

ISSN 0240-8759

Vie et Milieu

Vol. 36 n° 1 - Mars 1986

Périodique d'écologie - Publication trimestrielle

VIE ET MILIEU

PÉRIODIQUE D'ÉCOLOGIE GÉNÉRALE
JOURNAL OF GENERAL ECOLOGY

LABORATOIRE ARAGO — UNIVERSITÉ P. et M. CURIE

Vie et Milieu publie des contributions dans les domaines de l'écologie, 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 M^{me} 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.

Vie et Milieu publishes contributions in the fields of Ecology, Biology and Systematics with emphasis on marine, lagoonal and terrestrial milieus. All topics of Oceanography are considered including geological and physical aspects.

The journal is quarterly. Each volume (four fascicles) of ca 400 pages presents original articles, reviews and short papers, in french or english.

Manuscripts are received by Professor Dr. J. SOYER, Editor in Chief, or by Dr. N. COINEAU, Associate Editor (Laboratoire Arago, F. 66650 Banyuls-sur-Mer). Papers are only accepted after review by two anonymous referees.

Membres du Comité scientifique international — *International advisory board*

A. ANGELIER (Toulouse), M. BACESCU (Bucarest), B. BATTAGLIA (Padoue), M. BLANC (Paris), F. BLANC (Marseille), A. BIANCHI (Marseille), J. BLONDEL (Montpellier), C.F. BOUDOURESQUE (Marseille), P. BOUGIS (Paris), P. CHARDY (Nouméa), C. COMBES (Perpignan), C. DELAMARE DEBOUTTEVILLE (Paris), P. DRACH (Paris), C. DUBOUL-RAZAVET (Perpignan), J. FOREST (Paris), L. FOULQUIER (Cadarach), R.N. GIBSON (Oban-Argyll), C. HEIP (Gent), R. HESSLER (La Jolla), A. IVANOFF (Paris), G. JACQUES (Banyuls-sur-Mer), W. KÜHNELT (Vienne), M. KUNST (Prague), R. LABAT (Toulouse), M. LAMOTTE (Paris), L. LAUBIER (Paris), P. LUBET (Caen), R. MARGALEF (Barcelone), R.C. NEWELL (Plymouth), M. PAVANS de CECATTY (Lyon), J.M. PERÈS (Marseille), J. POCHON (Paris), S. POULET (Roscoff), P. REY (Toulouse), H. SAINT-GIRONS (Paris), M. VACHON (Paris).

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

ABONNEMENTS/SUBSCRIPTIONS 1986

	FRANCE	AUTRES PAYS
Un an (4 numéros) / <i>Annual subscription (4 issues)</i>	520 F	665 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*

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

IMPORTANT

Exceptionnellement le fascicule 35 (3/4), 1985
paraîtra APRÈS le numéro 36 (1) (1986).

PLEASE NOTE

Volume 35 (3/4), 1985 will be issued
immediately AFTER volume 36 (1) (1986).

VIE ET MILIEU, 1986, 36 (1)

SOMMAIRE — CONTENTS

Evolution en cinq années des herbiers à <i>Posidonia oceanica</i> et du macrobenthos circalittoral. Action conjuguée des activités humaines et des modifications climatiques	
<i>Change, over five years, of a Posidonia oceanica bed and circalittoral macrobenthos. The combined effect of human activity and climatic conditions</i>	M. BOURCIER 1
Aspects of feeding, growth and survival of the european squid <i>Loligo vulgaris</i> Lamarck, 1799, reared through the early growth stages	
	P.E. TURK, R.T. HANLON, L.A. BRADFORD and W.T. YANG 9
Evolution des paramètres de structure des populations de Mollusques Bivalves des fonds à <i>Abra alba</i> au large du Bassin d'Arcachon	
<i>Structur parameter evolution of an Abra alba community Bivalve Molluscs populations off the Arcachon Bay</i>	M. CORNET 15
Abondance et répartition des petits Vertébrés consommateurs de graines de Pin à crochets (<i>Pinus uncinata</i> Miller ex Mirbel) en forêt d'Osséja (Pyrénées-Orientales)	
<i>Density and distribution of mountain-pine (Pinus uncinata Miller ex Mirbel) seed-consuming small vertebrates in the Osséja forest (eastern-Pyrenees)</i>	M. GÉNARD et F. LESCOURRET 27
Influence de la température sur la reproduction et la réponse mictique à la photopériode chez le Rotifère <i>Notommata copeus</i> Ehrb.	
<i>Temperature influence on the reproduction and on the mictic response to photoperiod in the Rotifer Notommata copeus Ehrb.</i>	R. POURRIOT, C. ROUGIER et D. BENEST 37
Etude expérimentale du développement de Bothriocéphales parasites de Poissons Pleuronectiformes. Influence des facteurs abiotiques sur la durée du développement et l'éclosion des larves	
<i>Experimental studies on the development of Cestodes of genus Bothriocephalus from flatfishes. Influence of environmental factors on egg development and larval emergence</i>	O. BERRADA-RKHAMI et C. GABRION 45
Harpacticoïdes (Crustacés, Copépodes) des îles Crozet. 1. Description d'une espèce nouvelle du genre <i>Arenopontia</i> Kunz	
<i>Harpacticoids (Crustacea, Copepoda) from the Crozet islands. Description of a new species of the genus Arenopontia Kunz</i>	J.-Y. BODIOU et J.C. COLOMINES 55
<i>Laophontina posidoniae</i> n. sp. from the Gulf of Calvi (Copepoda, Harpacticoida, Laophontidae)	F. FIERS 65
Pièces buccales et alimentation de <i>Balanus crenatus</i> (Cirripedia, Crustacea) sur la côte de Luc-sur-Mer (Normandie, France)	
<i>Oral feeding apparatus and feeding behaviour of Balanus crenatus (Cirripedia, Crustacea) in the coast of Luc-sur-Mer (Normandy, France)</i>	M. GLASSTETTER et D. G. SEEN 75
Analyses d'ouvrages / Book reviews	81

ÉVOLUTION, EN CINQ ANNÉES, DES HERBIERS À *POSIDONIA OCEANICA* ET DU MACROBENTHOS CIRCALITTORAL ACTION CONJUGUÉE DES ACTIVITÉS HUMAINES ET DES MODIFICATIONS CLIMATIQUES

*Change, over five years,
of a Posidonia oceanica bed and circalittoral macrobenthos
The combined effect of human activity and climatic conditions*

Michel BOURCIER

Station Marine d'Endoume (CNRS/UA 41),
F 13007 Marseille

EVOLUTION A LONG TERME
HERBIER À *POSIDONIA OCEANICA*
MACROBENTHOS
CIRCALITTORAL
MÉDITERRANÉE

RÉSUMÉ. — Dans cette région est étudiée l'évolution des fonds entre 1977-78 d'une part et 1982-83 d'autre part. Cette zone a subi les effets de diverses activités humaines : émissaires non traités, aménagements portuaires, détournement d'une rivière côtière, érosion des sols, et d'un changement climatique : période déficitaire en vent de NW suivie d'une reprise de ce même vent, habituellement dominant. Le résultat a été une plus grande turbidité des eaux et un envasement croissant des fonds à tous niveaux infra et circalittoraux (en moyenne plus de 1 % par an) ainsi que des dépôts locaux de matière organique. Ceci a entraîné une forte régression de l'herbier à *Posidonia oceanica* et une évolution de macrobenthos vers la biocénose des Vases terrigènes côtières avec les « bioindicateurs » de ces perturbations : de dégradation, d'instabilité, de matière organique et même de pollution, cette dernière restant cependant faible.

LONG TERM CHANGE
POSIDONIA OCEANICA MEADOW
MACROBENTHOS
CIRCALITTORAL
MEDITERRANEAN SEA

ABSTRACT. — In this area, the change of the benthic assemblage between 1977-78 and 1982-83 was studied. This zone has been subjected to several types of human activity, such as untreated emissaries, harbour development, diversion of a coastal river, soil erosion, and to climatic conditions, mainly a North-Western wind-deficient period followed by one during which this usually predominant wind intensified. This resulted in greater water turbidity and an increased silt deposit on both infralittoral and circalittoral bottoms (with a yearly average of more than 1 %) accompanied by local accumulations of organic matter. Consequently, this has produced a decline in the extension of the seagrass beds and an evolution of the macrobenthic assemblages towards the terrigenous coastal mud biocoenosis, with the presence of "bioindicators" of : degradation, instability, organic matter and even of pollution, but to a lesser extent.

Le macrobenthos de substrat meuble de la région allant du Bec de l'Aigle (près de La Ciotat) à l'archipel des Embiez a été étudié en 1959 (Picard, 1961) puis en 1976-1978 (Bourcier, 1980). Entre-temps, la baie de La Ciotat — Les Lecques elle-même a fait l'objet de recherches en 1962 et 1972 (Picard et Bourcier, 1976, Bourcier, 1976).

En ce qui concerne les différentes nuisances, les activités humaines sont multiples : aménagements portuaires à La Ciotat (port principal avec la construction du nouveau môle et port de plaisance); aux Lecques port de plaisance; même chose à Bandol, Sanary, le Brus. Il faut remarquer que lors de la construction d'une digue ou d'un môle, les

quantités de matières fines partant dans la mer sont considérables, sauf précautions particulières. Cette région subit aussi le déversement, sans traitement préalable, des égouts urbains de S^t Cyr — Les Lecques — La Madrague à 46 m de profondeur au S.-W. de la Pointe Grenier. La population normale de ce secteur qui est de 5 700 habitants passe à 27 000 en période estivale (Cornand, 1984). L'émissaire de Bandol débouche à 20 m de profondeur au milieu de la baie, celui de Sanary à — 22 m au sud du port et ces deux agglomérations ont des fluctuations estivales de leur population du même ordre que les précédentes. Dans cette région, on note aussi la présence de ruisseaux côtiers intermittents, mais à crues violentes au printemps, et surtout en automne, avec des eaux très chargées en terres arrachées aux sols ayant perdu leur couverture végétale après les incendies violents en été. Ce sont La Reppe dans la baie de Sanary, le ruisseau du Grand Vallat à Bandol, Le Dégoûtant et le Torrent de Ceyreste dans la baie de La Ciotat — Les Lecques. Cependant, dans la partie ouest de la zone étudiée, c'est l'égout de La Ciotat (31 727 habitants doublant ou triplant l'été) dont l'émissaire est au N.-O. du Bec de l'Aigle, qui constitue la nuisance la plus importante par sa proximité. Cependant, pour l'ensemble de la zone du large, allant peut-être jusqu'aux Embiez, la nuisance majeure, en particulier l'accroissement de la turbidité des eaux et de l'envasement, est apportée par le détournement quasi permanent (depuis janvier 1980), dans le deuxième collecteur de Marseille-Cortiou, de la rivière Huveaune (Picard, 1976); celle-ci draine les eaux usées des usines situées entre Marseille et Aubagne, soit au total, avec les rejets du premier collecteur, les eaux usées de 1 500 000 équivalents-habitants, ou encore 561 600 m³/jour, ou encore 46 tonnes/jour de matière sèche (Ville de Marseille, 1979). Bien que l'émissaire de Marseille-Cortiou débouche à 10 milles à l'Ouest de la zone étudiée ici, son influence par mistral peut se faire sentir jusqu'au cap d'Alon et même au-delà jusqu'aux Embiez (Picard, comm. verbale).

Au point de vue climatique, l'étude réalisée de 1976 à 1978 (Bourcier, 1980) avait été effectuée après une période prolongée de déficience du vent de N.-O. (mistral) qui avait duré de 1969 à février 1977, à tel point que le vent d'E.-SE. était devenu temporairement quasiment dominant. Depuis cette époque, et au moins jusqu'à fin 1983, le mistral est redevenu dominant, ce qui est normal pour la région étudiée (relevés météorologiques, station de Pomègues).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Pour l'étude présente, les prélèvements ont été effectués entre mai 1982 et novembre 1983, soit à la

benne « orange peel » modifiée (Briba et Reys, 1966) dite Benne d'Endoume (empreinte de 1/12 de m², 12 cm de profondeur maximale de pénétration, 5 dm³ de sédiment prélevés, un prélèvement par station), soit à la drague Charcot-Picard, chaque fois qu'il a été nécessaire de recueillir le « volume minimum » (Picard, 1965). De plus, les sédiments meubles de cette baie ont fait l'objet d'une analyse physico-chimique (texture, carbone organique, polluants) dont les résultats ont été exposés récemment (Cornand, 1984); cet auteur avait analysé le carbone organique (en séparant les 2 fractions, supérieure et inférieure à 0,063 mm) par oxydation chromique par voie humide suivant l'adaptation de la méthode de Anne aux sédiments marins proposé par Aillaud (1976), cet auteur avait effectué les prélèvements à la benne « orange peel » simplement allourdie, en février 1982. Les profondeurs ont été mesurées à l'échosondeur, soit Atlas 240 (échelle 0-60 m) à bord du chalutier océanographique Antedon, soit Ferrograph G 500 MKC (échelle 0-150 m) à bord du N/O Catherine Laurence. Les points ont été effectués par alignement ou au radar. Pour la terminologie et définition des communautés benthiques, ainsi que pour les stations de transition (degré d'affinité portant sur les espèces caractéristiques), la méthode utilisée est celle de Picard (1965). Une matre morte d'herbier (à *Posidonia oceanica*) est constituée par le lacis de racines et rhizomes morts de ce Phanérogame piègeant des sédiments souvent très vaseux.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

A. Problèmes de l'envasement

(particules inférieures à 0,063 mm)

Dans la baie de La Ciotat-Les Lecques, l'étude comparée des taux d'envasement en 1972 (Bourcier, 1979) avec ceux de 1982 (Cornand, 1984), offre le plus grand intérêt. Durant ces dix années, il s'est produit dans la baie de La Ciotat le même phénomène que celui suivi dans la baie de Cassis de 1966 à 1979 (Bourcier, 1968, 1979, 1982), à savoir une augmentation du taux d'envasement de l'ensemble du plateau continental. A Cassis, cette augmentation a été évaluée à 1 % par an en moyenne. Au milieu de la baie de La Ciotat — Les Lecques, dans une zone correspondant aux courants de décharge par vent de SE ou NO, la fraction fine est la moins abondante. En 1972, elle était en moyenne de 4 %, en 1982, elle est en moyenne de 6,5 %.

De part et d'autre de cette zone, dans les fonds détritiques côtiers situés entre 30 et 50 m de profondeur, l'envasement moyen était de 14 % en 1972; il est maintenant de 25 %, soit une augmentation moyenne de 1 % par an.

Plus au large, à 65-67 m, l'envasement est plus important. Il était de 22 % en 1972 en moyenne; 10 ans après il est de 35 %, soit une augmentation moyenne de 1,3 % par an. Dans l'herbier à *P. oceanica* lui-même, pour lequel je n'avais pas fait de mesures en 1972, Cornand trouve un envasement de 25 % en moyenne, avec un maximum à 29 %, ce qui est très élevé pour ce biotope.

B. Commentaires sur la carte bionomique (Fig. 1)

Les principaux résultats de cette étude seront exposés sous forme de commentaires de la carte bionomique (prélèvements effectués entre mai 1982 pour La Ciotat — Les Lecques et Novembre 1983 pour le reste de la zone). L'accent sera mis principalement sur l'évolution des fonds depuis les derniers prélèvements de 1976-1977 (baie de La Ciotat — Les Lecques) et 1978 pour le reste de la zone (Bourcier, 1980).

1. Etage infralittoral

En raison des moyens d'investigation (benne, drague), je me suis limité à la partie inférieure de cet étage, c'est-à-dire le plus souvent à la limite inférieure de l'herbier à *P. oceanica*.

Baie de La Ciotat — Les Lecques : dans l'ensemble de la baie, l'herbier à *P. oceanica* est généralement en vitalité réduite et envasé, en particulier devant la Ciotat où il n'atteint plus que 27 m de profondeur, alors qu'il atteignait 31 m six ans auparavant. Devant Les Lecques, il atteint encore 30 m (il atteignait 32 m en 1977). Au Sud-Est de la baie, devant la Pointe Fauconnière, il atteignait encore 35 m en 1977, il n'atteint plus que 30 m en 1982.

Entre les limites actuelles et celles de 1977, les prélèvements effectués à la benne correspondent à des blocs de matte morte avec sédiment le plus souvent très envasé et toujours chargé de matière organique. Entre le Cap d'Alon et l'Ouest de l'île de Bendor, l'herbier à *P. oceanica* n'a pas régressé notablement depuis 1978 (28 m en moyenne, et même 31-32 m au Sud de l'île Rousse). Au S.E. et E. de Bendor, l'herbier à *P. oceanica*, encore prospère en 1978, commence à être dégradé, car la vaste zone située au centre de la baie (formée exclusivement de matte morte, conséquence des rejets de l'émissaire de Bandol) a tendance à s'étendre. Devant la Pointe de la Cride également, l'herbier à *P. oceanica*, très prospère il y a 5 ans, est maintenant en vitalité réduite (HP <).

Nous arrivons maintenant dans une zone où l'herbier à *P. oceanica* a subi ces dernières années les effets catastrophiques dus à un ensemble de facteurs dont les 2 principaux sont les rejets de l'émissaire de Sanary suivis de la reprise du mistral qui a rabattu ces rejets sur l'herbier à *P. oceanica* situé

entre cet émissaire et la Pointe de la Cride. Ceci est d'ailleurs conforme au schéma de la courantologie de la baie, au niveau du fond, par mistral (Bourcier, 1980, Fig. 2). Là, l'herbier à *P. oceanica*, déjà très dégradé en 1978, est actuellement totalement détruit. On ne récolte que de la matte morte aussi bien à la benne qu'à la drague. Cette zone est vaste, elle forme une bande de 3 km de long sur 800 m de large.

Dans la baie de Sanary et du Brusc, comme il y a 5 ans, l'herbier à *P. oceanica* est très dégradé; cependant, devant l'émissaire de Sanary, le sédiment surmontant la matte morte est beaucoup moins putride qu'en 1978. C'est bien la reprise du mistral qui a entraîné des courants de décharge balayant ces dépôts putrides vers le N.O. (et détruisant ainsi l'herbier à *P. oceanica* comme nous venons de le voir). Près de l'émissaire, la faune a encore une affinité de 42 % pour la biocénose de l'herbier à *P. oceanica*, le reste se partageant entre DC, DE et VTC, avec instabilité et quelques indicatrices de pollution (Pour la signification des abréviations et des lettres, voir la légende de la carte, Fig. 1).

Au N.O. du Brusc, l'herbier à *P. oceanica* est toujours très dégradé avec une faune à prédominance largement circalittorale et une affinité de 92 % pour la biocénose DC, le reste se partageant entre VTC, Sables Fins Bien Calibrés et herbier à *P. oceanica*, plus indicatrices de matière organique et d'Instabilité.

2. Etage circalittoral

On se limitera à la zone comprise entre le bas de l'herbier à *P. oceanica* et la limite entre les biocénoses des fonds détritiques côtiers et du large (DC/DL). Cette limite, non cartographiée ici pour des raisons pratiques, correspondant à une affinité de 50 % pour les deux biocénoses, a elle-même varié depuis 5 ans. Devant La Ciotat, elle est passée de — 95 m à — 88 m.

Au sud des Embiez, la remontée n'a eu lieu que jusqu'à — 91 m. Comme pour Cassis (Bourcier, 1982), cette remontée peut être attribuée aux 2 causes, liées et concomitantes, qui sont la plus grande turbidité des eaux et l'envasement des sédiments qui en est la conséquence (cf. *supra*).

Dans la baie de La Ciotat, la construction du nouveau môle (1977) a dû entraîner à nouveau des bouleversements importants dans la macrofaune benthique de la baie (comme après l'agrandissement du port en 1962, Picard et Bourcier, 1976). L'analyse des peuplements montre qu'en 1982 un nouvel équilibre est en train de se réaliser; mais, en même temps, se poursuit une modification beaucoup plus profonde des peuplements benthiques, en rapport avec l'envasement progressif et la plus grande turbidité des eaux. Comme prévu (Bourcier, 1980), cette turbidité a modifié les fonds Détritiques Côtiers (DC) selon un processus bien défini, qui commence

par une dégradation des différents faciès de cette biocénose.

a) *Faciès DC à Peyssonneliacées calcifiées libres (DC/p)*

Ces peuplements à dominance quasi absolue de la Rhodophycée calcifiée *Peyssonnelia rosa-marina* Boudouresque et Denizot correspondent chacun à « l'œil » de courants tourbillonnaires intermittents propres au fonds de baie (Picard, 1965) et aux « anses » sous-marines (Bourcier, 1980). En 1976, dans la baie de La Ciotat-Les Lecques, ce faciès occupait 3 zones : la plus vaste se situait à l'Ouest de la baie (2/3 de mille d'Est en Ouest), la seconde par la superficie était au centre de la baie (descendant à 49 m de profondeur), et enfin la plus petite devant la Pointe Fauconnière. Actuellement, il n'y a plus que 2 zones de ce faciès, toutes 2 considérablement réduites en surface et en vitalité (très petits thalles) : l'une est à l'Ouest de la baie devant le port de La Ciotat (moins de 1/3 de mille dans son plus grand axe, ce qui divise sa surface par 4 par rapport à 1976), l'autre, centrale, étant actuellement plus à l'Est qu'en 1976 et ne descendant plus qu'à 44 m de profondeur; devant la Pointe Fauconnière, le faciès a disparu. Au Sud de l'île Rousse, ce faciès a diminué de surface, surtout latéralement car, en profondeur, on trouve encore quelques thalles à — 57 m comme en 1978.

