présentent entre eux dans leur conception (Blanc *et al.*, 1976).

La colonne de gauche représente les indices qui ne tiennent pas compte de d ; cette valeur (on voit dans le tableau de contingence qu'il s'agit du nombre de « doubles-absences ») est absente de toutes les formules.

La colonne de droite représente les indices qui tiennent compte de d .

Toutes ces formules reviennent à comparer soit a (à gauche) soit $a + d$ (à droite) à des valeurs qui diffèrent suivant les formules.

Nous grouperons ces indices en 4 rubriques :

1. L'indice de DICE (centre de la colonne de gauche) apparaît comme l'un des plus simples et semble-t-il comme le plus naturel de tous : il donne la proportion du nombre de cas où P_1 et P_2 sont associés (ce nombre vaut évidemment $2a$) au nombre total de cas où P_1 et P_2 sont associés ou non associés (c'est-à-dire $2a + b + c$).

2. Les indices situés au-dessus (JACCARD, puis SOKAL et SNEATH 1) diffèrent de DICE par un dénominateur de poids croissant par rapport au numérateur; ces indices sont donc de conception semblable, mais, comme le montrent Blanc *et al.* (1976), DICE est le plus discriminant lorsque a est relativement faible; pour les mêmes données DICE > JACCARD > SOKAL et SNEATH 1.

3. Les indices situés au dessous (OCHIAI, puis KULCZYNSKI 2) diffèrent de DICE par le fait qu'au lieu de diviser a par la moyenne arithmétique du nombre de présences (DICE), on le divise par la moyenne géométrique (OCHIAI) ou harmonique (KULCZYNSKI 2) de ce nombre; il en résulte que DICE < OCHIAI < KULCZYNSKI 2.

4. Les indices de la colonne de droite (prenant en compte d) peuvent faire l'objet d'une comparaison en tous points parallèle à celle qui précède : SOKAL et SNEATH 2 correspond à DICE et les indices situés au-dessus et au-dessous sont symétriques de ceux qui sont situés à gauche dans notre tableau; comparativement, SOKAL et SNEATH 2 > SOKAL et MICHENER > ROGERS et TANIMOTO tandis que SOKAL et SNEATH 2 < OCHIAI gén. < KULCZYNSKI gén. (les appellations de ces deux derniers indices sont de Blanc *et al.*).

On voit donc que disposés suivant cette logique, les indices cités croissent (pour les mêmes données) de haut en bas dans chaque colonne verticale, tandis que ceux de la colonne de droite (qui ajoutent la similarité dans l'absence à la similarité dans la présence) sont plus élevés que ceux qui leur correspondent dans la colonne de gauche.

Le choix d'un indice va donc consister à répondre à deux questions successives : choix de la colonne (prise en compte des doubles-absences ou non), choix de la ligne (préférence d'un indice particulier).

Le problème de la prise en compte des doubles-absences est une question qui revient souvent en écologie générale; Margaleff (1974) consi-

dère que les doubles-absences sont habituellement dues à des causes très diverses et ne signifient rien quant à l'association de 2 espèces; il montre que si on multiplie les échantillonnages en des points quelconques de la terre (« y aún de la luna » dit-il), d augmente démesurément et fausse les résultats. A priori, cette position paraît encore plus justifiée lors de l'usage des indices en parasitologie, surtout si les prévalences sont faibles (cas fréquents dans la faune sauvage) et par conséquent les absences « naturellement » nombreuses; si par exemple 2 espèces P_1 et P_2 sont rencontrées dans une population d'hôtes sans se trouver jamais dans le même individu-hôte, tous les indices de notre colonne de gauche valent 0, ce qui est logique et traduit l'absence de toute association; par contre, dans ces mêmes conditions, les indices de la colonne de droite peuvent avoir des valeurs élevées dès l'instant qu'une partie des hôtes n'hébergent ni P_1 , ni P_2 . Sauf cas particulier il est donc raisonnable d'utiliser les indices qui ne tiennent pas compte des doubles-absences.

Le choix d'un indice particulier parmi ceux qui répondent à ce premier critère n'est pas en soi capital. Il semble toutefois que l'indice de DICE soit le plus indiqué, car susceptible de discriminer des situations très variées. Janson et Vegelius (1981) qui passent en revue les qualités de 20 indices retiennent Dice, Jaccard et Ochiai comme les meilleurs et il n'y a pas de raison de ne pas les suivre pour les applications parasitologiques. Ces auteurs donnent des formules permettant de calculer variance asymptotique et écart-type de ces 3 indices, donc leurs intervalles de confiance : pour l'indice de DICE, lorsque n (nombre d'hôtes examinés) est grand, l'écart-type asymptotique vaut :

$$\sigma = \sqrt{\frac{(4a/n)(b/n + c/n)(a/n + b/n + c/n)}{(2a/n + b/n + c/n)^4(n)}}$$

Si l'on veut exprimer l'indice de DICE avec un intervalle de confiance au risque de 5%, il suffit donc d'écrire $D = x \pm 1,96 \sigma$. Divers auteurs ont pris l'habitude (ce que nous ferons ci-dessous) de multiplier D par 100, ce qui permet d'alléger les tableaux.

2. Mesures de la déviation par rapport au hasard

Les indices qui précèdent sont précieux pour comparer les degrés d'association soit de plusieurs couples d'espèces dans la même situation écologique, soit du même couple d'espèces dans des situations écologiques différentes. Cependant, ils ne donnent aucune indication sur la déviation éventuelle du degré d'association par rapport au hasard (on doit même prendre garde au fait que si les prévalences de P_1 et P_2 varient, ces indices varient également, même si le degré d'association observé reste strictement conforme au hasard).

Deux indices, très différents d'ailleurs dans leur conception, peuvent renseigner sur cette déviation; il s'agit du coefficient de corrélation de point ϕ et de l'indice de FORBES.

● Coefficient ϕ :

Le coefficient de corrélation de point se calcule comme suit (Dagnelie, 1960) :

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

Utilisé avec succès par Godron *et al.* (1969) en phytosociologie, ce coefficient prend en compte non seulement les « doubles-présences », mais aussi les « doubles-absences ». Cependant, comme le font remarquer Blanc *et al.* (1976), lorsque a est petit par rapport à d les coïncidences positives ont un poids plus lourd dans l'indice que les coïncidences négatives (et inversement quand a est grand par rapport à d); la première condition est souvent réalisée dans les enquêtes parasitologiques et ϕ permet donc de valoriser les doubles-présences sans ignorer totalement les doubles-absences; si les prévalences deviennent par exception très élevées, ce sont alors les doubles-absences qui sont valorisées. Le coefficient ϕ varie de -1 à $+1$, et vaut 0 lorsque le nombre de coïncidences répond aux lois du hasard.

Signalons qu'un indice proposé par Cole (1949) est égal à ϕ divisé par ϕ_{mx} , c'est-à-dire par la valeur maximum que ϕ peut atteindre dans une situation donnée (Dagnelie, 1960).

● Indice de FORBES :

L'indice de FORBES est donné par :

$$F = \frac{a n}{(a + b)(a + c)}$$

Si on rappelle que a calculé vaut :

$$a_c = \frac{(a + b)(a + c)}{n}$$

On constate que :

$$F = \frac{a}{(a + b)(a + c)/n} = \frac{a}{a_c}$$

C'est-à-dire que l'indice n'est autre que le rapport a observé / a calculé. Si $F = 1$ cela signifie que $a_0 = a_c$, donc que l'association répond aux lois du hasard. Si $F = 2$, il y a 2 fois plus de coïncidences positives que prévu; si $F = 0,5$, il y en a 2 fois moins, etc. F varie de 0 à $+n$.

Si le coefficient ϕ et l'indice de FORBES indiquent qu'il existe une déviation par rapport aux données calculées, il est intéressant de connaître à quel degré de risque on peut considérer que la déviation n'est pas due au hasard. Un moyen simple est de faire un test de χ^2 entre le tableau de contingence des valeurs observées et un tableau de contingence des valeurs calculées, faciles à déduire de

$$a_c = \frac{(a + b)(a + c)}{n}$$

Il est conseillé d'utiliser la correction dite de continuité de Yates (soustraire 0,5 de chaque écart entre valeur observée et valeur calculée, voir par exemple Spiegel, 1981) et si les valeurs calculées sont < 5 de ne pas faire le test. Le degré de risque se lit dans une table du χ^2 pour 1 degré de liberté.

Si on compare le coefficient ϕ , l'indice de FORBES et le test de χ^2 aux indices précédemment cités parmi lesquels nous avons retenu celui de DICE, on voit que :

— DICE mesure le degré d'association sans tenir compte des doubles-absences et indépendamment de toute autre considération :

— ϕ mesure également le degré d'association, mais sans ignorer totalement les doubles-absences et en indiquant s'il y a déviation par rapport au hasard;

— FORBES mesure le rapport a observé/ a calculé, c'est-à-dire la déviation des doubles-présences par rapport au hasard;

— le test de χ^2 indique le degré de signification de la déviation observée.

Sans préjuger de situations particulières pouvant nécessiter de recourir à d'autres indices, il semble donc que l'indice de DICE, le coefficient de corrélation de point, l'indice de FORBES et le test de χ^2 permettent d'analyser de façon satisfaisante le degré d'association dans les parasitofaunes.

II. APPLICATION A UNE ENQUÊTE ÉPIDÉMIOLOGIQUE

1. Indices déjà utilisés en parasitologie

Comme nous l'avons noté plus haut, peu de parasitologistes ont utilisé à ce jour l'outil que constitue la mesure des associations.

Cooper et Crites (1976) ont utilisé une forme légèrement différente de l'indice de DICE (proposée par DICE lui-même) pour une enquête portant sur 10 espèces d'Helminthes d'oiseaux Passeriformes de l'Ohio; l'examen des valeurs obtenues leur a permis de proposer plusieurs hypothèses : pas de polyparasitisme à l'échelle des individus chez les hôtes intermédiaires, pas de compétition interspécifique, même hôte intermédiaire probable pour un *Capillaria* et un *Dilepis*. Cependant, l'absence de tout calcul autre que celui de l'indice de DICE limite la portée de ces conclusions.

Stone et Pence (1978), Pence et Meinzer (1979), Custer et Pence (1981) ont utilisé l'indice de COLE (voir plus haut, au paragraphe « indice ϕ ») et le test de χ^2 dans une étude sur 11 espèces d'Helminthes de Carnivores sauvages du Sud des Etats-Unis. Ils ont interprété plusieurs associations positives comme étant l'indice probable de l'utilisation par ces Helminthes des mêmes Arthropodes hôtes intermé-

diaires et n'ont pas trouvé d'association négative. Dès 1974, Hirsch et Gier avaient montré par le seul test du χ^2 que plusieurs Helminthes du Coyote (*Canis latrans*) du Kansas étaient superdispersés mais n'en avaient pas tiré de conclusion particulière.

2. Bases de l'enquête

Nous nous proposons d'illustrer l'utilité des indices d'association par leur application aux communautés de Plathelminthes des *Rana temporaria* des Pyrénées. Il s'agit là de parasites dont les cycles biologiques et la distribution par milieux ont été étudiés en détail (Combes, 1968) de sorte qu'on se trouve dans une situation très favorable pour corréler les résultats fournis par les indices avec les faits réels, démontrés par ailleurs.

Les recherches sur les Plathelminthes de *Rana temporaria* dans l'Est des Pyrénées, entre des altitudes de 950 et 2 350 m, ont montré que cet Amphibien héberge 6 Trématodes et un Monogène dont nous résumons ci-après les modes de transmission, tels qu'ils ont été déterminés localement :

• Trématodes (H.I = hôte intermédiaire) :

Opisthioglyphe rastellus (Olsson, 1876) : H.I 1 = *Limnaea limosa*; H.I 2 = *Sialis lutaria* (Insecte Mégaloptère).

Haplometra cylindracea (Zeder, 1800) : un seul H.I. = *Limnaea truncatula*; pénétration directe des cercaires dans la cavité buccale de l'Amphibien.

Haematoloechus pyrenaicus Combes, 1965 : H.I. 1 = *Ancylus fluviatilis*; H.I 2 = divers Odonates et Plécoptères.

Gorgodera euzeti Lees et Combes, 1967 : H.I 1 = *Pisidium casertanum*; H.I 2 = *Sialis lutaria* (Insecte Mégaloptère).

Gorgoderina vitelliloba (Olsson, 1876) : H.I 1 = diverses espèces de *Pisidium*; H.I 2 = jeunes d'Anoures (exceptionnellement *S. lutaria*).

• Monogène :

Polystoma integerrimum (Fröhlich, 1798) : infestation directe des branchies du têtard, puis migration à la métamorphose vers la vessie par le tégument ventral.

Les habitats de ces parasites sont les suivants :

- Duodénum : *O. rastellus*.
- Poumons : *H. cylindracea*, *H. pyrenaicus*.
- Vessie urinaire : *G. euzeti*, *G. vitelliloba*, *P. integerrimum*.

Dans le texte ou les tableaux qui suivront, ces parasites seront abrégés respectivement *Or*, *Hc*, *Hp*, *Ge*, *Gv* et *Pi*.

La biogéographie de ces parasites a montré (Combes, 1968) des zonations extrêmement nettes et la stabilité dans le temps des populations a été

confirmée par une deuxième enquête (Combes, Léger, Pesson, 1972).

Nous avons conservé pour le présent travail 33 localités dans lesquelles au moins deux espèces de parasites étaient présentes et nous avons conservé toutes les espèces des parasites sauf une, *H. pyrenaicus*, qui n'existe que dans une seule localité (mais sur laquelle nous reviendrons brièvement plus loin).

3. Calcul des indices

Dans un premier temps, les calculs ont été effectués en additionnant toutes les valeurs de a, b, c et d de l'ensemble de 33 localités. A partir des valeurs globales ainsi obtenues, nous avons calculé, pour chacune des 10 paires de parasites, l'indice de DICE, le coefficient de corrélation de point, l'indice de FORBES et, par comparaison avec a, b, c et d calculés, le χ^2 .

L'indice de DICE (Fig. 1 A) donne des valeurs variant de 2 à 38 suivant les paires, donc très différentes; dans l'ensemble, ces valeurs ne sont cependant pas très élevées, ce qui s'explique par les prévalences globales modérées des parasites. On est tout de même immédiatement frappé par l'indice très faible de la paire *Or-Pi*, ces espèces n'étant pratiquement jamais associées, et par l'indice nettement supérieur aux autres de la paire *Or-Ge*.

Les coefficients de corrélation de point et l'indice de FORBES (Fig. 1 B) montrent qu'une seule paire (*Or-Ge*) est nettement superdispersée, que 3 (*Or-Hc*, *Or-Pi* et *Ge-Pi*) sont nettement infradispersées, tandis que les autres s'écartent peu des valeurs calculées.

Les tests de χ^2 permettent de rejeter l'hypothèse nulle au risque de 0,001 % (très hautement significatif) pour les 4 déviations précitées; ils montrent en outre que les déviations des paires *Hc-Gv* et *Ge-Gv*, bien que plus faibles, sont également significatives (Tabl. I A).

A ce stade de l'analyse, il faut bien reconnaître qu'on peut attribuer des causes très diverses aux associations positives et négatives observées; nous avons en effet capturé les *Rana temporaria* dans un environnement hétérogène (33 localités situées dans une région montagneuse) et nous ne savons pas, par exemple, si la faible association de deux parasites est due au fait qu'ils fréquentent des localités différentes (à cause d'exigences écologiques différentes) ou bien au fait qu'il existe une exclusion mutuelle à l'échelle des individus-hôtes.

Pour séparer ces deux types de causes, nous avons refait les mêmes calculs, mais en retenant cette fois, pour les indices d'une paire donnée, les seules localités où chacun des 2 parasites montre une prévalence $\geq 10\%$. Ce seuil de 10 % est arbitraire, mais nous pensons qu'il élimine non seulement les localités d'où l'un des parasites de la paire est absent, mais encore celles où une faible prévalence

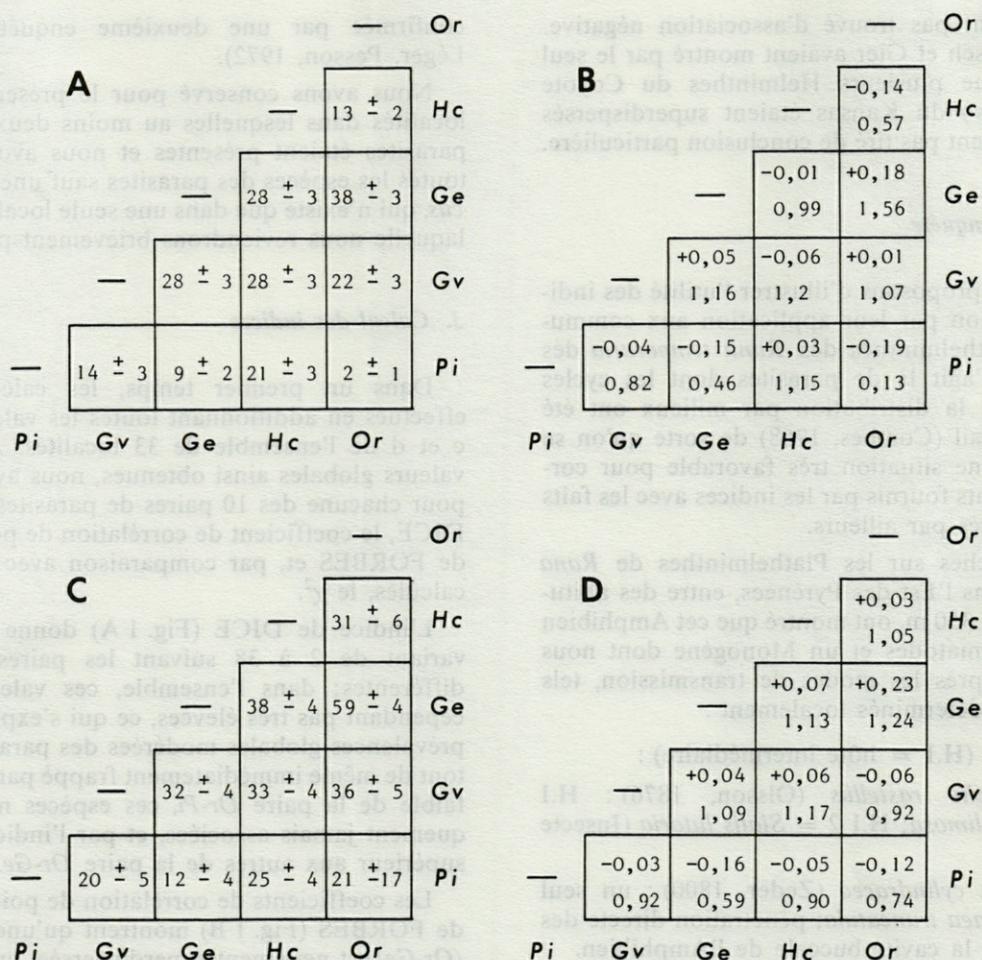


Fig. 1. — A, Indices de DICE basés sur l'ensemble des localités (intervalles de confiance au risque de 5 %); B, coefficients de corrélation de point et indices de FORBES, basés sur l'ensemble des localités; C, indices de DICE basés sur les localités où la prévalence des parasites est supérieure à 10 % pour chaque membre de la paire (intervalles de confiance au risque de 5 %); D, coefficients de corrélation de point et indices de FORBES, basés sur les localités où la prévalence des parasites est supérieure à 10 % pour chaque membre de la paire.

A, DICE coefficients based on the whole survey (95 % confidence limits); B, Phi coefficients and FORBES coefficients based on the whole survey; C, DICE coefficients, based on localities where prevalence of parasites in each pair is at least 10 % (95 % confidence limits); D, Phi coefficients and FORBES coefficients based on localities where prevalence of parasites in each pair is at least 10 %.

ne garantit pas que ces localités soient des endémiotopes, c'est-à-dire des localités où se déroule le cycle complet (Jourdane, 1975).

On constate que :

— par rapport aux calculs basés sur l'ensemble des localités, tous les indices de DICE augmentent, ce qui est normal, mais celui de *Or-Pi*, qui était très faible précédemment, revient au niveau de la plupart des autres, tandis que *Or-Ge* qui était très élevé garde au contraire toute son avance sur les autres (Fig. 1 C);

— les coefficients ϕ et les indices de FORBES ne laissent plus apparaître que deux déviations importantes, l'une positive (*Or-Ge*), l'autre négative (*Ge-Pi*), tandis que la déviation négative de *Or-Pi* s'est considérablement réduite (Fig. 1 D) :

— les textes du χ^2 indiquent que les deux dévia-

tions *Or-Ge* et *Ge-Pi* sont très hautement significatives et soulignent que les déviations plus modérées *Hc-Gv* et *Hc-Ge* sont cependant significatives (Tabl. IB).

On constate donc que les résultats obtenus dans cette deuxième série de calculs des indices confirment certaines des associations tandis que d'autres, au contraire, n'apparaissent plus.

4. Interprétation

Les deux séries successives de calcul des indices d'association nous permettent de conclure que :

• les associations ayant « disparu » entre les deux traitements ont des causes liées à l'hétérogénéité du

Tabl. I. — A, Associations des espèces de Plathelminthes de *Rana temporaria* dans l'Est des Pyrénées, d'après l'ensemble des données de l'enquête (* : P < 0,05; ** : P < 0,01; *** : P < 0,001). B, Associations des espèces de Plathelminthes de *Rana temporaria* dans l'Est des Pyrénées, d'après les localités où les parasites de chaque paire ont une prévalence au moins égale à 10 % (* : P < 0,05; ** : P < 0,01; *** : P < 0,001).

A, Association of Platyhelminth species parasites of *Rana temporaria* in Eastern Pyrenees, from the whole survey (* : P < 0.05; ** : P < 0.01; *** : P < 0.001). B, Association of Platyhelminth species parasites of *Rana temporaria* in Eastern Pyrenees, from localities where prevalence of parasites in each pair is at least 10 %. (* : P < 0.05, ** : P < 0.01; *** : P < 0.001).

A

Parasites		Nombre hôtes		χ^2
présents	absents	observé	calculé	
Or,Hc	—	66	114,5	35,36
Or	Hc	347	298,5	
Hc	Or	472	423,5	
—	Or,Hc	1056	1104,5	
Or,Ge	—	191	122,2	68,84
Or	Ge	223	291,8	
Ge	Or	382	450,8	
—	Or,Ge	1145	1076,1	
Or,Gv	—	92	86,4	0,48
Or	Gv	322	327,6	
Gv	Or	313	318,6	
—	Or, Gv	1214	1208,4	
Or,Pi	—	8	59,7	65,21
Or	Pi	406	354,2	
Pi	Or	272	220,3	
—	Or,Pi	1255	1306,7	
Hc,Ge	—	157	159,7	0,05
Hc	Gv	384	381,3	
Ge	Hc	416	413,3	
—	Hc,Ge	984	986,7	
Hc,Gv	—	137	113,4	8,25
Hc	Gv	404	427,6	
Gv	Hc	270	293,6	
—	Hc,Gv	1130	1106,4	
Hc,Pi	—	90	78,0	2,74
Hc	Pi	451	463,0	
Pi	Hc	190	202,0	
—	Hc,Pi	1210	1198,0	
Ge,Gv	—	138	118,1	5,69
Ge	Gv	432	451,8	
Gv	Ge	264	283,8	
—	Ge,Gv	1107	1087,0	
Ge,Pi	—	39	83,1	38,01
Ge	Pi	537	492,8	
Pi	Ge	241	196,9	
—	Ge,Pi	1124	1168,0	
Gv,Pi	—	48	58,4	2,47
Gv	Pi	357	346,6	
Pi	Gv	232	221,6	
—	Gv,Pi	1304	1314,4	

B

Parasites		Nombre hôtes		χ^2
présents	absents	observé	calculé	
Or,Hc	—	47	44,4	0,27
Or	Hc	174	176,6	
Hc	Or	33	35,5	
—	Or,Hc	144	141,4	
Or,Ge	—	189	152,2	34,79
Or	Ge	180	216,8	
Ge	Or	75	111,8	
—	Or,Ge	196	159,2	
Or,Gv	—	80	86,8	1,40
Or	Gv	200	193,1	
Gv	Or	84	77,1	
—	Or,Gv	165	171,8	
Or,Pi	—	4	5,4	0,34
Or	Pi	21	19,6	
Pi	Or	8	6,5	
—	Or,Pi	23	24,3	
Hc,Ge	—	140	123,0	5,05
Hc	Gv	201	218,0	
Ge	Hc	251	268,0	
—	Hc,Ge	492	475,0	
Hc,Gv	—	124	105,4	6,08
Hc	Gv	293	311,6	
Gv	Hc	209	227,6	
—	Hc,Gv	691	672,4	
Hc,Pi	—	87	96,7	1,77
Hc	Pi	335	325,3	
Pi	Hc	181	171,3	
—	Hc,Pi	567	576,7	
Ge,Gv	—	130	118,6	2,13
Ge	Gv	358	369,3	
Gv	Ge	183	194,4	
—	Ge,Gv	617	605,6	
Ge,Pi	—	36	60,7	18,91
Ge	Pi	241	216,3	
Pi	Ge	139	114,3	
—	Ge,Pi	383	407,7	
Gv,Pi	—	45	48,6	0,32
Gv	Pi	189	185,4	
Pi	Gv	159	155,4	
—	Gv,Pi	589	592,5	

parasitisme suivant les localités, donc très probablement aux exigences écologiques des cycles de parasites ; les deux plus nettes sont :

— l'association négative entre *O. rastellus* et *P. integerrimum*,

— l'association négative entre *O. rastellus* et *H. cylindracea*;

• les associations qui se maintiennent lorsque les indices sont basés sur les seules localités considérées

comme des endémiotopes ont des causes liées à la contamination individuelle des Grenouilles rouges ; les deux plus nettes sont :

— l'association positive entre *O. rastellus* et *Gorogodera euzeti*;

— l'association négative entre *G. euzeti* et *P. integerrimum*.

Reste à expliquer l'« éthiologie » des associations en question ou du moins à proposer des hypothèses.

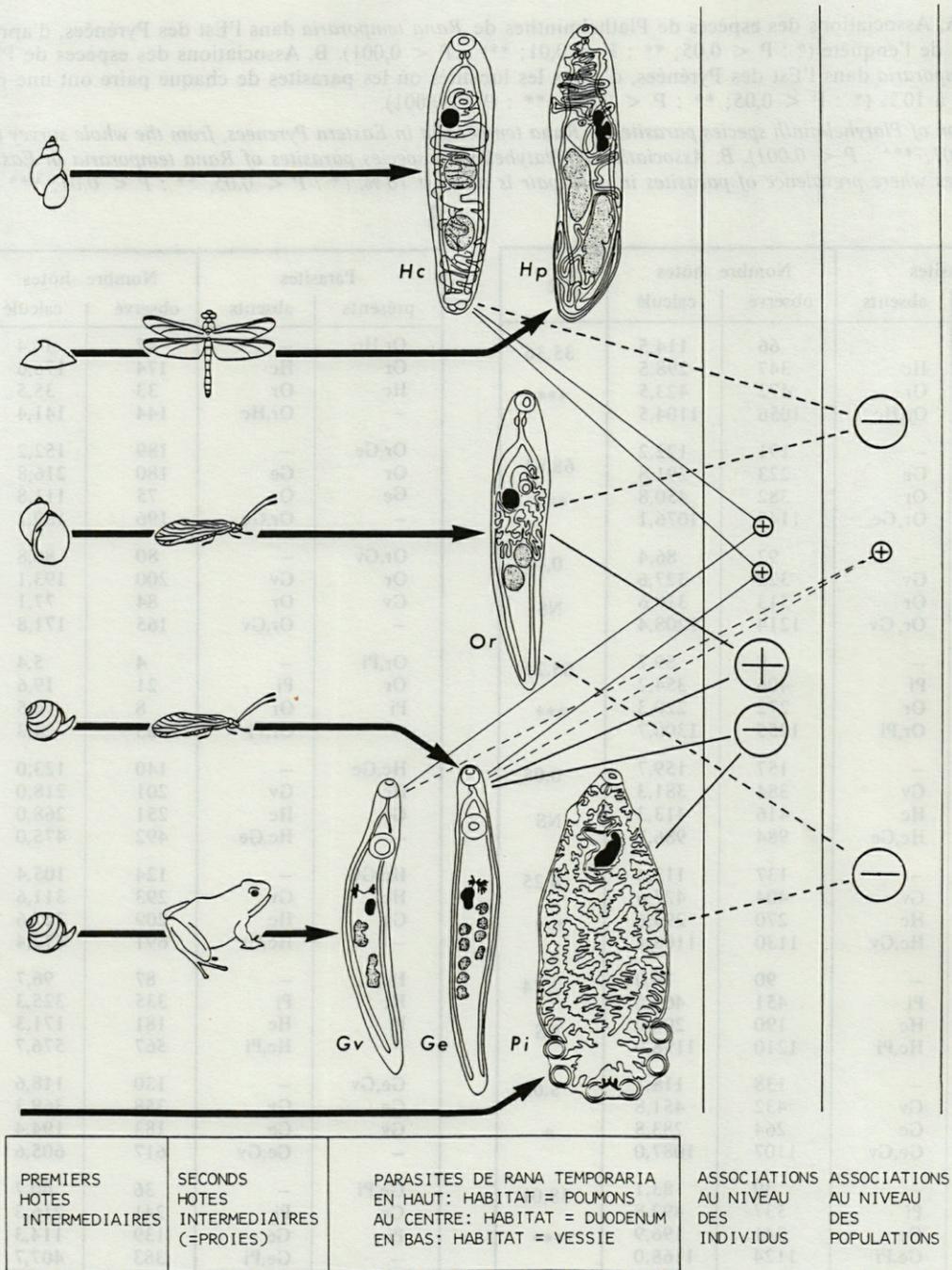


Fig. 2. — Synthèse des cycles biologiques des Plathelminthes de *Rana temporaria* dans l'Est des Pyrénées et des associations telles qu'elles apparaissent d'après l'analyse du caractère présence-absence. Les termes « associations au niveau des individus » et « associations au niveau des populations » sont explicités dans le texte.

Synthesis of the life-cycles of *Rana temporaria* Platyhelminths in Eastern Pyrenees and of associations based on presence-absence coefficients. The terms « associations au niveau des individus = associations at the host individual level » and « associations au niveau des populations = associations at the population level » are explained in the text.

Associations liées aux exigences écologiques (Fig. 2) :

L'association négative entre *O. rastellus* et *P. integerrimum* est tellement prononcée qu'elle apparaît sans le recours au calcul d'indices. Il avait déjà été remarqué (Combes, 1968) que les aires des deux espèces sont pratiquement complémentaires, *P. inte-*

gerrimum ne dépassant généralement pas l'altitude de 2000 m, alors qu'*O. rastellus* occupe une strate le plus souvent comprise entre 2000 et 2300 m. Ces exigences directement ou indirectement climatiques font que les deux parasites ont peu de chances de se rencontrer. Lorsqu'ils en ont l'occasion cependant, les indices calculés sur ces rares localités

« mixtes » montrent qu'il n'existe *aucun antagonisme* à l'échelle de l'individu-hôte.

L'association négative également forte entre *O. rastellus* et *H. cylindracea* apparaissait moins dans l'étude biogéographique, dans la mesure où *H. cylindracea* est présent presque partout.

Toutefois, si l'on compare les cartes n° 2 (*O. rastellus*) et 3 (*H. cylindracea*) de Combes (1968), on note que, sans exception, toutes les fortes prévalences de *H. cylindracea* se situent en dehors des foyers à *O. rastellus*, dans des vallées relativement basses. Les indices d'association révèlent donc ici une opposition plus nuancée que précédemment mais cependant très significative, entre les exigences des deux parasites.

Pour ce qui est des Trématodes, la cause première de ces répartitions réside, comme cela a été montré par l'enquête sur le terrain, dans les répartitions des premiers hôtes intermédiaires. En ce qui concerne la limitation en altitude du Monogène *P. integerrimum* nous renvoyons aux hypothèses de Combes (1968) qui font intervenir le temps nécessaire au déroulement de la génération néoténique sur les branchies des têtards.

Les autres associations, moins nettes, mais cependant significatives, comme celle de *Gorgodera euzeti* avec *Gorgoderina vitelliloba*, peuvent probablement s'expliquer par la présence en plus grand nombre des hôtes intermédiaires (*Pisidium* dans le cas cité) dans certaines stations, mais l'hypothèse reste à vérifier.

Associations liées à la contamination individuelle (Fig. 2) :

L'association positive entre *O. rastellus* et *G. euzeti* nous paraît particulièrement intéressante. En effet, ces deux Trématodes, qui se trouvent donc associés beaucoup plus souvent que le calcul ne le prévoit, sont précisément *les deux seuls* qui présentent le même mode de transmission aux Grenouilles rous-ses, à savoir l'ingestion de métacercaires contenues chez l'Insecte *Sialis lutaria*. Cela prouve que le simple calcul d'un indice peut donner de très précieuses indications sur les hôtes intermédiaires, dans des cas où l'identification de ceux-ci ne pourrait être obtenue directement. Si cette hypothèse, au demeurant logique, avait été plusieurs fois formulée, notamment par Cooper et Crites (1976), la démonstration, à notre connaissance, n'en a pas été donnée jusqu'ici sur le terrain. Ajoutons que cette association positive avait totalement échappé à notre approche de 1968.

L'association négative entre *G. euzeti* et *P. integerrimum* apporte des informations d'un tout autre genre. Il s'agit là d'un Trématode et d'un Monogène qui partagent exactement le même habitat et les coïncidences positives ne sont pas loin d'être moitié moins nombreuses que ne le prévoit le calcul (on

peut être certain que l'association se crée à l'échelle de l'individu-hôte car si on ne conserve que la seule localité — étang de Porté — où nous avons prélevé le plus de *Rana temporaria* — 341 — le coefficient de Forbes descend même à 0,53).

Il ne nous paraît pas y avoir d'autre explication à cette déviation qu'un processus de *compétition interspécifique* ; comme, vu son cycle, *P. integerrimum* s'installe obligatoirement dans la vessie urinaire avant *G. euzeti*, on peut penser que cette « pré-occupation » de l'habitat entraîne des conséquences négatives pour l'installation de l'espèce nouvelle arrivante. Ainsi se trouve indirectement démontré, avec un très haut degré de probabilité, une *compétition interspécifique entre deux Helminthes dans les conditions naturelles*. Pas plus que dans le cas précédent, ce processus n'était apparu avant le calcul des indices.

On peut s'étonner qu'une compétition comparable ne s'exerce pas entre *P. integerrimum* et l'autre Trématode Gorgoderidae, *G. vitelliloba*. Toutefois, celui-ci envahit la vessie à un stade tardif, après une maturation de 1 à 2 mois dans les reins (Mitchell, 1973); il « affronte » donc le Polystome alors qu'il a atteint une taille déjà importante et peut-être cela lui permet-il de résister. Pour que cette hypothèse soit confortée, il faudrait savoir à quel stade les *G. euzeti* envahissent la vessie, ce qui n'est malheureusement pas connu, ou bien expérimenter, ce qui apparaît spécialement difficile.

Une autre association (positive et plus faiblement significative) paraît exister entre *H. cylindracea* et *G. vitelliloba* ; toutefois le χ^2 tombe à 2,30 (non significatif) si on limite les calculs à l'important prélèvement homogène réalisé à l'Étang de Porté; il n'est donc pas certain que cette association soit réelle, mais, quoi qu'il en soit, nous n'avons pas d'explication satisfaisante à suggérer pour l'expliquer.

Il va de soi d'ailleurs que la distinction que nous avons faite entre deux sortes de causes (causes se situant au niveau des populations d'hôtes et causes se situant au niveau des individus hôtes) ne peut traduire toute la complexité des influences qui s'exercent sur les cycles parasitaires. Il est également possible que les effets dus à certaines causes s'additionnent et que d'autres se retranchent, ce que les indices d'association ne peuvent discriminer à eux seuls.

Ajoutons qu'il aurait été intéressant de tester l'association de *H. cylindracea* et de *H. pyrenaicus*, tous deux parasites des poumons. La rareté de *H. pyrenaicus*, présent dans une seule localité, ne permet guère de traitement statistique; dans cette localité (Puyvalador), sur 48 *Rana temporaria*, 19 hébergaient *H. cylindracea* et 8 hébergaient *H. pyrenaicus*; a_0 vaut seulement 2 alors que pour ces fréquences a_c vaut 4, mais cette différence n'est pas significative et rien ne permet par conséquent de supposer qu'il existe une compétition.

Si on établit un bilan global pour les six Plathelminthes qui parasitent *Rana temporaria* dans l'aire étudiée (de l'ordre de 800 km²) on constate, par l'étude des associations spécifiques deux à deux, que sur les 10 paires d'espèces que l'on peut constituer, il existe *trois associations négatives* dont deux résultent de l'hétérogénéité de l'environnement et une d'une compétition interspécifique, et une *association positive* qui dérive d'un mode commun de contamination. Encore ne conservons-nous dans ce bilan que les associations pour lesquelles le test du χ^2 est très hautement significatif. Cette application démontre que les indices d'association fondés sur la présence-absence peuvent être un outil précieux pour le parasitologiste, soit en orientant ses recherches sur les modalités des cycles dans les conditions naturelles, soit en révélant des interactions postérieures à la contamination des hôtes.

BIBLIOGRAPHIE

- BLANC F., P. CHARDY, A. LAUREC, J.P. REYS, 1976. Choix des métriques qualitatives en analyse d'inertie. Implications en écologie marine benthique. *Mar. Biol.*, **35** : 49-67.
- COLE L.C., 1957. The measurement of partial interspecific association. *Ecology*, **38** : 226-233.
- COMBES C., 1968. Biologie, écologie des cycles et biogéographie de Digènes et Monogènes d'Amphibiens dans l'Est des Pyrénées. *Mém. Mus. Nat. Hist. nat., sér. A; Zool.*, **51** : 1-195.
- COMBES C., N. LÉGER et B. PESSON, 1971. Variations dans le temps des populations d'helminthes parasites de *Rana temporaria* L. *Ann. Parasitol.*, **46** : 685-98.
- COOPER C.L. et J.L. CRITES, 1976. Community ecology of helminth parasitism in an insular passerine avifauna. *J. Parasitol.*, **62** : 105-110.
- CUSTER J.W. et D.B. PENCE, 1981. Ecological analyses of helminth populations of wild canids from the gulf coastal prairies of Texas and Louisiana. *J. Parasitol.*, **67** : 289-307.
- DAGNELIE P., 1960. Contribution à l'étude des communautés végétales par l'analyse factorielle. *Bull. Serv. Carte Phytogéogr.*, **B, 5** : 7-71.
- DICE L.R., 1945. Measures of the amount of ecologic association between species. *Ecology*, **26** : 297-302.
- GODRON M., J.L. GUILLERM, F. ROMANE et SABATO-PIZZINI, 1969. Sur l'interprétation des matrices de coefficients de corrélation en phytosociologie. *Oecol. Plant.*, **4** : 15-26.
- HIRSCH R.P. et H.T. GIER, 1974. Multiple-species infections of intestinal helminths in Kansas coyotes. *J. Parasitol.*, **60** : 650-653.
- JANSON S. et J. VEGELIUS, 1981. Measures of ecological association. *Oecologia*, **49** : 371-376.
- JOURDANE J., 1975. Ecologie du développement et de la transmission des Plathelminthes parasites de *Soricidae* pyrénéens. *Mém. Mus. Nat. Hist. nat., sér. A, Zool.*, **103** : 1-171.
- MARGALEFF R., 1974. *Ecologia*, Omega S.A. Ed., Barcelona : 951 p.
- MITCHELL J.B., 1973. *Gorgoderina vitelliloba* (Trematoda : Gorgoderidae) in its definitive host, *Rana temporaria*. *Int. J. Parasitol.*, **3** : 539-544.
- PENCE D.B. et W.P. MEINZER, 1979. Helminth parasitism in the coyote. *Canis latrans*, from the rolling plains of Texas. *Int. J. Parasitol.*, **9** : 339-344.
- SPIEGEL M.R., 1981. Théorie et applications de la statistique (éd. française). Mc Graw. Hill Inc. Edit., Paris : 358 p.
- STONE J.E. et D.B. PENCE, 1978. Ecology of helminth parasitism in the bobcat from West Texas. *J. Parasitol.*, **64** : 295-302.

PRÉSENCE D'*ORIOPSIS EIMERI* (LANGERHANS, 1880) (POLYCHAETA, SABELLIDAE) EN MÉDITERRANÉE

*Presence of Oriopsis eimeri (Langerhans, 1880) (Polychaeta, Sabellidae)
in the Mediterranean Sea*

M.C. GAMBI, A. GIANGRANDE et E. FRESI

Laboratorio di Ecologia del Benthos
Stazione Zoologica, Ischia (Napoli, Italy)

POLYCHÈTES
ORIOPSIS EIMERI
MÉDITERRANÉE

RÉSUMÉ. — La présence dans le Port d'Ischia (Golfe de Naples) d'*Oriopsis eimeri* (Langerhans, 1880), espèce nouvelle pour la faune des Polychètes de Méditerranée est signalée. Sa position systématique est examinée sur la base des considérations biométriques de quelques caractères taxonomiques. Quelques indications sur l'écologie de l'espèce sont ajoutées.

POLYCHAETA
ORIOPSIS EIMERI
MEDITERRANEAN SEA

ABSTRACT. — *Oriopsis eimeri* (Langerhans, 1880), new species for the Polychaete fauna of the Mediterranean Sea, is reported from the Harbour of Ischia (Gulf of Naples). Its systematic position is examined at the light of biometric considerations on some taxonomical features. Some ecological characteristics are also given.

INTRODUCTION

Le genre *Oriopsis* Caullery & Mesnil, 1886, comprend globalement un nombre d'espèces relativement petit (22) (Fauchald, 1977). Synonymies : *Oridia* (Rioja, 1977), *Oria* (Langerhans, 1880; Zenkevitch, 1925) et *Oriades* (Chamberlin, 1919).

Les noms *Oria* et *Oridia* ayant déjà été utilisés, Banse (1957) a proposé de rétablir le nom original *Oriopsis*, accepté successivement par d'autres auteurs (Bellan, 1964; Katzmann, 1971, 1972; Pozar-Domac, 1978).

En Méditerranée, le genre *Oriopsis* est représenté par *O. armandi* (Claparède, 1864) (Pères, 1954; Rullier, 1963; Bellan, 1964; Katzmann, 1971; 1972) et par la sous-espèce *O. eimeri-persinosa*, décrite récemment par Ben-Eliahu (1975) pour les côtes Méditerranéennes d'Israël. Enfin, l'espèce citée par Fauvel (1927) comme *O. metkniokowi* Caullery et

Mesnil, 1896, qui diffère d'*O. armandi* par un plus petit développement de la collerette et un plus petit nombre de segments thoraciques, est maintenant considérée comme un stade juvénile d'*O. armandi* (Rioja, 1917; Bellan, 1964).

Au cours de recherches intensives sur les peuplements benthiques de substrats durs du Port d'Ischia (Cinelli *et al.*, 1976; Fresi *et al.*, 1983), nous avons recueilli plusieurs exemplaires du genre *Oriopsis* appartenant tous à l'espèce *O. eimeri* (Langerhans, 1880), espèce nouvelle pour la faune Méditerranéenne.

MATÉRIEL EXAMINÉ

O. eimeri : 424 individus, bien conservés, de longueur variant entre 1,2 et 3,3 mm (panache branchial inclus) (Fig. 1a).

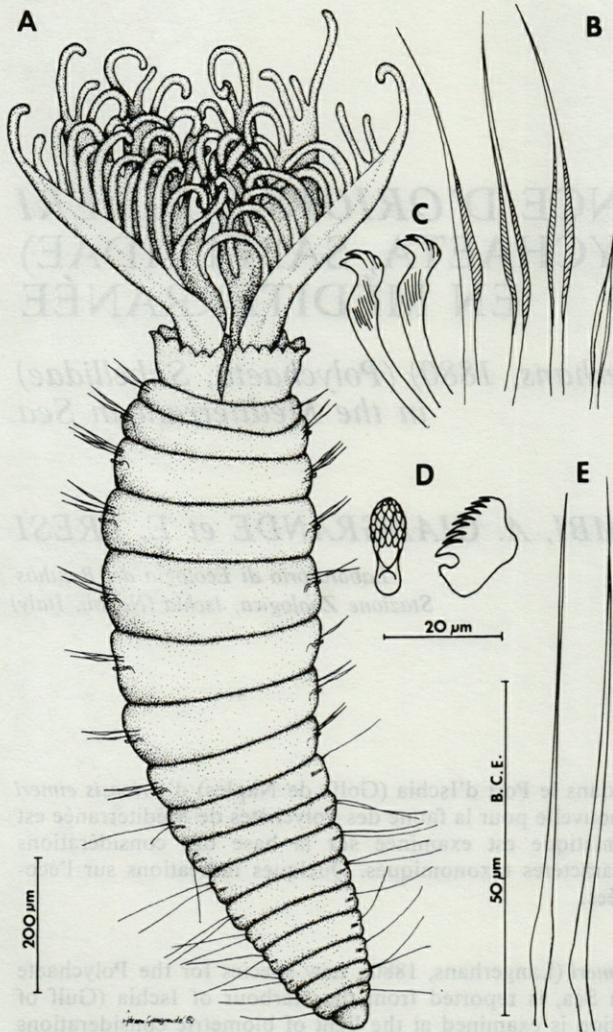


Fig. 1. — A, *Oriopsis eimeri*, animal entier; B, soies thoraciques capillaires limbées; C, crochets thoraciques; D, uncini abdominaux; E, soies capillaires abdominales.

A, *Oriopsis eimeri*: entiere animal; B, thoracic winged capillaries setae; C, thoracic hooks; D, abdominal hooks; E, abdominal capillaries setae.

MORPHOLOGIE

Panache branchial constitué par 3 filaments pour chaque lobe, chacun étant muni de 8-10 barbuies et se terminant en pointe nue. Filaments unis à la base par une mince membrane palmaire. Collerette divisée dans sa partie dorsale, assez développée et avec chaque bord finement crénelé par 10 dents environ de chaque côté (Fig. 1a et 2a) Segments thoraciques toujours au nombre de 8, segments abdominaux variant entre 5 et 9. Les premiers sétigères portent uniquement des soies capillaires. Les sétigères thoraciques suivants ont des soies capillaires limbées de deux sortes (Fig. 1b) et les tores du thorax ont des crochets à long manubrium (Fig. 1c et 2b, 2c). Les « uncini » abdominaux sont disposés par rangs de

9-10 pour chaque segment et chaque « uncinus » est constitué par 6-7 rangées de petites dents (Fig. 1d). Les soies capillaires abdominales sont plus minces que les thoraciques et sont limbées seulement à la base (Fig. 1e).

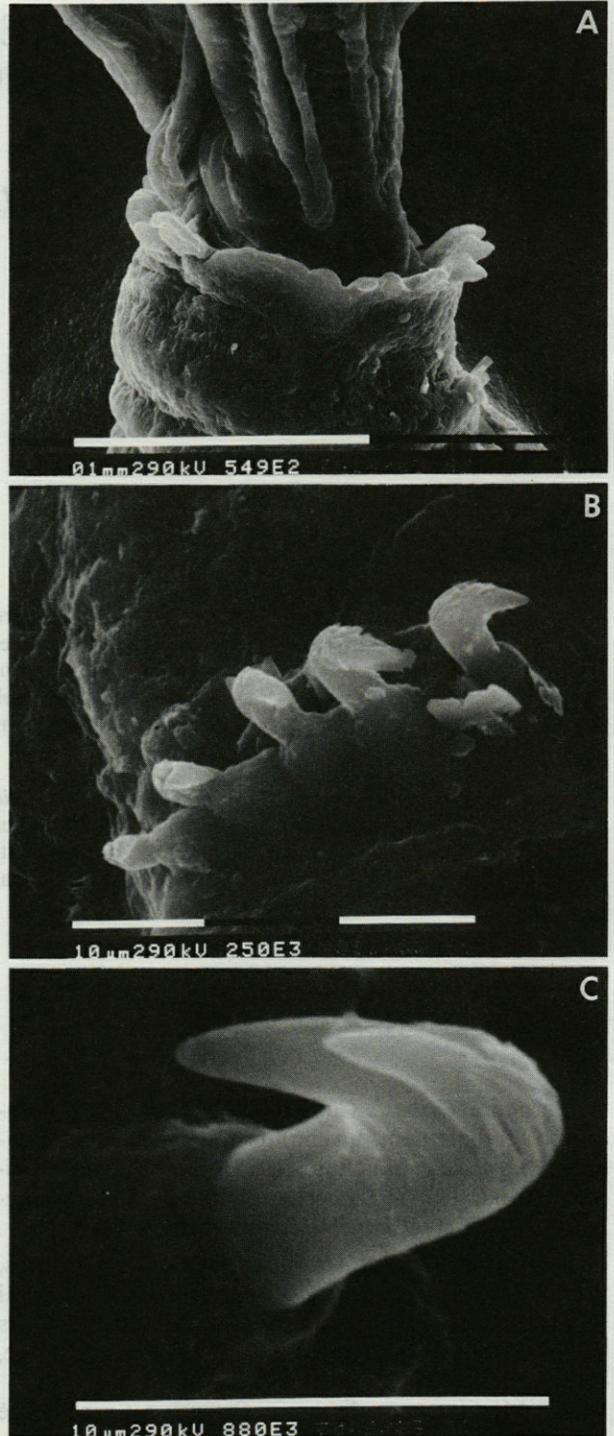


Fig. 2. — A, collerette: vue dorso-latérale au M.E.S.; B, crochets thoraciques au M.E.S.; C, crochets thoracique au M.E.S.

A, collar: dorso-lateral view at the S.E.M.; B, thoracic hooks at the S.E.M.; C, thoracic hooks at the S.E.M.

DISCUSSION

Les individus du port d'Ischia sont très proches de ceux que Day (1961) a décrits le long des côtes de l'Afrique du Sud. Dans nos exemplaires, en effet (comme dans ceux de Day, 1961) on note l'absence de deux petits filaments ventraux (palpes, peut-être ?) qui sont décrits au contraire par d'autres auteurs (Langerhans, 1880; Banse, 1959). Day (1961) lui-même ne donne pas trop d'importance à ce caractère, car dans la description originale de Langerhans (1880), il est difficile de comprendre si ces filaments sont des palpes ou des filaments branchiaux sensiblement plus petits que les autres. Un des caractères qui, à notre avis, peut avoir une plus grande validité pour la taxonomie des différentes espèces du genre *Oriopsis*, est le bord de la collerette qui peut être lisse ou crénelé. La collerette crénelée se trouve aussi bien chez *O. eimeri* que chez *O. crenicollis* Annenkova, 1934, *O. tristanensis* Day, 1954, *Oriopsis* sp. Banse, 1957 et dans la sous-espèce. *O. eimeri-persinosa* Ben-Eliahu, 1975. Les deux premières espèces se distinguent bien d'*O. eimeri* soit par leurs dimensions, soit par la disposition de leurs soies (Day, 1961). *Oriopsis* sp. est donnée par Banse (1977) comme très proche de *O. limbata* Ehlers, 1897, tandis que *O. eimeri-persinosa* se distingue d'*O. eimeri* par un plus petit nombre de dents sur la collerette (4 de chaque côté, 10 chez la forme typique) et par un rapport différent entre la longueur du panache branchial et celle du corps (Ben-Eliahu, 1975).

Le nombre de segments abdominaux varie, dans nos exemplaires d'*O. eimeri* de 5 à 9 chez des animaux de longueur comprise entre 1,2 et 3,3 mm. La littérature indique 4-8 segments chez des individus de 1 mm (Langerhans, 1880), jusqu'à 8 segments chez des individus entre 1,4 et 1,7 mm (Banse, 1957), 9-10 segments chez des individus de 3 mm (Day, 1961).

Day (1961), devant la variabilité de ce caractère, formule l'hypothèse suivante : les exemplaires de 1 mm sont des individus jeunes. En effet, la variation du nombre de sétigères abdominaux peut être mise en relation avec la taille de l'animal, et donc avec son âge.

Dans notre échantillonnage sur deux années consécutives, de nombreux exemplaires (424) d'*O. eimeri* à différents stades de développement ont été prélevés, ce qui a permis une investigation biométrique sur un échantillon de 100 individus choisis au hasard dans nos récoltes.