Près de la Pointe de la Cride, on trouvait, en 1978, un vaste faciès dans une « anse » sous-marine, mesurant 1/3 de mille dans son plus grand axe et descendant à — 56 m : actuellement, cette zone a un

diamètre 3 fois moindre et est limitée à 46 m de profondeur (soit une perte de 10 m de profondeur).

b) *Faciès DC à Corallinaceae branchues ou faciès de Maërl (DC/M)*

Ce faciès est constitué par 3 espèces de Rhodophycées calcaires à thalles branchus, *Phymatolithon calcareum*, *Lithothamnion coralloides* et *Lithothamnion fruticulosum*. Ce faciès, qui demande des courants linéaires, se trouve généralement devant des pointes et des caps. Devant le Cap d'Alon, un tel faciès atteignait en 1977 62 m de profondeur; actuellement, la limite inférieure est remontée à 52 m, ce qui entraîne une diminution des 2/3 de sa surface. Au S.O de la Pointe de la Cride, le faciès DC/Maërl existait en 1978 sous la forme d'un vaste croissant; en 1983, ce faciès a pratiquement disparu et on ne récolte que quelques thalles vivant sur un sédiment exclusivement formé de thalles morts. Les faciès DC/M entourant le Grand Rouveau (Embiez) ont peu varié.

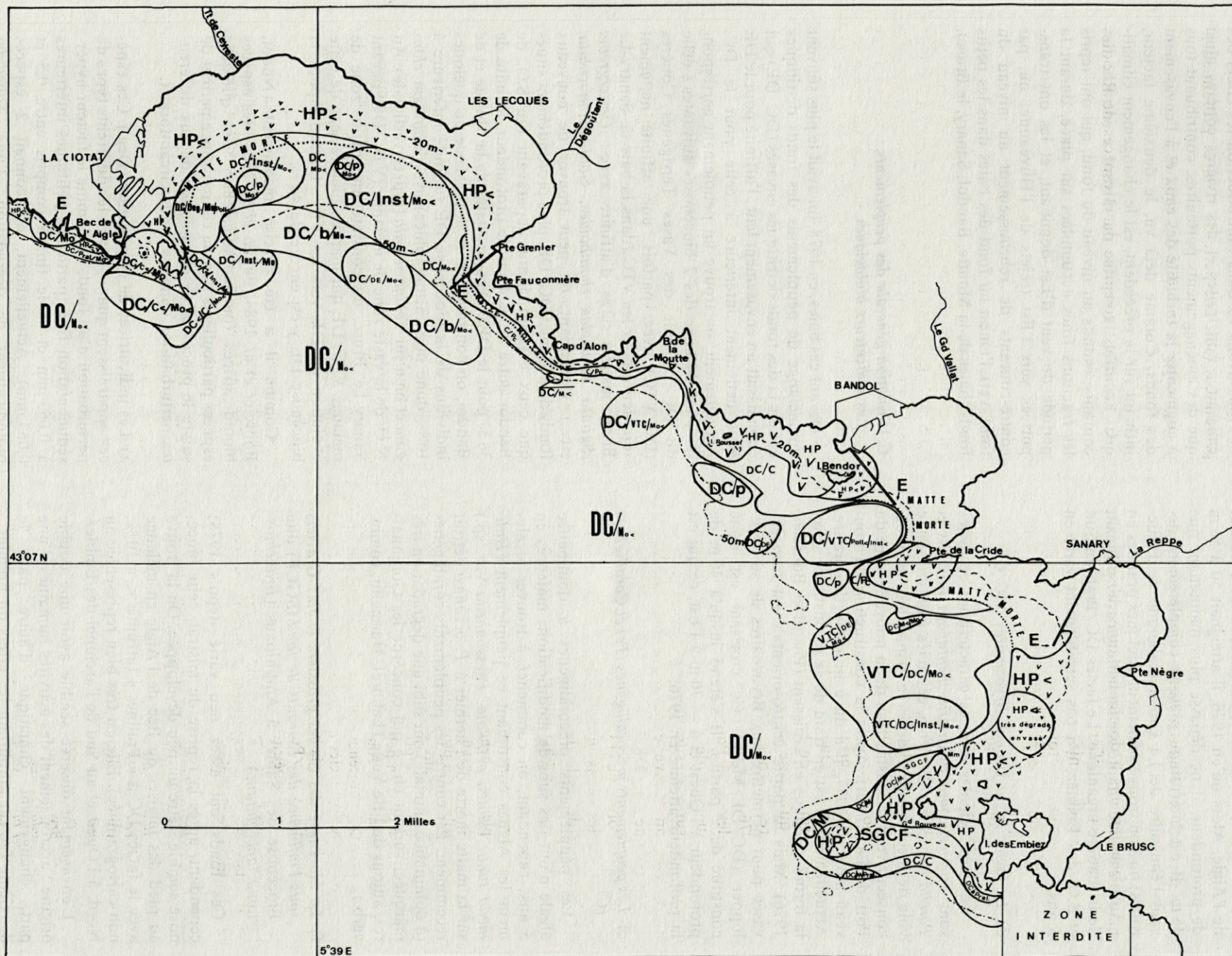
c) *Faciès DC à « Pralines » (DC/Pral)*

Ces « pralines » sont constituées par des Algues Calcaires *Corallinaceae* encroûtant de petits galets arrondis.

Ce faciès demande des courants linéaires assez violents; cependant, le peuplement est celui de Détritique Côtier avec souvent une certaine affinité pour les sables à Amphioxus (Céphalocordé *Branchiostoma lanceolatum*). Près de La Ciotat, ce faciès se trouve sous forme d'une bande étroite au-dessous

Fig. 1. — Peuplements benthiques circalittoraux du Bec de l'Aigle à l'île des Embiez : carte levée de Mai 1982 (baie de La Ciotat — Les Lecques) à Novembre 1983). Fond de carte : cartes numéros 6612 et 6610 du S.H.O.M. La taille des lettres utilisées est sensiblement proportionnelle au degré d'affinité pour les différentes biocénoses ou peuplements bioindicateurs. Abréviations. E : émissaire d'eaux usées urbaines; HP : biocénose de l'herbier à *Posidonia oceanica* (V); HP < : *idem* en vitalité réduite; ... limite profonde de la matte d'herbier nouvellement mort (Mm); < : signe indiquant la vitalité réduite d'une biocénose ou d'un peuplement; SGCF : biocénose des Sables Grossiers et fins graviers sous influence des Courants de Fond dit « sables à Amphioxus »; C/Pc : aspect « précoralligène » à dominance algale de la biocénose des fonds Coralligènes; DC : biocénose des fonds Détritiques Côtiers; DC/C : *idem* avec blocs et agrégats portant une biocénose Coralligène; DC/p : faciès à Peyssonneliacées de la biocénose des fonds Détritiques Côtiers; DC/b : faciès des grands Bryozoaires branchus de la biocénose des fonds Détritiques Côtiers; DC/M : faciès de « Maërl » de la biocénose des fonds Détritiques Côtiers; DC/Pral. : faciès à « Pralines » (Rhodophycées calcaires en boule ou recouvrant des galets) de la biocénose des fonds Détritiques Côtiers; DE : biocénose des fonds Détritiques Envasés; VTC : biocénose des Vases Terrigènes Côtiers; Deg. : peuplement à espèces bioindicatrices de Dégradation; Inst. : peuplement à espèces bioindicatrices d'instabilité; Mo : peuplement à espèces bioindicatrices de Matière Organique; Poll. : peuplement à espèces bioindicatrices de Pollution.

Map. — *Circalittoral benthic communities from « Bec de l'Aigle » to Embiez island : map plotted from May 1982 (La Ciotat — Les Lecques Bay) to November 1983, based on the S.H.O.M. maps number 6612 and 6610. The dimension of the letters used are proportional to the degree of affinity for the different biocenoses or the bioindicator species group. Abbreviations : E : urban used water outlet; H.P. : *Posidonia oceanica* seagrass biocenosis (V); H.P. < : *id.*, but with reduced vitality; : lower limit of the newly dead seagrass (Mm); < : indicates reduced vitality of a given biocenosis or assemblage; SGCF : Bottom current influenced coarse sandy biocenosis; C/Pc : «pre-coralligène» aspect, with an algal dominance of the «coralligène» biocenosis; DC : coastal detritic biocenosis; DC/C : *id.*, with block and aggregates covered by the coralligène biocenosis; DC/b : tall, branched Bryozoan facies of the DC biocenosis; MC/M : «Maërl» facies of the DC biocenosis; DC/Pral. : «Pralines» (calcareous Rhodophyceae covering pebbles) facies of the DC biocenosis; DE : muddy detritic biocenosis; VTC : coastal terrigenous mud biocenosis. Deg. : population of bioindicator species showing degradation; Inst. : bioindicator species showing instability; Mo : bioindicator species showing organic matter; Poll. : bioindicator species showing pollution.*



des herbiers à *P. oceanica* le long des falaises du Bec de l'Aigle. Alors qu'en 1976, il atteignait 50 à 56 m de profondeur, il ne dépasse plus maintenant que 45 m. Il est interrompu presque complètement devant l'émissaire de La Ciotat (calanque de Figuerolles) où l'on trouve seulement quelques pralines en mauvais état de vitalité sur un sable grossier piégeant de la matière organique. Le faciès DC/Pral, du Sud et S.O. des Embiez, n'a pas sensiblement varié en 5 ans.

d) *Le faciès DC à Grands Bryozoaires (DC/Gb)*

Les 3 principales espèces caractérisant ce faciès sont *Turbicellepora avicularis*, *Pentapora fascialis* et *Porella cervicornis*. En 1976, ce faciès était en bonne voie de reconstitution (après la disparition, en 1962, consécutive à la construction de la nouvelle jetée du Port de La Ciotat). Après la construction du nouveau môle en 1977, il a dû à nouveau disparaître. Actuellement, il est en train de se reconstituer selon la forme classique en croissant (Picard et Bourcier, 1976). Mais sa partie centro-orientale est trop envasée pour permettre aux Bryozoaires de se développer (DC/DE/Mo<). Ce croissant est donc constitué de 2 parties. Il s'étend jusqu'à 46 m de profondeur à l'Ouest et à - 70 m à l'Est, ce qui est la profondeur atteinte en 1976.

e) *Les peuplements précoraligènes (Pc) et Coralligènes (C)*

Les peuplements précoraligènes à dominance algale n'ont pas subi de modifications majeures en 5 ans; cependant, on commence à trouver localement les Algues constituant ce peuplement (*Halimeda tuna*, *Udotea petiolata*, *Peyssonnelia* Var. sp.) sur la matre morte de l'herbier à *P. oceanica* détruit récemment. Par contre, les peuplements coralligènes (à dominance animale) ont subi une dégradation très marquée, surtout en ce qui concerne les Gorgonaires, autour de l'Île Verte (Laborel, Harmelin, comm. verb.).

f) *La biocénose des Sables grossiers et fins Gravieres sous l'influence des courants de fond (SGCF) dite Biocénose des Sables à Amphioxus (Branchiostoma lanceolatum)*

Ces fonds ont assez peu varié depuis 1978; cependant, après la reprise du mistral, cette biocénose semble s'être un peu développée. On la trouve au pied des falaises du Bec de l'Aigle en mélange avec le faciès DC à « Pralines » (affinité < à 10 %; non cartographiée). Elle est très bien représentée au Nord, à l'Ouest et au Sud de l'archipel des Embiez.

L'envasement observé semble avoir une double origine : accroissement des activités humaines d'une part, changement climatique d'autre part, le deuxième facteur amplifiant les effets du premier.

Nous avons vu dans l'introduction les effets des émissaires non traités et des rivières côtières ainsi que des aménagements portuaires, contribuant tous à augmenter la turbidité des eaux et à l'envasement des fonds. Comme déjà vu, le deuxième facteur, influant sur le précédent, est le changement climatique. En effet, la reprise du mistral a entraîné des courants, induits au niveau du fond, qui ont repris les fractions fines accumulées sur place, durant la période de vent d'Est dominant, et les ont transportées vers l'Est (rejets de l'Huveaune) ou, par contre-courants de rebroussement au niveau du fond, vers l'Ouest au fond des baies dans les petits fonds (baies de la Moutte, Bandol, Sanary, le Brusç).

C. *Evolution générale des peuplements. Les indicateurs biologiques*

Devant ces baies, en 1978, on avait le plus souvent un mélange de peuplements des fonds détritiques côtiers et des fonds détritiques envasés (DC/DE) qui connaissait un envasement lent; l'affinité pour le DE était nettement inférieure à celle pour le DC. Actuellement, on trouve un peuplement correspondant au mélange des 2 biocénoses suivantes : celle du DC et celle des Vases Terrigènes Côtiers (DC/VTC) avec, parfois, une affinité nettement supérieure pour les VTC (dans la baie de Sanary-Le Brusç jusqu'à 62 % d'affinité avec : *Oestergrenia digitata*, *Goneplax rhomboides*, *Goniada maculata*, etc...). Cependant, on peut trouver de nouveaux fonds de mélange DC/DE, plus profondément situés que ceux existant 5 ans auparavant (au S.O. de Bendor entre 52 et 48 m de profondeur, affinité de 36 % pour le DE). Dans les baies de la Moutte et de Bandol, on constate encore la présence de quelques individus de la biocénose DE (affinité inférieure à 10 %, donc non cartographiée) avec *Golfingia elongata* et bien sûr *Tellina serrata* (espèce vestigiale). Au N.O. de la vaste zone de mélange (VTC/DC) devant Sanary-Le Brusç, on constate une petite zone de mélange VTC/DE qui marque bien le sens de cette évolution du DE vers les VTC. L'affinité pour la biocénose DE y est encore de 40 %.

Comme il a été précisé récemment (Nodot, Bourcier *et al.* 1984, Bellan *et al.* 1984), les espèces bioindicatrices (ou bioindicateurs) sont quelques espèces particulières dont la connaissance permet de suivre le processus de dégradation dû aux différentes perturbations dans les fonds circalittoraux.

a) *Les indicatrices de dégradation (Deg.)*. Ces espèces apparaissent quand, parmi les différents types de perturbation d'un fond, prédomine le facteur hyper-sédimentation fine (particules pélitiques inférieures à 0,063 mm et sable fin, ϕ compris entre 0,5 et 0,063 mm). Actuellement, on connaît 2 espèces bioindicatrices de dégradation : l'une, *Sabellides*

octocirrata, est liée à une hypersédimentation pélagique; l'autre, *Chone filicaudata*, est liée à une hypersédimentation où le sable fin domine.

Je ne cite ici que les zones les plus importantes où l'on trouve ces espèces en plus grand nombre. En 1982, on trouvait de tels fonds devant La Ciotat entre 27 et 49 m de profondeur, cette zone correspondant à un lieu de décantation privilégiée dans une zone abritée du mistral.

La deuxième zone où abondent ces espèces se trouve au Sud de l'Archipel des Embiez, dans la biocénose des fonds détritiques côtiers. Il faut signaler qu'en 1978 ces fonds n'étaient pas dégradés, cet accroissement récent de la sédimentation fine étant à mettre en parallèle avec la remontée de la biocénose du Détritique du Large de 95 à 91 m de profondeur.

b) Les indicatrices d'instabilité (Inst.). Ces espèces apparaissent lorsque les nuisances fluctuent dans le temps (alternance de périodes d'instabilité prononcée et de périodes plus stables, hypersédimentation suivie d'arrêt puis « lavage de sédiment »). Parmi ces espèces, j'ai relevé dans la zone étudiée : *Polinices guillemini*, *Dentalium rubescens*, *Nuculana pella*, *Tellina distorta* et *Anapagurus petiti*. Dans la baie de La Ciotat-Les Lecques, on trouve ces fonds instables autour des fonds DC dégradés de la zone subcirculaire de faciès DC à *Peyssonnelia* (DC/p) entre 27 et 65 m de profondeur. À l'Est de cette même baie, ces fonds instables entourent aussi l'autre petite zone subcirculaire de DC/p entre 30 et 52 m de profondeur. Il faut remarquer que cette disposition est sensiblement analogue à celle considérée comme position de base ou d'équilibre des fonds en 1959 dans la baie (Picard et Bourcier, 1976). On trouve aussi des fonds faiblement instables devant la baie de Bandol, près de l'émissaire de Sanary (non cartographiés), dans la zone d'herbier à *P. oceanica* très dégradé devant la lagune du Brus. Enfin, on trouve une instabilité nettement plus accusée qu'en 1978 au S.O. de la Grande Rade de Sanary-Le Brus dans une zone très sensible qui a une forte tendance soit à l'envasement lent (ancienne zone DC/DE en 1978), soit au dévasement puis envasement rapide par mistral (actuellement mélange VTC/DC comme dans le reste de la rade, mais ici les deux affinités sont égales).

c) Les indicatrices de matière organique (Mo). La carte des teneurs en matières calcinables et surtout celle des teneurs en carbone organique de la fraction inférieure à 0,063 mm donnée par Cornand (1984) confirment bien ce que l'on constate faunistiquement dans la baie de La Ciotat. On reconnaît dans la baie la présence de 2 sources locales d'apports organiques : le port de La Ciotat avec 2,08 % de carbone organique à 32 m et l'émissaire de la Pointe Grenier 2,56 % au N.O. du débouché de celui-ci. Au milieu de la baie, on constate la présence d'un

minimum de 0,69 % correspondant d'ailleurs au faciès DC à *Peyssonneliacées*, situé à l'ouest de la baie (à — 43 m). Malheureusement, il n'y a pas eu de prise de sédiment et d'analyse sur la deuxième zone DC/p (tous les chiffres donnés correspondant au carbone organique de la fraction inférieure à 0,063 mm, les fibres de *Posidonies* en sont exclues).

Enfin, on constate aussi un apport de matière organique pouvant provenir du large : soit de l'émissaire de La Ciotat (calanque de Figuerolles), soit même de l'émissaire Marseille-Cortiou puisqu'on a 1,05 % de carbone organique au sud de la baie à 67 m de profondeur. C'est bien dans les zones à maxima de teneurs en carbone organique que l'on a le plus grand nombre d'individus d'espèces indicatrices de matière organique (20 à 50 ind./50 dm³) (*Thyasira flexuosa*, *Corbula (Aloidis) gibba*, *Myrtea spinifera* et la Polychète *Chaetozone setosa*). Entre le Cap d'Alon et les Embiez, on trouve partout ces bioindicateurs mais jamais en très grande quantité (en moyenne de 5 à 15 individus pour 50 dm³ de sédiment).

d) Les indicatrices de fonds pollués (Poll.). Dans la région étudiée, j'ai trouvé seulement *Dorvillea rudolphii*, *Scolecopsis fuliginosa*, *Nereis caudata* et *Parvicardium exiguum*. Ces espèces n'étaient jamais très abondantes; quelques individus ont été récoltés au N.E. de l'île Verte (dans la zone DC/dégradée), ainsi qu'au large de la baie de Bandol à 1 km de l'émissaire sur un fond de 40 m (plus de 42 individus pour 50 dm³ de sédiment).

CONCLUSIONS

En 1980, dans une approche prévisionnelle de l'évolution des fonds de la région étudiée, nous avons imaginé le cas le plus défavorable c'est-à-dire la reprise d'une déficience du mistral avec dépôt de matériel fin et évolution lente vers une biocénose DE remplaçant la biocénose DC avec disparition des faciès de cette dernière, puis dépôts putrides de matière organique et fonds pollués, ensuite nous avons conclu de façon optimiste en soulignant la reprise effective du mistral. 5 ans après, nous constatons, malgré la reprise du mistral, qu'une partie de ces prévisions pessimistes s'était malheureusement réalisée quand même. En particulier est intervenue une régression très importante des herbiers à *P. oceanica*. Nous constatons ainsi que l'action de la turbidité des eaux et son corollaire, l'envasement, avaient été sous-évalués. En effet, cette nouvelle régression de l'herbier est particulièrement dommageable, car on sait que la repousse horizontale de l'herbier vivant sera lente lorsqu'interviendra une amélioration de l'environnement (stations d'épuration partout en fonctionnement). L'augmentation de

la turbidité des eaux a eu aussi l'action négative prévue sur les faciès DC à Rhodophycées calcaires (*Peyssonnelia*, Maërl, etc.) en nette régression depuis 5 ans. L'apport de matériel fin gêne aussi la reconstitution du faciès DC à grands Bryozoaires dans la baie de La Ciotat. De plus, l'apport de matériel fin (pélites, sables fins) à dépôts relativement rapide et d'origine tellurique a modifié le schéma prévu qui était une évolution des fonds DC vers le DE car cette évolution s'est faite plutôt directement vers les VTC. La remontée du DL au détriment du DC a eu lieu effectivement.

Cependant, la reprise de la fréquence normale du mistral a eu, le plus souvent, comme prévu, un effet bénéfique (à l'exception de l'O. de Sanary) en reprenant le matériel fin riche en matière organique déposé près des émissaires et au fond des baies et en le transportant au large en le dispersant, empêchant ainsi une évolution vers des fonds véritablement pollués.