La fonction qui lie les deux variables taille et nombre des segments abdominaux est de type logistique, et, en forme analytique, elle est exprimée par la formule suivante : (Fig. 3a, 3b).

$$y = \frac{K}{1 + \exp^{(a-bx)}}$$

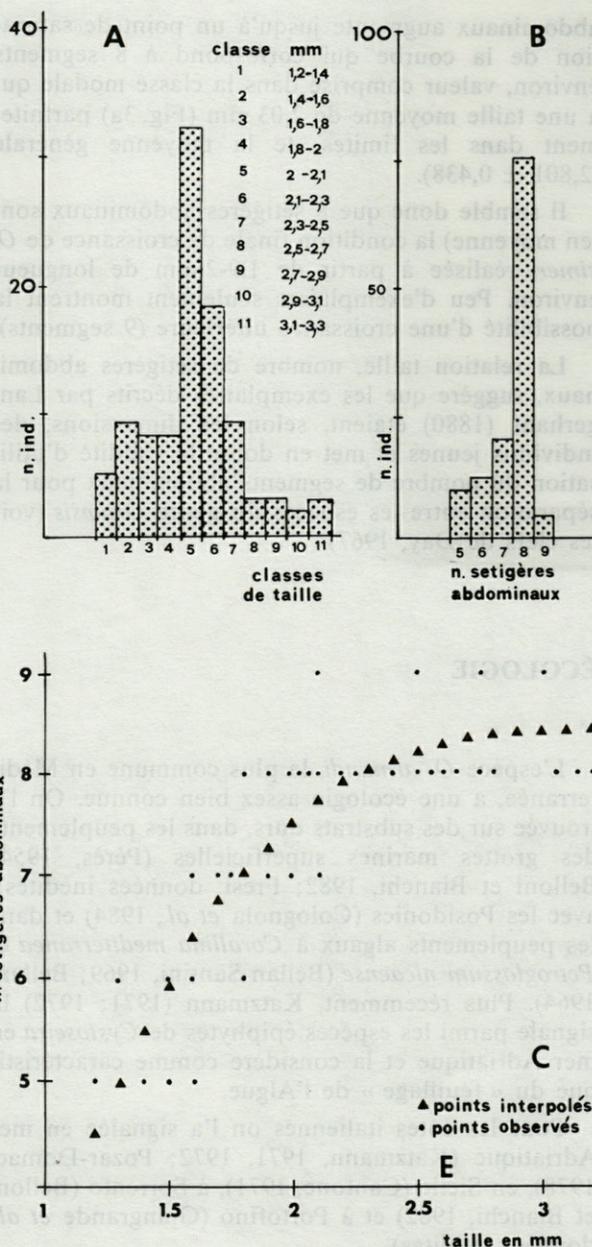


Fig. 3. — A, fréquences relatives aux classes de taille d'*O. eimeri*; B, fréquences relatives au nombre des sétigères abdominaux d'*O. eimeri*; C, courbe logistique de relation entre le nombre de sétigères abdominaux et la taille d'*O. eimeri*.

A, frequency of the different size-classes in *O. eimeri*; B, frequency of the number of abdominal setigers in *O. eimeri*; C, logistic curve of the relationship between number of abdominal setigers and size in *O. eimeri*.

Avec la méthode des « moindres carrés » (algorithme Powell-Zangwill), les paramètres qui permettent la meilleure interpolation de nos données sont respectivement : K = 8,548; a = 2,712; b = - 2,378.

On peut observer (Fig. 3) que, au fur et à mesure que la taille augmente, le nombre des segments

abdominaux augmente jusqu'à un point de saturation de la courbe qui correspond à 8 segments environ, valeur comprise dans la classe modale qui a une taille moyenne de 2,03 mm (Fig. 3a) parfaitement dans les limites de la moyenne générale ($2,801 \pm 0,438$).

Il semble donc que 8 sétigères abdominaux sont (en moyenne) la condition finale de croissance de *O. eimeri* réalisée à partir de 1,9-2 mm de longueur environ. Peu d'exemplaires seulement montrent la possibilité d'une croissance ultérieure (9 segments).

La relation taille, nombre de sétigères abdominaux, suggère que les exemplaires décrits par Langerhans (1880) étaient, selon les dimensions, des individus jeunes et met en doute la validité d'utilisation du nombre de segments abdominaux pour la séparation entre les espèces du genre *Oriopsis* (voir les clefs de Day, 1967).

ÉCOLOGIE

L'espèce *O. armandi*, la plus commune en Méditerranée, a une écologie assez bien connue. On l'a trouvée sur des substrats durs, dans les peuplements des grottes marines superficielles (Pérès, 1954; Belloni et Bianchi, 1982; Fresi, données inédites), avec les *Posidonias* (Colognola *et al.*, 1984) et dans les peuplements algaux à *Corallina mediterranea* et *Petroglossum nicaense* (Bellan-Santini, 1969; Bellan, 1964). Plus récemment, Katzmann (1971; 1972) la signale parmi les espèces épiphytes de *Cystoseira* en mer Adriatique et la considère comme caractéristique du « feuillage » de l'Algue.

Pour les côtes italiennes on l'a signalée en mer Adriatique (Katzmann, 1971, 1972; Pozar-Domac, 1978), en Sicile (Cantone, 1971), à Sorrento (Belloni et Bianchi, 1982) et à Portofino (Giangrande *et al.*, données inédites).

Dans le Golfe de Naples et à Ischia en particulier, *O. armandi* a été signalée, avec un petit nombre d'individus, seulement dans le peuplement d'une grotte sous-marine (Fresi, données inédites) et dans un herbier de *Posidonia oceanica* (Colognola *et al.*, 1984).

La seule signalisation de la sous-espèce *O. eimeri-persinosa*, sur les côtes méditerranéennes d'Israël, est relative à la cryptofaune associée aux formations du Vermetidae médiolittoral *Dendropoma* sp. (Ben-Eliahu, 1975).

Les signalisations d'*O. eimeri* sont, jusqu'à présent, très rares (Madère, Afrique du Sud). Toutes les découvertes sont relatives aux substrats durs mais on n'indique jamais la nature du peuplement algal.

Dans le Port d'Ischia nous avons retrouvé seulement *O. eimeri* et la présence d'un nombre élevé

d'exemplaires (424) dans quelques stations de ce biotope et à différents niveaux de profondeur, nous a permis de donner une nouvelle contribution à la connaissance de l'écologie de cette espèce. *O. eimeri* a été trouvée avec un plus grand nombre d'individus dans les stations situées hors du Port d'Ischia (Fresi *et al.*, 1983) et ce nombre diminue progressivement dans les stations internes.

On vérifie le même gradient si on va de la surface du fond (3 m de profondeur) (Fresi *et al.*, sous-pression). En revanche on n'a observé, au contraire, aucune variation saisonnière.

La communauté superficielle des Algues des stations externes au Port d'Ischia est très riche et caractérisée par la dominance qualitative des Rhodophycées et par la présence de plusieurs espèces attribuées au groupe écologique des Algues infralittorales sciaphiles de mode battu et de substrat rocheux (SSB, Boudouresque et Cinelli, 1971, Cinelli *et al.*, 1976).

O. eimeri, paraît donc préférer les milieux rocheux superficiels riches en Algues et peu exposés aux vagues. Son habitat est, pour cela, (à la lumière de cette première signalisation), très semblable à celui d'*O. armandi*.

Les signalisations ultérieures de ces deux taxa pourront clarifier le rapport entre les deux espèces et permettront de comprendre les facteurs écologiques qui déterminent la présence de l'une ou de l'autre.

REMERCIEMENTS. — Les auteurs remercient le Prof. A.M. Cognetti-Varriale (Université de Modena) pour la lecture critique du manuscrit et pour ses précieux conseils; Monsieur G. Dafnis (Stazione Zoologica de Naples) pour la réalisation des photographies au MES et M^{lle} S. Andrieu pour la révision de la traduction française.

BIBLIOGRAPHIE

- BANSE K., 1957. Die gattungen *Oriopsis*, *Desdemona* und *Augenerella* (Sabellidae, Polychaeta). *Vidensk. Meddr. Dansk. Naturh. Fore.*, **119** : 67-105.
- BELLAN G., 1964. Contribution à l'étude systématique, bionomique et écologique des Annélides Polychètes de la Méditerranée. *Rec. Trav. St. Mar. Endoume*, **49** (33) : 1-371.
- BELLAN-SANTINI D., 1969. Contribution à l'étude des peuplements infralittoraux sur substrat rocheux. *Rec. Trav. St. mar. Endoume*, (63-47) : 294 pp.
- BELLONI S. e C.N. BIANCHI, 1982. Policheti di alcune grotte marine della penisola sorrentina (Golfo di Napoli). *Boll. Mus. Ist. Biol. Univ. Genova*, **50** (suppl.) : 118-127.
- BEN-ELIAHU M.N., 1975. Polychaete cryptofauna from rims of similar intertidal vermetid reefs on the Mediterranean coast of Israel and the Gulf of Elat : Sabellidae (Polychaeta Sedentaria). *Israel J. Zool.*, **24** : 54-70.

- BOUDOURESQUE C.F. et F. CINELLI 1971. Le peuplement algal de biotopes sciaphiles de mode battu superficiel de l'île d'Ischia (Golfe de Naples). *Pubbl. Staz. Zool. Napoli.*, **39** : 1-43.
- CANTONE G., 1971. Ricerche sui Policheti della Sicilia. *Boll. Acc. Gioenia di Sci. Nat. Catania*, Ser. 6, **10** : 914-944.
- CHAMBERLIN R.V., 1919. The Annelida Polychaeta (Rep. Sci. Res. Exp. « Albatros »). *Mem Mus. Comp. Zool. Harvard*, **48** : 1-514.
- CINELLI F. E. FRESI e L. MAZELLA, 1976. Ricerche sui popolamenti bentonici di substrate dure del porto d'Ischia : Infralitorale fotofilo (Macrofite e Isopodi liberi). *Archo. Oceanogr. Limnol.*, **18** : (suppl. 3) : 169-188.
- COLOGNOLA R., M.C. GAMBI et L.A. CHessa, 1984. Polychaetes of the *Posidonia oceanica* (L.) Delile, foliar stratum : comparative observations. First Int. Workshop on *Posidonia oceanica* bed, Porquerolles, 12-15 Octobre, 1983.
- DAY H., 1961. Polychaetes fauna of South Africa. Part 6. Sedentary species dradged of Cape coast with a few new record from the shore. *J. Linn. Soc. Zool.*, **44** : 463-560.
- DAY H., 1967. A monograph on the Polychaeta of Southern Africa. Part 2 Sedentaria. The British Museum (Natural History) : 459-878.
- FAUCHALD K., 1977. The Polychaetes worms : definitions and keys to the orders, families and genera. *Natural History Museum of Los Angeles. Sci. ser.*, **28** : 1-188.
- FAUVEL P., 1927. Polychètes Sédentaires. Faune de France, **16**, Paris, 412 pp.
- FRESI E., R. COLOGNOLA, M.C. GAMBI, A. GIANGRANDE et M. SCARDI, 1983. Ricerche sui popolamenti bentonici di substrato duro del porto d'Ischia : infralitorale foto-filo. Policheti, prima nota. *Cah. Biol. Mar.*, **24** : 1-19.
- FRESI E., R. COLOGNOLA, M.C. GAMBI, A. GIANGRANDE et M. SCARDI. Ricersui popolamenti bentonici di substrato duro del porto d'Ischia : infralitorale fotofilo. Policheti, secona noa. *Cah. Biol. Mar.*, sous presse.
- HAMILTON D.H., 1970. An index of recent additions to the Mediterranean Polychaete fauna. *Bull. Inst. Oceanogr.*, **69** (1404) : 1-23.
- KATZMANN W., 1971. Polychaeten (Errantier, Sedentariet) aus nordadriatischen *Cystoseira*-Bestanden und deren Epiphyten. *Oecologia*, **8** : 31-51.
- KATZMANN W., 1972. Die polychaeten Rovinjs (Istrien, Jugoslawien). *Zool. Anz. Leipzig*, **188** (1/2) : 116-144.
- LANGERHANS P., 1880. Die Wurmfauna von Madeira III. *Z. Wiss. Zool.*, **34** : 87-143.
- PERES J.M., 1954. Contribution à l'étude des Annélides Polychètes de la Méditerranée occidentale. *Rec. Trav. St. Mar. Endoume*, (13-8) : 83-155.
- POZAR-DOMAC A., 1978. Catalogue of the Polychaetous Annelids of the Adriatic Sea : Northern and Central Adriatic. *Acta Adriatica*, **19** (3) : 1-59.
- RIOJA E., 1917. Datos para el conocimiento de la fauna des Anelidos Poliquetos del Cantabrico. *Trab. Mus. Nac. Cien. Nat. Ser. Zool.*, **29** : 1-111.
- RULLIER F., 1963. Les Annélides Polychètes du Bosphore de la mer de Marmara et de la mer Noire en relation avec celles de la Méditerranée. *Rapp. Comm. Int. Mer. Médit.*, **17** (2) : 161-270.

LE DOMAINE AQUATIQUE SOUTERRAIN DE LA PLAINE ALLUVIALE DU RHÔNE À L'EST DE LYON

1. Diversité hydrologique et biocénotique de trois stations représentatives de la dynamique fluviale

Groundwaters of the alluvial plain of the Rhône river. 1. Hydrological and biocenotical diversity of three representative sampling sites

Marie-José DOLE,

Hydrologie et Ecologie Souterraines L.A. C.N.R.S. n° 367 « Écologie des eaux douces », Université Claude Bernard, 43, bd du 11 novembre 1918, 69622 Villeurbanne Cédex — France

DOMAINE HYPOGÉ
PLAINE ALLUVIALE DU RHÔNE
BRAS MORTS
HYDROLOGIE
FAUNE INTERSTITIELLE

RÉSUMÉ. — Dans le cadre d'un programme de recherches pluridisciplinaires sur l'hydrosystème Rhône épigé et souterrain, une étude des niveaux supérieurs de la nappe alluviale a été entreprise en amont de Lyon. Elle a été abordée sur un site alluvial (Jons-Villette d'Anthon) caractéristique de la dynamique du fleuve, antérieurement décrite (P.I.R.E.N., 1982). Trois milieux interstitiels ont été sélectionnés pour la réalisation de ce travail. Ils correspondent à différents milieux aquatiques épigés représentant trois stades successifs de la migration latérale du Rhône dans ce secteur. Leur situation topographique, leur mode d'alimentation hydrogéologique et les particularités physico-chimiques de l'eau interstitielle sont décrites dans chaque cas. Parallèlement, leur composition biocénotique est rapidement caractérisée : la station la plus riche en éléments faunistiques souterrains (47 %) est celle qui est la plus éloignée du Rhône. Elle est entièrement dépendante de la nappe phréatique provenant du plateau de la Dombes. La station hyporhéique, en relation directe avec le fleuve, abrite un peuplement dont la composante hypogée est faible (8,3 %). L'alimentation hydrologique de la station appartenant à une lône adjacente au fleuve a une origine double. Son peuplement interstitiel est particulièrement dense et comporte encore 19,7 % de faune hypogée.

SUBTERRANEAN ENVIRONMENT
ALLUVIAL PLAIN OF
THE RIVER RHÔNE
OLD MEANDERS
HYDROLOGY
INTERSTITIAL FAUNA

ABSTRACT. — A study of the upper levels of the alluvial aquifer was undertaken on the river Rhône upstream from Lyon. This study was carried out on an alluvial site (Jons-Villette d'Anthon) which is characteristic of the river dynamics previously described (P.I.R.E.N., 1982). Three interstitial stations were chosen. They correspond to three epigeous aquatic units representing three successive stages of the lateral migration of the river Rhône. Their topographic situations, their hydrological and physico-chemical characteristics are described in each case. Biocenotic composition is also quickly characterised : the station which possesses most subterranean organisms (47 %) is farthest from the river. It is influenced by the phreatic aquifer issuing from the Dombes plateau. The hyporheic station directly connected with the river bed has populations with few hypogean taxa (8,3 %). The hydrological supply of the station located below a side arm of the river, has a double origin. Its interstitial populations are extremely numerous and it still has 19,7 % of hypogean fauna.

L'étude de la structure et du fonctionnement d'un hydrosystème fluvial aussi complexe que le Rhône, peut se réaliser par un découpage du milieu en un certain nombre « d'unités et d'ensembles fonctionnels » définis sur des bases hydrologiques et écologiques (P.I.R.E.N., 1982). Un tel fractionnement conduit à une typologie et une modélisation dont l'un des intérêts est l'application probable à d'autres systèmes fluviaux d'importance comparable.

Dans la région lyonnaise, ces recherches intègrent à la fois le cours superficiel du Haut-Rhône, avec toutes ses annexes (bras morts), et les nappes souterraines qui les accompagnent ou les environnent. La diversité écologique des milieux interstitiels sur un même site alluvial, ainsi que certaines relations entre le milieu aquatique souterrain et les différentes unités hydrographiques épigées correspondantes, ont déjà été mises en évidence (Gibert et coll., 1977; Reygrobellet et coll., 1981; Gibert et coll., 1981; Ginet, 1982; Mathieu et Amoros, 1982; Reygrobellet et Dole, 1982; Seyed-Reihani et coll., 1982 a et b).

Cependant, les prospections, même multiples, menées à l'occasion de ces travaux n'ont souvent porté que sur un seul niveau d'échantillonnage, en général 0,5 m sous le sédiment. De ce fait, on ne possède actuellement que très peu d'informations sur la structure verticale des biocénoses des niveaux supérieurs de la nappe alluviale, et à plus forte raison sur la variabilité de cette structure.

Une série d'échantillonnages faunistiques et physico-chimiques a été réalisée de novembre 1978 à septembre 1981, suivant une fréquence approximative d'une campagne tous les deux mois. Lors de chaque période, les stations ont été échantillonnées à plusieurs profondeurs; on a ainsi obtenu un total de 132 échantillons (voir calendrier des prélèvements en annexe 2).

Ce travail introductif fait apparaître les principales différences hydrologiques et biologiques observées entre trois stations interstitielles, choisies en fonction de leur distance à l'axe fluvial, c'est-à-dire en fonction de l'âge du tronçon de fleuve.

Il sera suivi d'une étude plus fine soulignant la variabilité de la structure verticale des biocénoses correspondantes (étude de « l'effet profondeur » dans chacun des milieux).

Enfin, une troisième publication tentera de justifier ces différences de structure par l'examen des modifications verticales des principaux facteurs de milieu.

I. CONTEXTE HYDROGÉOMORPHOLOGIQUE CHOIX DES STATIONS

L'étude a été menée dans la plaine alluviale du Rhône à une vingtaine de km à l'est de Lyon, sur le site de Jons-Villette d'Anthon (Fig. 1). Cette

région, comme tout l'Est lyonnais, se divise en deux unités géographiquement et géologiquement distinctes (B.R.G.M., 1973) :

- une zone d'alluvions fluvio-glaciaires et de complexes morainiques würmiens, qui borde la plaine du Rhône,

- une zone d'alluvions fluviales post-würmiennes et modernes, dont fait partie la plaine de Miribel-la-Valbonne, sur laquelle le présent travail a été effectué.

Ces alluvions fluviales récentes, de nature sablo-graveleuse, à gros éléments hétérométriques et à perméabilité élevée (coefficient de perméabilité $K = 3.10^{-3}$ m/s), constituent une formation fortement aquifère (135 000 m³/jour), d'épaisseur variable (21,7 m à Niévroz; 37,3 m à Balan; 17,5 m et 21,5 m à Saint-Maurice De Gourdans; 37,3 m à l'amont du barrage E.D.F. de Jons) (B.R.G.M., 1969).

Après les derniers reliefs jurassiens distants de 50 km environ, la pente du Rhône est inférieure à 1 m/km et son lit d'inondation peut atteindre 7 km de largeur. Caractérisé par un régime parfois turbulent, il est doté d'un fort pouvoir érosif et effectue un intense charriage de graviers et de galets. Le fleuve a donc divagué largement au cours du temps, par érosion de ses rives concaves, alluvionnement dans ses rives convexes, et s'est ainsi continuellement déplacé au sein de ses alluvions, abandonnant régulièrement ses anciens méandres. Aujourd'hui, témoins de cette migration latérale du talweg, subsistent des cicatrices plus ou moins visibles des anciens lits du Rhône. Les plus vieilles sont maintenant complètement comblées, tandis que d'autres, plus récentes, toujours remplies d'eau, constituent des bras morts, localement appelées « lônes ».

Ces lônes conservent avec le fleuve des relations hydrologiques plus ou moins directes suivant leur degré d'isolement par rapport au cours principal. Un système dynamique au fonctionnement hydrologique complexe, s'est ainsi mis en place autour du chenal actif (P.I.R.E.N., 1982).

Pour étudier les niveaux supérieurs de la nappe alluviale dans un tel contexte, trois sites d'eau souterraine différents ont été choisis, car ils constituent les images actuelles de trois stades successifs du déplacement latéral du fleuve :

- l'un, situé sur le chenal actif du Rhône correspond au stade actuel (canal de Miribel);

- le deuxième est de formation antérieure, il appartient en effet à une lône adjacente à l'axe fluvial (Lône Claire ou Lône de l'Île du Méant);

- le troisième enfin, est relatif au stade le plus ancien, puisqu'il se situe dans une lône totalement isolée du système superficiel actif (lône du Grand Gravier).

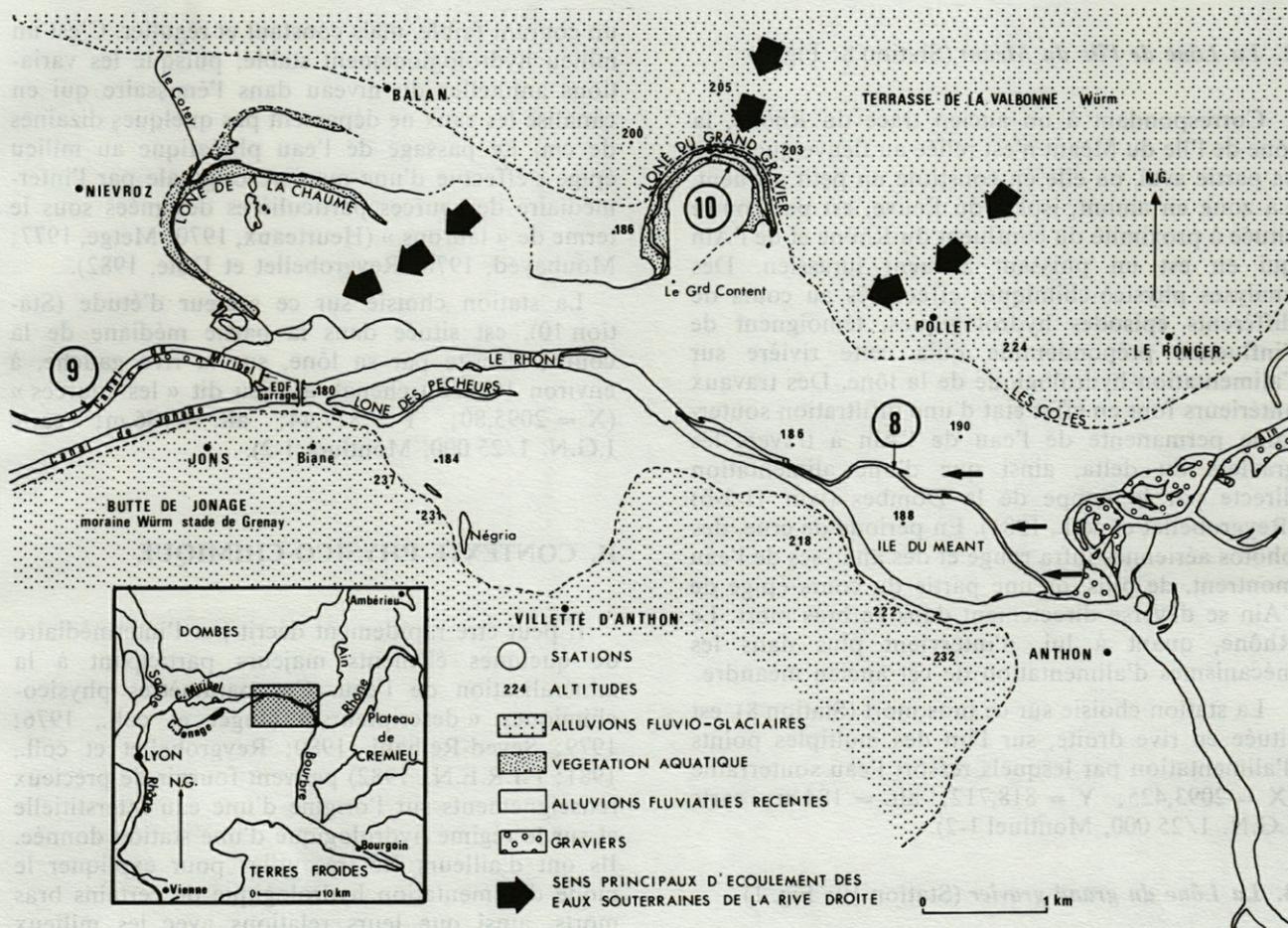


Fig. 1. — Site alluvial de Jons-Villette d'Anthon. Situation des stations. D'après Reygrobellet et Dole (1982), modifié.
Alluvial site of Jons-Villette d'Anthon. Topographic situation of the stations.

1. Le canal de Miribel (Station 9, Fig. 1)

En amont de la ville de Jons, le Rhône se divise en 2 bras aménagés artificiellement. Sur le bras nord (canal de Miribel) a été édifié un barrage qui permet de réguler le débit fluvial transitant par la voie sud (canal de Jonage). Pour satisfaire les besoins de l'usine hydroélectrique de Cusset située à l'aval, il est en effet nécessaire de maintenir le débit à une valeur voisine de $650 \text{ m}^3/\text{s}$ (capacité maximale de l'usine) dans ce canal sud. Si le flux total du Rhône est plus important, le surplus est déversé dans le canal de Miribel. Lorsqu'il est inférieur à $650 \text{ m}^3/\text{s}$, un débit minimal, dit réservé ($30 \text{ m}^3/\text{s}$), est assuré dans le canal de Miribel, pour permettre le maintien d'une vie biologique « normale ».

L'existence et le fonctionnement du barrage de Jons ont pour conséquences visibles l'établissement d'un régime hydrologique particulier comportant des variations brusques, fréquentes et parfois importantes du niveau d'eau dans ce canal. Mais il en

résulte également des modifications des relations réciproques entre le fleuve et sa nappe.

En effet :

— à l'amont du barrage, le niveau piézométrique est constamment surélevé par rapport à son niveau primitif;

— à l'aval du barrage, des périodes d'alimentation de la nappe par le fleuve (recharge) alternent avec des périodes d'étiage, durant lesquelles le canal draine sa nappe alluviale (B.R.G.M., 1971). Un tel fonctionnement est classiquement observé, dans des milieux géologiques semblables, lorsqu'une rivière est en crue puis à l'étiage (Castany, 1963), mais ici la situation de drain est prépondérante et les relations fleuve-nappe peuvent s'inverser plus fréquemment et plus brusquement que dans les conditions naturelles.

La station choisie dans ce secteur (station 9), est située en rive droite du canal, à l'amont d'un banc de galets ($X = 2093,75$; $Y = 812,315$; alt. = 180 m ; carte I.G.N., 1/25 000 Montluel 1-2).

2. La Lône de l'île du Méant (Station 8; Fig. 1)

Correspondant à un ancien tracé du Rhône, la lône de l'île du Méant n'est reliée au fleuve que dans sa partie aval, où elle en constitue un petit affluent. La zone en amont, isolée du fleuve, est par contre située à proximité du confluent du Rhône et de l'Ain qui en est un puissant affluent jurassien. Des analyses physico-chimiques effectuées au cours de différents épisodes hydrologiques, témoignent de l'influence prépondérante qu'a cette rivière sur l'alimentation hydrologique de la lône. Des travaux antérieurs font en effet état d'une infiltration souterraine permanente de l'eau de l'Ain à travers les graviers du delta, ainsi que d'une alimentation directe par la nappe de la Dombes (voir II-2-b) (Reygrobellet et coll., 1981). En période de crue, des photos aériennes infra rouge et des analyses de l'eau montrent, de plus, qu'une partie du cours épigé de l'Ain se déverse directement dans ce bras mort. Le Rhône, quant à lui, n'intervient plus dans les mécanismes d'alimentation de cet ancien méandre.

La station choisie sur ce bras mort (Station 8), est située en rive droite, sur l'un des multiples points d'alimentation par lesquels ressort l'eau souterraine (X = 2093,425; Y = 818,712; alt. = 184 m; carte I.G.N. 1/25 000, Montluel 1-2).

3. La Lône du grand gravier (Station 10; Fig. 1)

Le dernier milieu sélectionné est l'un des plus anciens méandres du Rhône de la région. Il est maintenant totalement mis à l'écart du réseau superficiel actif. Demeuré en situation de surcreusement par rapport au niveau piézométrique, il joue localement le rôle de drain de la nappe phréatique provenant de la Dombes, et est ainsi parcouru par

un courant faible, mais constant et régulier. C'est un milieu hydrologiquement stable, puisque les variations annuelles du niveau dans l'émissaire qui en canalise les eaux ne dépassent pas quelques dizaines de cm. Le passage de l'eau phréatique au milieu épigé s'effectue d'une manière originale par l'intermédiaire de sources particulières désignées sous le terme de « laurons » (Heurteaux, 1970; Metge, 1977; Moubayed, 1978; Reygrobellet et Dole, 1982).

La station choisie sur ce secteur d'étude (Station 10), est située dans la partie médiane de la courbe décrite par sa lône, sur la rive gauche, à environ 10 m du chenal, au lieu dit « les sources » (X = 2095,80; Y = 817,44; alt. = 186 m; carte I.G.N. 1/25 000, Montluel 1-2).

II. CONTEXTE PHYSICO-CHIMIQUE

Il peut être rapidement décrit par l'intermédiaire de quelques éléments majeurs participant à la minéralisation de l'eau. Ces paramètres physico-chimiques « descripteurs » (Juget et coll., 1976; 1979; Seyed-Reihani, 1980; Reygrobellet et coll., 1981; P.I.R.E.N., 1982) peuvent fournir de précieux renseignements sur l'origine d'une eau interstitielle et sur le régime hydrologique d'une station donnée. Ils ont d'ailleurs été très utiles pour expliquer le mode d'alimentation hydrologique de certains bras morts, ainsi que leurs relations avec les milieux épigés (voir paragraphes précédents) (Reygrobellet et coll., 1981). Ils sont présentés dans ce travail afin de souligner les différences observées sur la composition de l'eau interstitielle de chaque biotope étudié. Les résultats obtenus sont indiqués sous forme de valeurs moyennes dans le tableau I. Ils permettent de distinguer plusieurs types d'eau :

Tabl. I. — Paramètres physico-chimiques de différents types d'eaux régionales : représentation des valeurs moyennes.
Physico-chemical characteristics of regional water types : mean values.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
	Rhône amont barrage E.D.F. de Jons			Canal de Miribel				eau de la nappe phréatique		Ain Port-Galant	Lône Claire	
	à Evieu		Jons	St. 7		St. 9		prof. 0,5 m		Superf.	Superf.	Inters.
	Superf.	Inters.	Superf.	Superf.	Inters.	Superf.	Inters.	St. 6	St. 10			
pH	7,38	6,93	7,90	7,82	7,21	8,05	7,46	7,14	7,46	8 à 8,4	7,52	7,28
Conductivité (µS)	309,75	362,25	324,45	326,50	354,50	332,09	398,29	387,70	385,83	330,00	363,40	418,26
T.A.C. (mg/l HCO ₃)	178,40	219,20	167,84	185,50	208,36	196,26	230,28	263,08	249,73		252,10	285,79
Ca ⁺⁺ (mg/l)	59,11	72,24	61,36	67,60	74,90	66,62	74,25	84,90	83,36	60 à 100	75,89	92,59
SO ₄ ⁻ (mg/l)	31,77	31,00	33,35	30,00	25,86	21,90	19,75	10,20	7,28		4,50	7,23
SiO ₂ (mg/l)	3,25	4,70	2,22	2,70	5,48	2,99	9,60	7,69	7,11		3,74	5,20
NO ₃ ⁻ (mg/l)	3,52	3,94	2,72	3,10	5,18	17,89	19,49	10,72	22,23	5,23	13,06	19,49

1 et 2 : données extraites de Martin (1978) ; moyenne sur 4 prélèvements mensuels
3 : données extraites des relevés effectués à l'aval de la lône des Pêcheurs par le Groupe de Recherche «Rhône»
4, 5, 8 : données extraites de Seyed-Reihani (1980)
10 : données extraites de Persat (1976) ; moyenne sur 4 prélèvements saisonniers
6, 9, 11 et 12 : données personnelles

1. Eau superficielle

a) **Le Rhône vif et ses dérivations** (canal de Miribel) possèdent des eaux bien minéralisées (conductivité $\geq 320 \mu\text{S}$), calcaïques ($\text{Ca}^{++} \geq 60 \text{ mg/l}$, à teneur moyenne en bicarbonates (T.A.C. $\geq 167 \text{ mg/l}$ de CaCO_3) et comportant une forte charge en sulfates (plus de 30 mg/l en moyenne) (Juget et coll., 1976; 1979; Seyed-reihani, 1980; Reygrobellet et coll. 1981). La teneur en silice du cours superficiel du Rhône est faible.

b) **L'Ain** : une alcalinité moyenne, un pH relativement stable, une forte conductivité ($330 \mu\text{S}$ en moyenne), et un taux de calcium élevé ($[\text{Ca}^{++}] \approx 90 \text{ mg/l}$ en moyenne), sont caractéristiques de cours d'eau qui, comme l'Ain, drainent des régions calcaires.

2. Eau interstitielle

a) **La nappe phréatique de la Dombes** : dans la région, c'est sa charge en nitrates qui en est le descripteur hydrologique pertinent. L'effet conjoint de l'utilisation intensive d'engrais pour les cultures, et de l'absence de structures végétales capables de stocker les nitrates dans les couches supérieures du sol, en favorise le lessivage et le transfert jusqu'à la nappe. En effet, des teneurs importantes, voisines de 30 mg/l sont observées à 15 m de profondeur (B.R.G.M., 1969; Agence de Bassin R.M.C., 1974; S.R.A.E., 1976).

b) **Milieux interstitiels « annexes »** : ce sont tous les systèmes interstitiels en relation plus ou moins directe avec le flux superficiel du Rhône. Ce peut être soit le sous-écoulement du fleuve lui-même, soit le sous-écoulement des différents types de lônes qui lui sont associées :

- milieux interstitiels liés au Rhône vif (cas de la station 9) : ils ont fait l'objet de 2 études antérieures (Tabl. I) : l'une située beaucoup plus en amont de Lyon, à Evieu, dans le département de l'Ain (Martin, 1978) et l'autre sur la rive gauche du canal de Miribel (Seyed-Reihani, 1980). Bien que conservant globalement des caractéristiques voisines de celles du cours superficiel sus-jacent, l'eau souterraine possède certaines originalités dues à la présence du sédiment. On peut ainsi individualiser le sous-écoulement du Rhône par rapport aux eaux fluviales en notant que dans le milieu hypogé :

- les températures sont plus stables au cours du cycle saisonnier,
- le pH est plus faible
- la conductivité (reflet entre autres des teneurs en calcium et bicarbonates) est plus élevée,
- la charge en sulfates est moindre,
- les taux de silice et de nitrates y sont plus importants.

- milieux interstitiels liés aux bras morts du Rhône (cas des stations 8 et 10) : leur alimentation hydrologique peut avoir des origines très diverses. Elle est assurée soit par des circulations superficielles, soit par des circulations souterraines, les afflux souterrains pouvant eux-mêmes provenir de sous-écoulements ou de para-écoulements de cours d'eau épigés (Ain ou Rhône) ou encore de la nappe phréatique de la Dombes. Suivant l'origine et l'importance de l'apport, on observe toute une gamme de valeurs des composants de l'eau qui témoignent de l'hydrologie de chaque lône. C'est de cette manière que l'on a pu distinguer les mécanismes d'alimentation de la lône de l'Île de Méant (St. 8) (para-écoulement de l'Ain + Ain superficiel lors des crues + nappe phréatique), et de ceux de la lône du Grand Gravier (St. 10) (apports phréatiques uniquement).

Remarque : Les fortes valeurs des nitrates en rive droite du canal de Miribel, peuvent s'expliquer par la conjugaison de 3 phénomènes :

- apports du Cotey, ruisseau issu de la lône du Grand Gravier et de la lône de la Chaume, dont les eaux, d'origine phréatique, sont chargées en nitrates.
- mise en fonctionnement d'une station d'épuration dont les rejets sont situés à quelques centaines de mètres à l'amont de la station.
- situation d'étiage du fleuve au moment de chaque prélèvement.

Ces taux élevés en rive droite avaient déjà été remarqués auparavant (Reygrobellet, 1983).

III. CARACTÉRISATION BIOCÉNOTIQUE DES TROIS STATIONS

1. Échantillonnage des peuplements interstitiels

Les prélèvements de faune ont été réalisés par pompes manuelles à l'aide de la pompe Bou-Rouch (Bou et Rouch, 1967; Bou, 1974). Les échantillonnages ont été effectués verticalement tous les 50 cm , depuis $-0,5 \text{ m}$ pour les stations 8 et 9; de $-0,5 \text{ m}$ à -3 m pour la station 10. 60 l d'un mélange composé d'eau, de sédiments, de débris végétaux et de faune sont ainsi aspirés à chaque niveau d'échantillonnage et filtrés sur place. Les filtrats sont ensuite colorés (Williams et Williams, 1974) et examinés au laboratoire. La fréquence d'échantillonnage ne permet pas une étude dynamique des biocénoses en place, mais elle introduit dans les résultats une dimension temporelle intéressante.

2. Composition globale des biocénoses (Fig. 2)

Une première approche de la structure biocénotique de chaque station est proposée, pour souligner

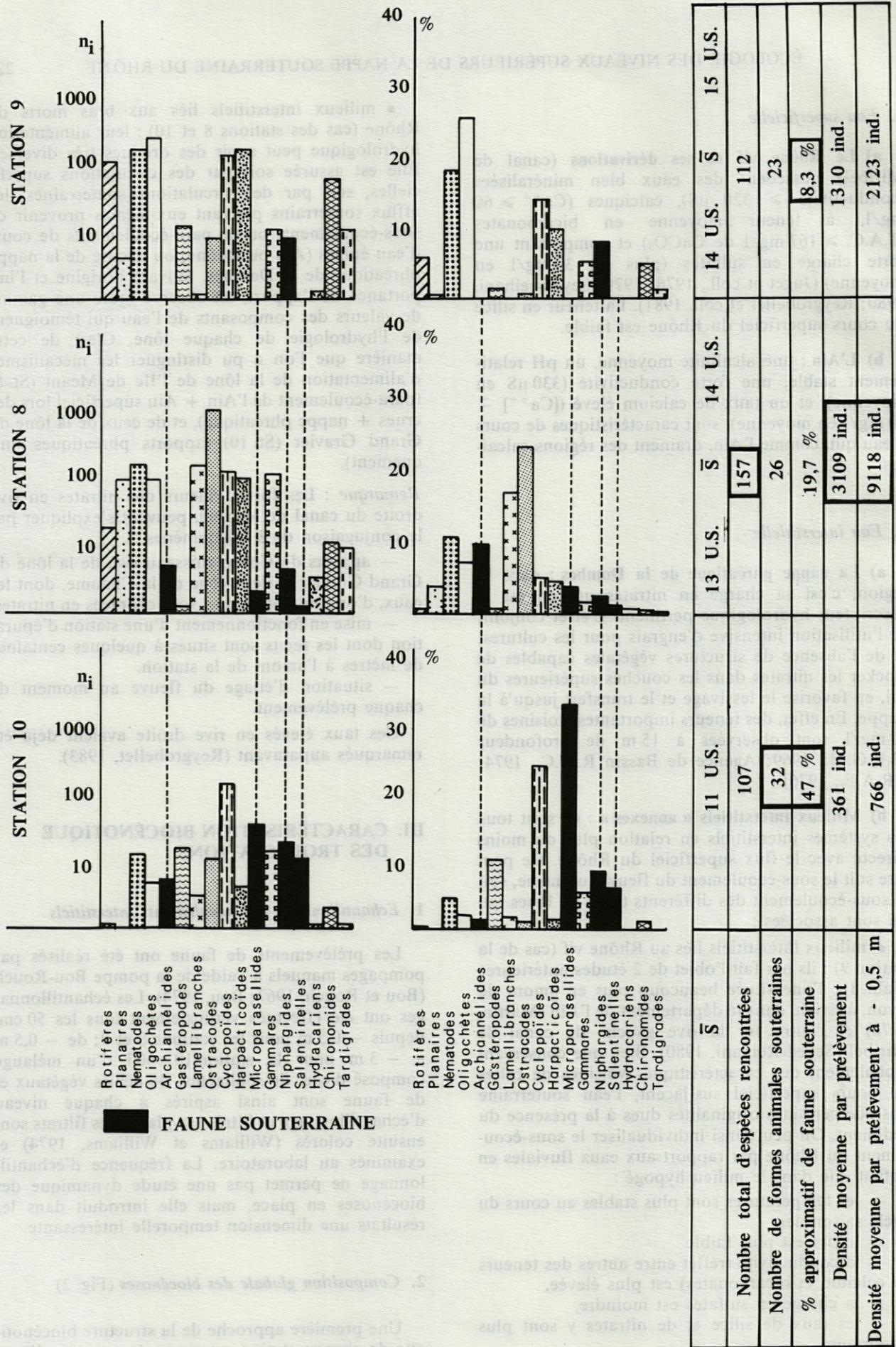


Fig. 2. — Caractérisation des peuplements par l'étude globale de la densité moyenne, de l'abondance relative et de la richesse taxonomique des trois stations.

Population characterizations by study of the mean density, relative abundance and mean taxonomic richness of 3 stations.
 ■ faune souterraine, underground fauna.

les différences majeures qui apparaissent dans la composition des peuplements des 3 milieux étudiés. Cette esquisse repose sur un traitement rapide et succinct des données utilisant des paramètres simples, qui sont :

- la richesse (estimée par la moyenne \bar{S} des richesses taxonomiques);
- la densité (abondance moyenne de chaque taxon par prélèvement de 60 litres)
- l'abondance relative (moyenne des abondances relatives, calculée pour toutes les unités systématiques, sur chaque échantillon).

Ce traitement ne tient pas compte du niveau d'échantillonnage. Les calculs sont donc réalisés sur la totalité des résultats, tous niveaux confondus (une étude fine de la zonation verticale des organismes fera suite à la présente publication). Seuls les principaux taxons ont été représentés sur la Fig. 2 (17 U.S. sur 34 au total) (la liste des espèces récoltées est fournie en annexe). La faune hypogée (aussi qualifiée de souterraine) est essentiellement représentée par 4 groupes taxonomiques :

- 1) Les Archiannélides
- 2) Les Microparasellides (Fig. 2,
- 3) Les genres : *Niphargus*; *Niphargopsis*, *Crangonyx* trame noire)
- 4) Le genre *Salentinella*

Certaines unités systématiques (Nématodes, Oligochètes, Gastéropodes, Copépodes...), à dominante épigée, renferment également quelques espèces phréatophiles ou phréatobies (voir liste faunistique). Mais étant donnée l'impossibilité de déterminer tous les échantillons au niveau spécifique, seul le nombre total de formes animales souterraines (espèces ou genres) est simplement indiqué pour chaque station sur la figure 2.

Bien que très rapide, cette première évaluation des données permet néanmoins de caractériser facilement chaque peuplement :

— La Station 10 (lône du Grand Gravier), abrite la biocénose la moins riche (107 espèces) et la moins dense (361 ind. en moyenne par prélèvement); mais elle est marquée par un fort pourcentage (47 %) et une plus grande diversité de formes souterraines (au moins 32 espèces différentes). Plusieurs groupes systématiques (Nématodes, Tardigrades, Microparasellides...), ne sont pas encore déterminés jusqu'au niveau spécifique; cette liste n'est donc pas exhaustive). Les Microparasellides représentent à eux seuls 31,4 % du peuplement total. Les Cyclopoïdes semblent être une composante importante, mais en réalité ce résultat est dû à un seul prélèvement (18/9/1979 : 4457 ind.) qui augmente artificiellement la moyenne. Les échantillons suivants présentent en effet des effectifs beaucoup plus faibles : 749 ind. le 16/12/1979; 10 ind. le 3/6/1980; 29 ind. le 26/8/1980; 1 ind. le 4/11/1980; $V = \sigma/\bar{X} = 426\%$.

L'abondance relative des Gastéropodes est également conséquente (= 10 %). L'examen de la liste faunistique révèle dans ce groupe la présence d'espèces fréquentes dans le milieu souterrain (*Hauffenia minuta*, *Moitessiera lineolata*, *Bythiospeum diaphanum*). On pourrait donc, d'après la fig. 2, caractériser schématiquement ce peuplement en notant l'importance prise par les groupes suivants : Microparasellides, *Niphargus* + *Niphargopsis* + *Crangonyx*, *Salentinella*, Gastéropodes qui soulignent le caractère hypogé de cette station.

— Au contraire la Station 8 (lône de l'île du Méant), s'individualise par la richesse (au moins 157 espèces) et surtout par la densité de sa biocénose (en moyenne 3109 ind. par prélèvement), qui est surtout concentrée au premier niveau d'échantillonnage (en moyenne 9118 ind. par prélèvement à - 0,5 m; maximum observé : 19780 ind. par échantillon). Les unités systématiques les plus abondantes et les plus fréquentes font partie de la faune épigée (Ostracodes, Lamellibranches, Nématodes, Oligochètes). Les 4 groupes taxonomiques souterrains sont présents dans les échantillons, mais seuls les Archiannélides sont bien représentés (= 10 % du peuplement global). Les Ostracodes, Lamellibranches, Nématodes, Oligochètes, et Archiannélides sont des U.S. qui individualisent ce deuxième milieu interstitiel, dans lequel la composante hypogée est plus faible (19,7 % du peuplement global).

— La Station 9 (canal de Miribel) abrite une faune de densité et de richesse intermédiaires. Elle est surtout marquée par un peuplement hypogé plus pauvre et peu abondant (8,3 % de la biocénose totale). Sur les 4 principaux groupes souterrains rencontrés dans les stations 8 et 10, on n'en retrouve plus qu'un [*Niphargus* + *Niphargopsis* + *Crangonyx*], les autres espèces souterraines étant récoltées de manière très accidentelle (1 ou quelques individus sur la totalité des échantillons). Oligochètes, Nématodes, Cyclopoïdes, et Harpacticoïdes sont les organismes les plus abondants et les plus fréquents qui font ressortir l'importance de la faune épigée de cette station hyporhéique.

IV. CONCLUSION

La position et la distance des milieux interstitiels par rapport à l'axe fluvial et leur appartenance à des unités hydrographiques distinctes (origine de l'eau, physico-chimie, et hydrologie différentes) pourraient être, au moins en partie, à l'origine des différences de compositions biocénotiques observées (Seyed-Reihani et coll., 1982).

L'existence de milieux interstitiels éloignés de l'axe fluvial dépend souvent directement de la nappe phréatique (cas de la Station 10). Les formes souterraines y occupent donc logiquement une place

importante. Ces biotopes présentent une certaine stabilité physique permettant l'établissement et le développement de peuplements d'animaux fragiles (Microparasellides, Archiannelides), vivant de surcroît dans des eaux calmes (Bathynelles).

A l'inverse, on concevrait mal la présence de tels organismes dans un milieu directement en contact avec le fleuve (cas de la Station 9), donc instable et perpétuellement remanié par les crues. Seuls les animaux hypogés les plus « benthiques », comme *Niphargus rhenorhodanensis* et *Niphargopsis casparyi*, sont capables de s'y maintenir (Ginet, 1982).

Les milieux interstitiels adjacents au fleuve ont souvent une alimentation hydrologique mixte (cas de la Station 8). La nature et l'importance de leur composante hypogée serait alors peut-être en rapport avec celles des milieux d'origine. Dans notre cas, pour confirmer cette hypothèse, il faudra étudier les faunes interstitielles de l'Ain, dont la nappe parafluviale alimente en partie la Station 8.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AGENCE DE BASSIN RHÔNE-MÉDITERRANÉE-CORSE, 1974. Protection des nappes alluviales contre la pollution : site alluvial de l'Est lyonnais : rapport de synthèse, Lyon, Pierre-Bénite, 190 p., 15 cartes.
- BOU C., 1974. Recherches sur les eaux souterraines. 25. Méthodes de récolte dans les eaux souterraines interstitielles. *Ann. Spéléol.*, **29** (4) : 611-619.
- BOU C. et R. ROUCH, 1967. Un nouveau champ de recherches sur la faune aquatique souterraine. *C.R. Séanc. Hebd. Acad. Sci.*, Paris, **265** : 369-370.
- B.R.G.M. Lyon, 1969. Contribution à la connaissance de l'hydrogéologie de la plaine de Lyon. Rapport 5, Plaine alluviale entre la rive droite du Rhône et la côtière de Dombes (étude du substratum et données complémentaires sur la formation aquifère). *Rapport 69*, S.G.L., 16, J.A.L.
- B.R.G.M. Lyon, 1971. Note de synthèse résumant les principaux enseignements tirés des observations piézométriques : rapport 71 S.G.N. 129 J.A.L.
- B.R.G.M. Lyon, 1973. Synthèse des connaissances sur le système aquifère de l'Est lyonnais. *Rapport 73*, S.G.N., 199, J.A.L.
- CASTANY G., 1963. Traité pratique des eaux souterraines. *Ed. Dunod*, Paris 657 p.
- GIBERT J., R. GINET, J. MATHIEU, J.L. REYGRABELLET et A. SEYED-REIHANI, 1977. Structure et fonctionnement des écosystèmes du Haut-Rhône français. IV. Le peuplement des eaux phréatiques, premiers résultats. *Ann. Limnol.*, **13** (1) : 83-97.
- GIBERT J., R. GINET, J. MATHIEU et J.L. REYGRABELLET, 1981. Structure et fonctionnement des écosystèmes du Haut-Rhône français. IX. Analyse des peuplements de deux stations phréatiques alimentant des bras morts. *Int. J. Speleol.*, **11**, 141-158.
- GINET R., 1982. Structure et fonctionnement des écosystèmes du Haut-Rhône français. XXIV. Les Amphipodes des eaux interstitielles en amont de Lyon. *Pol. Arch. Hydrobiol.*, **29** : 231-237.
- HEURTEAUX P., 1970. Rapport des eaux souterraines avec les sols halomorphes et la végétation en Camargue. *Terre et Vie*, **24** : 467-510.
- JUGET J., C. AMOROS, D. GAMULIN, J.L. REYGRABELLET, M. RICHARDOT, Ph. RICHOUX et C. ROUX, 1976. Structure et fonctionnement des écosystèmes du Haut-Rhône français. II. Étude hydrologique et écologique de quelques bras-morts. Premiers résultats. *Bull. Écol.*, **7** (4) : 479-492.
- JUGET J., B.J. YI, Ph. RICHOUX, M. RICHARDOT-COULET, J.L. REYGRABELLET et C. AMOROS, 1979. Structure et fonctionnement des écosystèmes du Haut-Rhône français. VII. Le complexe hydrographique de la lône des Pêcheurs (un ancien méandre du Rhône). *Schweiz. Z. Hydrobiol.*, **41/2**, 395-417.
- MARTIN H.D., 1978. Le milieu hyporhénique du Rhône à Evieu (Ain) et d'un cours d'eau du Bas-Bugey (Ain). Mise au point de techniques de tri. *D.E.A., Université Claude Bernard, Lyon I*, 40 p.
- MATHIEU J. et C. AMOROS 1982. Structure et fonctionnement des écosystèmes du Haut-Rhône français. XX. Evolution des populations de Copépodes Cyclopoïdes des deux stations phréatiques. *Pol. Arch. Hydrobiol.*, **29** (2) : 425-438.
- METGE G., 1977. Etude synécologique de la dépression du Voguierat (Bouches-du-Rhône). Thèse d'Université, Aix-Marseille, 464 p.
- MOUBAYED Z., 1978. Etude écologique des marais du sud de la Crau (Bouches-du-Rhône). (Thèse 3^e cycle, Université d'Aix-Marseille III, 222 p.
- P.I.R.E.N., 1982. Cartographie polythématique appliquée à la gestion écologique des eaux. Etude d'un hydro-système fluvial : le Haut-Rhône français. *Ed. C.N.R.S.*, Lyon 113 p.
- REYGRABELLET J.L. et M.J. DOLE, 1982. Structure et fonctionnement des écosystèmes du Haut-Rhône français. XVII. Le milieu interstitiel de la « lône du Grand-Gravier » ; premiers résultats hydrologiques et faunistiques. *Pol. Arch. Hydrobiol.*, **29** (2) : 485-500.
- REYGRABELLET J.L., J. MATHIEU, R. GINET, J. GIBERT, 1981. Structure et fonctionnement des écosystèmes du Haut-Rhône français VIII. Hydrologie de deux stations phréatiques dont l'eau alimente des bras morts. *Int. J. Speleol.*, **11** : 129-139.
- REYGRABELLET J.L., 1983. Premières données sur un milieu interstitiel original dans la plaine alluviale du Rhône : le sous-écoulement du canal de Miribel. Poster, Congrès S.I.L., Lyon, 22-28 août 1983.
- SEYED-REIHANI A., 1980. Etude écologique du milieu aquatique interstitiel lié au fleuve Rhône en amont de Lyon. Thèse 3^e cycle, Université Claude Bernard, Lyon I, 70 p.
- SEYED-REIHANI A., R. GINET et J.L. REYGRABELLET, 1982a. Structure et fonctionnement des écosystèmes du Haut-Rhône français. XXX. Le peuplement de trois stations interstitielles dans la plaine de Miribel-Jonage (vallée du Rhône en amont de Lyon), en relation avec leur alimentation hydrogéologique. *Rev. Franç. Sci. de l'eau*, **1** : 163-174.
- SEYED-REIHANI A., J. GIBERT et R. GINET, 1982b. Structure et fonctionnement des écosystèmes du Haut-Rhône français. XXVIII. Ecologie de deux stations interstitielles ; influence de la pluviosité sur leur peuplement. *Pol. Arch. Hydrobiol.*, **29** : 501-511.
- S.R.A.E., 1976. Irrigation de l'Ain. Casier de bilan ; reconnaissance hydrogéologique. Ministère de l'agriculture, Lyon.
- WILLIAMS D.D. et N.E. WILLIAMS, 1974. A counterstaining technique for use in sorting benthic samples. *Limnol. Oceanog.*, **19** (1) : 152-154.