C'est ainsi que, devant La Ciotat, la surface des fonds en cours de pollution en 1976 (Bourcier, 1980, fond du type subnormal type III de Bellan, 1967) a légèrement diminué en 1982. Il s'est produit le même phénomène près de l'émissaire de Sanary, mais au détriment de l'herbier à *P. oceanica* situé au N.O. de l'émissaire.

On ne dispose que de trop peu de données de « suivis » de longue durée pour comparer ces résultats à ceux d'autres régions ou d'autres mers (ce type de travail se heurte à beaucoup d'obstacles matériels, techniques, ou autres); cependant, un fait essentiel et général ressort de cette étude, à savoir la prise en compte des facteurs temps et climatiques. En effet, il y aurait danger à mettre sur le compte de la seule pollution et du seul facteur humain, tout changement observé.

Pour la zone étudiée ici, dans un proche avenir, on ne peut qu'espérer un mistral toujours dominant par sa fréquence, car on n'ose imaginer ce que deviendraient les fonds s'il y avait à nouveau une période déficitaire en vent de N.O. Pour un avenir plus lointain, la construction en cours de réalisation et la mise en service des stations d'épuration de Marseille, de La Ciotat (qui traitera aussi les eaux de Saint-Cyr, Les Lecques, La Madrague), ainsi que celle de Sanary-Bandol (construite à la Pointe de la Cride) amélioreront (sinon résoudront) ces graves problèmes de nuisances.

RÉFÉRENCES

- AILLAUD J.-P., 1976. Contribution à l'étude de l'évolution des fonds au large de l'émissaire de Cortiou (Marseille). Université d'Aix-Marseille II, Diplôme d'Etat de Docteur en Pharmacie : 1-67.
- BELLAN G., 1967. Pollution et peuplements benthiques sur substrats meubles dans la région de Marseille. 1. Le Secteur de Cortiou. *Rev. int. Océanogr. médic.*, 2 (7) : 53-87.
- BELLAN G., M. BOURCIER, J. PICARD, C. SALEN-PICARD, G. STORA, 1984. Conséquences structurelles dues aux perturbations affectant les biocénoses benthiques méditerranéennes de substrat meuble. CIESM Lucerne, 1984 : 1-5.
- BOURCIER M., 1968. Etude du benthos du plateau continental de la baie de Cassis. *Rec. Trav. Sta. mar. Endoume*, 60 (44), 1967 : 63-108.
- BOURCIER M., 1976. Economie benthique d'une baie méditerranéenne largement ouverte et des régions voisines en fonction des influences naturelles et humaines. Univ. Aix-Marseille, Thèse d'Etat, AO, CNRS n° 12.150 : 1-611, annexe : 1-50. Tableaux : 1-33.
- BOURCIER M., 1979. Contribution à la connaissance des sédiments marins entre le Cap Croisette et le Cap d'Alon (Est de Marseille) et de leur évolution de 1966 à 1972. *Téthys*, 9 (1) : 31-40.
- BOURCIER M., 1980. Evolution récente des peuplements macrobenthiques entre La Ciotat et les îles des Embiez (Côtes de Provence). Processus de contamination du benthos entre bassins côtiers voisins. *Téthys*, 9 (3) : 197-206.
- BOURCIER M., 1982. Evolution au cours des quinze dernières années des biocénoses benthiques et de leurs faciès dans une baie méditerranéenne soumise à l'action lointaine de deux émissaires urbains. *Téthys*, 10 (4) 1982 : 303-313.
- BRIBA C., J.-P. REYS, 1966. Modification d'une benne « orange peel » pour les prélèvements quantitatifs du benthos de substrats meubles. *Rec. Trav. Sta. mar. Endoume*, 57 (41) : 117-121.
- CORNAND R., 1984. Etude de l'état de pollution chimique des sédiments au large de La Ciotat et des Lecques. Université d'Aix-Marseille II, Diplôme d'Etat de Docteur en pharmacie : 1-60.
- NODOT C., M. BOURCIER, A. JEUDY DE GRISSAC, S. HEUSSNER, J. RÉGIS, J. TINÉ, 1984. Répartition des biocénoses benthiques en fonction des substrats sédimentaires de la rade de Toulon (France). 2. La Grande Rade. *Téthys*, 11 (2) : 141-153.
- PICARD J., 1961. Distribution et particularités des peuplements benthiques des côtes de Provence entre le Bec de l'Aigle et l'île des Embiez. *C.R. CIESM (Comm. int. Explor. Sci. Médit.)*, 16 (2) : 425-427.
- PICARD J., 1965. Recherches qualitatives sur les biocénoses marines de substrats meubles dragables de la région marseillaise. *Rec. Trav. Sta. mar. Endoume*, 52 (36) : 1-160.
- PICARD J., 1976. Accélération récente de l'extension au niveau des fonds marins et du benthos, de la zone d'épandage du collecteur de Marseille-Cortiou. 3^e journées Etudes Pollution. Split. CIESM : 199-205.
- PICARD J., M. BOURCIER, 1976. Evolution sous influences humaines des peuplements benthiques des parages de La Ciotat entre 1954 et 1972. *Téthys*, 7 (2-3) 1975 : 213-222.
- VILLE DE MARSEILLE, 1979. Etude préliminaire de l'impact de la Station d'Épuration des eaux usées (février 1979). Service de l'assainissement (rapport non paginé).

ASPECTS OF FEEDING, GROWTH AND SURVIVAL OF THE EUROPEAN SQUID *LOLIGO VULGARIS* LAMARCK, 1799, REARED THROUGH THE EARLY GROWTH STAGES

P.E. TURK, R.T. HANLON
L.A. BRADFORD and W.T. YANG

The Marine Biomedical Institute,
The University of Texas Medical Branch,
Galveston, TX 77550-2772, U.S.A.

CALMAR
NUTRITION
CROISSANCE
ELEVAGE

RÉSUMÉ. — *Loligo vulgaris* a été élevé en laboratoire jusqu'à une taille maximale de 75 mm (longueur dorsale du manteau) et un poids frais de 28,2 g. Les densités et préférences de nutrition ainsi que le taux de croissance ont été observés pendant des expériences durant jusqu'à 140 j. La mortalité après l'éclosion est très haute : 50 à 100 pour cent des Calmars morts sont dépourvus des statolithes indispensables à la nage et à l'orientation. Le taux de croissance observé est compatible avec la longévité d'une année de cette espèce.

SQUID
FEEDING
GROWTH
CULTURE

ABSTRACT. — *Loligo vulgaris* was reared to a maximal size of 75 mm dorsal mantle length and 28.2 g wet weight. Experiments lasting up to 140 days permitted observations on feeding densities, feeding preferences and growth rate. Hatchling mortality was very high; between 50 and 100 percent of the dead squids were missing statoliths which are needed for swimming and orientation. The growth results are compatible with the concept of a one-year life cycle for this species.

INTRODUCTION

The neritic squid *Loligo vulgaris* is an important experimental model (e.g., Naef, 1923; Spyropoulos, 1965; Marthy, 1982) and is harvested in substantial quantities for human consumption (Worms, 1938b). However, the life cycle is incompletely known (Worms, 1983a). Boletzky (1974, 1979) reared the hatchlings for several months and reported preliminary data on feeding and growth. We report herein our attempts to culture this species in recirculating seawater systems for biomedical research. These data should be useful in elucidating unknown aspects of the early stages of the life cycle.

MATERIALS AND METHODS

Three experiments were conducted between April 1982 and September 1984. All eggs were collected in the vicinity of the Laboratoire Arago in Banyuls-sur-Mer, France and shipped by air to Texas. The eggs were maintained through their developmental period at temperatures (~ 13 °C) approximating the natural environment. After hatching, a slow gradual rise in temperature (< 1 °C per day) was allowed until culture system temperatures reached ambient laboratory temperatures. Dead squids were counted daily, and the dorsal mantle length (DML) of a representative sample measured. Growth rates were

estimated from the day hatching began using freshly dead or dying squids. Live squids were not sacrificed for growth measurements in these experiments because the objective was to raise as many squids as possible for as long as possible. Ten to 50 dead squids per day were examined for statoliths.

Squids were reared in 3 000 l closed (recirculating) culture systems previously described by Yang *et al.*, (1983). The rearing tank was circular, measuring 1.80 m in diameter and 0.75 m deep. The squids in Experiment 2 were reared in this system for 112 days then transferred to a 13 000 l raceway (Yang *et al.*, 1983) for the remaining 38 days of the experiment. In Experiments 1 and 3, two physically identical culture systems were stocked with egg capsules. One system had artificial sea water (Instant Ocean^R brand) while the other had filtered natural sea water collected 50 to 80 kilometers offshore. A single culture system utilizing the artificial sea water was used in Experiment 2. In all the experiments the initial squid stocking density was more than 2,000 hatchlings per system. The tank bottom was cleaned daily by siphoning. One to four percent of the water volume was added weekly to replace water removed by siphoning. A mixture of trace elements (Wimex^R brand) equal to 0.005 per cent of the system volume was added biweekly. Temperature and salinity were measured daily, and pH every other day. Precise colorimetric analyses for ammonia, nitrite and nitrate were performed weekly (Strickland and Parsons, 1972). Deionized water was added periodically to replace water lost to evaporation, and sodium bicarbonate was added periodically to maintain pH above 8.0 (Spotte, 1979).

Food organisms for the squids included zooplankton (mostly estuarine or neritic copepods, e.g., *Acartia tonsa*, *Labidocera aestiva*, and *Centropages velificatus*), mysid shrimps (*Mysidopsis* spp.), palaemonid shrimps (*Palaemonetes* spp.) and several species of small fishes (primarily *Menidia beryllina*, *Poecilia latipinna*, *Gambusia affinis*, *Cyprinodon variegatus* and *Fundulus* spp.). Food organisms were collected from the field several times a week, treated for parasites or pathogens, size-sorted and transferred to holding tanks. They were acclimated to the temperature and salinity of the squid system over a 24-hour period prior to each feeding. Food organisms were concentrated in a measured volume of water and their number estimated from an aliquot sample. Zooplankton and small mysids were fed to newly hatched squids, and larger foods were added as the squids grew. Food organisms were fed in excess during the entire experiment.

Observations

1. Water Quality (Table 1)

Table 1. — Summary of culture system levels for temperature, salinity and pH, in the three experiments

Parameter		Experiment		
		1	2	3
Temperature (°C)	\bar{x}	15.60	17.50	18.50
	range	13.30 - 24.00	11.80 - 23.00	13.10 - 21.90
Salinity (ppt)	\bar{x}	35.10	34.50	34.00
	range	34.00 - 37.00	33.00 - 36.50	33.00 - 36.00
pH	\bar{x}	8.03	8.20	8.22
	range	7.85 - 8.20	8.20 - 8.30	8.10 - 8.29

Water quality was good. The highest measured levels of ammonia (0.071 mg.l^{-1}), nitrite (0.005 mg.l^{-1}) and nitrate (9.1 mg.l^{-1}) in our experiments were below the upper limits suggested by Spotte (1979) for most marine animals (i.e., 0.10, 0.10 and 20.0 mg.l^{-1} , respectively).

2. Feeding

Food concentrations in the rearing tank were maintained by observation so that food organisms were within attack range of the squids. Hatchling squids seldom oriented toward or attacked food organisms more than a few millimeters away. As the squids grew, the distance they would stalk prey increased and, therefore, densities were allowed to drop. The number of daily feedings and the amount of food added was occasionally high to compensate for food organisms that did not survive well or tended to concentrate at the top (e.g., zooplankton) or bottom (e.g., mysid shrimp) of the water column away from the squids. Table 2 summarizes the number of feedings daily and the estimated rearing-tank density of food added daily. The highest densities (i.e., 24 and 45 organisms per liter) represent figures for zooplankton. The actual density of food in the rearing tanks was not estimated to avoid disturbing the squids.

Table 2. — The mean number and range of daily feedings, and the mean and range of rearing-tank densities of food added daily

		Experiment		
		1	2	3
Number of feedings	\bar{x}	4	2	4
	range	1 - 10	1 - 4	0 - 8
Estimated rearing-tank density of food added daily (No. $\cdot\text{l}^{-1}$)	\bar{x}	8	4	7
	range	0 - 24	0 - 45	0 - 21

Figure 1 illustrates the feeding regimen of Experiment 2 (starting on the first day of hatching), which produced the largest, oldest squids. Zooplankton were fed for 22 days, mysids and *Palaemonetes* spp. larvae were fed an additional 30 days. Small *Palaemonetes* spp. post-larvae were started on day 53 and fed throughout the remainder of the experiment even though the squids were most frequently ob-

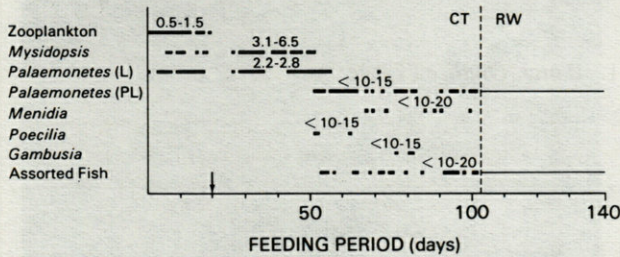


Fig. 1. — Food organisms fed during Experiment 2. Vertical dashed line separates the period squids were reared in the circular tank (CT) from the time in the raceway (RW). Arrow indicates experimental day that hatching ended. *Palaemonetes* spp. shrimp were fed as larvae (L) and post-larvae (PL). Numbers above the food bars show the range in body length (mm). The "assorted" fish were a mixture of acceptable species. The raceway was pre-stocked with *Palaemonetes* spp. and fish and required no additional feeding.

served feeding on fish during that period. The raceway, where two squids were reared for the last 38 days of the experiment, was pre-stocked with hundreds of small fish and *Palaemonetes* spp. that were not preyed upon heavily enough to require restocking during that part of the experiment. The silverside fish *Menidia beryllina* was preyed upon most aggressively, but was least available during the experiment. *Gambusia affinis*, *Poecilia latipinna* and a mixture of unidentified juvenile fish were routinely fed upon in the absence of *Menidia beryllina*. In Experiments 1 and 3, zooplankton and mysids were used throughout the entire experiment; the squids did not grow enough to permit a phase-out of zooplankton or the introduction of *Palaemonetes* spp. post-larvae and fishes.

Ad libitum feeding made it difficult to quantify food preferences or feeding rates. During observations lasting up to 15 minutes, it was rare for more than one or two percent of the squids to be seen with food. The number of feeding squids increased when the tank lids were opened, and also following the addition of new food. For example, shortly after *Palaemonetes* spp. larvae were added to the tank, most of the squids observed with food had these shrimp larvae even though preexisting food organisms (zooplankton or mysids) were already abundant in the tank.

3. Growth and Survival

Mean hatching size was 3.45 mm DML (range 2.92 – 3.85 mm; taken from 30 samples over the hatching period). In Experiment 1, the largest squid grew to 27.0 mm DML and 1.17 g wet-weight (WW) within 123 days after the onset of hatching. A second squid grew to 11.0 mm DML and 0.33 g WW within 64 days. One squid in Experiment 2 grew to 75.0 mm DML and 28.2 g WW within 112 days and another grew to 74.0 mm DML and 25.5 g WW within

140 days. Experiment 3 produced squids of 6.2 mm DML (no weight taken) and 9.2 mm DML (0.08 g WW) within 54 days. Growth data were limited in all experiments due to poor survival; most data were gathered from Experiment 1, where a fairly consistent series of dorsal mantle lengths was available for the first 44 days post-hatching. These data along with the mantle lengths available from Experiments 2 and 3 were plotted against time in Figure 2, with additional data from Boletzky (1979) superimposed from comparison. Linear regression analyses were used to fit squid DML data from Experiments 1 ($n = 21$) and 3 ($n = 2$) to different growth models: linear, exponential, logarithmic and power. These data best fit ($r^2 = 0.9529$) the exponential growth model $DML = ae^{bt}$ where a = the projected y intercept (DML at hatching), e = the natural 2.7183, b = the slope or growth rate and t = time in days (Fig. 2). The estimate for growth rate was 2.28 percent of DML per day. When DML data for the faster growing squids in Experiment 2 ($n = 7$) and in Boletzky's experiments (1979; $n = 3$) were combined and used in the exponential regression, the estimated growth rate was 3.07 percent per day ($r^2 = 0.9001$). This growth rate estimate may be low due to the cooler temperatures in Boletzky's culture system (17.5 °C declining to 13.0 °C).

Experiments 1, 2 and 3 lasted 123, 140 and 54 days, respectively, from the day of first hatching

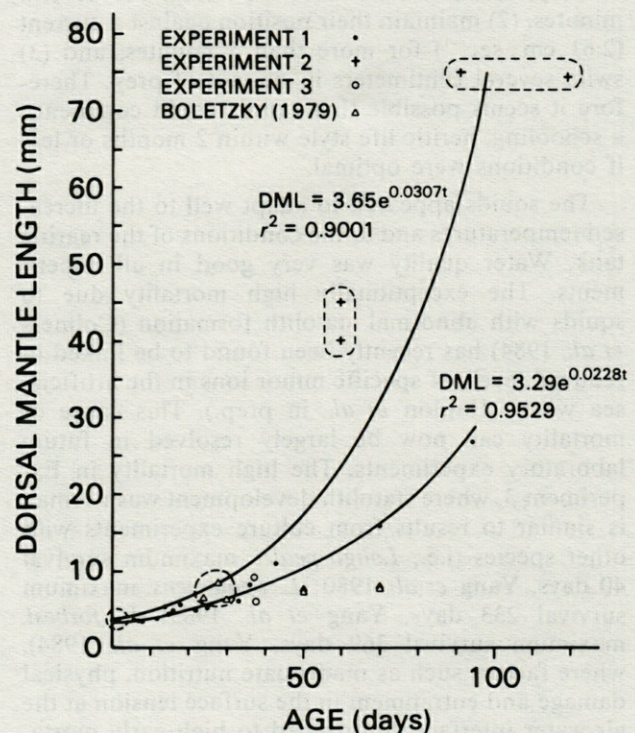


Fig. 2. — Growth in dorsal mantle length (DML). The lower growth curve was fitted to data from Experiments 1 ($n = 21$) and 3 ($n = 2$). The higher growth curve was fitted to data from Experiment 2 ($n = 7$) and Boletzky (1979; $n = 3$) shown within the dashed lines.

until the last squid died. Complete hatching took 30, 21 and 17 days, respectively; thus the age of the oldest squid in each experiment may have been younger than we report. Survival was very poor in all three experiments. Of more than 2,000 squids hatched per experiment only 503, 14 and 528 hatchlings, respectively, were alive on the last day of hatching. Fifty percent or more of these were dead within the next two days. The best survival was in Experiment 1 where about 50 squids (10 percent) lived at least 12 days after the end of hatching (day 42), and the last squid died on day 123. Fifty percent of the squids in Experiments 1 and 2 were missing one or both statoliths, rendering them unable to swim properly and capture food (Colmers *et al.*, 1984). In Experiment 3, only one percent of the squids were missing statoliths in the system with natural sea water.

DISCUSSION

Loligo vulgaris was reared longer (140 days) and to a larger size (75 mm DML) than reported previously (75 days, 7.5 DML; Boletzky, 1979). Worms (1983a) estimated the duration of planktonic (vs. nektonic) life at about 2 months. We observed that within 20 days post-hatching some squids were able to: (1) swim in a horizontal position for several minutes, (2) maintain their position against a current ($2.61 \text{ cm} \cdot \text{sec}^{-1}$) for more than 5 minutes, and (3) swim several centimeters in pursuit of prey. Therefore it seems possible that squids could commence a schooling, neritic life style within 2 months or less if conditions were optimal.

The squids appeared to adapt well to the increased temperatures and to the conditions of the rearing tank. Water quality was very good in all experiments. The exceptionally high mortality due to squids with abnormal statolith formation (Colmers *et al.*, 1984) has recently been found to be linked to reduced levels of specific minor ions in the artificial sea water (Hanlon *et al.*, in prep.). This cause of mortality can now be largely resolved in future laboratory experiments. The high mortality in Experiment 3, where statolith development was normal, is similar to results from culture experiments with other species (i.e., *Loligo pealei*, maximum survival 40 days, Yang *et al.*, 1980; *L. opalescens*, maximum survival 233 days, Yang *et al.*, 1983; *L. forbesi*, maximum survival 369 days, Yang *et al.*, 1984), where factors such as inadequate nutrition, physical damage and entrapment in the surface tension at the air-water interface contributed to high early mortality.

Newly hatched squids (3.45 mm DML) fed upon a large size range of prey, from copepods 0.8 mm to mysid shrimp 6.5 mm long (Fig. 3). From our



Fig. 3. — *Loligo vulgaris* hatchling feeding on a mysid shrimp.

observations, mysids were the easiest food organisms for the squids to capture. Copepods were often able to avoid capture by "jumping" out of reach as the squid attacked. *Palaemonetes* spp. larvae were easily captured and appeared to be a preferred food. Long, thin silvery fishes such as *Menidia beryllina* also appeared to be preferred foods of juvenile squids. These types of food organisms are available in the natural environment of *L. vulgaris*.