ANNEXE 1 — Liste faunistique.

* Espèces présentant certaines affinités avec le milieu souterrain (stygoaphiles, stygobies, phréatophiles, phréatobies).

		STATIONS			STATIONS		
		8	10	9	8	10	9
Annexe 1							
LISTE FAUNISTIQUE							
CNIDAIRES							
Hydrozoaires							
	Hydriadae ind.	+					
PLATHELMINTHES							
Turbellariés							
Planariidae							
	<i>Polycelis felina</i> Dalyell	+	+				
	<i>Polycelis tenuis</i> Dalyell	+					
	<i>Polycelis</i> ind.			+			
	<i>Dugesia</i> sp.	+					
NEMATHELMINTHES							
Nématodes (détermination F. Riemann)							
Monhysteridae							
	<i>Monhystera</i> sp.			+			
	<i>Monhystera stagnalis</i> Bastian, 1865			+			
	<i>Prismatolaimus</i> sp.			+			
Tripyliidae							
	<i>Tripyla glomerans</i> Bastian, 1865			+			
	<i>Tripyla filicaudata</i> De Mann, 1880	+					
	<i>Tobrilus allophysis</i> (Steiner, 1919)	+					
	<i>Tobrilus</i> sp. 2			+			
	<i>Tobrilus</i> sp. 3			+			
	<i>Tobrilus pellucidus</i> Bastian, 1865			+			
	<i>Tobrilus</i> sp. (aff. <i>helveticus</i> (Hofmaenner, 1914))			+			
	<i>Tobrilus</i> sp.			+			
Prismatolaimidae							
	<i>Prismatolaimus</i> sp.			+			
Onchulidae							
	* <i>Onchulus nollii</i> Goffart, 1950			+			
Ironidae							
	<i>Ironus tenuicaudatus</i> De Man, 1876	+					
Mononchidae							
	<i>Mononchus macrostoma</i> Bastian, 1865			+			
	<i>Astonchus tridentatus</i> (De Man, 1876)			+			
Dorylaimidae ind.							
	<i>Mylonchulus sigmaturus</i> (Cobb, 1917)			+			
Mermithidae ind.							
Chromadoridae							
	<i>Chromadorita leuckarti</i> De Man, 1876	+					
Rotifères ind.							
	* <i>Onchulus nollii</i> Goffart, 1950	+					
ANNELIDES (détermination J. Juget)							
Archannelides							
	<i>Troglochaetus</i> sp.	+	+	+			
Aphanoneura							
Aeolosomatidae							
	<i>Aeolosoma hemprichi</i> Ehrenberg, 1828	+	+	+			
	* <i>Aeolosoma gineti</i> Juget, 1959	+	+	+			
	<i>Aeolosoma</i> cf. <i>psammophilum</i> Bunke, 1967			+			
	<i>Aeolosoma</i> cf. <i>litorale</i> Bunke, 1967			+			
	<i>Aeolosoma</i> sp.	+	+				
Oligochètes							
Nadidae							
	<i>Chaetogaster langi</i> Bretscher, 1896	+					
	<i>Chaetogaster diastrophus</i> (Gruithuisen, 1828)	+					
	<i>Chaetogaster diaphanus</i> (Gruithuisen, 1828)	+					
	* <i>Chaetogaster setosus</i> Svetlov, 1925	+					
	<i>Amphichaeta leydigii</i> Tauber, 1879	+					
	<i>Uncinails uncinata</i> (Ørsted, 1842)	+					
	<i>Ophidonais serpentina</i> (Müller, 1773)	+					
	<i>Nais communis</i> Pignet, 1906	+	+	+			
	<i>Nais simplex</i> Pignet, 1906	+					
	<i>Nais barbata</i> Müller, 1773	+					
	<i>Nais pseudobitusa</i> Pignet, 1906	+					
	<i>Nais pardalis</i> Pignet, 1906	+					
	<i>Nais elinguis</i> Müller, 1773	+					
	<i>Nais bretscheri</i> Michaelsen, 1899	+					
	<i>Nais alpina</i> Sperber, 1948	+					
	<i>Slavina appendiculata</i> (d'Udekem, 1855)	+					
	<i>Vejdovskyella intermedia</i> (Bretscher, 1896)	+					
	<i>Stylaria lacustris</i> (Linné, 1767)	+					
	<i>Dero digitata</i> (Müller, 1773)	+					
	<i>Dero obtusa</i> d'Udekem, 1855	+					
	<i>Piguetiella blanci</i> (Pignet, 1906)	+					
	<i>Specaria josinae</i> (Vejdovsky, 1883)	+					
	* <i>Pristina foreli</i> (Pignet, 1906)	+	+	+			
	<i>Pristina idrensis</i> Sperber, 1948	+	+	+			
Tubificidae							
	<i>Aulodrilus plurisetus</i> (Pignet, 1906)	+					
	<i>Aulodrilus limnobius</i> (Bretscher, 1899)	+					
	<i>Tubifex ignotus</i> (Stolc, 1886)	+					
	<i>Psammoryctides barbatus</i> (Grube, 1861)	+					
	<i>Potamothenis vejdoskyi</i> (Hrabe, 1941)	+					
	<i>Potamothenis moldaviensis</i> (Vejdovsky et Mrázek, 1902)	+					
	<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> Claparède, 1862	+					
	<i>Rhyacodrilus coccineus</i> (Vejdovsky, 1875)	+					
	* <i>Rhyacodrilus balmensis</i> Juget, 1959				+	+	+
	* <i>Rhyacodrilus amphigenus</i> Juget, sous presse				+	+	+
	* <i>Rhyacodrilus phreaticola</i> Juget, sous presse				+	+	+
	* <i>Haber turquini</i> Juget, 1979				+	+	+
	<i>Spirosperma ferox</i> Eisen, 1879				+	+	
	<i>Spirosperma velutinum</i> (Grube, 1879)						+
	<i>Ilyodrilus templetoni</i> (Southern, 1909)				+		
Lumbriculidae							
	* <i>Stygodrilus parvus</i> (Hrabe et Cernovitov, 1927)				+	+	
	<i>Stygodrilus heringianus</i> Claparède, 1862						+
	<i>Bythonomus lemani</i> Grube, 1879						+
	* <i>Trichodrilus leruthi</i> Hrabe, 1937				+	+	+
	* <i>Trichodrilus</i> sp.				+	+	
Lumbriculidae immatures							
Enchytraeidae							
	* <i>Propappus volki</i> (Michaelsen, 1905)				+		+
	<i>Cognettia glandulosa</i> (Michaelsen, 1898)				+	+	
	<i>Cognettia cognettii</i> (Issel, 1906)				+		
	<i>Henlea</i> sp.				+	+	
	<i>Fridericia</i> (? <i>regularis</i>)						+
	<i>Lumbricillus</i> sp.						+
	<i>Cernovitoviella carpatica</i> (Nielsen et Christensen, 1959)				+	+	+
	<i>Cernovitoviella atrata</i> (Nielsen et Christensen, 1959)				+	+	
	<i>Marionina riparia</i> Bretscher, 1899				+		
	* <i>Marionina argentea</i> (Michaelsen, 1889)				+	+	+
	<i>Marionina</i> sp.				+	+	+
	<i>Enchytraeus</i> cf. <i>buchholzi</i> (Vejdovsky, 1879)				+	+	+
	<i>Achaeta</i> sp.				+	+	+
	<i>Enchytraeidae</i> , g : sp.				+		
Haplotaenidae							
	* <i>Haplotaenidia gordioides</i> Hartman, 1821				+		+
Dorydriidae							
	* <i>Dorydrius michaelseni</i> Pignet, 1913				+		
Achètes							
Glossiphoniidae							
	<i>Glossiphonia complanata</i> (Linné, 1758)				+		
MOLLUSQUES							
Gastéropodes (détermination R. Bernasconi)							
Horatiidae							
	* <i>Hauffenia minuta</i> Draparnaud, 1805					+	+
	* <i>Moitessiera lineolata</i> Coutagne, 1881				+	+	
	* <i>Bythiospeum diaphanum</i> Michaud, 1831				+		
Planorbidae							
	<i>Gyraulus albus</i> Mueller, 1774				+		
	<i>Bathyomphalus contortus</i> Linné, 1758				+		
Cochlostomidae							
	<i>Cochlostoma septemspirale</i> (Razoumowsky, 1789)				+		
Ellorbidae							
	<i>Carychium minimum</i> Mueller, 1774				+		
Physidae							
	<i>Physa fontinalis</i> Linné, 1758				+		
Lamellibranches (détermination J. Kuiper)							
Sphaeriidae							
	<i>Sphaerium corneum</i> Linné, 1758						+
	<i>Pisidium casertanum</i> Poli, 1791				+	+	
	<i>Pisidium obtusale</i> Lamarck, 1818						+
	<i>Pisidium milium</i> Held, 1836				+	+	
	<i>Pisidium nitidum</i> Jenyns, 1832				+		+
	<i>Pisidium subtruncatum</i> Malm, 1855				+		+
	<i>Pisidium henslowianum</i> (Sheppard)				+		+
TARDIGRADES							
	<i>Isohypsibius</i> sp.				+	+	
	Tardigrades ind.						+
ARTHROPODES							
Arachnides (Acariens)							
	Hydracariens ind.				+	+	+
	Gamasidés ind.				+		
	Oribatidés ind.				+	+	
	Bdellidés ind.						+
	Acariens ind.						+
Crustacés							
Cladocères (détermination C. Amoros)							
Daphniidae							
	<i>Daphnia rostrata</i> (Leydig, 1860)				+		
	<i>Daphnia longispina</i> Müller, 1785				+	+	
	<i>Scapholeberis mucronata</i> (Müller, 1785)						+
Bosminidae							
	<i>Bosmina longirostris</i> (Müller, 1785)				+		+
Macrothricidae							
	<i>Macrothrix laticornis</i> (Jurine, 1820)				+		
	<i>Iliocryptus sordidus</i> (Liévin, 1848)				+		
Chydoridae							
	<i>Leydigia quadrangularis</i> (Leydig, 1860)						+
	<i>Eurycerus lamellatus</i> (Müller, 1785)				+		
	<i>Acroperus harpae</i> (Baird, 1835)				+		
	<i>Alona guttata</i> (Sars, 1862)				+		+
	<i>Alona affinis</i> (Leydig, 1860)				+		+

ANNEXE 1 (Suite)

Annexe 1 (suite)	STATIONS				STATIONS		
	8	10	9		8	10	9
- <i>Alona protzi</i> Hartwig, 1900			+	- <i>Folsomia quadrioculata</i> Tullberg, 1871	+	+	+
- <i>Alona rectangula</i> Sars, 1862	+		+	- <i>Proisotoma</i> sp.	+		
- <i>Alonella nana</i> (Baird, 1843)	+		+	Tomoceridae			
- <i>Disparalona rostrata</i> (Koch, 1841)	+			- <i>Tomocerus minor</i> Lulbock, 1862			+
- <i>Pleuroxus uncinatus</i> (Baird, 1850)	+			Entomobryidae			
- <i>Chydorus sphaericus</i> (Müller, 1785)	+		+	- <i>Entomobrya cf. multifasciata</i> Tullberg, 1871			+
- <i>Monospilus dispar</i> Sars, 1862	+			- <i>Lepidocyrtus</i> sp.			+
Ostracodes (détermination J. Mathieu et P. Marmonier)				- <i>Orchesella cf. villosa</i> Geoffroy, 1764	+	+	
Cypridae				Sminthuridae s. l.			
- <i>Candona candida</i> (Müller, 1785)	+			- <i>Allacma fusca</i>			+
* <i>Pseudocandona</i> sp. aff. <i>albicans</i>		+		- <i>Sminthurus viridus</i> Linné, 1958	+		
- <i>Pseudocandona</i> sp. juvéniles		+		- <i>Sminthurus cf. marginatus</i> Schött, 1893			+
- <i>Cryptocandona</i> sp. aff. <i>vavrai</i>		+		- <i>Sminthurus signatus</i> Nicolet, 1841	+		
- <i>Prionocypris zenkeri</i>		+		- <i>Heterosminthurus cf. bilineatus</i> Bourlet, 1842			+
- <i>Cycloocypris ovum</i> (Jurine, 1820)	+			- <i>Deuteriosminthurus sulfureus</i> Koch, 1840			+
- <i>Eucypris</i> aff. <i>serrata</i> (G.W. Müller, 1900)	+			- <i>Dicytominina cf. minuta</i> Fabricius, 1783	+	+	
- <i>Cypria ophthalmica</i> (Jurine, 1820)	+			Ptérygotes			
- <i>Ilyocypris bradyi</i> (G.O. Sars, 1890)		+		Plécoptères			
- <i>Ilyocypris</i> sp.	+			Nemouridae			
- <i>Herpetocypris reptans</i> (Baird, 1835)	+			- <i>Nemoura</i> sp.			+
- <i>Cypridopsis vidua</i> (Müller, 1776)	+			Leuctridae			
- <i>Potamocypris</i> aff. <i>variegata</i> (Brady et Mornan, 1889)	+			- <i>Leuctra</i> sp.			+
- <i>Potamocypris</i> sp.	+			Chloroperlidae ind.			+
- Ostracodes ind.			+	Ephéméroptères			
Copépodes				- <i>Baetis</i> sp.			+
Calanoides (détermination C. Amoros)				Caenidae ind.			+
- <i>Eudiaptomus gracilis</i> (Sars, 1863)		+		- <i>Caenis</i> sp.			+
Cyclopoïdes (détermination J. Mathieu)				Ephemerelellidae			
- <i>Macrocyclus albidus</i> (Jurine, 1820)	+	+		- <i>Ephemerella</i> sp.			+
* <i>Eucyclops serrulatus</i> (Fischer, 1851)	+	+	+	Leptophlebiidae ind.			+
- <i>Eucyclops macruroides</i> (Lilljeborg, 1908)	+			- <i>Habrophlebia</i> sp.			+
* <i>Paracyclops fimbriatus</i> (Fischer, 1853)	+	+	+	- <i>Paraleptophlebia</i> sp.			+
* <i>Acanthocyclops (Megacyclops) viridis</i> (Jurine, 1820)	+	+	+	Heptageniidae ind.			+
- <i>Acanthocyclops robustus</i> (Sars, 1863)	+	+		Trichoptères (détermination H. Tachet)			
- <i>Tropocyclops prasinus</i> (Fischer, 1860)	+	+		Psychomyiidae			
* <i>Acanthocyclops venustus</i> (Nor. et Scott, 1906)	+	+	+	- <i>Psychomyia pusilla</i> (Fabricius, 1781)			+
* <i>Acanthocyclops sensitivus</i> (Graeter et Chappuis, 1914)	+			- <i>Psychomyia</i> sp.			+
- <i>Diacyclops languidus</i> (Sars, 1863)	+			Polycentropodidae			
- <i>Diacyclops languidoides</i> s. l.	+			- <i>Plectrocnemia conspersa</i> (Curtis, 1834)	+	+	
Harpacticoides (détermination J. Gibert)				- <i>Polycentropus</i> sp.			+
Canthocamptidae				Leptoceridae ind.			+
- <i>Canthocamptus staphylinus</i> (Jurine, 1820)	+			- <i>Ceraclea</i> sp.			+
- <i>Attheyella (Attheyella) crassa</i> (Sars, 1863)	+	+		- <i>Athripsodes</i> sp.			+
- <i>Bryocamptus (Bryocamptus) minutus</i> (Claus, 1863)	+			- <i>Cestodes</i> sp.			+
- <i>Bryocamptus (Bryocamptus) zschokkei</i> (Schmeil, 1893)	+			Beraeidae			
- <i>Bryocamptus (Limocamptus) echinatus</i> (Mrazek, 1893)	+			- <i>Beraea pullata</i> (Curtis, 1834)	+	+	
- <i>Bryocamptus pygmaeus</i> (Sars, 1863)	+			Goeridae			
- <i>Bryocamptus typhlops</i> (Mrazek, 1893)	+			- <i>Silo nigricornis</i> (Pictet, 1834)	+		
* <i>Parastenoecaris</i> sp.	+	+	+	Limnephilidae			
* <i>Elaphoidella elaphoides</i> Chappuis, 1928	+			- gr. <i>Stenophylacini</i> ind.			+
Amphipodes (détermination C. Bou, R. Ginet, M. Van Maren)				Sericostomatidae			
Gammaridae				- <i>Sericostoma</i> sp.			+
- <i>Gammarus fossarum</i> Koch, 1835	+	+	+	- <i>Notidobia ciliaris</i> (Linné, 1761)	+		
* <i>Gammarus</i> sp. anophtalme				Coléoptères (détermination P. Richoux)			
* <i>Niphargopsis casparyi</i> Pratz, 1932	+			Halipidae			
* <i>Niphargus kochianus</i> Bate, 1863	+	+		- <i>Haliphys lineatocollis</i> (Marsham, 1802)	+		
* <i>Niphargus jovanovici</i> Karaman, 1931	+	+	+	- <i>Haliphys rufficollis</i> (de Geer, 1775)	+		
* <i>Niphargus rhenorhodanensis</i> Schellenberg, 1937	+	+	+	- <i>Haliphys fluviatilis</i> Aubé, 1832	+		
* <i>Niphargus</i> sp.	+			- <i>Brychius elevatus</i> Panz., 1794	+		
* <i>Niphargus nov. sp.</i>	+	+		Dystiscidae			
* <i>Salentinella juberthiae</i> Coineau, 1968	+	+		- <i>Hydroporus palustris</i> (Linné, 1761)			+
* <i>Salentinella delamarei</i> Coineau, 1962	+			- <i>Yola bicarinata</i> (Latreille, 1804)	+	+	
* <i>Salentinella lescherae</i> Coineau, 1968	+			* <i>Siettitia avenionensis</i> Guignot, 1925			+
* <i>Salentinella</i> sp.	+			Elmidae			
* <i>Crangonyx</i> sp.	+	+		- <i>Elms aenea</i> (Müller, 1806)	+		+
Isopodes				- <i>Oulimnius tuberculatus</i> (Müller, 1806)	+		
Asellidae				- <i>Esohus parallelepipedus</i> (Müller, 1806)	+		+
- <i>Asellus aquaticus</i> Linné, 1758	+	+	+	Hydraenidae			
Microparasellidae				- <i>Hydraena sternalis</i> Rey, 1893			+
* <i>Microcharon</i> sp.	+	+	+	Hétéroptères			
* Autres Isopodes Hypogés	+	+	+	Corixidae ind. (juv.)	+		
Syncarides				Diptères (larves)			
* <i>Bathynella</i> sp.	+			Chironomidae ind.			+
Insectes				Ceratopogonidae ind.	+		
Aptérygotes (Collemboles) (détermination L. Deharveng ; A. Gouze)				Empididae ind.			+
Hypogastruridae				Simuliidae ind.			+
- <i>Xenylla cf. welchi</i> Folsom, 1916			+	Psocoptères ind.			+
- <i>Mesaphorura</i> gr. <i>krausbaueri</i> Börner, 1901	+		+				
- <i>Anurida cf. ellipsoides</i> Stoch, 1949			+				
Isotomidae							
- <i>Isotomurus palustris</i> Müller, 1776			+				
- <i>Isotoma notabilis</i> Schäffer, 1896			+				
- <i>Isotominella minor</i> Schäffer, 1896	+						

* espèces présentant certaines affinités avec le milieu souterrain (stygophiles, stygobies, phréatophiles ou phréatobies).

ANNEXE 2 — Calendrier des prélèvements.

Novembre	1978	(15/11)	St. 8, trois profondeurs
Décembre	1978	(20/12)	St. 8, trois profondeurs et St. 10, trois profondeurs
Avril	1979	(11/04)	St. 8, trois profondeurs et St. 10, trois profondeurs
Juin	1979	(12/06)	St. 8, trois profondeurs et St. 10, trois profondeurs
Septembre	1979	(18/09)	St. 8, trois profondeurs et St. 10, trois profondeurs
Octobre	1979	(19/10)	St. 9, trois profondeurs
Décembre	1979	(18/12)	St. 10, trois profondeurs
Janvier	1980	(16/01)	St. 8, trois profondeurs et St. 9, trois profondeurs
Mars	1980	(22/03)	St. 8, trois profondeurs
Avril	1980	(24/04)	St. 9, trois profondeurs
Juin	1980	(03/06)	St. 8, trois profondeurs et St. 10, six profondeurs
Août	1980	(06/08)	St. 8*, trois profondeurs ; (26/08) St. 10*, trois profondeurs
Septembre	1980	(30/09)	St. 9*, trois profondeurs
Novembre	1980	(04/11)	St. 8*, trois profondeurs et St. 10*, trois profondeurs
Décembre	1980	(20/12)	St. 8, trois profondeurs ; (16/12) St. 10*, trois profondeurs
Janvier	1981	(27/01)	St. 9*, trois profondeurs et St. 10, six profondeurs
Mars	1981	(10/03)	St. 8, trois profondeurs et St. 10, six profondeurs
Avril	1981	(21/04)	St. 8, trois profondeurs et St. 10, six profondeurs
Mai	1981	(11/05)	St. 9, trois profondeurs
Juin	1981	(09/06)	St. 8*, trois profondeurs et St. 10*, six profondeurs
Août	1981	(25/08)	St. 8*, trois profondeurs, St. 10*, six profondeurs et St. 10* «complémentaire», six profondeurs
Septembre	1981	(07/09)	St. 9*, trois profondeurs.

* Les échantillonnages physico-chimiques sont généralement couplés aux prélèvements de faune, sauf ceux qui sont marqués d'une astérisque, pour lesquels les analyses physico-chimiques n'ont pas été effectuées.

TALORCHESTIA SPINIFERA (E. MATEUS, 1962), AMPHIPODE TALITRIDAE AU MAROC RÉPARTITION, DESCRIPTION

Talorchestia spinifera (E. Mateus, 1962),
Amphipoda Talitridae, in Morocco.
Distribution, description

Jean-Pierre MARFIN

Institut agronomique et vétérinaire Hassan II,
Complexe d'Agadir, BP 438 Agadir, Maroc

TALORCHESTIA SPINIFERA
AMPHIPODE
TALITRIDAE
MAROC

RÉSUMÉ. — Des prospections du littoral marocain ont permis de trouver *Talorchestia spinifera* (E. Mateus, 1962), Amphipode Talitridae sur des plages de l'Atlantique entre Tanger et Sidi Ifni. Cette espèce n'avait été signalée jusque là qu'à Rabat (Maroc) en ce qui concerne l'Afrique du Nord. Les spécimens de la région d'Agadir sont décrits comparativement à ceux de Vila Réal de Santo Antonio (Portugal), la *terra typica*.

TALORCHESTIA SPINIFERA
AMPHIPODA
TALITRIDAE
MOROCCO

ABSTRACT. — *Talorchestia spinifera* (E. Mateus, 1962), Amphipoda, Talitridae, was found on sandy beaches of the Moroccan Atlantic coast between Tanger and Sidi Ifni. In north Africa this species was previously recorded only from Rabat (Morocco). Samples from Agadir are described and compared to those of Vila Real de Santo Antonio (Portugal), the *terra typica*.

INTRODUCTION

Décrite par Mateus (1962), sous le nom d'*Orchestia spinifera* à partir d'exemplaires récoltés à Vila Real de Santo Antonio — Embouchure de la Guadiana, Portugal —, cette espèce a ensuite été signalée dans le bassin d'Arcachon (France; Amanieu et Salvat, 1963 et Salvat, 1967) et dans l'estuaire du Bou Regreg (Maroc; Elkaim, 1963), alors que les recherches de Lagardère (1966) ne lui permettaient pas de la trouver sur les côtes basque et landaise. A la suite de la mise au point systématique d'Amanieu et Salvat, 1963 et Salvat, 1967) ce Talitridae se nomme *Talorchestia spinifera* (E. Mateus, 1962).

Des prospections du littoral marocain entre El Hoceima (35°49'N) et Sidi Ifni (29°23'N) nous ont permis de faire d'abondantes récoltes de cet Amphipode en différentes stations (Tabl. I).

Les spécimens marocains présentent de nombreux

Tabl. I. — Stations de la figure 1,1 et Talitridae récoltés. + indique la présence de *T. spinifera*.

Places of the figure 1,1 and Talitridae found. + shows the presence of *T. spinifera*.

Station	Lieu	<i>Talorchestia spinifera</i>	Autres Talitridae
1	Plage d'El Hoceima		<i>Talitrus saltator</i>
2	Plage de Punta Ceres		»
3	Plage des grottes d'Hercule	+	»
4	Embouchure de l'oued Sebou	+	<i>Orchestia mediterranea</i>
5	Plage de Mehdia		<i>Talorchestia bito</i>
6	Plage des Oudaias (Rabat)	+	
7	Plage d'Essaouira	+	
8	Plage d'Imsoouane	+	Talitridae indéterminés
9	Plage de Tamri	+	
10	Plage d'Imi Ifrane	+	
11	Plage de Tarhazoute	+	<i>Talorchestia bito</i>
12	Plage d'Azeldane	+	
13	Plage de la Carrière	+	
14	Embouchure de l'oued Sous	+	<i>Talitrus saltator</i>
15	Plage de Sidi Rbat		<i>Talorchestia bito</i>
			<i>Talitrus saltator</i>
16	Plage de Mirleft	+	<i>Talorchestia bito</i>
17	Plage de Sidi Mohammed Ouzzou	+	

points communs avec ceux du Portugal. Afin de compléter l'iconographie sur l'espèce, nous figurons ici quelques appendices et détails morphologiques en précisant les différences entre spécimens d'origine marocaine et portugaise.

STATIONS, MATÉRIEL ET MÉTHODES

Nous avons prospecté, de jour, 17 stations (Tabl. I, Fig. 1,1) de février à juillet 1983; nous avons capturé les spécimens à la main.

L'aire de répartition de l'espèce s'accroît donc de 600 km en direction méridionale. Il est par ailleurs intéressant de constater que toutes les captures, anciennes (Fig. 1,2) ou bien nouvelles (Fig. 1,1), concernent la façade atlantique : bassin d'Arcachon, embouchure de la Guadiana, baie de Cadix (*in* Amanieu et Salvat, 1965) et littoral atlantique marocain. Nous n'avons ramené que *Talitrus saltator* de nos prospections méditerranéennes (El Hoceima et Punta Ceres).

La grande majorité de nos récoltes ont été faites sur des plages, dans des biotopes présentant des caractéristiques voisines de celles indiquées par Elkaim (1963, 1977) pour *T. spinifera* à l'embouchure du Bou Regreg (plage des Oudaïas) : les populations d'adultes sont enfouies le jour en zone supralittorale (entre les HMME et les HMVE) dans des sables bulleux propres; quelques individus se trouvent parfois sous les laisses fraîches. Les juvéniles semblent avoir un rythme d'activité différent de celui des adultes; on les trouve fréquemment sur le sable humide au voisinage des laisses.

Les récoltes faites aux embouchures des oueds Sebou (4) et Souss (14) nous ont fourni peu d'individus (moins de 10) et nos investigations ne nous ont pas permis de trouver de populations bien représentées en ces stations ou à leur voisinage (plage de Mehdiya, 5). Par ailleurs, ces stations étaient assez éloignées de l'océan : à 2 km pour l'oued Sebou et à 500 m pour l'oued Souss; il se peut que nous ayons capturé des individus erratiques.

Talorchestia spinifera a été capturée soit isolée, soit en compagnie d'autres Talitridae. Dans le premier cas, les populations d'adultes sont assez bien représentées; dans le second, elles sont généralement assez clairsemées et nos échantillons sont surtout composés de jeunes individus.

Le matériel des descriptions provient de la plage de la Carrière, à 9 km au nord d'Agadir. Des échantillons en ont été adressés au Muséum National d'Histoire naturelle de Paris, à l'Institut Scientifique de Rabat et à l'Institut de Zoologie de la Faculté des Sciences de Porto.

Les échantillons portugais des comparaisons proviennent de la terra typica; ils nous ont été adressés par le Prof. Forest (MNHN) et M^{me} E. Mateus (Porto), que nous remercions vivement.

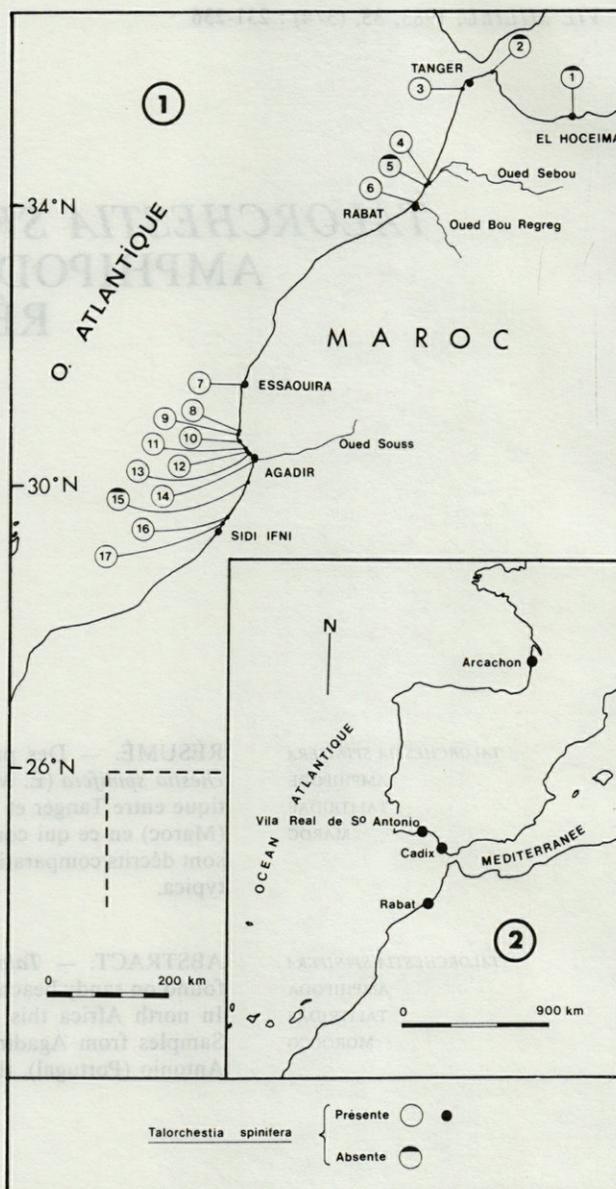


Fig. 1. — 1, détail des prospections au Maroc; 2, répartition de *T. spinifera* d'après Mateus (1962), Elkaim (1963) et Amanieu et Salvat (1965).

1, Moroccan prospected places; 2, distribution of *T. spinifera* from Mateus (1962), Elkaim (1963) and Amanieu and Salvat (1965).

DESCRIPTION

D'après les observations de Mateus (1962), les individus adultes sont verdâtres et les juvéniles sont brunâtres; la coloration que nous avons observée sur du matériel frais est différente. Les adultes des deux sexes sont de tonalité générale beige clair avec une bande médiodorsale brune, discontinue et plus ou moins discrète sur le péréion. Bandes dorsotransversales orangées sur les segments 3, 4 et 5 du péréion. Tâches dorsales brun-roux sur le segment 7 du

péréion et sur les segments 1, 2 et 3 du pléon. Tergites péréiaux 4 et 5 bordés latéralement de tâches bleuâtres. Plaques épimérales 2 et 3 teintées de bleu. P4 : une tâche diffuse brune, ponctuée de bleu, sur l'article basal; propode, carpe et mérus brunâtres. P5 : propode et carpe brunâtres. A1 et A2 teintées de brun-roux. La coloration des juvéniles rappelle, en simplifié et en plus foncé, celle des adultes; ils n'ont pas de bandes oranges sur le péréion.

Mâles adultes

Les plus grands individus atteignent 16 mm de longueur totale. Leur description correspond très sensiblement à celle qu'en fait Mateus (1962), mais il paraît nécessaire d'ajouter les remarques suivantes :

Mandibule : processus molaire robuste, garni à sa base supérieure d'une longue soie plumeuse (Fig. 2A) non signalée par Mateus (1962) et observée sur les spécimens de toutes provenances; une touffe de soies à la base antérieure du processus molaire, plus développée chez les exemplaires marocains que chez ceux du Portugal.

Gnathopode 2 (Fig. 2B) : plaque coxale sub-carrée, à marges inférieure et postérieure épineuses; celles des exemplaires portugais examinés présentaient moins d'épines au bord inférieur que celles des individus marocains. Propode robuste, à paume oblique, sinueuse, avec une convexité médiane à 2 rangées d'épines (Fig. 2C). Nous n'avons pas trouvé, comme Amanieu et Salvat (1965), les 2 petites épines que Mateus (1962) figure sur la base du dactyle.

Péréiopodes 1, 2 et 3 : la spinulation de la base des plaques coxales est moins développée chez les exemplaires portugais que chez ceux du Maroc; c'est particulièrement le cas de celles des P2 (Fig. 2D et 2E) qui, de plus, offrent une morphologie un peu différente.

Péréiopode 4 (Fig. 2F) très développé, = 0,8 fois la longueur du corps. Plaque coxale avec un petit lobe antérieur, à marge épineuse, en position externe par rapport à l'article basal. Propode très allongé, de longueur 1,6 fois le carpe chez les grands individus, et courbé vers l'avant. Mateus (1962) ne signale pas le lobe antérieur de la plaque coxale, ni la forme caractéristique du propode; par ailleurs, son dessin de mâle adulte ainsi que celui d'Amanieu et Salvat (1965) montrent des P4 assez similaires entre eux, mais différents de nos observations par un propode plus court et plus rectiligne. La comparaison entre les spécimens portugais et marocains ne met en relief aucune différence importante.

Péréiopode 5 de proportions assez constantes quelque soit l'origine des spécimens. Les différences relevées concernent la partie postérieure de l'article basal, qui est crénelée de façon différente chez les

individus marocains (Fig. 1G) et portugais (Fig. 1H), chez lesquels les indentations sont très développées dans la partie infrapostérieure.

Pléopodes 1 (Fig. 2I) et 2 égaux, un peu plus grands que P13. Selon nos observations, les spécimens de toutes provenances ont des pléopodes semblables.

Uropode 1 (Fig. 2J) à rames plus courtes que le pédoncule, l'interne un peu plus courte que l'externe, qui présente une marge interne inerme.

Uropode 2 (Fig. 2K) plus court que le 1; rames plus courtes que le pédoncule, l'interne plus longue que l'externe.

Uropode 3 (Fig. 2L) plus court que le 2 et uniramé, avec moins d'épines que U1 et U2; rame plus longue que le pédoncule.

Les spécimens marocains que nous avons observés présentent un nombre d'épines plus élevé sur les uropodes que ceux d'origine portugaise.

Urosome : tous les mâles adultes d'origine marocaine (Fig. 2M) ou portugaise (Fig. 2N) ont 4 paires de dents dorsales sur l'urosome. Leur disposition est toujours telle que la décrit Mateus (1962); cependant, la 3^e paire de dents atteint un plus grand développement chez les exemplaires portugais (nos observations Fig. 2N et Mateus, 1962) que chez ceux du Maroc. Notons enfin que le plus grand exemplaire mâle du Portugal examiné (14 mm) présentait 2 ébauches de dents dorsales sur la bordure postérieure du 3^e segment de l'urosome. De telles ébauches (Fig. 2N) sont très rares et beaucoup plus discrètes chez les exemplaires marocains.

Plaques épimérales de tailles décroissantes de l'avant vers l'arrière (Fig. 2). Les Plaques 1 et 2 présentant une dent au coin infra-postérieur; plaque 1 parfois ornée d'une épine. Plaque 3 à angle postérieur droit et orné d'une épine. Pas de différences importantes entre exemplaires du Maroc et du Portugal.

Femelles adultes

Elles atteignent assez couramment 16 mm de longueur totale, ce qui est nettement supérieur à la taille maximale relevée par Mateus (1962 : 14 mm). Nous n'avons noté aucune différence importante entre les exemplaires portugais et marocains et, comme pour les mâles, nos observations s'accordent bien avec celles de Mateus (1962), avec, toutefois, certaines particularités.

Gnathopode 2 (Fig. 3A) à plaque coxale sub-carrée et à marge inférieure épineuse. Article basal dilaté, membraneux et bordé de peu d'épines. La représentation de Mateus (1962) montre un Gn2 à l'article basal peu dilaté, et dont la plaque coxale est garnie d'épines superficielles, ce que nous n'avons pas observé.

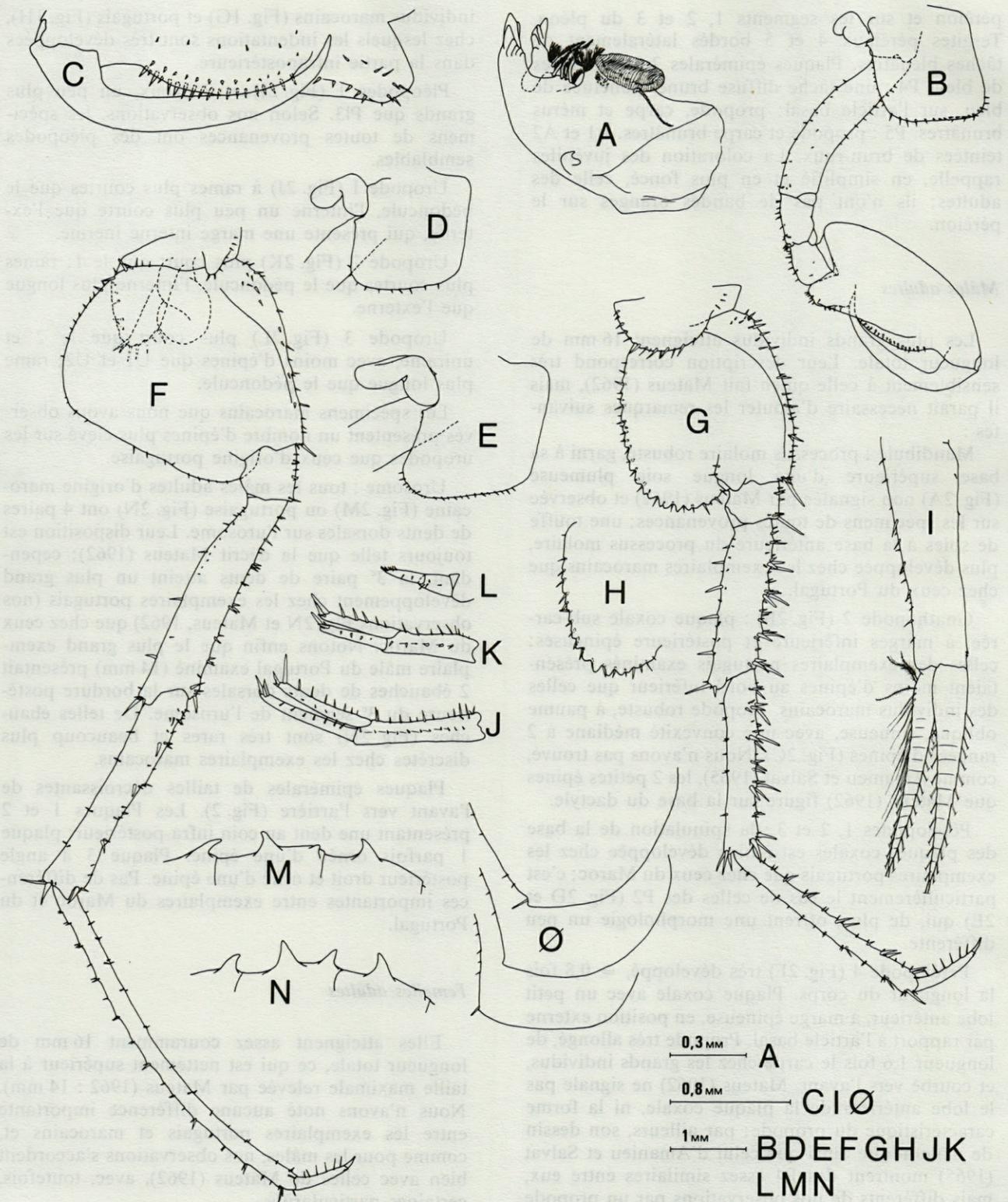


Fig. 2. — ♂♂ 16 mm, plage de la Carrière (Maroc) : Md gauche (A); Gn 2 (B) et détail (C); plaque coxale de P2 (E); P4 (F); P5 (G); P11 (I); uropodes 1 (J), 2 (K) et 3 (L); profil gauche de l'urosome (M) et plaques épimérales droites (O). ♂♂ 14 mm, Vila Real de Santo Antonio (Portugal) : plaque coxale de P2 (D); article basal de P5 (H) et profil gauche de l'urosome (N).

♂♂ 16 mm, beach of « La Carrière » (Morocco) : left Md (A); Gn 2 (B), also enlarged (C); coxal plate of P2 (E); P4 (F); P5 (G); P11 (I); uropods 1 (J), 2 (K) and 3 (L); left view of the urosome (M) and right epimeral plates (O). ♂♂ 14 mm, Vila Real de Santo Antonio (Portugal) : coxal plate of P2 (D); basis of P5 (H) and left view of the urosome (N).

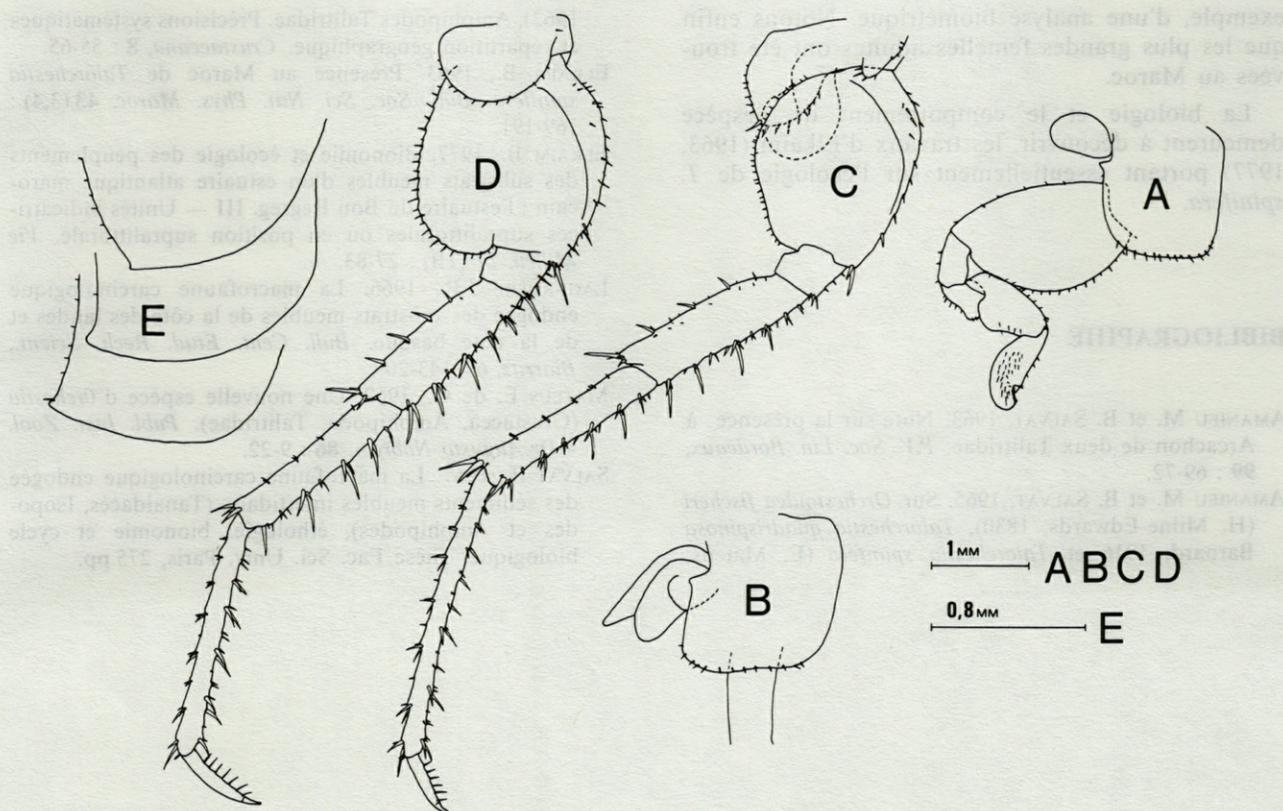


Fig. 3. — ♀♀ 16 mm, plage de la Carrière (Maroc) : Gn2 (A); plaque coxale de P2 (B); P4 (C); P5 (D) et plaques épimérales droites (E).

♀♀ 16 mm, beach of « La Carrière » (Marocco) : GN2 (A); coxal plate of P2 (B); P4 (C); P5 (D) and right epimeral plates (E).

Péréiopodes 1, 2 et 3 identiques à ceux des mâles, à l'exception de la plaque coxale de P2, de morphologie différente (Fig. 3B).

Péréiopode 4 (Fig. 3C) beaucoup moins développé et, de façon générale, offrant des épines moins fortes et moins nombreuses que chez le mâle. Article basal peu dilaté. Propode plus court et droit que chez le mâle.

Péréiopode 5 (Fig. 3D) plus court que celui du mâle; plaque coxale avec moins d'épines, article basal à bord antérieur plus convexe et bord postérieur beaucoup moins crénelé que chez le mâle.

Plaques épimérales (Fig. 3E) : leurs bords postérieurs ressemblent à ceux de leurs homologues mâles, mais la forme générale en est différente à cause d'un plus grand développement de la partie basale dans le sens longitudinal. Tous les angles infra-postérieurs présentent une dent obtuse, celui de la plaque 3 étant droit, comme le précise Mateus (1962).

CONCLUSION

Talorchestia spinifera est probablement largement représentée sur la majorité des plages atlantiques

marocaines, car nous l'avons trouvée sur presque tous les estrans présentant des sables bulleux propres. Il faut cependant signaler que l'espèce est susceptible de s'éloigner de l'océan, manifestant ainsi un certain erratisme qui n'a pas été observé par Elkaim (1963, 1977). Rien n'interdit de penser que l'espèce est présente au sud de Sidi Ifni, en des zones qui n'ont pas encore fait l'objet d'investigations poussées.

Dans l'état actuel de nos connaissances, l'aire de répartition de *T. spinifera* est discontinue; elle présente des populations européennes (Arcachon, Vila Real de Santo Antonio et Cadix) et nord-africaines. Ces dernières, bien représentées, sont une composante importante de l'étage supralittoral meuble de la côte atlantique.

S'il est pour l'instant prématuré de parler de sous-espèce, ce point demeure cependant à considérer. Il n'en reste pas moins que les spécimens mâles de Vila Real de Santo Antonio (Portugal) présentent quelques différences de spinulation des appendices et de denture de l'urosome avec ceux de la région d'Agadir (Maroc). Il conviendrait par ailleurs de vérifier que le développement considérable et la courbure du propode de P4 des mâles adultes d'origine marocaine existent bien de façon constante chez les populations européennes au moyen, par

exemple, d'une analyse biométrique. Notons enfin que les plus grandes femelles adultes ont été trouvées au Maroc.

La biologie et le comportement de l'espèce demeurent à découvrir, les travaux d'Elkaim (1963, 1977) portant essentiellement sur l'écologie de *T. spinifera*.

BIBLIOGRAPHIE

AMANIEU M. et B. SALVAT, 1963. Note sur la présence à Arcachon de deux Talitridae. *P.V. Soc. Lin. Bordeaux*, **99** : 69-72.
 AMANIEU M. et B. SALVAT, 1965. Sur *Orchestoidea fischeri* (H. Milne-Edwards, 1830), *Talorchestia quadrispinosa* Barnard, 1916 et *Talorchestia spinifera* (E. Mateus,

1962), Amphipodes Talitridae. Précisions systématiques et répartition géographique. *Crustaceana*, **8** : 55-65.
 ELKAIM B., 1963. Présence au Maroc de *Talorchestia spinifera*. *Bull. Soc. Sci. Nat. Phys. Maroc*, **43** (3,4) : 169-191.
 ELKAIM B., 1977. Bionomie et écologie des peuplements des substrats meubles d'un estuaire atlantique marocain : l'estuaire du Bou Regreg. III — Unités indicatrices supralittorales ou en position supralittorale. *Vie Milieu*, **27** (1B) : 27-83.
 LAGARDÈRE J.P., 1966. La macrofaune carcinologique endogée des substrats meubles de la côte des landes et de la côte basque. *Bull. Cent. Etud. Rech. Scient., Biarritz*, **6** : 143-209.
 MATEUS E. de O., 1962. Une nouvelle espèce d'*Orchestia* (Crustacea, Amphipoda, Talitridae). *Publ. Inst. Zool. « Dr Augusto Nobre »*, **86** : 9-22.
 SALVAT B., 1967. La macrofaune carcinologique endogée des sédiments meubles intertidaux (Tanaidacés, Isopodes et Amphipodes), éthologie, bionomie et cycle biologique. Thèse Fac. Sci. Univ. Paris, 275 pp.

marocaines, car nous l'avons trouvée sur presque tous les estrans présentant des sables bulleux profonds. Il faut cependant signaler que l'espèce est susceptible de s'éloigner de l'océan, manifestant ainsi un certain étagement qui n'a pas été observé par Elkaim (1963, 1977). Rien n'interdit de penser que l'espèce est présente au sud de Sidi Ifni, en des zones qui n'ont pas encore fait l'objet d'investigations poussées.

Dans l'état actuel de nos connaissances, l'aire de répartition de *T. spinifera* est discontinue; elle présente des populations européennes (Arcachon, Vila Real de Santo Antonio et Cadix) et nord-africaines. Ces dernières, bien représentées, sont une composante importante de l'étage supralittoral meuble de la côte atlantique.

Si est pour l'instant prématuré de parler de sous-espèce, ce point demeure cependant à considérer. Il n'en reste pas moins que les spécimens mâles de Vila Real de Santo Antonio (Portugal) présentent quelques différences de spinulation des appendices et de denture de l'urosome avec ceux de la région d'Arcachon (Maroc). Il conviendrait par ailleurs de vérifier que le développement considérable et la courbure du propode de P4 des mâles adultes d'origine marocaine existent bien de façon constante chez les populations européennes au moyen par

Pérépode 1, 2 et 3 identiques à ceux des mâles, à l'exception de la plaque coxale de P2, de morphologie différente (Fig. 3B).
 Pérépode 4 (Fig. 3C) beaucoup moins développé et de façon générale offrant des épines moins fortes et moins nombreuses que chez le mâle. Article basal peu dilaté. Propode plus court et droit que chez le mâle.
 Pérépode 5 (Fig. 3D) plus court que celui du mâle; plaque coxale avec moins d'épines, article basal à bord antérieur plus convexe et bord postérieur beaucoup moins creusé que chez le mâle.
 Plaque épimérale (Fig. 3E) : leurs bords postérieurs ressemblent à ceux de leurs homologues mâles, mais la forme générale en est différente à cause d'un plus grand développement de la partie basale dans le sens longitudinal. Tous les angles infra-postérieurs présentent une dent obtuse, celui de la plaque 3 étant droit, comme le précise Mateus (1962).