Growth of the largest squids was very fast. Since we have few data, we plotted the fastest and slowest growth curves (Fig. 2). Our faster growing squids (3.07 percent per day) and slower growing squids (2.28 percent per day) grew 1.8 and 1.3 times faster respectively, than laboratory-cultured *Loligo opalescens* (Hixon, 1983). Worms (1983a) estimated the average growth of *L. vulgaris* in nature at 5-20 mm per month, while our largest squids (74 and 75 mm DML) grew at a rate of 20-25 mm per month. Post-mortem examination revealed these two largest squids to be immature males; a penis was evident, but there was no sign of spermatophore production. Worms (1983a) could sex wild-caught squids at 50 mm DML and some males had spermatophores at 100 mm DML. We attribute the faster growth rate of our squids (versus the results of Boletzky, 1979) to the variety and higher density of food organisms, and to the warmer culture temperatures we were able to provide the squids. These high growth rates are compatible with the concept (Worms, 1983a) that *L. vulgaris* could complete its life cycle within one year given the best conditions.

ACKNOWLEDGEMENTS. We thank Dr. Sigurd v. Boletzky for personally delivering the eggs used in the first experiment and for air-shipping the eggs used

in subsequent experiments. We also thank John W. Forsythe for a critical review of the manuscript and for the photograph in Figure 3.

BIBLIOGRAPHIE

- BOLETZKY S.V., 1974. Elevage de Céphalopodes en aquarium. *Vie Milieu*, **24** (2A) : 309-349.
- BOLETZKY S.V., 1979. Observations on the early post-embryonic development of *Loligo vulgaris* (Mollusca, Cephalopoda). *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, **25/26** (10) : 155-158.
- COLMERS W., R.F. HIXON, R.T. HANLON, J.W. FORSYTHE, M.V. ACKERSON, M.L. WIEDERHOLD and W.H. HULET, 1984. "Spinner" cephalopods: defects of statocyst suprastructures in an invertebrate analogue of the vestibular apparatus. *Cell Tissue Res.*, **236** : 505-515.
- HANLON R.T., W.T. YANG, P.E. TURK, J.P. BIDWELL and J.A. PAIGE. Strontium is necessary for the development of cephalopod statoliths. In prep.
- HIXON R.F., 1983. *Loligo opalescens*. In Cephalopod Life Cycles, Vol. 1 : Species Accounts (P.R. Boyle, ed.). Academic Press, London : 95-114.
- MARTY H., 1982. The cephalopod egg, a suitable material for cell and tissue interaction studies. Embryonic Development, Part B : Cellular Aspects. Alan R. Liss, Inc., New York, N.Y. : 223-233.
- NAEF A., 1923. Die Cephalopoden. *Fauna Flora Golf. Neapel*, **35** (1) : 1-863.
- SPOTTE S., 1979. Seawater Aquariums. John Wiley and Sons, Inc. : 1-413.
- SPYROPOULOUS C.S., 1965. The role of temperature, potassium and divalent ions in the current-voltage characteristics of nerve membranes. *J. Gen. Physiol.*, **48** (5), Part 2 : 49-53.
- STRICKLAND J. and T. PARSONS, 1972. A practical handbook of seawater analysis. *Fish. Res. Bd. Canada, Bull.*, **167** : 1-310;
- WORMS J., 1983a. *Loligo vulgaris*. In Cephalopod Life Cycles, Vol. 1 : Species Accounts (P.R. Boyle, ed.). Academic Press, London : 143-157.
- WORMS J., 1983b. World fisheries for cephalopods : a synoptic overview. *FAO Fish. Tech. Rep.*, **231** : 1-20.
- YANG W.T., R.T. HANLON, R.F. HIXON and W.H. HULET, 1980. First success in rearing hatchlings of the squid *Loligo pealei* Lesueur 1821. *Malac. Rev.*, **13** : 79-80.
- YANG W.T., R.T. HANLON, M.E. KREJCI, R.F. HIXON and W.H. HULET, 1983. Laboratory rearing of *Loligo opalescens*, the market squid of California. *Aquaculture*, **31** : 77-88.
- YANG W.T., R.F. HIXON, P.E. TURK, M.J. KREJCI, A.M. PARSONS, L.A. BRADFORD and R.T. HANLON, 1984. Recent advances of laboratory culture of pelagic squids (*Loligo* species) in closed systems. *World Mariculture Society Meeting* (Abstract).

ÉVOLUTION DES PARAMÈTRES DE STRUCTURE DES POPULATIONS DE MOLLUSQUES BIVALVES DES FONDS A *ABRA ALBA* AU LARGE DU BASSIN D'ARCACHON*

*Structur parameter evolution of an Abra alba community
Bivalve Molluscs populations off the Arcachon Bay*

Michel CORNET

Laboratoire de Biologie marine, Université de Bordeaux I
33405 Talence Cedex, France

BENTHOS
MOLLUSQUES BIVALVES
VARIABILITÉ STRUCTURALE
FACTEURS DE L'ENVIRONNEMENT

RÉSUMÉ. — Un examen de la structure du peuplement des sables fins gris situés entre 5 et 40 mètres de profondeur a été entrepris pour tenter de comprendre quels sont les mécanismes de la variabilité dont fait preuve le macrobenthos du plateau continental sud-Gascogne. L'évolution annuelle puis saisonnière des principaux paramètres de structure des associations de Mollusques Bivalves fait apparaître de faibles valeurs de la richesse et de la diversité spécifiques, de fortes variations des densités et des biomasses, des distributions d'abondance spécifique se rapprochant d'un modèle log-linéaire dans la majorité des cas et des diagrammes rang-fréquence typiques des débuts de successions écologiques. Ceci suggère l'existence d'un facteur contraignant entraînant la dominance d'un nombre réduit d'espèces. Cette hypothèse concorde avec l'une des caractéristiques principales du domaine littoral du Golfe de Gascogne : l'importance de l'hydrodynamisme. Les répercussions des remaniements sédimentaires induits par ce facteur sont envisagées, notamment sous l'angle de la disponibilité des ressources alimentaires.

BENTHOS
BIVALVE MOLLUSCS
STRUCTURAL VARIABILITY
ENVIRONMENTAL FACTORS

ABSTRACT. — On the continental shelf of the southern Bay of Biscay, the distribution of the littoral macrobenthos is known to have a high variability. The purpose of this study is to examine the structure of a community established in muddy fine sand between 5 and 40 metres of depth, to provide new data on the spatial and temporal variations of this area. Analysis of the annual and seasonal changes in the main structural parameters of bivalve assemblages show low specific richness and diversity, strong fluctuations of density and biomass, log-linear distribution of specific abundance and frequency-rank curves typical of early stages of ecological successions. These results suggest that the community is depending on a restrained factor which causes the dominance of a reduced number of species. This hypothesis agrees with one of the main characteristics of the littoral zone of South Gascony : the marked hydrodynamic activity. The consequences of the sediment disturbance by this environmental factor on the community composition and structure are discussed, especially under the aspect of availability of feeding resources.

* Cet article a fait l'objet d'une communication lors de la Journée d'Océanographie côtière organisée à Bordeaux le 16 novembre 1984 par le CNRS.

INTRODUCTION

Parmi les très nombreux éléments qui conditionnent le fonctionnement des écosystèmes, les facteurs physiques peuvent jouer un rôle primordial dans certaines circonstances. On distingue ainsi des milieux dits « physiquement contrôlés » dans lesquels les populations doivent s'adapter en priorité à l'instabilité plus ou moins prononcée du biotope et des milieux « non physiquement contrôlés » où les principales interactions qui modèlent la structure des peuplements sont de nature biologique. Les populations soumises à ces deux sortes d'actions ont des cinétiques démographiques différentes : stratégies se rapprochant du type « r » dans le premier cas et du type « K » dans le second (Pianka, 1970). Dans le domaine marin, les plateaux continentaux constituent un modèle de choix pour l'étude de ces mécanismes. Ils présentent en effet un gradient des facteurs climatiques dont l'amplitude décroît généralement au fur et à mesure que l'on s'éloigne du rivage (Draper, 1967). La zone littorale permet ainsi d'étudier l'action des fluctuations plus ou moins périodiques des facteurs physiques sur la structure et l'organisation des populations et sur leurs transformations au cours du temps. Le présent article a pour but d'apprécier les répercussions des facteurs physiques sur les principaux paramètres structuraux d'un peuplement et de rechercher de quelle façon s'exerce cette action.

Sur le plateau continental sud-Gascogne, la biologie des espèces est demeurée longtemps mal connue. Ce n'est que depuis la mise en service du N/O « Côte d'Aquitaine », en 1981, qu'un examen précis incluant une composante dynamique a pu être entrepris (Cornet *et al.*, 1983). Auparavant, les études préliminaires avaient permis de cartographier les peuplements benthiques et leurs fluctuations spatiales (Amoureux, 1971; Monbet, 1972, 1973; Bouchet et Cornet, 1976; Bouchet *et al.*, 1982) et d'analyser les régimes alimentaires des principales espèces de Poissons démersaux qui fréquentent les fonds situés au large des côtes girondines et landaises (Sorbe, 1972, 1981).

Plusieurs domaines qui s'intègrent à l'étagement édapho-climatique des plateformes continentales européennes (Glémarec, 1973) ont été définis entre 0 et -200 mètres (Cornet *et al.*, 1983). En particulier, de la côte jusqu'à une cinquantaine de mètres de profondeur s'étend l'étage infralittoral qui comprend deux peuplements : les sables moyens à *Nephtys cirrosa* et les sables fins à *Venus gallina* - *Mactra corallina*. Les premiers, qui constituent le prolongement sous-marin des dunes et des plages, ont une vaste distribution géographique. Soumis à des courants intenses, ils sont caractérisés par leur paucispécificité. Les sables fins ont, au contraire, une étendue plus réduite — ils sont localisés à proximité de l'estuaire de la Gironde, du Bassin d'Arcachon et de

l'embouchure de l'Adour — et une plus grande richesse spécifique. Le peuplement de base à *Venus gallina* - *Mactra corallina* de ces sables fins peut présenter des étapes d'envasement de plus en plus prononcées où l'on voit apparaître des espèces indicatrices de particules fines : *Tellina fabula*, *Spisula subtruncata*, puis *Pharus legumen*, *Ophiura texturata*, *Magelona cf. papillicornis* et, finalement,

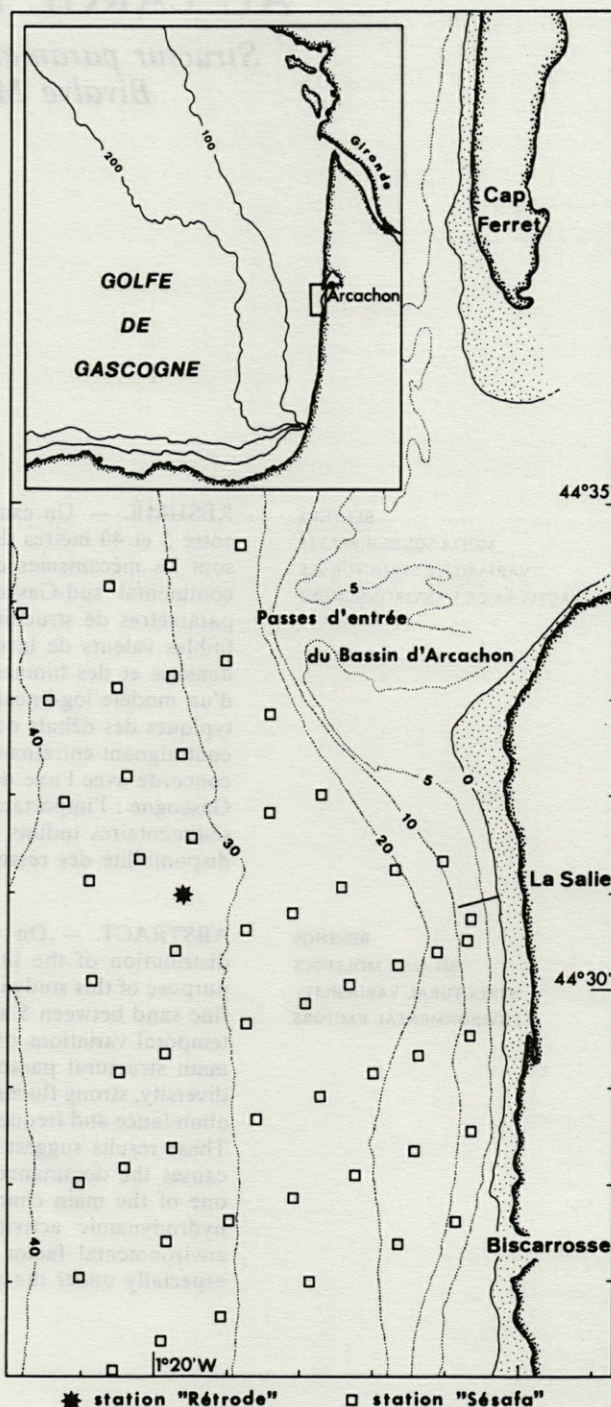


Fig. 1. — Localisation géographique des stations étudiées. Geographical location of the investigated stations.

une véritable communauté à *Abra alba*, *Lagis koreni*, *Owenia fusiformis* (Bouchet et Cornet, 1976; Bouchet *et al.*, 1982).

L'évolution des fonds à *Abra alba* situés au voisinage de l'embouchure de la Gironde a été suivie de 1978 à 1980 (Cornet, 1979; Bachelet, 1981a, 1981b; Bachelet et Cornet, 1981). Les résultats présentés ici ont été obtenus au large de La Salie, au sud des passes d'accès au Bassin d'Arcachon (Fig. 1). Du fait de son importance économique (pêche, tourisme) et en raison de la présence d'un émissaire qui déverse dans l'océan des effluents domestiques et industriels, cette zone est l'objet d'une surveillance particulière depuis 1973.

L'étude repose, d'une part, sur un échantillonnage ponctuel réalisé dans le cadre du programme « Rétrode » (Réseau trophique démersal) dans sa station la plus proche de la côte (*cf.* Cornet *et al.*, 1983) et, d'autre part, sur un quadrillage de prélèvements correspondant au programme « Sésafa » (Structure et évolution des sables fins à *Abra alba*) développé dans le secteur de La Salie. Plusieurs compartiments de l'écosystème ont été étudiés : suprabenthos, Poissons démersaux et macrofaune endogée. Le présent article concerne l'un des taxons de cette dernière, les Mollusques Bivalves, dont les formes jeunes entrent dans le régime alimentaire des consommateurs terminaux (Sorbe, 1972, 1981) mais dont la structure et l'évolution des populations posent de nombreux problèmes non résolus.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le plan d'échantillonnage prévu, mensuel pendant la première année et saisonnier par la suite, n'a

pu être totalement respecté en raison de conditions météorologiques défavorables ou d'indisponibilités techniques du bateau. En 1981, des missions ont été effectuées pendant les 10 premiers mois de l'année et 3 campagnes ont eu lieu au cours de chacune des 2 années suivantes.

Les prélèvements ont été réalisés en priorité à l'aide d'une benne Smith-McIntyre (Tabl. I) mais cette dernière n'a pu être utilisée systématiquement. La faible surface prélevée (0,1 m²) impose en effet une multiplication des échantillons incompatible avec le mauvais temps fréquent dans le Golfe de Gascogne. Une drague de type Sanders (50 cm d'ouverture, couteau réglé pour prélever les 5 cm supérieurs du sédiment) a donc été employée en complément de la benne afin d'obtenir un matériel assez abondant pour l'étude de la dynamique des principales populations impliquées dans les transferts d'énergie.

A bord du bateau, après tamisage sur 1 mm de vide de maille, les refus de tamis ont été fixés et conservés dans l'eau de mer formolée à 5 %. Au laboratoire, les animaux ont été séparés du sédiment et rassemblés par groupes zoologiques. Les Mollusques Bivalves ont été déterminés, les individus de chaque espèce comptés et les biomasses mesurées. Ces organismes renfermant toujours une quantité variable de particules minérales dans leur tube digestif, la biomasse a été estimée à l'aide du poids sec sans cendres, différence entre poids sec obtenu après passage à l'étuve des Bivalves décalcifiés pendant 48 h à 80 °C et poids de cendres mesuré après passage au calcinateur à 550 °C pendant 2 h.

Les résultats bruts (Tabl. I et II) sont exprimés par la dominance totale, la densité et la biomasse. Pour apporter des précisions sur la structure des associations étudiées, ces données sont complétées

Tabl. I. — Principaux paramètres de structure.
Main structural parameters.

	Benne Smith-McIntyre (surface prélevée en m ²)	Drague Sanders	Richesse spécifique	Diversité de Shannon		Equitabilité		Indice de McNaughton	Densités (individus/m ²)	Biomasses (mg/m ²)
				Effectifs	Biomasses	Effectifs	Biomasses			
Janvier 1981	—	+	6	0,174	—	0,067	—	98,54	—	—
Février	0,4	+	10	1,690	1,240	0,509	0,480	78,22	244,1	5513,2
Mars	3,2	+	10	1,576	1,952	0,474	0,588	87,66	179,2	543,7
Avril	1,8	+	8	1,853	1,197	0,618	0,426	78,09	157,8	1899,3
Mai	0,3	+	10	2,000	1,056	0,602	0,333	79,00	527,6	5015,8
Juin	0,3	+	11	1,741	0,920	0,503	0,328	83,41	605,9	3513,6
Juillet	0,3	+	11	1,520	0,745	0,439	0,235	90,39	766,9	10056,8
Août	1,0	+	12	0,938	1,243	0,262	0,374	95,30	437,8	3884,6
Septembre	0,3	—	7	1,478	1,350	0,527	0,481	88,44	489,9	4644,9
Octobre	1,6	—	11	2,016	1,814	0,583	0,524	79,33	203,4	2722,5
Janvier 1982	0,7	—	5	1,098	1,430	0,470	0,616	88,57	50,0	1161,7
Avril	3,9	—	11	1,770	1,596	0,512	0,461	82,43	80,4	1544,2
Septembre	3,6	—	13	1,652	1,944	0,446	0,525	88,33	257,4	1019,4
Juillet 1983	3,9	—	15	1,809	2,516	0,463	0,644	76,06	242,0	689,2
Octobre	1,6	—	11	2,520	1,652	0,728	0,477	64,33	124,6	752,7
Novembre	0,8	—	11	2,533	2,027	0,732	0,586	64,79	89,1	739,7

par plusieurs indices : la richesse spécifique, la diversité de Shannon, l'équitabilité et l'indice de McNaughton (somme des dominances des espèces occupant les deux premiers rangs dans un échantillon). Les distributions des densités et des biomasses ont été ajustées à deux modèles mathématiques : le modèle log-linéaire de Motomura et le modèle log-normal de Preston selon les techniques décrites par Daget (1976). Enfin, la méthode graphique des diagrammes rang-fréquence (Frontier, 1976) a été utilisée pour suivre l'évolution dans le temps de la structure des associations.

RÉSULTATS

Au total, 23 espèces ont été recensées (Tabl. II) mais la richesse spécifique moyenne, paramètre mieux adapté que la richesse totale à l'étude comparative de la composition du peuplement (Blondel, 1979), n'atteint que 10,1. Cette valeur est la plus faible de celles obtenues pour les Mollusques Bivalves des différents étages du plateau continental : 11,9 à 95 m de profondeur dans le circalittoral côtier, 12,8 à 125 m et 12,1 à 180 m dans le circalittoral du large (échantillonnage effectué au cours des campagnes « Rétrode », résultats non publiés).

Tabl. II. — Dominance, densité et biomasse moyennes. *Average dominance, density, and biomass.*

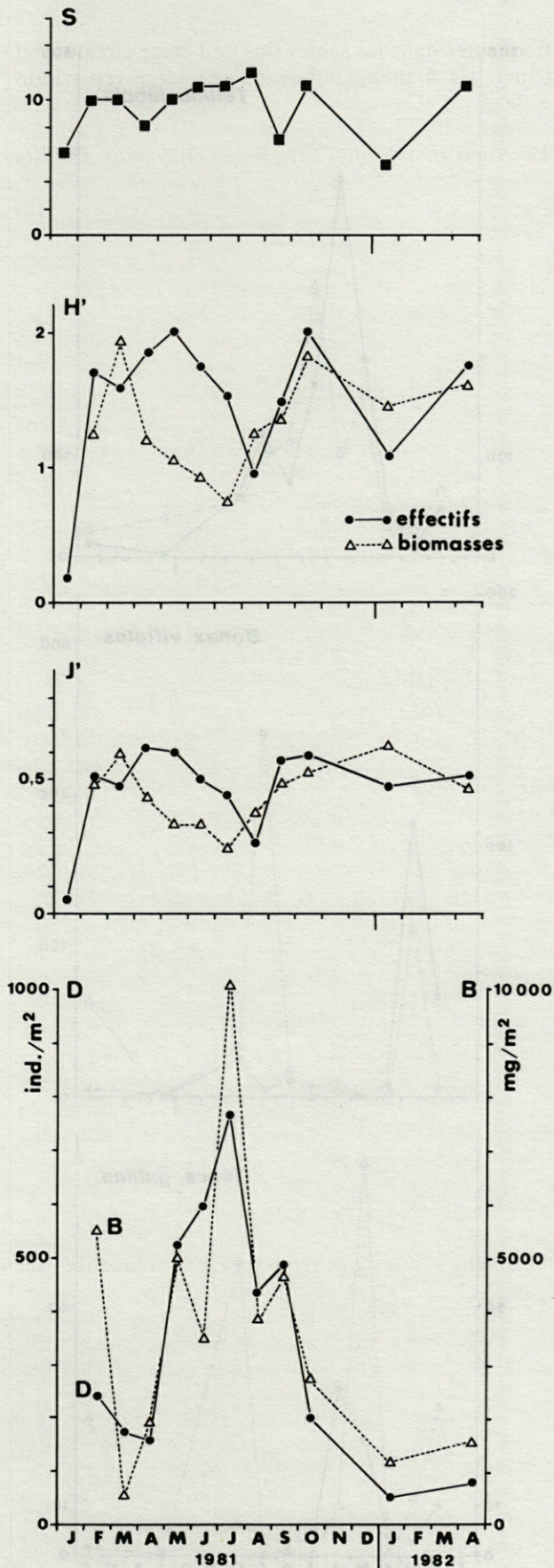
Espèces	Dominances totales (%)	Densités moyennes (i/m ²)	Densités moyennes (%)	Biomasses moyennes (mg/m ²)	Biomasses moyennes (%)
1 <i>Abra alba</i>	47,95	133,5	45,0	632,5	21,7
2 <i>Tellina fabula</i>	24,44	78,4	26,4	88,9	3,1
3 <i>Donax vittatus</i>	13,05	19,1	6,4	35,4	1,2
4 <i>Macra corallina</i>	6,20	25,6	8,6	298,9	10,3
5 <i>Venus gallina</i>	3,00	8,8	3,0	18,2	0,6
6 <i>Pharus legumen</i>	2,95	17,4	5,9	1806,3	62,0
7 <i>Mysella bidentata</i>	0,90	5,8	2,0	0,3	< 0,1
8 <i>Spisula subtruncata</i>	0,33	0,3	0,1	0,1	< 0,1
9 <i>Tellina tenuis</i>	0,23	1,5	0,5	0,1	< 0,1
10 <i>Montacuta ferruginosa</i>	0,22	2,3	0,8	0,1	< 0,1
11 <i>Lutraria lutraria</i>	0,21	1,6	0,5	0,2	< 0,1
12 <i>Dosinia lupinus</i>	0,18	0,9	0,3	28,6	1,0
13 <i>Phaxas pellucidus</i>	0,16	0,7	0,2	3,3	0,1
14 <i>Corbula gibba</i>	0,07	0,6	0,2	< 0,1	< 0,1
15 <i>Donax trunculus</i>	0,02	0,1	< 0,1	< 0,1	< 0,1
16 <i>Ensis siliqua</i>	0,02	0,1	< 0,1	0,6	< 0,1
17 <i>Cardium paucicostatum</i>	0,01	< 0,1	< 0,1	< 0,1	< 0,1
18 <i>Abra nitida</i>	< 0,01	< 0,1	< 0,1	< 0,1	< 0,1
19 <i>Abra prismatica</i>	< 0,01	0,1	< 0,1	0,1	< 0,1
20 <i>Callista chione</i>	< 0,01	—	—	—	—
21 <i>Donax politus</i>	< 0,01	—	—	—	—
22 <i>Glycymeris glycymeris</i>	< 0,01	< 0,1	< 0,1	< 0,1	< 0,1
23 <i>Venerupis rhomboides</i>	< 0,01	< 0,1	< 0,1	< 0,1	< 0,1
	100,0	296,8	100,0	2913,7	100,0

La densité moyenne sur la période d'échantillonnage est de 296,8 individus/m². On constate que plus de 98 % du total sont représentés par 8 espèces : *Abra alba*, *Tellina fabula*, *Donax vittatus*, *Macra corallina*, *Venus gallina*, *Pharus legumen*, *Mysella bidentata* et *Montacuta ferruginosa*. Les espèces restantes sont plus rares et viennent de peuplements voisins : *Tellina tenuis* et *Donax trunculus* se rencontrent dans les sables moyens à *Nephtys cirrosa*; *Phaxas pellucidus*, *Corbula gibba*, *Dosinia lupinus*,

Abra nitida, *Cardium paucicostatum* sont des espèces fréquentes dans les sables fins de l'étage circalittoral côtier, les 4 premières ayant une large répartition écologique (Cornet, 1985); *Abra prismatica* caractérise les sables moyens circalittoraux; *Donax politus*, *Venerupis rhomboides*, *Glycymeris glycymeris*, *Callista chione* se rencontrent dans les sables grossiers et fins graviers qui forment des cordons longitudinaux sur les fonds de 40 à 70 m. Parmi les espèces principales, on remarque la présence de *Mysella bidentata* et *Montacuta ferruginosa*, espèces commensales d'Echinodermes (Boss, 1965; Ockelmann et Muus, 1978). Dans la zone étudiée, la première vit en association avec *Ophiura texturata* et la seconde avec *Echinocardium cordatum*.

La biomasse moyenne atteint 2913,7 mg/m². Dans ce cas, la communauté n'est plus dominée par *Abra alba* mais par *Pharus legumen* dont la densité moyenne n'est que de 17,4 individus/m², soit près de 7 fois moins que celle d'*A. alba*. Cette particularité est due à la grande différence de poids individuel qui existe entre ces 2 espèces pour une même taille. La présence d'un seul individu adulte de *Pharus legumen* dans un prélèvement entraîne une très forte valeur de la biomasse (en moyenne 392 mg pour 100 mm de longueur). Outre cette espèce, c'est aussi le cas de *Macra corallina* et de *Dosinia lupinus* dont le poids sec maximum mesuré libre de cendres est, respectivement, 152,5 et 180,5 mg. Cette caractéristique doit rester présente à l'esprit lorsque l'on veut interpréter les variations de la biomasse.

Les densités et les biomasses totales présentent des écarts de grande amplitude et varient sensiblement de la même façon au cours de l'année 1981-82 : minima en mars-avril, maxima en juillet suivis d'une chute jusqu'en janvier (Fig. 2). La Figure 3 qui rassemble les fluctuations saisonnières des 6 espèces venant en tête par leur dominance numérique, confirme que cette évolution parallèle n'est pas imputable à une seule espèce : *Abra alba* est responsable du maximum des densités et *Pharus legumen* de celui des biomasses. Les fortes variations de densité sont dues à la présence de jeunes individus issus des recrutements survenus au cours des mois qui ont précédé leur apparition dans les prélèvements, la longueur minimum retenue lors de l'échantillonnage étant environ 1,5 mm. Ce fait apparaît nettement sur les histogrammes des fréquences de tailles construits pour l'étude de la cinétique démographique des principales espèces (Cornet, à paraître). Ces arrivées se produisent pendant une grande partie de l'année avec plus ou moins d'intensité. Les 3 pics principaux sont ceux de *Macra corallina* en mai (196,7 individus/m²), de *Tellina fabula* en juin (376,7 individus/m²) et d'*Abra alba* en juillet (463,3 individus/m²). Il existe donc un décalage entre les périodes de densité maximum des 3 espèces qui constituent l'essentiel des Mollusques Bivalves de cette station littorale, témoignage d'un éventuel décalage des périodes de recrutement larvaire.



La diversité spécifique est toujours faible. Comprise entre 1 et 2 bits/individu dans la plupart des cas, elle ne dépasse pas 2,533 (nov. 1983). Sa valeur moyenne est un peu plus élevée pour les effectifs (1,648) que pour les biomasses (1,512). L'évolution de la diversité rapportée aux effectifs pendant un cycle annuel (Fig. 2) montre une succession de 2 modes, en mai et oct.; les valeurs les plus faibles sont dues à la dominance d'une espèce : *Donax vittatus* en janv. 1981, *Abra alba* en août 1981 et janv. 1982. Dans le cas des biomasses, la forte décroissance observée de mai à juillet est liée aux valeurs élevées de *Pharus legumen*. Dans la seconde moitié de l'année, les variations de la diversité des densités et des biomasses sont analogues.

Lorsque le nombre d'espèces est réduit, comme c'est le cas ici, l'interprétation des fluctuations de la diversité spécifique doit être faite avec prudence. L'examen des distributions d'abondance peut alors apporter davantage de précisions (Amanieu *et al.*, 1981). Pour cela, des diagrammes (non figurés ici) représentant les logarithmes des densités et des biomasses en fonction du rang des espèces (modèle log-linéaire) ou du probit de ce rang (modèle log-normal) ont été construits. Pour choisir le modèle qui s'ajuste le mieux aux valeurs expérimentales, le coefficient de corrélation des droites de régression linéaire a été employé car la méthode qui consiste à comparer la somme des écarts quadratiques réduits entre les effectifs de l'échantillon et les effectifs théoriques calculés n'est pas applicable ici du fait de la distribution spatiale de type contagieux de la majorité des espèces de ces fonds.

La règle empirique établie par Inagaki (1967) pour le modèle log-linéaire de Motomura et étendue au modèle log-normal de Preston (Amanieu, *et al.*, 1981) a été utilisée : l'ajustement est considéré comme mauvais si $|r| < 0,95$, approximatif si $0,95 \leq |r| < 0,98$, assez rigoureux si $0,98 \leq |r| < 0,99$ et rigoureux si $|r| > 0,99$. On constate (Tabl. III) que le nombre d'ajustements satisfaisants est plus élevé pour le modèle log-linéaire que pour le modèle log-normal, la différence entre les deux étant plus nette pour les effectifs que pour les biomasses. On peut donc considérer que dans la majorité des échantillons, les distributions d'abondance se rapprochent plutôt de la log-linéarité, loi qui apparaît lorsque, dans un peuplement, un très petit nombre d'espèces est dominant tandis que les autres sont faiblement représentées. Avec une moyenne de 82,68 %, l'indice de McNaughton confirme cette

Fig. 2. — Evolution saisonnière de quelques paramètres de structure (ensemble des espèces). S : richesse spécifique, H' : diversité de Shannon, J' : équitabilité, D : densité, B : biomasse.

Seasonal change of some structural parameters (all species). S : species richness, H' : Shannon diversity, J' : evenness, D : density, B : biomass.

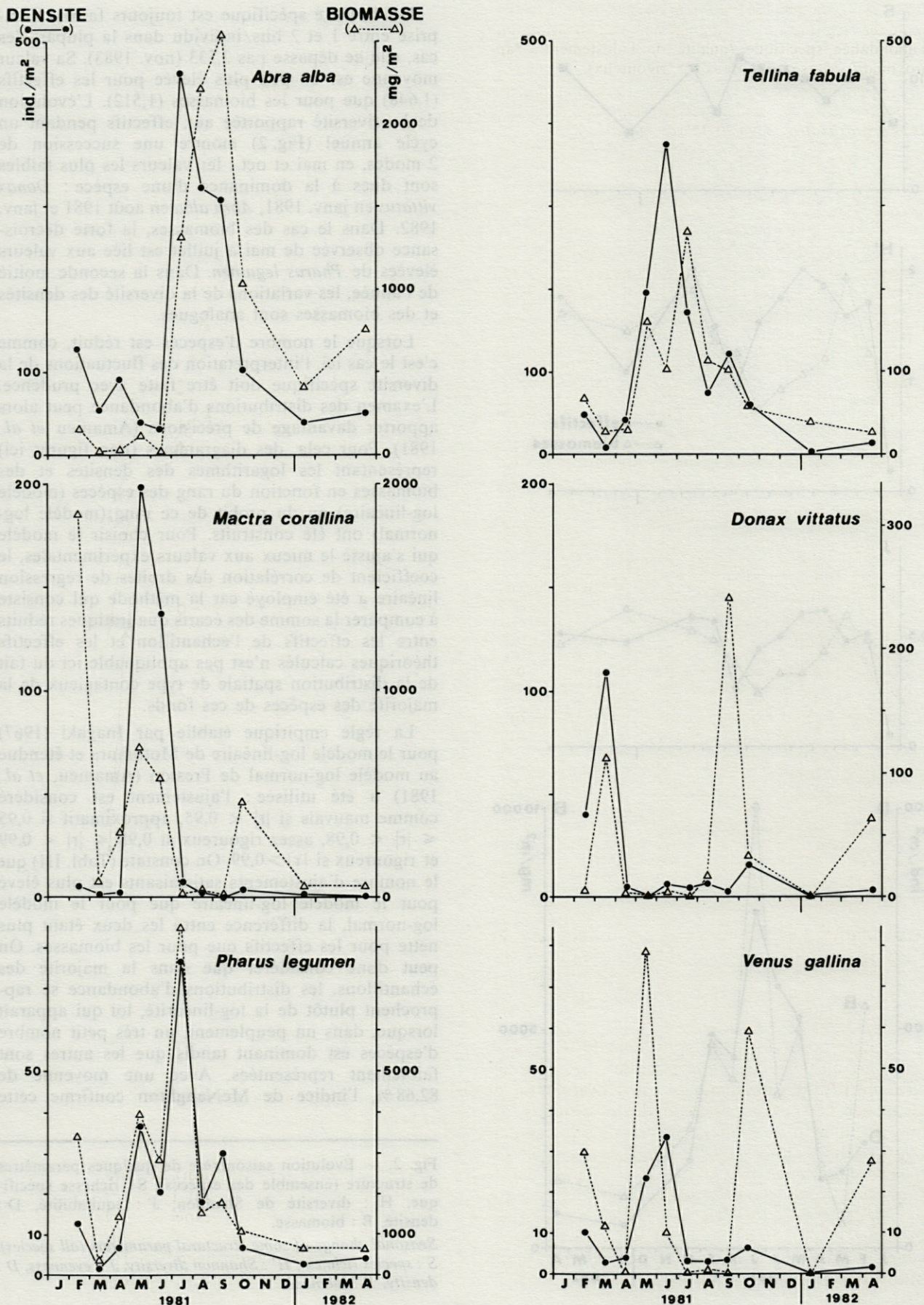


Fig. 3. — Evolution saisonnière des densités et des biomasses des espèces principales.
 Seasonal change of the main species density and biomass.

Tabl. III. — Paramètres d'ajustement des modèles mathématiques log-linéaire et log-normal aux distributions d'abondance spécifique (qualité de l'ajustement : *approximatif, **assez rigoureux, ***rigoureux).

Fitting parameters of log-linear and log-normal mathematical models to specific abundance distributions (goodness of fit : *approximative, **good, ***very good).

		Effectifs			
Mois		Modèle log-linéaire		Modèle log-normal	
		r	m	r	m'
Janvier 1981		0,655	0,450	0,614	0,164
Février		0,984 **	0,475	0,955 *	0,075
Mars		0,962 *	0,524	0,935	0,100
Avril		0,989 **	0,442	0,967 *	0,090
Mai		0,981 **	0,537	0,985 **	0,101
Juin		0,983 **	0,517	0,964 *	0,080
Juillet		0,969 *	0,504	0,946	0,074
Août		0,953	0,528	0,945	0,071
Septembre		0,958 *	0,440	0,911	0,118
Octobre		0,973 *	0,612	0,962 *	0,142
Janvier 1982		0,894	0,460	0,845	0,229
Avril		0,954 *	0,638	0,944	0,169
Septembre		0,953 *	0,603	0,930	0,102
Juillet 1983		0,966 *	0,648	0,942	0,108
Octobre		0,987 **	0,670	0,982 **	0,211
Novembre		0,958 *	0,707	0,921	0,301

		Biomasses			
Mois		Modèle log-linéaire		Modèle log normal	
		r	m	r	m'
Janvier 1981		0,965 *	0,126	0,930	0,023
Février		0,987 **	0,272	0,977 *	0,056
Mars		0,948	0,339	0,974 *	0,032
Avril		0,983 **	0,294	0,994 ***	0,047
Mai		0,977 *	0,247	0,960 *	0,025
Juin		0,993 ***	0,265	0,982 **	0,042
Juillet		0,975 *	0,200	0,956 *	0,019
Août		0,973 *	0,302	0,935	0,030
Septembre		0,964 *	0,115	0,942	0,016
Octobre		0,978 *	0,318	0,958 *	0,027
Janvier 1982		0,976 *	0,343	0,965 *	0,110
Avril		0,970 *	0,337	0,947	0,029
Septembre		0,988 **	0,363	0,968 *	0,025
Juillet 1983		0,975 *	0,442	0,964 *	0,030
Octobre		0,986 **	0,408	0,975 *	0,042
Novembre		0,984 **	0,299	0,967 *	0,024

particularité. La dominance totale d'*Abra alba* atteint presque 50 %, celle de *Tellina fabula* n'est plus que de 25 %, suivie par *Donax vittatus* avec 13 % et les 20 autres espèces sont réparties dans les 15 % qui restent (Tabl. I).

Toutefois, du fait des approximations utilisées pour les ajustements, l'interprétation des résultats issus de l'emploi des modèles est délicate. Afin de visualiser l'évolution annuelle de la structure démographique du peuplement, les abondances ont été représentées en fonction des rangs, en coordonnées logarithmiques. Frontier (1976) a montré que la forme des courbes ainsi obtenues est caractéristique des stades consécutifs des successions écologiques. Pour les 16 périodes d'échantillonnage, les courbes sont généralement groupées à l'exception de quelques cas. 6 exemples sont donnés sur la Figure 4. Le

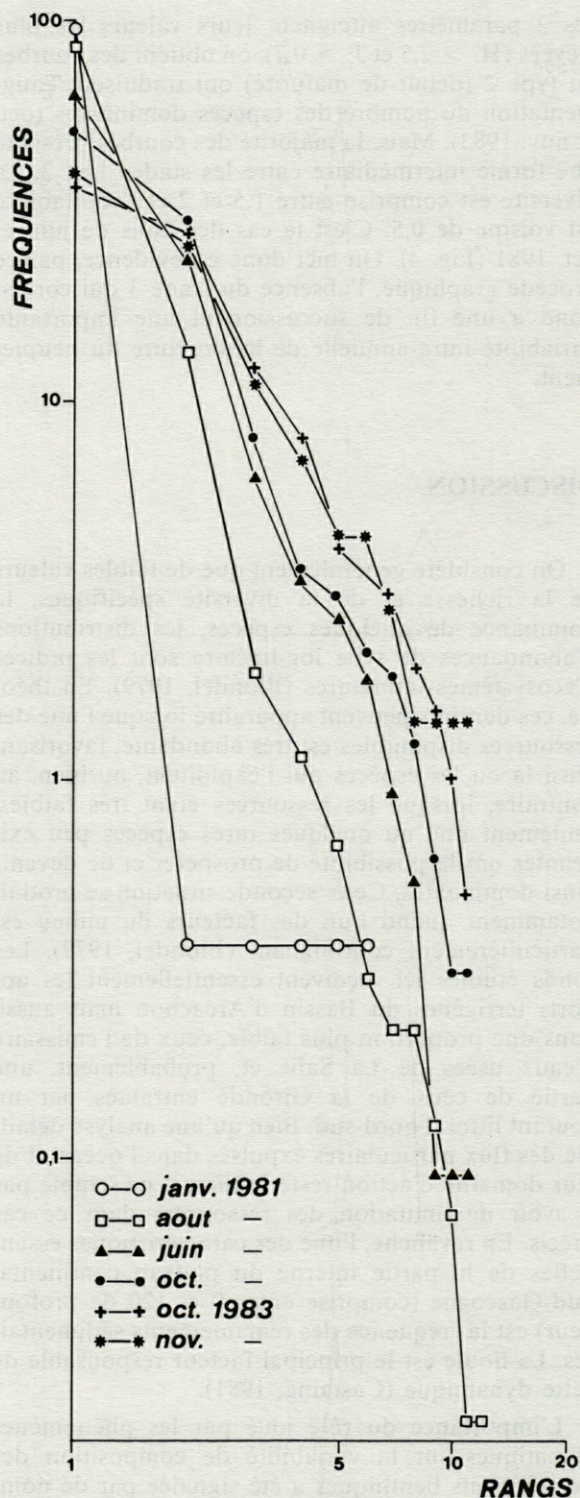


Fig. 4. — Diagrammes rang-fréquence.
Frequency-rank curves.

stade 1 (début de succession), apparaît en janv. et août 1981. Cette phase qui traduit la dominance d'un très petit nombre d'espèces — *Donax vittatus* en janv., *Abra alba* en août — et la rareté des autres, correspond à de faibles diversités ($H' < 1$) et à de faibles équitabilités ($J' < 0,3$). Au contraire, lorsque

ces 2 paramètres atteignent leurs valeurs les plus élevées ($H' > 2,5$ et $J' > 0,7$), on obtient des courbes du type 2 (début de maturité) qui traduisent l'augmentation du nombre des espèces dominantes (oct. et nov. 1983). Mais, la majorité des courbes présente une forme intermédiaire entre les stades 1 et 2. La diversité est comprise entre 1,5 et 2 et l'équitabilité est voisine de 0,5. C'est le cas des mois de juin et oct. 1981 (Fig. 4). On met donc en évidence, par ce procédé graphique, l'absence du stade 3 qui correspond à une fin de succession et une importante variabilité intra-annuelle de la structure du peuplement.

DISCUSSION

On considère généralement que de faibles valeurs de la richesse et de la diversité spécifiques, la dominance de quelques espèces, les distributions d'abondances de type log-linéaire sont les indices d'écosystèmes immatures (Blondel, 1979). En théorie, ces derniers peuvent apparaître lorsque l'une des ressources disponibles est très abondante, favorisant ainsi la ou les espèces qui l'exploitent, ou bien, au contraire, lorsque les ressources étant très faibles, seulement une ou quelques rares espèces peu exigeantes ont la possibilité de prospérer et de devenir ainsi dominantes. Cette seconde situation se produit notamment quand l'un des facteurs du milieu est particulièrement contraignant (Blondel, 1979). Les fonds étudiés ici reçoivent essentiellement les apports terrigènes du Bassin d'Arcachon mais aussi, dans une proportion plus faible, ceux de l'émissaire d'eaux usées de La Salie et, probablement, une partie de ceux de la Gironde entraînés par un courant littoral nord-sud. Bien qu'une analyse détaillée des flux particuliers expulsés dans l'océan et de leur domaine d'action reste à faire, il ne semble pas y avoir de limitation des ressources dans ce cas précis. En revanche, l'une des caractéristiques essentielles de la partie interne du plateau continental Sud-Gascogne (comprise entre 0 et 120 de profondeur) est la fréquence des remaniements sédimentaires. La houle est le principal facteur responsable de cette dynamique (Castaing, 1981).