CONCLUSION

Talorchestia spinifera est probablement largement représentée sur la majeure partie des plages atlantiques

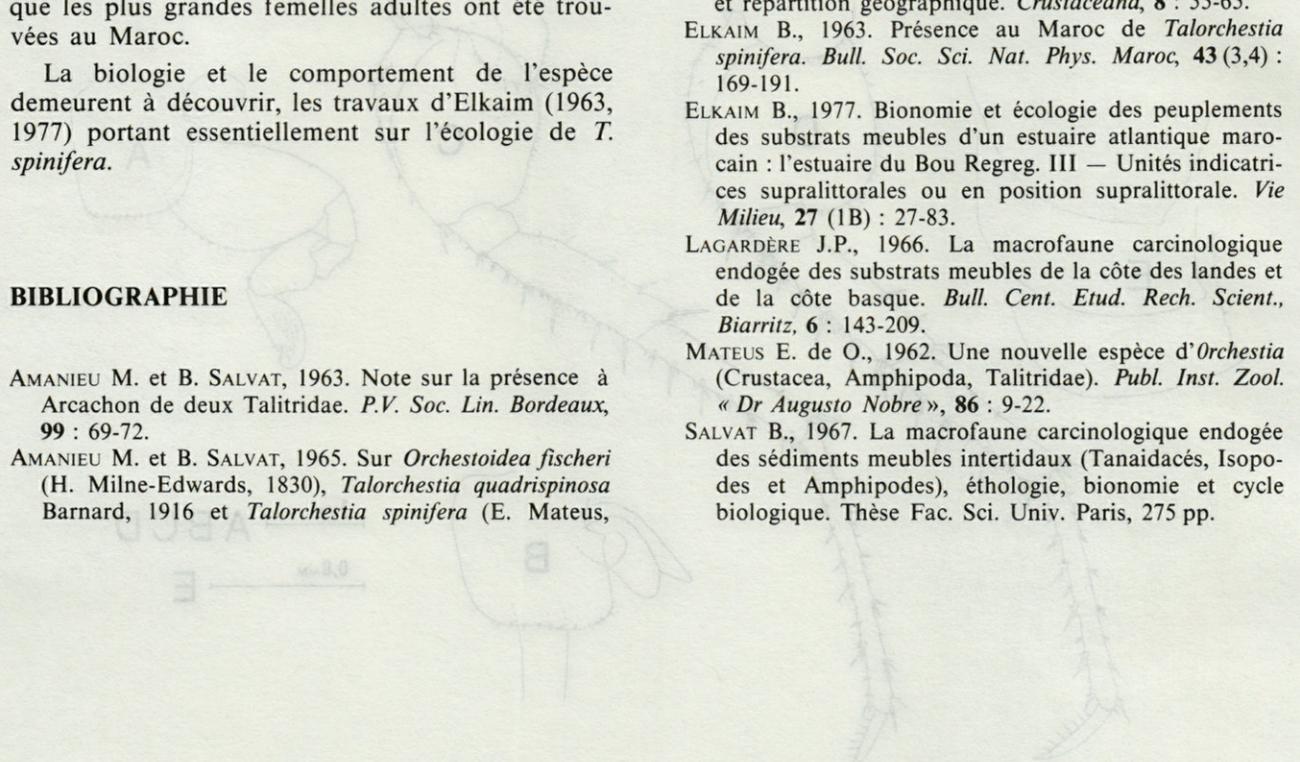


Fig. 1. — 2-5 10 mm branch of « La Carrère » (Marocco) : GN2 (A), coxal plate of P2 (B); P4 (C); P5 (D) and right epimeral plate (E).
 Fig. 2. — 2-5 10 mm branch of La Carrère (Marocco) : GN2 (A); coxal plate of P2 (B); P4 (C); P5 (D) and right epimeral plate (E).

PRÉSENCE DE L'ESPÈCE *ESPERIOPSIS FUCORUM* (*DEMOSPONGIA*, *POECILOSCLERIDA*) EN MÉDITERRANÉE

Presence of the species Esperiaopsis fucorum
(*Demospongia*, *Poecilosclerida*) in the Mediterranean Sea

M.J. URIZ

Instituto de Investigaciones Pesqueras
Aquarium de Blanes, Apdo. 15, Blanes (Gerona) España

DEMOSPONGIA
ESPERIOPSIS FUCORUM
RÉPARTITION
LITTORAL CATALAN
MÉDITERRANÉE

DEMOSPONGIA
ESPERIOPSIS FUCORUM
DISTRIBUTION
CATALAN LITTORAL
MEDITERRANEAN SEA

RÉSUMÉ. — L'espèce *Esperiaopsis fucorum* (Esper, 1794), très fréquente dans l'Atlantique Nord-oriental, a été trouvée pour la première fois en Méditerranée. Le seul spécimen récolté provient d'une zone détritico-vaseuse, située entre 100 et 200 m de profondeur et appartient à la forme rameuse. Les variations morphologiques et spiculaires de cette espèce, ainsi que sa répartition géographique, sont résumées.

ABSTRACT. — The species *Esperiaopsis fucorum* (Esper, 1794), commonly found in the North-Eastern Atlantic Ocean, is recorded for the first time in the Mediterranean Sea. The only specimen was obtained from a muddy-detrital bottom, 100-200 m deep, and its growth form is branched. Morphological and skeletal variations of this species besides its geographical distribution are summarized.

INTRODUCTION

Le genre *Esperiaopsis* n'était pas connu en Méditerranée jusqu'à ce que Vacelet (1969) décrive la nouvelle espèce *E. strongylophora* sur trois exemplaires obtenus dans le Canyon de La Cassidaigne, par 500 m de profondeur.

Par conséquent, l'espèce *E. fucorum*, très abondante, même à de faibles profondeurs, en Atlantique Nord-oriental, était considérée jusqu'à présent comme absente de Méditerranée. Cependant, l'exemplaire rameux, récolté sur le littoral catalan, paraît indiquer que l'espèce trouve dans des zones relativement profondes de cette mer (comme cela est habituel pour d'autres espèces atlantiques) une température suffisamment basse pour son développement normal. Ce type de répartition dans des eaux

profondes de Méditerranée d'Eponges à affinité nord-atlantique marquée, a été déjà mise en relief par Vacelet (1969).

Le haut pourcentage d'endémisme traditionnellement admis pour les éponges méditerranéennes décroît au fur et à mesure qu'on étudie les profondeurs supérieures aux 100 m, ainsi que les régions lusitanienne (Lopes et Boury-Esnault, 1981) et mauritanienne (Cruz, communication personnelle) en Atlantique.

MATÉRIEL EXAMINÉ

Un exemplaire (n° 587), littoral de Blanes (NE de l'Espagne), chalutage dans la zone appelée « America ».

Habitat : fond détritico-vaseux entouré de barres rocheuses; 100-200 m de profondeur; facies à *Ophiotrix quinquemaculata*.

Substrat : l'exemplaire vivait à côté de *Myxilla rosacea*, sur une colonie d'hydraire. Espèce déjà trouvée sur un substrat identique et près de la même Eponge en Irlande (Stephens, 1921).

DESCRIPTION

Forme : plaque encroûtante de 7 × 3 cm, avec 5 branches ou digitations pseudocylindriques longues et étroites; 2 branches reliées par une anastomose latérale; d'autres se divisent dichotomiquement près de leur extrémité. **Consistance** : molle et un peu flexible; les branches ne peuvent se maintenir dressées. **Surface** : irrégulière de la plaque basale, plus uniforme sur les branches qui deviennent légèrement hispides. **Oscules** : bien différenciés, de 0,25-0,75 mm de diamètre. Très abondants sur les branches, distribués en rangées ou en cercles; dispersés sur la plaque basale. **Ectosome** : transparent, très mince; perforé par des ostioles de 60 µm de diamètre; des corps étrangers y sont englobés. **Choanosome** : caveurneux, avec des cavités aquifères subectosomiques pouvant héberger des corps étrangers (morceaux de l'Hydraire substrat). **Spiculation** entièrement typique : styles lisses, en courbes douces, à base arrondie et pointe effilée; 180-260 × 4-10 µm; isochèles palmés de 15-22 µm de longueur.

Disposition squelettique : les styles forment des fibres polyspiculées, réticulées dans la plaque basale de l'Eponge, ascendantes mais ramifiées au milieu des branches et perpendiculaires à la surface dans la région périphérique. Parmi les fibres on peut observer un réseau plus ou moins confus de trabécules unispiculés; Isochèles répartis sans ordre, tant dans l'ectosome que dans le choanosome.

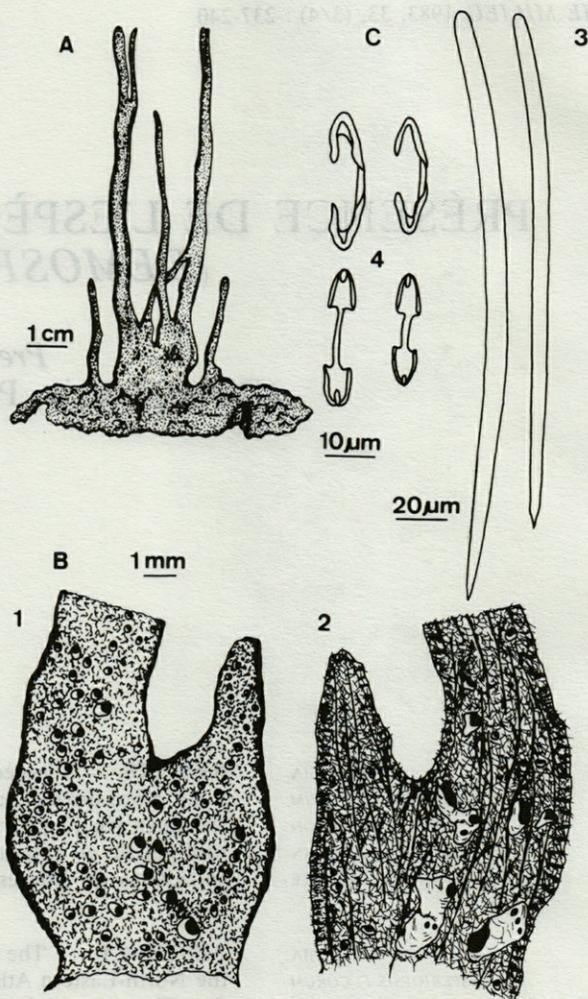


Fig. 1. — *E. fucorum* provenant du littoral catalan. a, Spécimen rameux. b, Coupe longitudinale d'une branche : (1) surface extérieure; (2) charpente. c, Spicules : (3) styles; (4) isochèles palmés.

E. fucorum from the catalan littoral. a, Branching specimen. b, Longitudinal section : (1) Outside; (2) Skeletal arrangement. c, Spicules : (3) Styles; (4) Palmate isochelae.

Tabl. I. — Comparation des mesures spiculaires et d'autres caractères d'*Esperiopsis fucorum*, donnés par quelques auteurs pour des spécimens de différentes régions.

Comparison of the spicular size and other characteristics of *Esperiopsis fucorum* from different localities, given by some authors.

Auteur	Burton 1932	Dendy 1924	Koltun 1964	Bowerbank 1866	Levi & Vacelet 1958	Uriz
Localité	I. Malouines I. Georgia du Sud I. Tristan da Cunha	Nouvelle-Zélande	Antarctique	Grande-Bretagne	Atlantique français	Méditerranée occidentale
Forme	1. encroûtante 2. massive 3. rameuse	plaques revêtantes ou branches cylindriques minces	encroûtante, coussinet à prolongations verticales	massive subfistuleuse, rameuse	massive-ovoïde	rameuse à plaque basale encroûtante
Oscules	1. pas visibles 2. dispersés 3. alignés	alignés		dispersés	unique, au milieu de l'éponge	dispersés dans la plaque basale, alignés sur les branches
Couleur sur le vivant	---	---	---	gris, brun, rouge ou rose	---	brun
Charpente	isodictyal ou subisodictyal	réticulée		confuse ou réticulée (fibres 1 ^{ères} polyspiculées, 2 ^{èmes} unispiculées)	réticulé	réticulée (fibres 1 ^{ères} polyspiculées, 2 ^{èmes} unispiculées ou confuses)
Styles (µm)	135-480 x 3-19	300 x 12	126-480 x 3-19	135-200 x 3-8	180-210 x 5-8	180-260 x 4-10
Isochèles (µm)	14-28	28	14-28	14-18	17-18	15-22

DISCUSSION

Si l'on compare les caractères morphologiques du spécimen méditerranéen à ceux des spécimens d'autres mers, on s'aperçoit que les variations de forme (encroûtante, massive et ramifiée) et de couleur (gris, rose, rouge, brun) sont indépendantes de la localisation géographique. Les oscules, dispersés dans les formes encroûtantes ou massives, sont alignés dans les rameuses. La charpente, toujours réticulée, montre, dans la plupart des cas, une nette différenciation entre les fibres polyspiculées et le réseau secondaire, parfois confus, de type isodictyal. Seul Burton (1932) a décrit un squelette complètement isodictyal ou subisodictyal (Tabl. I).

Les dimensions spiculaires sont assez voisines pour le spécimen méditerranéen et pour ceux de l'Atlantique Nord (Lévi et Vacelet, 1958) et, dans les deux cas, notablement moindres que celles des exemplaires des zones froides (Antarctique, Malouines, etc.).

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE

Atlantique Nord : NE de l'Espagne (Benito, 1976; R. Solorzano et R. Babio, 1979; Duran et R. Solorzano, 1982), Côtes de France (Topsent, 1890, 1894, 1896, 1932; Prenant, 1927; Lévi, 1950; Lévi et Vacelet, 1958; Descatoire, 1969), Belgique (Topsent, 1899), Grande-Bretagne (Bowerbank, 1882; P.M.F., 1957), Irlande (Stephens, 1921; Könecker, 1973), Suède (Fristedt, 1885), Norvège (Burton, 1930).

Atlantique du Sud : Mar del Plata-Argentine (Burton, 1934), Î. Malouines, Georgie du Sud, Î. Tristan da Cunha (Burton, 1932).

Océan Indien : Kerguelen (Hentschel, 1914).

Pacifique : Nouvelle Zélande (Dendy, 1924).

Antarctique : (Burton, 1929; Koltun, 1964).

Répartition bathymétrique : du niveau des marées (Stephens, 1921) jusqu'à 271 m (Koltun, 1964).

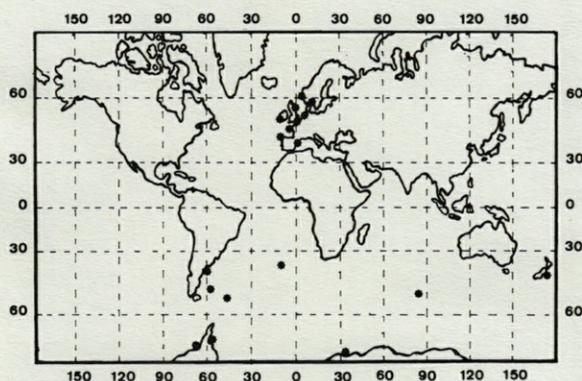


Fig. 2. — Répartition géographique d'*E. fucorum*.
Geographical distribution of *E. fucorum*.

BIBLIOGRAPHIE

BENITO, J., 1976. Aportación al conocimiento de la fauna bentónica de la ría de Vigo (NW de España). II Esponjas. *Inv. Pescq.*, **40** (2) : 491-503.

BOWERBANK, J.S., 1866. A Monograph of the British Spongiadae. II. *Roy Soc. London*, 1-388.

BOWERBANK, J.S., 1882. A Monograph of the British Spongiadae. IV. *Roy Soc. London*, 1-250.

BURTON, M., 1929. Porifera. Part II. Antarctic Sponges. *Nat. Hist. Rep. Br. Antarc. Terra Nova Exped.*, 1910, **6** : 393-458.

BURTON, M., 1930. Norwegian Sponges from the Norman collection. *Proc. Zool. Soc. London*, **2** : 487-546.

BURTON, M., 1932. Sponges. *Discovery Rep.*, **6** : 237-392.

BURTON, M., 1940. Las esponjas marinas del Museo Argentino de Ciencias Naturales. *Anal. Mus. Argent. Cien. Nat.*, **40** (6) : 95-121.

DENDY, A., 1924. Porifera. I Non-antarctic sponges. *Brit. Antarctic « Terra Nova » Exp. 1910 Nat. Hist. Rep. Zool.*, **6** (3) : 269-392.

DESCATOIRE, A., 1969. Peuplements sessiles de l'Archipel de Glénan. I. Inventaire : Spongiaires. *Vie Milieu*, **20** (1B) : 177-209.

DURAN, C. et R. SOLORZANO, M., 1982. Aportaciones al conocimiento del macrozoobentos de la zona infralitoral rocosa de Galicia, mediante la utilización de la escafandra autónoma... *Trab. Compostelan. Biol.*, **9** : 49-67.

FRISTEDT, K., 1885. Bidrag till kannedomen om de vid Sveriges vestra Kust lefvande Spongiae. *Vet.-Akad. Handl., Stockholm*, **21** : 1-75.

HENTSCHEL, E., 1914. Monaxone Kieselschwämme und Hornschwämme der deutschen Südpolar-Expedition 1901-3. *Deutsch. Südpol. Exped.*, **25** Zoology, **7** : 35-141.

KOLTUN, V.M., 1964. Sponges of the Antarctic. I. Tetraxonida and Cornacuspongida. Results of a biological investigation by the Soviet Antarctic expedition (1955-1958). *Issled. fauny morei*, **2** (10) : 1-116.

KÖNECKER, G., 1973. Littoral and benthic investigations on the West coast of Ireland. I. Section A : Faunistic and Ecological Studies. The sponge Fauna of Kilkierand Bay and adjacent areas. *Proc. R. Ir. Acad.*, **73** B : 451-472.

LÉVI, C., 1950. Inventaire de la Faune Marine de Roscoff. Spongiaires. *Trav. Stat. Biol. Roscoff*, suppl. **2** : 1-28.

LÉVI, C. et J. VACELET, 1958. Eponges récoltées dans l'Atlantique Oriental par le « Président Théodore Tissier » (1955-1956). *Rev. Trav. Inst. Pêche Marit.*, **22** (2) : 225-246.

LOPES, T. et N. BOURY ESNAULT, 1981. Contribution à la connaissance des éponges cornées de la côte de l'Arabida et de l'Algarve. *Arg. Mus. Boc. (série A)* : 95-110.

PLYMOUTH MARINE FAUNA, 1957. Porifera. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, **3** : 26-36.

PRENANT, M., 1927. Notes éthologiques sur la Faune Marine de Roscoff. II Spongiaires, Tuniciers, Anthozoaires. Associations de la Faune fixée. *Trav. Stat. Biol. Roscoff*, **6** : 5-58.

RODRIGUEZ SOLORZANO, M. et C. RODRIGUEZ BABIO, 1979. Adiciones a la Fauna marina de Galicia. I Demosponjas. *Bol. Inst. espa. oceano.*, **5** : 41-68.

STEPHENS, J., 1921. Sponges of the coast of Ireland. II. The Triaxonida (concluded). *Fisheries, Ireland. Sci. Invest.*, **2** : 1-75.

TOPSENT, E., 1890. Eponges de la Manche. *Mém. Soc. Zool. Fr.*, **3** : 195-205.

TOPSENT, E., 1891. Essai sur la Faune des Spongiaires de Roscoff. *Arch. Zool. Exp. Gén.*, 2^e sér., **9** : 523-554.

TOPSENT, E., 1894. Etude sur la Faune des Spongiaires du Pas-de-Calais suivie d'une Application de la Nomenclature actuelle à la Monographie de Bowerbank. *Rev. Biol. Nord*, **7** (1) : 6-28.

TOPSENT, E. n 1896. Matériaux pour servir à l'étude de la Faune des Spongiaires de France. *Mém. Soc. Zool. Fr.* **9** : 113-133.

BURTON, M., 1932. Documents sur la faune des Spongiaires des côtes de Belgique. *Arch. Biol.*, **16** : 105-115.

BURTON, M., 1935. Remarques sur les Eponges de l'estuaire de la Rance. *Bull. Lab. Saint-Servan.*, **8** : 1-7.

VACELET, J., 1969. Eponges de la Roche du Large et de l'étage bathyal de la Méditerranée (récoltes de la soucoupe plongeante Cousteau et dragages). *Mém. mus. Hist. Nat.*, sér. A, **59** : 145-219.

BURTON, M., 1930. Norwegian Sponges from the Norman collection. *Proc. Zool. Soc. London*, **2** : 427-246.

BURTON, M., 1932. Sponges. *Fauna of France*, **8** : 217-232.

BURTON, M., 1940. Las esponjas marinas del Museo Argentino de Ciencias Naturales. *Actas Mus. Nac. Argent. Cienc. Nat.*, **40** (6) : 93-121.

DESBAY, A., 1934. L'Antarctique. I. Non-antarctique sponges. *Bull. Antarctic + Terra Nova + Exp. 1910-1911*, *Int. Rep. Zool.* **6** (3) : 269-292.

DESCARTEUX, A., 1969. Eupléroumes spongiaires de l'Antarctique de Glinan I. *Inventaire Spongiaires. Tr. Mus. Hist. Nat.*, **50** (1B) : 173-209.

DURAY, C. et R. SOLÓRZANO, M., 1982. Apportaciones al conocimiento del macrozoobentos de la zona intertidal: tal rocoso de Galicia, mediante la utilización de la resaca automática. *Trab. Comp. Oceanogr. Biol.*, **9** : 49-67.

FROST, K., 1882. Bihög till kännedom om de vid Svevins vestra Kust belända Spongiar. *Fer. Akad. Handl. Stockholm*, **21** : 1-72.

HANSEN, E., 1914. Monaxone Kieselschwämme und Homocystine der deutschen Südpol-Expedition. *Denkschr. Zool. Bot. Gesell. München*, **7** : 32-141.

KOLAN, V.M., 1964. Sponges of the Antarctic. I. Tetraxonida and Comaroporida. *Results of a biological investigation by the Soviet Antarctic expedition (1952-1958)*. *Izvest. (any more)*, **2** (10) : 1-116.

KÖRNER, G., 1973. Littoral and benthic investigations on the West coast of Ireland. I. Section A: Faunistic and Ecological Studies. The sponge fauna of Killybeg Bay and adjacent areas. *Proc. R. Ir. Acad.*, **73** B : 421-472.

LEV, C., 1950. Inventaire de la Faune Marine de Roscoff. *Spongiaires*. *Trav. Mus. Hist. Nat.*, suppl. **2** : 1-28.

LEV, C. et J. VACELET, 1958. Eponges récoltes dans l'Atlantique Oriental par le « Président Théodore Tissier » (1952-1956). *Rev. Trav. Mus. Hist. Nat.*, **22** (2) : 225-236.

LOPEZ, T. et N. BOURY DE LAUNAY, 1981. Contribution à la connaissance des éponges côtières de la côte de l'Algarve et de l'Algarve. *Rev. Mus. Hist. Nat.*, **25** (1) : 95-110.

PLYMOUTH MARINE FAUNA, 1957. *Porter. J. Mar. Biol. U.K.*, **3** : 26-36.

REY, M., 1957. Notes ethologiques sur la Faune Marine de Roscoff. II. Spongiaires. *Trav. Mus. Hist. Nat.*, **21** (2) : 2-28.

RODRIGUEZ SOLÓRZANO, M. et C. RODRIGUEZ GARCIA, 1970. Adiciones a la Fauna marina de Galicia (I). *Bolet. Bol. Inst. Esp. Oceanogr.*, **2** : 41-68.

STEPHENS, J., 1911. Sponges of the coast of Ireland. II. The Tetraxonida (concluded). *Fauna of Ireland*, **24** (part 2) : 1-75.

TOPSENT, E., 1899. Documents sur la faune des Spongiaires des côtes de Belgique. *Arch. Biol.*, **16** : 105-115.

TOPSENT, E., 1932. Remarques sur les Eponges de l'estuaire de la Rance. *Bull. Lab. Saint-Servan.*, **8** : 1-7.

VACELET, J., 1969. Eponges de la Roche du Large et de l'étage bathyal de la Méditerranée (récoltes de la soucoupe plongeante Cousteau et dragages). *Mém. mus. Hist. Nat.*, sér. A, **59** : 145-219.

Les distributions géographiques sont assez voisines pour le spécimen méditerranéen et pour ceux de l'Atlantique Nord (Vacelet, 1969) et dans les deux cas, notamment, moindres que celles des exemplaires des zones froides (Antarctique, Malouines, etc.).

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE

Atlantique Nord : NE de l'Espagne (Benito, 1970; R. Solórzano et R. Bahio, 1979; Duray et R. Solórzano, 1982). Côtes de France (Topsent, 1890, 1894, 1896, 1932; Priant, 1927; Lévi, 1950; Lévi et Vacelet, 1958; Descarteux, 1969), Belgique (Topsent, 1899). Grande-Bretagne (Bowerbank, 1882; P.M.F., 1957). Irlande (Stephan, 1921; Körner, 1973). Suède (Frosted, 1882), Norvège (Burton, 1930).

Atlantique du Sud : Mar del Plata-Argentine (Burton, 1934), I. Malouines, Géorgie du Sud, I. Tristan da Cunha (Burton, 1932).

Océan Indien : Kerguelen (Henschel, 1914).

Pacifique : Nouvelle-Zélande (Dendy, 1924).

Antarctique : (Burton, 1930; Kolan, 1964).

Répartition bathyétrique : du niveau des marées (Stephan, 1921) jusqu'à 271 m (Kolan, 1964).



Fig. 2. — Répartition géographique d'E. facinum. Géographique distribution of E. facinum.

Dans un « épilogue » intitulé « Cellular and Behavioral Basis of Learning and Memory », Kandel développe le double but de son avant-propos : savoir la reconnaissance des études comparées du comportement comme approche fondamentale et indispensable pour la biologie d'une espèce ou d'un groupe d'espèces. Cet excellent ouvrage est un double index français et anglais (mots-clés).

ANALYSES D'OUVRAGES

Fifth International Congress for Stereology — Proceedings (Salzburg, Sept. 1979). *Mikroskopie*, 37 (1980), 495 pp. (Adam, Bernroder, Haug edit.). Verlag Georg Fromme & Co, Wien, München. Prix : 80 \$

Ce volume spécial de la revue « *Mikroskopie* » rassemble les communications présentées au cinquième congrès international de stéréologie en septembre 1979. Un premier groupe de trois articles est consacré aux problèmes fondamentaux de la stéréologie, science qui s'occupe de la reconstitution de structures tridimensionnelles à partir d'informations partielles. Deux chapitres avec un total de 24 articles traitent des principes mathématiques et d'observation. Un ensemble de 37 articles concerne les méthodes spécifiques de l'application en biologie et leur exploitation avec, comme systèmes-modèle prioritaires le cerveau des Vertébrés et les poumons. Les applications aux divers domaines de l'analyse des matériaux sont représentées par 18 articles. Un chapitre comprenant 16 articles est consacré aux équipements d'analyse et d'informatisation. Le volume est complété par un index et une liste d'adresses des participants, et un index des sujets traités. Il peut être recommandé à tous les biologistes s'intéressant à l'analyse structurale de systèmes, qu'il s'agisse de l'ultrastructure de cellules et tissus vivants et de matrices extra-cellulaires, ou de la structure de substrats complexes habités par des organismes.