L'importance du rôle joué par les phénomènes climatiques sur la variabilité de composition des peuplements benthiques a été signalée par de nombreux auteurs (*cf.* Glémarec, 1978, 1979). Il s'agit là d'un aspect du problème plus général qu'est la stabilité des écosystèmes, concept dont l'acceptation est parfois difficile à cerner (Pimm, 1984). En règle générale, de tels écosystèmes qui renferment des espèces à large potentiel écophysologique se rencontrent dans les zones littorales. Certains ont déjà été décrits régionalement dans l'estuaire de la Gironde (Bachelet, 1979), dans le Bassin d'Arcachon (Castel, 1980; Labourg, 1980) et, dans le secteur

étudié ici, Sorbe (1984) a pu individualiser un ensemble suprabenthique soumis à des facteurs contraignants et imprévisibles.

L'hydrodynamisme peut agir sur les peuplements de plusieurs façons. Il provoque d'une part une homogénéisation des températures jusqu'à une profondeur relativement importante. Une amplitude annuelle de 4,5 °C pour une moyenne de 13,1 °C a été mesurée en 1969-70 à - 30 m (données J.-M. Bouchet, communication personnelle). Mais son action s'exerce aussi sur les facteurs édaphiques. Dans le cas présent, deux possibilités doivent être envisagées. Lorsque le substrat est déplacé (intempéries hivernales périodiques ou tempêtes aperiodiques), les populations sont dispersées et partiellement détruites. Une nouvelle phase de colonisation débutera avec l'installation des larves présentes dans le milieu et avec l'arrivée d'immigrants. Pour la succession écologique, la plus ou moins grande instabilité du biotope se traduit donc par l'impossibilité d'atteindre la phase climacique. Les diagrammes rang-fréquence illustrent bien ce fait : l'état du système est presque toujours compris entre les stades 1 et 2, c'est-à-dire en début de succession. Inversement, l'absence de perturbations de forte amplitude pendant une période suffisamment longue doit permettre le développement de l'ensemble des processus successionnels. L'amorce d'une telle situation se dessine au cours du second semestre de 1983 où la richesse et la diversité spécifiques sont plus élevées que la moyenne et où des stades 2 (début de maturité) apparaissent sur les diagrammes.

Dans les intervalles qui séparent ces perturbations de forte amplitude et de faible fréquence, l'hydrodynamisme doit principalement affecter les particules fines. Castaing (1981) a calculé que dans la zone littorale, les sédiments superficiels sont mis en oscillation pendant plus de 50 % du temps pour des houles dont la période est de 12 secondes, ce qui correspond aux conditions les plus fréquentes rencontrées dans le Golfe de Gascogne. Les particules en suspension sont reprises et transportées par deux sortes de courants : les uns sont perpendiculaires au rivage avec une résultante dirigée vers le large et les autres sont parallèles à la côte avec une résultante orientée vers le sud (Weber, 1978). Les courants de marée joueraient un rôle moins important.

Ces particules fines constituent l'essentiel des ressources alimentaires des invertébrés détritivores. En fonction de leur morphologie mais aussi selon les caractéristiques des éléments susceptibles d'être ingérés et, dans une certaine mesure, suivant les conditions de milieu (Pearson et Rosenberg, 1978), ces organismes peuvent être séparés en deux grandes catégories : les mangeurs de suspensions ou « suspensivores » et les mangeurs de dépôts ou « dépositivores », elles-mêmes divisées en groupes plus spécialisés. Sur les substrats meubles, on admet généralement que les deux principaux facteurs qui conditionnent la répartition de ces deux grands

ensembles sont la stabilité sédimentaire et les flux de matière organique (Jumars et Fauchald, 1977). Il est, de plus, bien établi qu'une forte corrélation existe entre l'abondance des dépositives et l'importance de la fraction pélitique du sédiment (Sanders, 1958). Cela se vérifie pour les Bivalves infralittoraux de cette zone mais on a également pu mettre en évidence une alternance des types trophiques dominants lors d'une étude comparative de la composition du macrobenthos entre 1974 et 1978 (Bouchet *et al.*, 1983). Bien que moins nettement marquée, cette particularité se retrouve ici. Au cours du second semestre de 1983, période qui, on l'a vu, se distingue des précédentes par la plus grande maturité de son peuplement, la dominance des suspensivores (*Mactra corallina*, *Pharus legumen* et *Venus gallina*) a tendance à augmenter face à celle des dépositives typiques tels que *Abra alba* et *Tellina fabula*.

L'évolution dans le temps et l'espace de la répartition des éthologies trophiques laisse supposer que les dépositives constituent le groupe dominant lorsque les teneurs en particules fines sont élevées, qu'elles soient sous forme de dépôts ou de suspensions, et que les suspensivores prennent le relais quand le taux d'éléments fins décroît. Plusieurs arguments relatifs à l'abondance et à la nature des particules ingérées peuvent être avancés pour expliquer ce résultat paradoxal. On sait, d'une part, que les suspensivores sont plus sensibles au colmatage des branchies que les dépositives (Levinton, 1977), ces derniers pouvant de plus absorber des éléments de plus grande taille que ceux qui sont acceptés par les suspensivores (Jorgensen, 1966); ce phénomène retentit sur l'alimentation et sur la respiration, fonctions intimement liées chez les Mollusques Bivalves. D'autre part, les dépositives consomment principalement la matière organique et les bactéries associées aux éléments minéraux alors que les suspensivores se nourrissent de préférence de phytoplancton (Levinton, 1974). Du fait de la réduction de la luminosité, ce dernier pourrait se raréfier dans les eaux très turbides et constituer un facteur de réduction de l'abondance des suspensivores.

Ainsi, dans les sables fins gris étudiés, on peut admettre qu'il existe trois zones concentriques. A proximité immédiate des sources de particules fines où la turbidité est toujours forte, se trouve une communauté permanente à *Abra alba*. Au large où les taux sont réduits et la turbidité faible, les sables fins gris sont colonisés par le peuplement à *Venus gallina* — *Mactra corallina* typique (*cf.* Cornet *et al.*, 1983). Entre les deux, on rencontre une zone dominée par des représentants de l'un ou de l'autre des peuplements qui l'entourent suivant la forme que revêt la phase sestonique. Une telle disposition est évidemment très schématique. En pratique, les études cartographiques (Bouchet et Cornet, 1976; Bouchet *et al.*, 1982, 1983) ont montré la présence d'une mosaïque de faciès très mobiles.

Cette variabilité se retrouve au niveau des stratégies adaptatives. Les stratégies démographiques (« r » ou « K ») et cénotiques (« i » ou « s ») sont reconnaissables grâce à un certain nombre de caractéristiques structurales (*cf.* revue dans Blandin *et al.*, 1976; Blondel, 1979; Barbault, 1981 a). Dans les milieux contraignants et imprévisibles, il est admis que l'on rencontre essentiellement des stratégies « r » qui investissent la plus grande partie de leur énergie dans la reproduction pour assurer leur maintien en dépit des mortalités catastrophiques qui peuvent les frapper. Ils constituent des communautés à stratégie cénotique « i » qui caractérise les écosystèmes paucispécifiques à faible diversité. Ceci peut s'appliquer aux dépositives comme *Abra alba* ou *Tellina fabula*, Bivalves qui paraissent être les premiers à coloniser le sédiment après remaniement du fait de leur tolérance aux fortes turbidités. Les suspensivores comme *Venus gallina* ou *Pharus legumen* qui ne deviennent dominants qu'à la suite de la stabilisation des facteurs climatiques seraient donc davantage « K ». De plus, la présence simultanée de ces deux types éthologiques susceptibles de se remplacer en fonction des conditions édapho-climatiques confère au peuplement une certaine redondance fonctionnelle potentielle conduisant plutôt à une stratégie cénotique de type « s ».

Cependant, il est relativement délicat d'interpréter les traits structuraux d'une population ou d'un peuplement en terme de stratégie adaptative du fait de la difficulté d'emploi de ce concept (Barbault, 1981 b). Toutes les composantes du système fonctionnel population-environnement devraient être prises en considération... ce qui est irréalisable dans la pratique. En effet, le rôle primordial des interactions entre facteurs physiques et populations ne signifie pas pour autant l'absence d'autres relations (*cf.* Levinton, 1977) : il existe de toute évidence des actions réciproques intra- et interspécifiques (prédation notamment) qui interviennent dans le fonctionnement de l'écosystème. Il faut aussi préciser qu'à cette échelle les facteurs climatiques ne sont pas seuls en cause : le benthos joue lui-même un rôle important dans les remises en suspension (Tenore, 1977; Zeitzschel, 1980), notamment au cours des périodes de calme hydrologique pendant lesquelles la bioturbation peut se développer (Turcq, 1984). D'autre part, les stratégies d'un seul groupe taxonomique ne reflètent pas forcément celles de l'ensemble du peuplement dans lequel il se trouve. Ainsi, Amanieu *et al.* (1980) suggèrent que, dans certains étangs palavasiens, les Mollusques Bivalves doivent avoir des stratégies démographiques plus « K » que les Crustacés ou les Annélides dont le comportement migratoire peut être privilégié pour échapper à d'éventuelles perturbations; de même, Simon et Dauer (1977) ont montré que les Annélides Polychètes sont plus « opportunistes » que les Mollusques ou les Amphipodes car ils peuvent recoloniser plus

rapidement que ces derniers une zone devenue azoïque.

Malgré ces réserves, ces observations montrent l'importance de l'action de l'hydrodynamisme sur la variabilité structurale du peuplement, notamment par l'intermédiaire de la teneur en particules fines des premiers centimètres situés au-dessus du sédiment, couche d'eau dans laquelle une partie des invertébrés benthiques trouve sa nourriture mais dont les paramètres physiques et chimiques sont encore trop rarement considérés dans les études relatives à la faune endogée.

CONCLUSION

Si ces résultats, obtenus à partir des Mollusques Bivalves pris comme modèles de la macrofaune endogée, contribuent à prouver que les interactions entre particules sédimentaires et forces hydrodynamiques sont une des composantes essentielles des équilibres écologiques en milieu marin, ils suscitent également un grand nombre de réflexions et d'interrogations.

Il n'est pas douteux que l'on puisse relier les variations de composition, de structure et, partant, d'organisation des peuplements aux facteurs de stabilisation et de déstabilisation des sédiments, mais les modalités d'action demeurent mal connues. Pourtant, du fait de leurs conséquences sur les transferts énergétiques et sur le déterminisme des adaptations fonctionnelles des espèces, ces phénomènes sont dignes du plus grand intérêt. Les remises en suspension interviennent en effet au niveau du partage de l'énergie en augmentant la complexité des chaînes alimentaires (Tenore, 1977; Zeitzchel, 1980). De plus, dans la problématique évolutionniste actuelle, l'accent est mis sur le rôle déterminant des pressions sélectives dues à la variabilité de l'environnement et sur les adaptations physiologiques, démographiques et génétiques qui s'ensuivent. Pour les Mollusques Bivalves, le degré d'euryécie des espèces a été envisagé, vis-à-vis du facteur trophique notamment (Jackson, 1972, 1974; Levinton, 1974; Kauffman, 1978), et des schémas phylogénétiques ont pu être proposés sur la base de considérations éthologiques (Purchon, 1978; Scarlato et Starobogotov, 1978; Vogel et Gutmann, 1980).

Il est vraisemblable que le benthos peut constituer un bon modèle pour l'étude de ces deux problèmes fondamentaux, mais ceux-ci ne pourront être approfondis que si l'on dispose d'un maximum d'informations sur les aspects hydrologiques, géochimiques, biochimiques et biologiques des processus qui se déroulent à l'interface eau-sédiment. Dans ces perspectives, la pluridisciplinarité de la recherche prend tout son sens.

BIBLIOGRAPHIE

- AMANIEU M., J. FERRARIS et O. GUELORGET, 1980. Organisation et évolution des peuplements des lagunes littorales. Application à la macrofaune benthique des étangs palavasiens. *In* Recherches d'écologie théorique. Les stratégies adaptatives : 251-277. Maloine, Paris.
- AMANIEU M., P.L. GONZALEZ et O. GUELORGET, 1981. Critères de choix d'un modèle de distribution d'abondances. Application à des communautés animales en écologie benthique. *Acta Oecologia, Oecol. Gener.*, 2 (3) : 265-286.
- AMOUREUX L., 1971. Annelides Polychètes capturés au large de la côte d'Arcachon. Inventaire taxonomique. *Bull. Soc. linn. Bordeaux*, 1 (7) : 147-164.
- BACHELET G., 1979. Dynamique de la macrofaune benthique et production des Lamellibranches de l'estuaire de la Gironde. Thèse 3^e cycle, Univ. Paris VI, 163 p.
- BACHELET G., 1981a. Etude d'impact des travaux de dragage sur le milieu biologique de l'embouchure de la Gironde. Mai 1979-novembre 1980. Rapport contrat Port Autonome de Bordeaux/ADERA, 68 p.
- BACHELET G., 1981b. Données préliminaires sur l'organisation trophique d'un peuplement benthique marin. *Vie Milieu*, 31 (3-4) : 205-213.
- BACHELET G. et M. CORNET, 1981. Données sur le cycle biologique d'*Abra alba* (Mollusque Bivalve) dans la zone Sud-Gascogne. *Ann. Inst. océanogr.*, 57 (2) : 111-123.
- BARBAULT R., 1981a. Ecologie des populations et des peuplements. Masson, Paris, 200 p.
- BARBAULT R., 1981b. Les stratégies de reproduction. Intérêt et limites de la problématique évolutionniste en écologie. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 106 (4) : 445-450.
- BLANDIN P., R. BARBAULT et C. LECORDIER, 1976. Réflexions sur la notion d'écosystème : le concept de stratégie cénotique. *Bull. Ecol.*, 7 (4) : 391-410.
- BLONDEL J., 1979. Biogéographie et écologie. Masson, Paris, 173 p.
- BOSS K.J., 1965. Symbiotic erycinacean bivalves. *Malacologia*, 3 : 183-195.
- BOUCHET J.M., G. BACHELET, M. CORNET, J.P. LISSALDE et J.C. SORBE, 1982. Etude de l'impact d'un émissaire en mer à La Salie (au sud des passes du Bassin d'Arcachon); Rapport de contrat CNEXO/Univ. Bordeaux I, 89 p.
- BOUCHET J.M., G. BACHELET, M. CORNET, J.P. LISSALDE, J.C. SORBE et L. AMOUREUX, 1983. Evolution des peuplements des fonds côtiers au large du Bassin d'Arcachon. *Oceanol. Acta*, Actes 17^e Symposium européen de Biologie marine, Brest, 27 sept.-1^{er} oct. 1982 : 39-43.
- BOUCHET J.M. et M. CORNET, 1976. Etude biosédimentaire au large de La Salie et de l'entrée du Bassin d'Arcachon. Rapport de contrat La Cellulose du Pin/Univ. Bordeaux I, 76 p.
- CASTAING P., 1981. Le transfert à l'océan des suspensions estuariennes. Cas de la Gironde. Thèse Doctorat Etat, Univ. Bordeaux I, 530 p.
- CASTEL J., 1980. Description des peuplements de Copépodes méiobenthiques dans un système lagunaire du Bassin d'Arcachon. Utilisation de modèles de distributions d'abondance. *Cah. Biol. mar.*, 21 : 73-89.

- CORNET M., 1979. Etude biosédimentaire au large de l'embouchure de la Gironde. Rapport de contrat Port Autonome de Bordeaux/Univ. Bordeaux I, 81 p.
- CORNET M., 1985. Recherches sur l'écologie des Mollusques Bivalves du plateau continental Sud-Gascogne. *Ann. Inst. océanogr.*, **61** : 59-74.
- CORNET M. Estimation de la production annuelle de populations d'*Abra alba* (Mollusque Bivalve) du plateau continental Sud-Gascogne. *Oceanol. Acta*, à paraître.
- CORNET M., J.P. LISSALDE, J.M. BOUCHET, J.C. SORBE et L. AMOUREUX, 1983. Données qualitatives sur le benthos et le suprabenthos d'un transect du plateau continental Sud-Gascogne. *Cah. Biol. mar.*, **24** (1) : 69-84.
- DAGET J., 1976. Les modèles mathématiques en écologie. Masson, Paris, 172 p.
- DRAPER L., 1967. Wave activity at the sea bed around northwestern Europe. *Mar. Geol.*, **5** : 133-140.
- FRONTIER S., 1976. Utilisation des diagrammes rang-fréquence dans l'analyse des écosystèmes. *J. Rech. océanogr.*, **1** (3) : 35-48.
- GLEMAREC M., 1973. The benthic communities of the european north Atlantic continental shelf. *Oceanogr. mar. Biol. Ann. Rev.*, **11** : 263-289.
- GLEMAREC M., 1978-79. Problèmes d'écologie dynamique et de succession en baie de Concarneau. *Vie et Milieu*, sér. AB, **28-29** (1) : 1-20.
- GLEMAREC M., 1979. Les fluctuations temporelles des peuplements benthiques liées aux fluctuations climatiques. *Oceanol. Acta*, **2** (3) : 365-371.
- INAGAKI H., 1967. Mise au point de la loi de Motomura et essai d'une écologie évolutive. *Vie et Milieu*, B, **18** (1) : 153-166.
- JACKSON J.B.C., 1972. The ecology of the molluscs of *Thalassia* communities, Jamaica, West Indies. II Molluscan population variability along an environmental stress gradient. *Mar. Biol.*, **14** (4) : 304-337.
- JACKSON J.B.C., 1974. Biogeographic consequences of eurytopy and stenotopy among marine Bivalves and their evolutionary significance. *Amer. Nat.*, **108** (962) : 541-560.
- JORGENSEN C.B., 1966. Biology of suspension feeding. Pergamon Press, Oxford, 357 p.
- JUMARS P.A. et K. FAUCHALD, 1977. Between-community contrasts in successful Polychaete feeding-strategies. *In Ecology of marine benthos*, **6** : 1-20, B.C. Coull Ed., Univ. South Carolina Press.
- KAUFFMAN E.G., 1978. Evolutionary rates and patterns among Cretaceous Bivalvia. *Phil. Trans. R. Soc. London*, B, **284** : 277-304.
- LABOURG P.J., 1980. Structure et évolution de la macrofaune invertébrée des écosystèmes lagunaires aménagés du Bassin d'Arcachon. Application du concept de stratégie cénotique. *In Recherches d'écologie théorique. Les stratégies adaptives* : 279-295. Maloine, Paris.
- LEVINTON J.S., 1974. Trophic group and evolution in bivalve molluscs. *Paleontology*, **17** (3) : 579-586.
- LEVINTON J.S., 1977. Ecology of shallow water deposit-feeding communities Quisset Harbor, Massachusetts. *In Ecology of marine benthos*, **6** : 191-227, B.C. Coull Ed., Univ. South Carolina Press.
- MONBET Y., 1972. Etude bionomique du plateau continental au large d'Arcachon (Application de l'analyse factorielle) Thèse 3^e cycle, Univ. Aix-Marseille, 98 p.
- MONBET Y., 1973. Contribution à la connaissance de la faune malacologique du plateau continental au large d'Arcachon. *Bull. Soc. linn. Bordeaux*, **3** (7), 147-156.
- OCKELMANN K.W. et K. MUUS, 1978. The biology, ecology and behaviour of the bivalve *Mysella bidentata* (Montagu). *Ophelia*, **17** (1) : 1-93.
- PEARSON T.H. et R. ROSENBERG, 1978. Macrobenthic succession in relation to organic enrichment and pollution of the marine environment. *Oceanogr. mar. Biol. Ann. Rev.*, **16** : 229-311.
- PIANKA E.R., 1970. On r- and K- selection. *Amer. Nat.*, **104** : 592-597.
- PIMM S.L., 1984. The complexity and stability of ecosystems. *Nature*, **307** : 321-326.
- PURCHON R.D., 1978. An analytical approach to a classification of the Bivalvia. *Phil. Trans. R. Soc. London*, B, **284** : 425-436.
- SANDERS H.L., 1958. Benthic studies in Buzzards Bay. I. Animal-sediment relationships. *Limnol. Oceanogr.*, **3** (3) : 245-258.
- SCARLATO O.A. et Y.I. STAROBOGATOV, 1978. Phylogenetic relations and the early evolution of the class Bivalvia. *Phil. Trans. R. Soc. London*, B, **284** : 217-224.
- SIMON J.L. et D.M. DAUER, 1977. Reestablishment of a benthic community following natural defaunation. *In Ecology of marine benthos*, **6** : 139-154, B.C. Coull Ed., Univ. South Carolina Press.
- SORBE J.C., 1972. Ecologie et éthologie alimentaire de l'ichthyofaune chalutable du plateau continental sud Gascogne. Thèse 3^e cycle, Univ. Aix-Marseille, 125 p.
- SORBE J.C., 1981. Rôle du benthos dans le régime alimentaire des poissons démersaux du secteur Sud Gascogne. *Kieler Meeresforsch., Sonderh.*, **5** : 479-489.
- SORBE J.C., 1984. Contribution à la connaissance des peuplements suprabenthiques néritiques sud-Gascogne. Thèse Doctorat Etat, Univ. Bordeaux I, 265 p.
- TENORE K.R., 1977. Food chain pathways in detrital feeding benthic communities : a review, with new observations on sediment resuspension and detrital recycling. *In Ecology of marine benthos*, B.C. Coull Ed., **6** : 37-53, Univ. South Carolina Press.
- TURCQ B., 1984. Faciès et formes sédimentaires du plateau continental nord aquitain, réponse aux processus hydrosédimentaires actuels. Thèse 3^e cycle Océanologie, Univ. Bordeaux I, 192 p.
- VOGEL K. et W.F. GUTMANN, 1980. The derivation of pelecypods : role of biomechanics, physiology and environment. *Lethaia*, **13** (3) : 269-275.
- WEBER O., 1978. Transits sédimentaires et évolution saisonnière de la zone littorale à La Salie (Gironde). Thèse 3^e cycle, Univ. Bordeaux I, 126 p.
- ZEITZSCHEL B., 1980. Sediment-water interactions in nutrient dynamics. *In Marine benthic dynamics* : 195-218, Tenore R. et B.C. Coull Eds, Univ. South Carolina Press.

ABONDANCE ET RÉPARTITION DES PETITS VERTÉBRÉS CONSOMMATEURS DE GRAINES DE PIN À CROCHETS (*PINUS UNCINATA* MILLER EX MIRBEL) EN FORÊT D'OSSÉJA (Pyrénées-Orientales)

*Density and distribution of mountain-pine (*Pinus uncinata* Miller ex Mirbel) seed-consuming small vertebrates in the Osséja forest (eastern-Pyrenees)*

Michel GÉNARD et Françoise LESCOURRET

Laboratoire de la Faune sauvage et de Cynégétique
C.R.A. Toulouse, BP 27, 31326 Castanet-Tolosan Cedex

OISEAUX
RONGEURS
CONSOMMATEURS DE GRAINES
PINUS UNCINATA
RÉPARTITION
ABONDANCE

RÉSUMÉ. — Des observations et des campagnes saisonnières d'échantillonnage, réalisées entre 1980 et 1985 permettent d'identifier les petits Vertébrés consommateurs de graines de Pin à crochets (*Pinus uncinata*) de la forêt d'Osséja (Pyrénées-Orientales), d'estimer leurs effectifs et leur répartition spatiale en fonction du cycle phénologique du Pin. En période enneigée, les consommateurs de graines dans le cône, alors granivores exclusifs (*Loxia curvirostra*, *Dendrocopos major*, *Sciurus vulgaris*) ou occasionnels (*Parus ater* et *Parus cristatus*, en période de déhiscence) forment un ensemble d'effectif élevé et largement réparti. A la même époque, seul *Fringilla caelebs*, sporadique et localisé, mange des graines disséminées. A la fonte des neiges, seul *L. curvirostra* continue à exploiter les cônes. En période déneigée, les consommateurs de graines disséminées, *Serinus citrinella*, *P. ater*, *P. cristatus*, *F. caelebs*, *Apodemus sylvaticus*, *Clethrionomys glareolus*, *Microtus agrestis* et *Microtus arvalis*, constituent un ensemble de fort effectif et à large répartition. Le groupe des consommateurs de graines est composé d'espèces qui ont donc des rapports très différents avec les cônes ou les graines. Les effectifs offrent, au moins pour les Oiseaux, une relative stabilité. On émet l'hypothèse que cette stabilité peut être mise en relation avec la relative constance de la production en graines du Pin à crochets dans ce secteur.

BIRDS
RODENTS
SEED-CONSUMER
PINUS UNCINATA
DISTRIBUTION
DENSITY

ABSTRACT. — Observations and seasonal field sampling, from 1980 to 1985 allowed us to identify mountain-pine (*Pinus uncinata*) seed-consuming small vertebrates in the Osséja forest (Eastern Pyrenees), and to estimate their numbers and their distribution according to the phenological cycle of pine. During the snowy season, the species which exploit cones, exclusively granivorous (*Loxia curvirostra*, *Dendrocopos major*, *Sciurus vulgaris*) or occasionally granivorous (*Parus ater* and *Parus cristatus*, during the time of dehiscence), form a large and widely distributed set. In the same period, *Fringilla caelebs* alone, in a sporadic and localized manner, eats scattered seeds. At snow-melting, *Loxia curvirostra* continues to exploit cones. After snow has melted, species which consume scattered seeds, *Serinus citrinella*, *P. ater*, *P. cristatus*, *F. caelebs*, *Apodemus sylvaticus*, *Clethrionomys glareolus*, *Microtus agrestis* and *Microtus arvalis*, constitute a large and widely distributed set. The seed-eating group is composed of species which show very different relationships with cones or seeds. The number of these seed-eaters is relatively stable, at least as regards birds, which might be related to the relative constancy of mountain-pine seed production in this area.

INTRODUCTION

Le Pin à crochets (*Pinus uncinata* Miller ex Mirbel), essence dominante de l'étage subalpin pyrénéen, a fait récemment l'objet de divers travaux d'écologie fonctionnelle, traitant d'aspects entomologiques (Torossian, 1977, 1981; Torossian *et al.*, 1984; Coudroy, 1983; Roques *et al.*, 1983), mycologiques (Durrieu *et al.*, 1981 et 1984), botaniques (Puig, 1982). Dans le cadre de ces recherches, les Vertébrés consommateurs de graines de Pin à crochets méritent une attention particulière dans la mesure où, en s'ajoutant au complexe des Insectes ravageurs du cône (Roques *et al.*, op. cit.), ils forment une guilda de granivores dont les membres se partagent une ressource nécessaire à la perpétuation de la pineraie. En outre, la sévérité des conditions climatiques en altitude peut s'accompagner d'une plus grande importance des granivores dans les communautés animales (Wiens & Nussbaum, 1975).

Une première étape nécessaire à la compréhension des relations entre ces Vertébrés granivores et les graines de Pin à crochets réside dans l'étude de leur organisation. Le présent travail s'attache ainsi à estimer leur abondance et leur répartition temporelle et spatiale dans une forêt des Pyrénées-Orientales.

MILIEU D'ÉTUDE

La forêt d'Osséja (42°23' N, 2° E), qui constitue le cadre de cette étude, est située sur le versant nord de la chaîne du Puigmal (Cerdagne, Pyrénées-Orientales). Elle est soumise à un climat montagnard à nette tendance continentale (Izard, 1977), dont la rigueur est quelque peu tempérée par un fort ensoleillement hivernal et une relative pluviosité estivale.

Installée de 1 400 à 2 300 m d'altitude, la forêt couvre 1 650 ha. Le Pin à crochets domine, mais on trouve du Pin sylvestre (*Pinus sylvestris* L.) aux parties basses et un hybride entre les deux essences, le Pin de Bouget (*Pinus bougeti* Flous) à la zone d'introgression (Probst, 1983).

Les caractéristiques des 4 principaux faciès forestiers du massif d'Osséja sont présentées Tableau I. La densité des Pins varie entre 0 dans les coupes rases et plus de 1 600 fûts/ha dans les perchis, mais les peuplements adultes comptent en moyenne moins de 700 tiges à l'hectare.

Enfin, pour comprendre la notion de disponibilité en graines pour les consommateurs, on a résumé tableau II les grandes lignes de la phénologie du cône de Pin à crochets en forêt d'Osséja. Celle du cône de Pin sylvestre est assez comparable.

Tabl. I. — Faciès forestiers du massif d'Osséja (d'après Puig, 1982).
Facies of the Osséja forest (after Puig, 1982).

Etage	Classe	Faciès	Espèce dominante	Remarques
Montagnard	<i>Quercus faginea</i> (Braun-Blanquet et Vigler, 1937)	<i>Hepatico nobilis-pinetum sylvestris</i> (Gruber, 1978)	<i>Pinus sylvestris</i>	Futaies assez denses, avec clairières et plages de régénération
			et <i>Pinus bougeti</i>	Futaies assez claires, en soulane, ou en ombrée dans les coupes. Dans ce dernier cas, on trouve divers stades d'évolution : coupe rase enherbée, îlots de régénération, larges plages de régénérations.
	<i>Pino juniperetea</i> (Rivas-Martinez, 1964)	<i>Veronico-pinetum sylvestris</i> (Rivas-Martinez, 1968)		Dans les coupes en ombrée (cf. ci-dessus)
Subalpin	<i>Vaccino piceetea</i> (Braun-Blanquet, 1939)	<i>Pino-vaccinietum myrtilli</i> (Kobzenda, 1930)	<i>Pinus uncinata</i>	Futaies assez denses, sans couvert bas au sol
				<i>Rhododendro-pinetum uncinatae</i> (Rivas-Martinez, 1968)

Tabl. II. — Phénologie du cône de Pin à crochets (*Pinus uncinata*) en forêt d'Osséja (Pyrénées-Orientales) d'après Probst (1983).

Phenology of the mountain-pine (Pinus uncinata) cone in the Osséja forest (Eastern Pyrenees) after Probst (1983).

	Apparition des cônelets	Fécondation des cônelets	Maturité des cônes et des graines	Dissémination des graines
époque	mai à juillet	juin à juillet	septembre à octobre	principalement fin d'hiver, début de printemps
année	n	n + 1	n + 1	n + 2

MÉTHODES D'ÉTUDE

I. Récolte des données

1. Identification des consommateurs

Au cours d'une période de travail de terrain continu s'étalant entre l'automne 1980 et l'automne 1982, on a procédé à des observations :

— directes, des animaux se nourrissant. Pour les consommateurs de graines disséminées, nous avons fait des affûts près de secteurs où nous avons semé des graines de pin à crochets : 2 semis en ligne et trois en quadrat ont été ainsi suivis en période enneigée, et 10 en période déneigée.

— indirectes, des indices de prédation reconnaissables : cônes exploités de manière caractéristique par telle ou telle espèce avant la dissémination des graines; téguments de graines consommées après leur dissémination (les Oiseaux les font éclater en deux parties, les Rongeurs les rongent).

En outre, des individus des différentes espèces de Micromammifères rongeurs de la forêt d'Osséja ont été capturés puis maintenus en captivité. On leur a présenté des graines de Pin à crochets éparses et dissimulées dans un couvert herbacé épais prélevé directement sur le lieu de l'étude et couvrant le fond de leur cage.

2. Recueil d'indices de l'abondance des consommateurs

2.1. Cas des Oiseaux

Des relevés printaniers ont été effectués par Echantillonnage ponctuel simple ou E.P.S. (Spitz, 1974 a). Cette technique diffère des Indices Ponctuels d'Abondance ou I.P.A. (Blondel *et al.*, 1970) en ce sens qu'on fait un seul point d'écoute de 20 mn par station; elle est particulièrement adaptée à la montagne où la durée du printemps est courte.

Des relevés hivernaux ont été effectués par une technique mise au point en forêt d'Osséja, du même principe que l'E.P.S. mais de durée 5 mn par station et que nous appelons Echantillonnage ponctuel simple hivernal ou E.P.S.H. (Génard & Lescourret, 1984).

Au printemps, les stations d'écoute sont réalisées par échantillonnage systématique sur une grille de maille 500 m. En hiver, elles sont réalisées à skis sur des courbes de niveau distantes de 100 m de dénivelé. Au total 216 points printaniers et 559 points hivernaux ont été effectués de 1980 à 1985.

2.2. Cas des rongeurs

Pour l'Ecureuil commun (*Sciurus vulgaris* L.), les contacts directs ou les indices (cônes exploités,

traces dans la neige) ont fourni quelques renseignements sur les milieux occupés.

Pour les Micromammifères, aux indices de présence que constituent les traces dans la neige s'ajoutent les résultats de piégeages en ligne (Spitz, 1969; Le Louarn; 1974) et en quadrat avec marquage et recapture (Spitz, 1969).

La forêt a été prospectée en automne de 1980 à 1982 selon un échantillonnage stratifié basé sur les types de formation végétale présents. Un seul quadrat a été installé en période hivernale (février 1982). Au total 52 lignes et 10 quadrats ont été posés.

II. Traitement des données

1. Estimation des densités

Les indices d'abondance d'Oiseaux obtenus par E.P.S. ou E.P.S.H. sont convertis en densités spécifiques grâce à des coefficients de conversion établis dans les Alpes (Spitz, 1982) et testés par nous-mêmes dans le lieu d'étude, ou établis en forêt d'Osséja (Génard & Lescourret, 1984).

Les nombres de captures de Micromammifères par ligne de piège sont convertis en densités spécifiques grâce aux équations proposées par Spitz *et al.* (1974). Sur les quadrats de piégeage on obtient une estimation des densités par l'examen du calendrier des nouvelles captures (Spitz, 1969). Cependant, étant donné la taille relativement faible de nos quadrats (0,43 à 11,7 ha), on peut penser que les résultats obtenus sont des approximations par excès (Duplantier *et al.*, 1984).

2. Biotopes préférentiels

Pour l'Ecureuil, la mise en relation de la fréquence d'observation d'indices de présence avec la densité en fûts de peuplement arboré permet des indications grossières sur les types de peuplement préférés.

Pour les Oiseaux et les Micromammifères on utilise l'analyse des correspondances (Benzecri, 1973), selon une démarche adaptée à l'étude des préférences écologiques des espèces animales et qui repose sur l'examen des proximités entre des variables décrivant l'abondance animale et des variables décrivant le milieu (Spitz, 1972; Jacob *et al.*, 1977; Le Louarn & Spitz, 1974; Treussier, 1976; Janeau, 1980). Dans le tableau relevés x variables, les relevés sont les stations d'écoute pour les Oiseaux et les « tronçons » homogènes de lignes de pièges pour les Micromammifères, les critères d'homogénéité étant fournis par la végétation. Les variables sont d'une part des indices d'abondance animale, soit des nombres de contacts par espèce d'Oiseau et par point d'écoute, et des nombres de captures par espèce de Micromammifère et par tronçon, ramenés

à 100 m de ligne et d'autre part des descripteurs du milieu (cf. annexe). Le tableau est dressé sous forme disjonctive complète. Suivant la méthode de Treussier (*op. cit.*) et Janeau (*op. cit.*), on calcule la distance entre les variables décrivant l'abondance animale et celles qui décrivent le milieu dans un espace euclidien dimensionné par les facteurs de l'A.F.C. qui sont d'importance majeure (ici, qui extraient plus de l'inertie totale/nombre de facteurs). Le seuil fixé à la distance minimale en-deçà de laquelle 2 variables sont jugées proches est basé sur le calcul de la moyenne des distances 2 à 2 entre les 2 types de variables. On ne donnera pas dans l'exposé des résultats l'interprétation des facteurs de l'A.F.C., mais uniquement, sous forme de tableaux, la synthèse qualitative de ces calculs de distance, qui permet de définir les biotopes préférentiels saisonniers des espèces concernées.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

I. Abondance et répartition des consommateurs de graines en période enneigée

1. Cas des consommateurs de graines dans le cône

Au cœur de l'hiver, les cônes sont en majorité indéhiscents. Les espèces qui sont capables d'extraire les graines des cônes fermés sont le Beccroisé des Sapins (*Loxia curvirostra* L.), le Pic épeiche

(*Dendrocopos major* L.) et l'Écureuil commun (*Sciurus vulgaris* L.). Le Beccroisé, qui se nourrit exclusivement de graines à cette saison (Newton, 1972; Nethersole-Thompson, 1975), présente alors des densités assez élevées (Fig. 1) et habite de préférence les parties hautes du massif, dans les futaies claires de 100 à 300 fûts/ha (Tabl. III). Le Pic épeiche, également granivore exclusif en hiver (Pynönen, 1939; Cuisin, 1980) a des effectifs plus faibles que le Beccroisé (Fig. 1) et réside à des altitudes plus basses et dans des peuplements plus denses, de 300 à 700 fûts/ha (Tabl. III). Pour l'Écureuil, également granivore à cette saison (Shorten, 1954; Pulliainen, 1973, Purroy & Rey, 1974), on peut simplement indiquer qu'il fréquente toute l'année des peuplements arborés assez denses.

Au fur et à mesure que l'hiver s'avance, une proportion grandissante de cônes devient déhiscente. La Mésange noire (*Parus ater* L.) et la Mésange huppée (*Parus cristatus* L.), essentiellement insectivores toute l'année (Gibb, 1960), profitent alors de l'élimination de défenses structurales qu'elles seraient incapables de briser et viennent prélever quelques graines dans les cônes ouverts. Ce phénomène a également été noté dans des pineraies de Pin sylvestre par Gibb (*op. cit.*) et Nethersole-Thompson (1975). Ces deux espèces ont des effectifs hivernaux très élevés (Fig. 1). La Mésange noire, omniprésente, trouve son optimum dans les boisements moyennement denses de 300 à 400 fûts/ha, et la Mésange huppée dans des boisements plus denses allant jusqu'à 700 fûts/ha (Tabl. III).

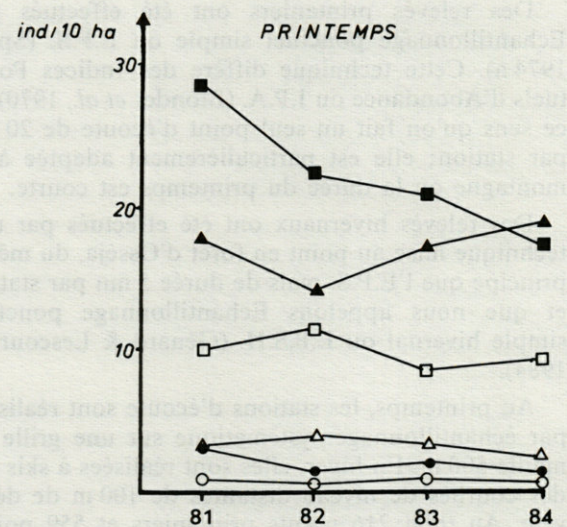
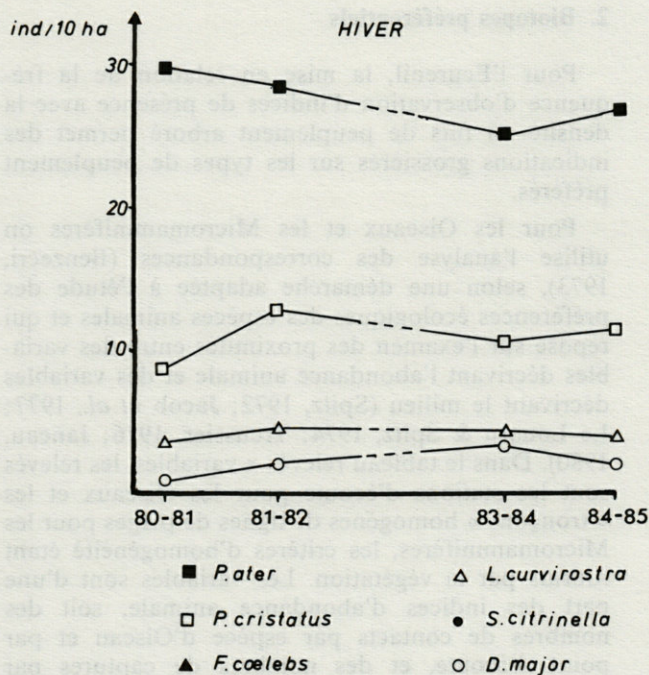


Fig. 1. — Evolution en forêt d'Osséja des densités hivernales et printanières des Oiseaux consommateurs de graines de Pin.

Development of the winter and spring densities of the avian pine seed consumers in the Osséja forest.

Tabl. III. — Biotopes préférentiels des Oiseaux consommateurs de graines de Pin en hiver et au printemps.
Preferential habitats of pine seeds avian consumers in Winter and in Spring.

	HIVER					PRINTEMPS		
	beccroisé <i>L. curvirostra</i>	pic épeiche <i>D. major</i> ⁽¹⁾	mésange noire <i>P. ater</i>	mésange huppée <i>P. cristatus</i>	pinson <i>F. coelebs</i>	beccroisé <i>L. curvirostra</i>	pinson <i>F. coelebs</i>	venturon <i>S. citrinella</i>
Orientation	N	N,NE	I	NE,NW	NW	N,NE	NE	NE
Altitude (m)	1900	1800-1900	I	I	> 2000	1800-2000 1900-2000	1500-2100 1800-1900	I
Pente (%)	0-50	0-50	I	I	I	0-50	0-50	0-50
Type de peuplement	FH	FH	FH	FH	I	FH	FH au contact avec clairière	C/B
Strate > 10 m (Nbre fûts/ha)	100-300	300-700	100-700 300-400	300-700	100-300	100-700	300-700	I
Strate 4-10 m	0	0	0	0	I	0	0	0
Strate 1-4 m (% de recouvrement)	I	I	0	0-25	I	I	0-25	0-25
Strate < 1 m	*	*	*	*	*	I	0	0
Sol (% de recouvrement)	*	*	*	*	*	I	graminées 75-100	graminées 75-100

I : Indifférent ; FH : Futaie homogène ; C/B : Clairière/Boisement ; * : présence de neige

N.B. : Les soulignés correspondent à des optima.