S.V. BOLETZKY

KANDEL Eric R. Behavioral Biology of *Aplysia*. A contribution to the Comparative Study of Opisthobranch Molluscs. W.H. Freeman & Co., San Francisco, USA, 1979, 463 p. Prix : 40 \$ (relié), 20 \$ (broché).

Cet ouvrage est complémentaire du livre « Cellular Basis of Behavior » (1976) du même auteur. Dans son avant-propos, Kandel définit le double but

qu'il vise avec « Behavioral Biology of *Aplysia* » : il veut fournir un manuel sur ce genre de Gastéropode Opisthobranch en rassemblant la littérature qui s'est accumulée depuis la monographie de N.B. Eales (1921), et il veut placer la neurobiologie et l'éthologie de l'*Aplysia* dans leur contexte évolutif en faisant appel à une approche comparative. Le premier chapitre, consacré à la biologie comparée des Mollusques, présente un survol du plan morphologique de l'embranchement, et de ses modifications se prêtant aux modélisations d'ordre phylogénétique. Le deuxième chapitre, intitulé « Biologie comparée d'*Aplysia* », traite de la systématique et de la distribution des 35 espèces du genre et montre les rapports qui existent entre *Aplysia* et les autres genres de la famille Aplysiidae, et entre cette famille et les Akeridae à l'intérieur de l'ordre Anaspidea. En se basant sur une neuro-anatomie comparée des Mollusques allant des formes les plus primitives jusqu'aux Céphalopodes, Kandel entre dès le troisième chapitre dans le vif du sujet de la neurobiologie comparée, parlant d'abord des capacités sensorielles et de la physiologie des organes effecteurs, ensuite du système nerveux (chapitre 4). Avec la description détaillée, dans le chapitre 5, d'un ganglion central caractérisé par la très grande taille des cellules nerveuses (ganglion abdominal), Kandel présente au lecteur le modèle expérimental qui a valu à l'*Aplysia* l'attention particulière des neurobiologistes, pour montrer ensuite (chapitre 6) les interactions entre les parties périphériques et centrales du système nerveux. Il est significatif pour cette synthèse que Kandel passe par une revue consacrée au développement de l'*Aplysia* et d'autres Opisthobranches (chapitre 7) avant de s'attaquer au sujet des comportements spécifiques des diverses espèces d'*Aplysia* (chapitre 8), proposant une classification des comportements basée sur les phénomènes fondamentaux d'action modulable (« graded behaviors ») ou fixes (« all-or-none behaviors »). L'interaction des divers mécanismes agissant sur « le comportement » de l'individu est discutée dans le neuvième chapitre sous le titre « Learning, Arousal, and Motivation in Opisthobranchs », titre qui met en relief l'importance d'une intégration des divers aspects de tout « apprentissage » expérimental.

Dans un « épilogue » intitulé « Cellular and Behavioral Homologies, Divergence and Speciation », l'auteur développe le souhait dont il a parlé dans son avant-propos, à savoir la reconnaissance des études comparées du comportement comme approche fondamentale et indispensable pour la biologie d'une espèce ou d'un groupe d'espèces. Cet excellent ouvrage est copieusement illustré et doté d'une bibliographie comprenant plus de 40 pages, ainsi que d'un double index (auteurs et sujets/mots-clé).

S.v. BOLETZKY

KRAUS, O. (1978) « Co-Evolution ». Verlag Paul Parey, Hamburg = Berlin, 125 p. avec 28 fig., cartonné. Prix : 28,- DM

Les phénomènes de la co-évolution et de problèmes annexes, thème du 20^e Symposium Phylogénétique qui s'est tenu à Hambourg en Novembre 1978, n'ont cessé depuis d'être au centre de discussions animées entre les spécialistes de la biologie de l'évolution. L'étude de la phylogenèse d'un groupe d'animaux donné restera incomplète tant qu'on ne le situera pas dans le contexte de l'évolution globale. L'étude de la co-évolution correspond donc à une orientation dans la recherche phylogénétique qui consciemment tente de saisir la réciprocité des influences et de comprendre l'évolution à un niveau d'intégration plus élevé.

La contribution de Zwölfer étudie les mécanismes et les résultats de la co-évolution entre Insectes phytophages et entomophages et les Plantes supérieures. En partant des Insectes qui, déjà au Dévonien, se nourrissaient de spores et de débris végétaux ou suçaient la sève, en passant par les premières traces de morsures d'Insectes relevées sur des feuilles du Permien, on arrive aux Insectes « modernes » et aux groupes récents des foliovores et des cynips.

Suivant une démarche inverse, Paulus étudie la co-évolution entre les fleurs et les animaux pollinisateurs. Outre les exemples classiques des fleurs fécondées par des Insectes, il fait mention de la pollinisation par des Oiseaux ou des Chauves-Souris. Il est cependant intéressant de noter que l'auteur ne considère pas comme élément de la co-évolution l'entomo-mimétisme de certaines Orchidées (cf. Wickler-Mimikry).

La contribution de Regenfuss s'occupe de l'évolution parallèle des parasites et de leurs hôtes tout en soumettant à une révision critique la méthode parasito-phylétique. Enfin, von Wehlert voit dans les interactions de la co-évolution la clef pour une meilleure compréhension de l'histoire de la biosphère.

Armin HEYMER

CAMPBELL, B.G. (1979). « Entwicklung zum Menschen ». (L'évolution de l'Homme). Gustav Fischer Verlag Stuttgart, 450 pp. avec 134 fig. UTB 170 Prix : DM 22,80

Ce fascicule offre une présentation moderne et claire de l'évolution de l'Homme en partant des Primates primitifs et en remontant jusqu'à l'état actuel. L'auteur qui compte parmi les anthropologues les plus connus, englobe dans son exposé aussi bien des considérations théoriques sur l'évolution en général que des données fondamentales de l'anatomie et de la morphologie fonctionnelles comparées, de la physiologie et de la psychologie. Il brosse ainsi un tableau complet du contexte qui a permis le développement particulier de l'Homme en tant qu'organisme et être social. L'édition allemande, revue et complétée par les traducteurs KURTH, MAY et ROCHER-ERTE, correspond à l'état le plus récent de nos connaissances.

Armin HEYMER

SINCLAIR, A.R.E. et M. NORTON-GRIFFITHS, Eds. (1979) « Serengeti-dynamics of an Ecosystem ». The University of Chicago Press, 389 pp. avec 45 fig. Prix : US \$36.40

Le Parc National du Serengeti en Tanzanie est une des rares régions de notre terre qui ait échappé à la destruction humaine. C'est là que vivent les plus grands troupeaux de Ruminants du monde qui représentent une source inépuisable pour la recherche écologique sur le terrain. Depuis plus de 20 ans, des travaux écologiques se poursuivent au Serengeti et s'expriment dans quelques 350 publications individuelles. Le présent volume regroupe pour la première fois les résultats les plus significatifs concernant cet écosystème. Ces travaux serviront de base pour la future gestion de la région qui dépassera les limites du Parc National. On n'insistera jamais assez sur l'importance d'une observation écologique continue et suivie pendant de longues années. Il est d'autant plus regrettable que, par manque de moyens financiers, les travaux ont dû être suspendus.

Un fait particulièrement important pour l'ensemble de l'écosystème est la multiplication des Gnous dont le nombre est passé de 250 000 en 1961 à environ 1,3 millions à la fin des années 70, évolution favorisée par une offre de nourriture accrue à la suite de pluies plus abondantes. Cette prolifération des Gnous n'a nullement conduit à une compression d'autres espèces concurrentes, mais leur a plutôt été favorable, notamment aux Gazelles. La population des Zèbres est restée stable depuis le début des années 60, de même que celle des Topis, Kongonis

et Impalas. Par contre, le nombre de Buflés a augmenté de 25 000 à 70 000. Les auteurs en déduisent que les Gnous et les Buflés étaient les seuls à mettre à profit l'offre de nourriture supplémentaire pendant les années à pluviosité accrue. Malgré la nourriture plus abondante, les populations des Lions et des Hyènes sont restées constantes.

Le pâturage favorise considérablement la production primaire des steppes herbeuses tout en modifiant la composition des espèces végétales. Les associations de plantes actuelles ainsi que les espèces qui les composent sont adaptées au pâturage. Les populations migrantes de Zèbres, Gnous et Gazelles ont des préférences alimentaires spécifiques et de ce fait, des aires de pâturage différentes en saison sèche. Tous les Ongulés étudiés jusqu'à présent sont sélectifs quant à leur nourriture, les grandes espèces telles que Buflés et Zèbres à un degré moindre que les petites, Impalas et Gazelles. Les migrations jouent un rôle important dans la balance énergétique; le livre présente un modèle de calcul. Le développement des populations de Gnous et des prédateurs les plus importants peut être simulé mathématiquement, la pluviosité, la pression exercée par les prédateurs potentiels et la peste bovine étant les principales variables. Cependant, des pronostics exacts en ce qui concerne l'évolution future de la population des Gnous ne sont pas possibles.

Par rapport aux approches ambitieuses, les conclusions paraissent un peu décevantes. Le livre fournit cependant un grand nombre d'informations intéressantes et de modèles théoriques de l'écosystème. Une meilleure coordination des différents chapitres, notamment pour éviter des répétitions superflues, aurait été souhaitable. En tout cas, il paraît regrettable que la continuité des recherches exposées dans ce livre ne puisse pas être assurée.

Armin HEYMER

VESTER, F. (1976). « Phänomen Stress ». (Le phénomène du stress). Deutsche Verlagsanstalt Stuttgart, 375 pp. avec de nombreuses figures.

Tout le monde pense connaître le stress : bruits de la circulation, agressions optiques, tensions provoquées par la vie en commun ou la solitude, contraintes de la vie professionnelle. L'auteur, biochimiste et écologiste, explique le fonctionnement et l'utilité de ce système de défense qui est profondément ancré en tout individu. Cependant, de nos jours, ce mécanisme a souvent tendance à dégénérer, devient incontrôlable et provoque de nombreuses maladies de civilisation. — Quelle est son origine, pourquoi est-il vital, comment dégénère-t-il ?

Si nous nous énervons, si notre cœur bat la chamade ou que la peur nous coupe bras et jambes, il ne s'agit pas uniquement de sensations émotion-

nelles, mais d'un mécanisme concret et mesurable : des circuits de régulation et des commutateurs se mettent en action; des substances chimiques sont synthétisées, transportées et transformées; des forces mécaniques telles que la pression, la traction et le vide actionnent des micro-leviers, des pompes et filtres biologiques.

La vue d'un ennemi, le contenu d'une lettre ou un bruit insolite déclenchent en nous un processus biologique destiné à nous préparer aussitôt à la fuite ou à l'attaque et qui, depuis l'époque des chasseurs et cueilleurs paléolithiques, est programmé en chacun de nous comme chez tout autre Vertébré et qui, chez l'Homme et chez l'animal, fonctionne de façon analogue : le mécanisme du stress. L'auteur explique comment, dans notre environnement envahi par la technologie, les fonctions biologiques du stress se dénaturent de plus en plus : la circulation, le bruit, la surcharge optique, le stress de la vie collective, l'isolement, les contraintes professionnelles, les conflits. Il décrit le stress comme un double système d'alarme au service de notre survie : pour l'individu, menacé dans son existence personnelle; pour la collectivité, menacée par un mode de vie non adapté et par un comportement aliéné. Lorsqu'une alerte chasse l'autre, s'il n'y a ni possibilité de fuite ni d'attaque et que le stress ne peut plus être consommé par l'action physique, le signal d'alarme se transforme lui-même en ennemi. La seule réponse possible est alors de fuir le stress, d'éviter la situation qui le provoque ou d'essayer de l'analyser, de le supprimer, de le transformer. Ceci entraînera un changement dans notre comportement dans un sens biologiquement bénéfique, et en fin de compte le stress aura rempli sa tâche. Ainsi le processus du stress est un reflet du réseau complexe des interactions avec notre environnement.

Il y a environ 2 millions d'années commença la vie paradisiaque de l'ère des chasseurs et cueilleurs et c'est à cette époque-là que se sont développées nos techniques de survie, nos capacités de réflexion et de combinaison, notre habilité à utiliser des outils et à préparer de la nourriture. Puis, il y a environ 10 000 ans, on assiste au premier revirement, à la révolution néolithique qui marque la transition vers une vie de planteurs et de pasteurs. Au lieu de parcourir de vastes territoires, l'Homme n'avait plus besoin pour vivre que d'une petite fraction de l'espace qui lui avait été nécessaire auparavant; il pouvait devenir sédentaire. L'Homme avait fait l'expérience qu'il était en mesure de transformer à son gré l'environnement avec lequel il n'avait fait qu'un. La conscience du 'moi' s'était éveillée — le péché originel selon la Bible. En même temps, la bombe à retardement de l'accroissement de la population commença à se mettre en marche. Or, les bombes à retardement ont la fâcheuse habitude d'exploser un jour si on n'arrive pas à les désamorcer à temps.

Armin HEYMER

VIE ET MILIEU : Volume 33

TABLE DES MATIERES

Analyses d'ouvrages — <i>Book reviews</i>	63, 133, 241
F. ATHIAS-BINCHE. Ecologie des Uropodides édaphiques (Arachnides : parasitiformes) de trois écosystèmes forestiers. 5. Affinités interspécifiques, diversité, structure écologique et quantitative des peuplements. <i>Soil Uropodid unities ecology (Arachnides : parasitiformes) in three forest ecosystems. 5. Interspecific relations, diversity, ecological and community structures</i>	25
F. ATHIAS-BINCHE. Ecologie des Uropodides édaphiques (Arachnides : parasitiformes) de trois écosystèmes forestiers. 6. Similarités interstationnelles. Conclusions générales. <i>Soil Uropodid unities ecology (Arachnides : parasitiformes) in three forest ecosystems. 6. Inter-sample similarity. General conclusions</i>	93
E.M.H. BEST and M.J. WELLS. <i>The control of digestion in Octopus. I. The anticipatory response and the effects of severing the nerves of the Gut</i>	135
M. BHAUD. Premières observations de la larve planctonique récoltée en haute mer d'un représentant des Paraonidae (Annélide Polychète). <i>First observations on the planktonic larva, formed in off-shore waters, of a representative of the Paraonidae (Annelida, Polychaeta)</i>	41
E. BIELLI, cf. M. COTTA	55
C.F. BOUDOURESQUE, cf. J. MARCOT-COQUEUGNIOT	161
F. de BOVÉE. Identification des stades juvéniles de <i>Sabatieria proabyssalis</i> (Nématoda, Comesomatidae) <i>Identification of juvenile stages of Sabatieria proabyssalis (Nematoda, Comesomatidae)</i>	153
C. CAPAPÉ. Nouvelles données sur la biologie de la reproduction de <i>Mustelus asterias</i> Cloquet, 1821 (Pisces, Pleurotremata, Triakidae) des côtes tunisiennes. <i>New data on the biology of the reproduction of Mustelus asterias Cloquet 1821 (Pisces, Pleurotremata, Triakidae) from tunisian coast</i>	143
J.A. CAMINAS. <i>Sagitta enflata</i> Grassi et autres Chaetognathes de la Mer d'Alboran <i>Sagitta enflata Grassi and other Chaetognathes from the Alboran Sea</i>	127
J. CASTEL, cf. J.M. POLI	79
C. CHAISEMARTIN. Le comportement des sels de plomb dans un modèle biologique linéaire : Algues Ancyles (Pulmonés). <i>Comportment of lead salts in a biological linear pattern : alga-mollusc (Ancylus-Pulmonata)</i>	49
C. CHAISEMARTIN. Altérations hydro-minérales induites par une Microsporidie dans l'hémolymphe et les muscles squelettiques de l'Ecrevisse pallipède hôte (<i>Austropotamobius pallipes</i> Le., 1858). <i>Alterations in the water and ionic balance induced by the microsporidian Thelohania contejeani, in the hemolymph and skeletal muscles of the palliped crayfish host (Austropotamiobus pallipes Le., 1858)</i>	171
C. COMBES. Application à l'écologie parasitaire des indices d'association fondés sur le caractère présence-absence. <i>The use of presence-absence coefficients in parasitology</i>	203
M. COTTA Ramusino, B. ROSSARO et E. BIELLI. Recherches sur le torrent Grua : influence du chrome sur les peuplements d'Insectes aquatiques. <i>Research on the Grua river : influence of chromium on aquatic insects populations</i>	55

M.J. DOLE. le domaine aquatique souterrain de la plaine alluviale du Rhône à l'est de Lyon. 1. Diversité hydrologique et biocénotique de trois stations représentatives de la dynamique fluviale. <i>Groundwaters of the alluvial plain of the Rhône river. 1. Hydrological and biocenotical diversity of three representative sampling sites</i>	219
M. DHOMPS-AVENAS et J. MATHIEU. 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>	119
J.C. DUCHÊNE. 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>	65
E. FRESI, cf. M.C. GAMBÌ	213
N. FRILIGOS, cf. J. SATSMADJIS	111
M.C. FUENTES, cf. C. LUCENA	17
M.C. GAMBÌ, A. GIANGRANDE et E. FRESI. Présence d' <i>Oriopsis eimeri</i> (Langerhans, 1880) (Polychaeta, Sabellidae) en Méditerranée. <i>Presence of Oriopsis eimeri (Langerhans, 1880) (Polychaeta, Sabellidae) in the Mediterranean Sea</i>	213
A. GIANGRANDE, cf. M.C. Gambi	213
M. KNOEPFFLER, cf. J. MARCOT-COQUEUGNIOT	161
F. LAFARGUE. Evolution des Ascidies Didemnidae. I. Cas des espèces françaises. <i>Evolution of the Didemnid Ascidians. I. The species of the french coasts</i>	1
R. LECOMTE-FINIGER. Evolution morphométrique et énergétique de la Civelles (<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>	87
J. LLUCH, cf. V. ROCA	177
J. LUCENA, M.C. FUENTES et J.M. RODRIGUEZ MUNOZ. Etude somatométrique de la composition corporelle du barbeau (<i>B. barbus sclateri</i> Gthr.) barrage de la Conception (Malaga) <i>A morpho- and biometrical study of barbel (B. barbus sclateri Gthr.) from the Conception reservoir (Malaga, Spain)</i>	17
J. MARCOT-COQUEUGNIOT, C.F. BOUDOURESQUE et M. KNOEPFFLER. Le phytobenthos de la frange infralittorale dans le port de Port-Vendres (Pyrénées-Orientales, France) : première partie <i>The phytobenthos of the infralittoral fringe in the Port-Vendres harbour (Pyrénées-Orientales, France) : part one</i>	161
J.P. MARFIN. <i>Talorchestia spinifera</i> (E. Mateus, 1962) Amphipode Talitridae au Maroc. Répartition, description. <i>Talorchestia spinifera (E. Mateus, 1962) Amphipode Talitridae in Morocco. Repartition, description</i>	231
J. MATHIEU, cf. DHOMPS-AVENAS	119
P. NAVARRO, cf. V. ROCA	177
H. NÉDELEC, cf. M. VERLAQUE	191
P. NOËL. <i>Hippolyte leptometrae</i> en mer Catalane (Crustacea, Caridea) <i>Occurrence of Hippolyte leptometrae (Crustacea, Caridea) in Catalan Sea</i>	37
M.A. de OLIVEIRA FIGUEIREDO, cf. Y. YONESHIGUE	181
J.M. POLI et J. CASTEL. Cycle biologique en laboratoire d'un Copépode planctonique de l'estuaire de la Gironde : <i>Eurytemora hirundoides</i> (Nordquist, 1888). <i>Biological cycle under laboratory conditions of a planktonic copepod of the Gironde estuary</i>	79
V. ROCA, J. LLUCH et P. NAVARRO. Sur la présence en Espagne de <i>Sonsinotrema tacapense</i> (Sonsino, 1894) Balozet et Callot 1938 (Trematoda : Lecithodendriidae) parasite d'Amphibiens et de Reptiles <i>Presence in Spain of Sonsinotrema tacapense (Sonsino 1894) Balozet and Callot, 1938 (Trematoda : Lecithodendriidae), a parasite of Amphibians and Reptiles</i>	177

J.M. RODRIGUEZ MUNOZ, cf. J. LUCENA	17
B. ROSSARO, cf. M. COTTA	55
J. SATSMADJIS et N. FRILIGOS. <i>Red tide in Greek waters</i>	111
J. URIZ. Présence de l'espèce <i>Esperiopsis fucorum</i> (Demospongia, Poecilosclerida) en Méditerranée. <i>Presence of the species Esperiopsis fucorum (Demospongia, Poecilosclerida) in the Mediterranean Sea</i>	237
M. VERLAGUE et H. NEDELEC. Biologie de <i>Paracentrotus lividus</i> (Lamarck) sur substrat rocheux en Corse (Méditerranée, France) : alimentation des adultes. <i>Biology of Paracentrotus lividus (Lamarck) on rocky bottoms in Corsica (Mediterranean Sea, France) : Diet of adults</i>	191
M.J. WELLS, cf. E.M.H. BEST	135
Y. YONESHIGUE et M.A. de OLIVEIRA FIGUEIREDO. Flore marine de la région de Cabo Frio (Brésil). 3. Ectocarpaceae (Phaeophyta) nouvelles pour la côte brésilienne. <i>Marine flora of Cabo Frio region (Brasil). 3. New occurrences of Ectocarpaceae (Phaeophyta) in Brazilian waters</i>	181

J.M. RODRIGUEZ MORALES, J. FERRA
 B. ROZARD, V. M. COSTA
 J. SAKMADIS et N. FRIDIG, *Red fish in Greek waters*
 J. LUIS, *Présence de l'espèce égyptienne lacustrine (Demopsora) (Pochlenberg) en Méditerranée*
Presence of the species Egyptian lacustrine (Demopsora) (Pochlenberg) in the Mediterranean Sea
 M. VANDERMEER et N. MOUTON, *Biologie de l'ovipositeur (larve) (Larva) sur substrat rocheux en Corse*
(Biology of the ovipositor (larva) (Larva) on rocky bottom in Corsica (Mediterranean Sea, France))
 M.T. WELLS, V.E.M.H. BERT
 Y. YOUNG, M.A. de OLIVEIRA FERREIRA, *Flore marine de la région de Cabo Frio (État) 3. Ectocarpaceae*
(Marine flora of Cabo Frio region (Brazil) 3. Ectocarpaceae (Phaeophyta) in Brazilian waters)

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.

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.

SOMMAIRE — SUMMARY

The control of digestion in Octopus. I : the anticipatory response and the effects of severing the nerves to the gut. E.M.H. BEST and M.J. WELLS	135
Nouvelles données sur la biologie de la reproduction de <i>Mustelus asterias</i> Cloquet, 1821 (Pisces, Pleurotremata, Triakidae) des côtes tunisiennes. <i>New data on the biology of the reproduction of Mustelus asterias</i> Cloquet, 1821 (Pisces, Pleurotremata, Triakidae) from tunisian coast Ch. CAPAPÉ	143
Identification des stades juvéniles de <i>Sabatieria proabyssalis</i> (Nematoda, Comesomatidae). <i>Identification of juvenile stages of Sabatieria proabyssalis</i> (Nematoda, Comesomatidae) F. de BOVÉE	153
Le phytobenthos de la frange infralittorale dans le port de Port-Vendres (Pyrénées-Orientales, France) : première partie. <i>The phytobenthos of the infralittoral fringe in the Port-Vendres harbour (Pyrénées-Orientales, France) : part one.</i> J. MARCOT-COQUEUGNIOT, C.F. BOUDOURESQUE et M. KNOEPFFLER	161
Altérations hydro-minérales induites par une Microsporidie dans l'hémolymphe et les muscles squelettiques de l'Écrevisse pallipède hôte (<i>Austropotamobius pallipes</i> Le., 1858). <i>Alterations in the water and ionic balance induced by the microsporidian Thelohania contejeani, in the hemolymph and skeletal muscles of the palliped crayfish host (Austropotamobius pallipes Le., 1858).</i> Cl. CHAISEMARTIN	171
Sur la présence en Espagne de <i>Sonsinotrema tacapense</i> (Sonsino, 1894) Balozet et Callot, 1938 (Trematoda : Lecithodendriidae) parasite d'Amphibiens et de Reptiles. <i>Presence in Spain of Sonsinotrema tacapense (Sonsino, 1894) Balozet and Callot, 1938 (Trematoda : Lecithodendriidae), a parasite of Amphibians and Reptiles.</i> V. ROCA, J. LLUCH et P. NAVARRO	177
Flore marine de la région de Cabo Frio (Brésil). 3. Ectocarpaceae (Phaeophyta) nouvelles pour la côte brésilienne. <i>Marine flora of Cabo Frio region (Brazil). 3. New occurrences of Ectocarpaceae (Phaeophyta) in Brazilian waters.</i> Y. YONESHIGUE et M.A. de OLIVEIRA FIGUEIREDO	181
Biologie de <i>Paracentrotus lividus</i> (Lamarck) sur substrat rocheux en Corse (Méditerranée, France) : alimentation des adultes. <i>Biology of Paracentrotus lividus (Lamarck) on rocky bottoms in Corsica (Mediterranean, France) : Diet of adults.</i> Marc VERLAQUE et Henri NÉDELEC	191
Application à l'écologie parasitaire des indices d'association fondés sur le caractère présence-absence. <i>The use of presence-absence coefficients in parasitologie</i> Claude COMBES	203
Présence d' <i>Oriopsis eimeri</i> (Langerhans, 1880) (Polychaeta, Sabellidae) en Méditerranée. <i>Présence of Oriopsis eimeri (Langerhans, 1880) (Polychaeta, Sabellidae) in the Mediterranean Sea.</i> M.C. GAMBI, A. GIANGRANDE et E. FRESI	213
Le domaine aquatique souterrain de la plaine alluviale du Rhône à l'est de Lyon. 1. Diversité hydrologique et biocénotique de trois stations représentatives de la dynamique fluviale. <i>Groundwaters of the alluvial plain of the Rhône river. 1. Hydrological and biocenotical diversity of three representative sampling sites.</i> Marie-José DOLE	219
<i>Talorchestia spinifera</i> (E. Mateus, 1962), Amphipode, Talitridae au Maroc. Répartition, description. <i>Talorchestia spinifera (E. Mateus, 1962), Amphipode Talitridae in Morocco. Distribution, description.</i> Jean-Pierre MARFIN	231
Présence de l'espèce <i>Esperiopsis fucorum</i> (Demospongia, Poecilosclerida) en Méditerranée. <i>Presence of the species Esperiopsis fucorum (Demospongia, Poecilosclerida) in the Mediterranean Sea</i> M.J. URIZ.	237
Analyses d'ouvrages / <i>Book reviews.</i>	241
Table des matières du tome 33 / <i>Table contents of number 33.</i>	245