(1) : En réalité, il s'agit du biotope préférentiel printanier. Le nombre de contacts n'a pas été suffisant pour autoriser l'analyse en hiver, mais les préférences écologiques de cette espèce très territoriale sont probablement peu variables d'une saison à l'autre.

Nous avons également observé des prélèvements de graines dans les cônes ouverts par 2 espèces présentes très épisodiquement en hiver dans la pineraie d'Osséja : le Venturon montagnard (*Serinus citrinella* L.) et le Tarin des aulnes (*Carduelis spinus* L.), connus pour opérer ainsi dans d'autres forêts de conifères (Newton, 1967 et 1972; Nethersole-Thompson, 1975).

2. Cas des consommateurs de graines disséminées

En janvier-février, il n'est pas rare de trouver des graines disséminées sur la neige. Les semis de graines en nature — en particulier dans la zone piégée — n'ont donné lieu à aucun prélèvement de la part des rongeurs. Pourtant la fréquence des traces après les chutes de neige attestent de la régularité de leurs déplacements en surface du manteau neigeux. Les résultats du piégeage indiquent en outre des effectifs non négligeables : neuf Mulots sylvestres (*Apodemus sylvaticus* L.) et un Campagnol roussâtre (*Clethrionomys glareolus* Schreb.) pour 2,5 ha. En revanche le Pinson des arbres (*Fringilla coelebs* L.) s'avère un consommateur fréquent de graines sur le manteau neigeux. Sporadique à cette époque en forêt d'Osséja, il se cantonne en altitude, aux boisements clairs (100 à 300 fûts/ha) exposés au nord-ouest, soit les mieux ensoleillés de ce massif globalement orienté au nord (Tabl. III).

II. Abondance et répartition des consommateurs de graines en période déneigée

1. Cas des consommateurs de graines dans le cône

En avril, on ne trouve plus de cônes exploités par le Pic épeiche et l'Écureuil. Ces 2 espèces se tournent respectivement vers des Insectes (Pynönnen, 1939) et vers d'autres matières végétales (Shorten, 1954). Seuls les Beccroisés continuent à manger des graines, dans des cônes encore fermés ou dans des cônes déhiscents non encore vides. En effectifs légèrement inférieurs à ceux de l'hiver (Fig. 1), ils se concentrent à la fin du printemps aux altitudes élevées et dans des peuplements généralement plus denses que ceux fréquentés en hiver (Tabl. III) c'est-à-dire dans les secteurs les plus tardifs où ils trouvent encore des graines dans les cônes.

Dès le mois de juillet, les 3 espèces extractrices des graines du cône fermé, Beccroisé, Pic épeiche, Écureuil, s'attaquent aux cônes mûrissants. Leur répartition est alors comparable à celle déjà décrite pour l'hiver, quoique le Beccroisé privilégie alors les futaies les plus claires (Génard & Lescourret, 1984).

2. Cas des consommateurs de graines disséminées

2.1. Oiseaux

Les espèces consommatrices sont le Venturon montagnard, la Mésange noire, la Mésange huppée

et le Pinson des arbres. Le premier, d'effectifs faibles (Fig. 1) est souvent observé en troupes dans les zones ouvertes et les boisements à proximité des clairières (Tabl. III). Les trois suivants sont d'effectifs élevés (Fig. 1); les Mésanges ont les mêmes biotopes préférentiels qu'en hiver, et le Pinson privilégie les boisements denses (300 à 700 fûts/ha, Tab. III).

2.2. Rongeurs

La plupart des graines que nous avons semées ont été consommées par des rongeurs. Plus précisément, les expériences de nourrissage sur animaux captifs nous montrent que le Mulot sylvestre, le Campagnol roussâtre, le Campagnol agreste (*Microtus agrestis*

L.) et le Campagnol des champs (*Microtus arvalis* Pall.) sont tous consommateurs de graines de Pin à crochets, les 2 premiers étant de loin les consommateurs les plus fréquents. Le Mulot et le Campagnol roussâtre sont du reste souvent cités comme consommateurs de graines de conifères (Hansson & Zejda, 1977; Holisova & Obrtel, 1979; Obrtel & Holisova, 1979). Le Campagnol agreste et le Campagnol des champs sont cités comme consommateurs occasionnels (Myllymäki & Paasikallio, 1972, in Hansson & Zejda, 1977; Holisova & Obrtel, 1980).

Les résultats des piégeages automnaux (Tabl. IV), sont considérés comme représentatifs de la période déneigée, sur la base de données démographiques (Génard & Lescouret, 1984).

Tabl. IV. — Densités automnales moyennes des Rongeurs (individus/ha) par formation végétale de 1980 à 1982. *Average autumn densities of rodents (individuals/ha) by vegetal formation from 1980 to 1982.*

Formation végétale	Année	Nombre de sites échantillonnés	Effectifs par espèces				Effectif total	
			Mulot <i>A. sylvaticus</i>	Campagnol roussâtre <i>C. glareolus</i>	Campagnol agreste <i>M. agrestis</i>	Campagnol des champs <i>M. arvalis</i>		
Milieux ouverts	très enherbé	1980	—	—	—	—	0	
		1981	0,6	—	—	10	10,6	
		1982	3,8	—	—	6,7	10,5	
	<i>Veronico-pinetum sylvestris</i>	en régénération	1980	4,2	0,5	—	—	4,7
			1981	15,9	—	—	—	15,9
		avec houppiers au sol	1982	10	10,7(1)	—	2,8	23,5
			1982	1	2,3	5,3	7,9	—
	<i>Rhododendro-pinetum uncinatae</i> (R-p u)	1980	1	—	5,8	5,3	—	11,1
		1981	3	1,2	8,8	—	—	10
		1982	1	6,6	17,8	5,3	7,2(2)	36,9
Lisière supérieure	1980	6	0,8	—	—	1,1	1,9	
Milieux fermés	<i>Pino-vaccinietum myrtilli</i> (P-v m)	1980	4	0,3	0,4	—	—	0,7
		1981	1	0,4	0,2	—	0,3	0,9
		1982	1	0,7	1	0,8	—	2,5
	Faciès intermédiaire (R-p u /P-v m)	1980	3	1,7	3,8	—	—	5,5
		1981	2	1,7	2,3	1,1	—	5,1
	<i>Hepatico nobilis-pinetum sylvestris</i>	1981	3	5	2,9	2,7	—	10,6
1982		1	3,8	5,8	2,7	—	12,3	

(1) La zone piégée comprend un secteur hétérogène et un secteur plus homogène couvert de régénérations. D'où l'abondance simultanée du Mulot et du Campagnol roussâtre.

(2) La zone piégée comprend une trouée (pelouse) dans le tapis de Rhododendron. D'où l'abondance du Campagnol des champs.

Milieux ouverts

(1) Les milieux très ouverts, bien enherbés et sur pente faible du *Veronico-pinetum sylvestris*, conviennent particulièrement au Campagnol des champs (Le Louarn *et al.*, 1970; Le Louarn, 1977; Janeau, 1980).

(2) Les parcelles en voie de régénération du *Veronico-pinetum sylvestris*, donc avec îlots de jeunes Pins parsemant le couvert herbacé, sont marqués par l'abondance du Mulot. Les arbustes de 1 à 4 m de haut, ici des Pins dont les branches descendent jusqu'à terre, lui sont très favorables (Tabl. V), comme dans d'autres forêts de plaine et de monta-

gne (Spitz, 1974 b; Le Louarn, 1977; Dassonville, 1978; Lemée, 1978).

(3) Les milieux dont le sol est abondamment couvert de végétation ou de débris volumineux sont riches en Campagnol roussâtre et à un moindre degré en Campagnol agreste. Les zones de coupes où subsistent au sol des houppiers encore verts (Tabl. IV), le *Veronico-pinetum sylvestris* avec nombreuses régénérations, le *Rhododendro-pinetum uncinatae*, avec son important tapis de rhododendron (Tabl. IV et V), fournissent à ces espèces un couvert bas formant abri mais laissant le sol praticable.

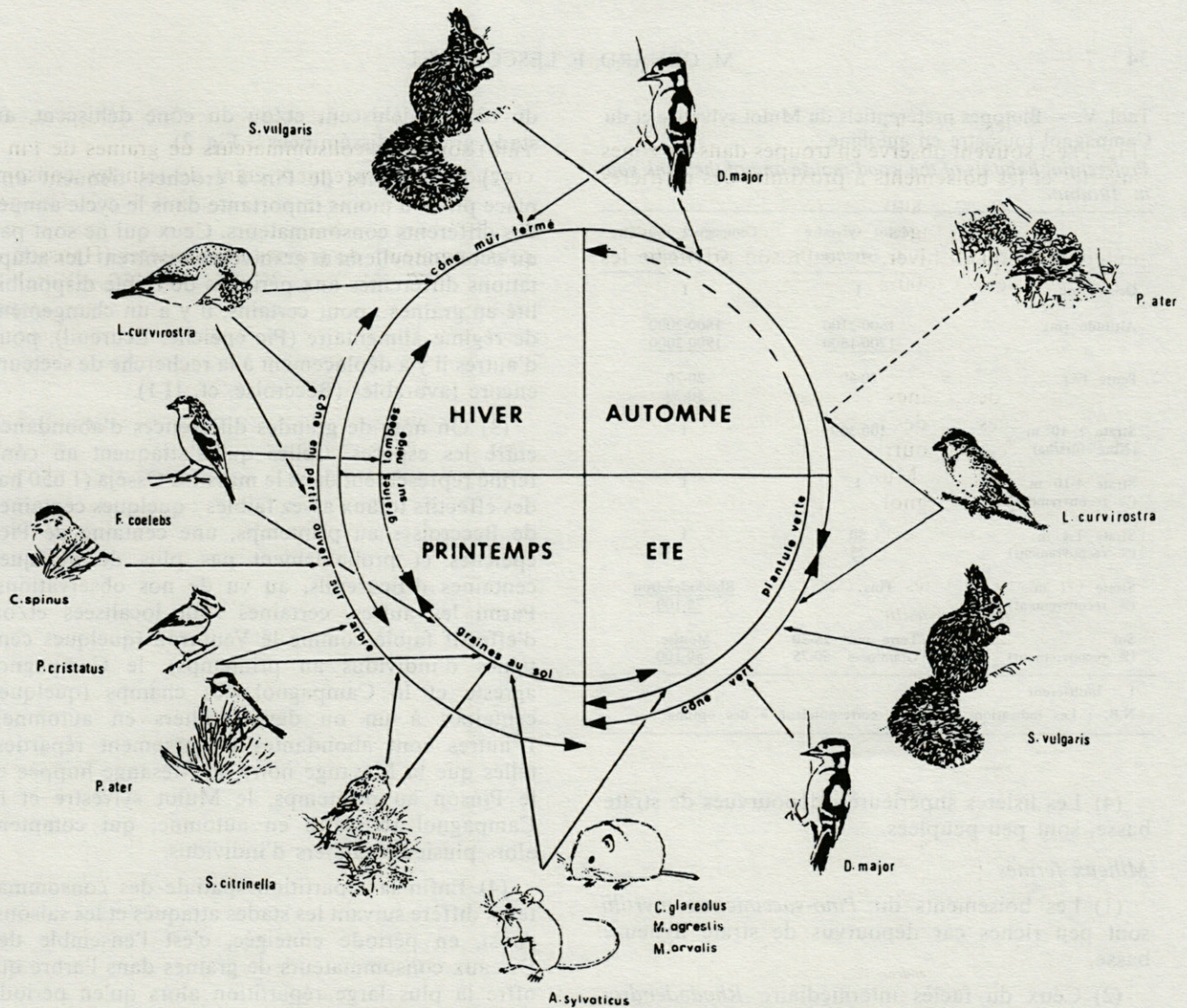


Fig. 2. — Intervention des petits Vertébrés sur les graines de Pin en fonction des saisons.
Intervention of small vertebrates upon pine seeds according to seasons.

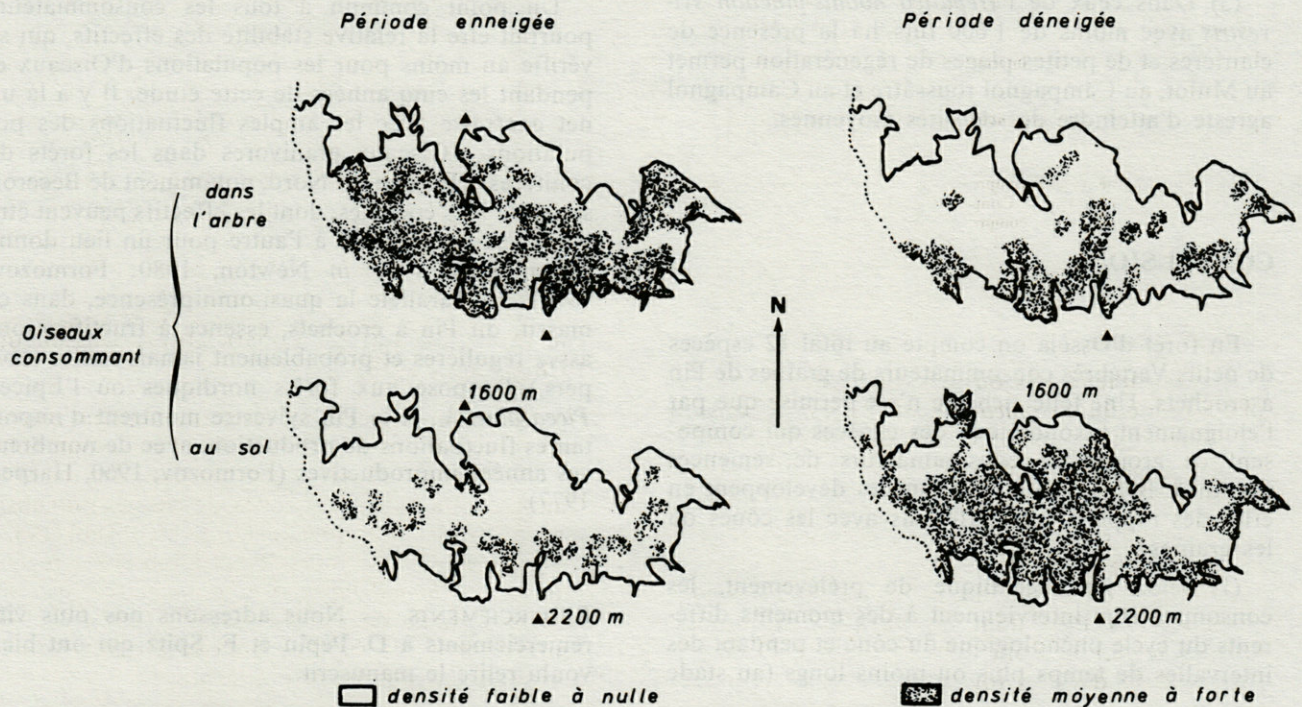


Fig. 3. — Répartition spatiale des Oiseaux consommateurs de graines de Pin en période enneigée et déneigée.
Distribution of avian pine seed consumers during the snowy season and after snow-melting.

Tabl. V. — Biotores préférentiels du Mulot sylvestre et du Campagnol roussâtre en automne.

Preferential habitats of the wood-mouse and of the bank vole in Autumn.

	Mulot sylvestre <i>A. sylvaticus</i>	Campagnol roussâtre <i>C. glareolus</i>
Orientation	I	I
Altitude (m)	1500-2100 <u>1700-1800</u>	1800-2000 <u>1900-2000</u>
Pente (%)	20-50	20-70 <u>50-70</u>
Strate > 10 m (Nbre fûts/ha)	100-300	I
Strate 4-10 m (% recouvrement)	I	I
Strate 1-4 m (% recouvrement)	< 50 <u>25</u>	I
Strate < 1 m (% recouvrement)	Pins < 25	<u>Rhododendron</u> 75-100
Sol (% recouvrement)	Terre nue 25-50 Graminées 50-75	<u>Mousse</u> 50-100

I : Indifférent
N.B. : Les indications soulignées correspondent à des optima.

(4) Les lisières supérieures, dépourvues de strate basse, sont peu peuplées.

Milieux fermés

(1) Les boisements du *Pino-vaccinietum myrtilli* sont peu riches car dépourvus de strate ligneuse basse.

(2) Ceux du faciès intermédiaire *Rhododendro-pinetum uncinatae/Pino-vaccinietum myrtilli* sont plus riches, car pourvus de plages de rhododendron.

(3) Dans ceux de l'*Hepatico nobilis-pinetum sylvestris* avec moins de 1 000 fûts/ha la présence de clairières et de petites plages de régénération permet au Mulot, au Campagnol roussâtre et au Campagnol agreste d'atteindre des densités moyennes.

CONCLUSIONS

En forêt d'Osséja on compte au total 12 espèces de petits Vertébrés consommateurs de graines de Pin à crochets. Une telle richesse n'est permise que par l'éloignement taxonomique des espèces qui composent ce groupe de consommateurs de semences (Smith & Balda, 1979). Les espèces développent en effet des rapports très différents avec les cônes ou les graines :

(1) Selon leur technique de prélèvement, les consommateurs interviennent à des moments différents du cycle phénologique du cône et pendant des intervalles de temps plus ou moins longs (au stade

du cône indéhiscent et/ou du cône déhiscent, au stade graines disséminées... Fig. 2).

(2) Les graines de Pin à crochets tiennent une place plus ou moins importante dans le cycle annuel des différents consommateurs. Ceux qui ne sont pas qu'occasionnellement granivores montrent des adaptations différentes aux périodes de faible disponibilité en graines : pour certains, il y a un changement de régime alimentaire (Pic épeiche, Ecureuil), pour d'autres il y a déplacement à la recherche de secteurs encore favorables (Beccroisé, cf. II 1).

(3) On note de grandes différences d'abondance entre les espèces. Celles qui s'attaquent au cône fermé représentent dans le massif d'Osséja (1 650 ha) des effectifs totaux assez faibles : quelques centaines de Beccroisés au printemps, une centaine de Pics épeiches et probablement pas plus de quelques centaines d'Ecureuils, au vu de nos observations. Parmi les autres, certaines sont localisées et/ou d'effectif faible comme le Venturon (quelques centaines d'individus au printemps), le Campagnol agreste et le Campagnol des champs (quelques centaines à un ou deux milliers en automne). D'autres sont abondantes et largement réparties, telles que la Mésange noire, la Mésange huppée et le Pinson au printemps, le Mulot sylvestre et le Campagnol roussâtre en automne, qui comptent alors plusieurs milliers d'individus.

(4) Enfin la répartition spatiale des consommateurs diffère suivant les stades attaqués et les saisons. Ainsi, en période enneigée, c'est l'ensemble des Oiseaux consommateurs de graines dans l'arbre qui offre la plus large répartition alors qu'en période déneigée c'est le cas des Oiseaux consommateurs de graines au sol (Fig. 3).

Un point commun à tous les consommateurs pourrait être la relative stabilité des effectifs, qui se vérifie au moins pour les populations d'Oiseaux et pendant les cinq années de cette étude. Il y a là un net contraste avec les amples fluctuations des populations d'Oiseaux granivores dans les forêts de conifères d'Europe du Nord, notamment de Beccroisés et de Pics épeiches, dont les effectifs peuvent être décuplés d'une année à l'autre pour un lieu donné (Reinikanen, 1937 in Newton, 1980; Formozov, 1960). En parallèle la quasi-omniprésence, dans ce massif, du Pin à crochets, essence à fructifications assez régulières et probablement jamais nulles (obs. pers.) l'oppose aux forêts nordiques où l'Épicea *Picea abies* L. et le Pin sylvestre montrent d'importantes fluctuations de production, avec de nombreuses années improductives (Formozov, 1960, Harper, 1977).

REMERCIEMENTS. — Nous adressons nos plus vifs remerciements à D. Pépin et F. Spitz qui ont bien voulu relire le manuscrit.

ANNEXE. — Descripteurs du milieu utilisés pour l'étude des biotopes préférentiels des petits vertébrés.

Altitude : 1 500-1 600; 1 600-1 700; 1 700-1 800; 1 800-1 900; 1 900-2 000; 2 000-2 100.

Pente (%) : ≤ 20 ; 20-50; ≥ 50 .

Orientation : N NE NW

Type de peuplement : futaie homogène, clairière, lisière (présence-absence).

Strate > 10 m (Pins (*Pinus uncinata*, *P. sylvestris*, *P. bougeti*), nombre de fûts/ha) : 0-100; 100-300; 300-700; > 700.

(Pour les 5 strates suivantes, % de recouvrement au sol : 0; 0-25; 25-50; 50-100)

Strate 4-10 m (Pins). Strate 2-4 m (Pins). Strate 1-2 m (pins).

Strate < 1 m (Pins, Myrtille (*Vaccinium myrtillus*), Rhododendron (*Rhododendron ferrugineum*), Genêt purgatif (*Cytisus purgans*), Genévrier commun (*Juniperus communis*)).

Sol (Graminées (*Deschampsia flexuosa*, *Festuca gautieri*...), Mousses (*Hylocomium splendens*, *Rhytidelphus triquetter*...), terre nue).

BIBLIOGRAPHIE

- BLONDEL J., C. FERRY et B. FROCHOT, 1970. La méthode des Indices Ponctuels d'Abondance (I.P.A.) ou des relevés d'avifaune par « stations d'écoute ». *Alauda*, **38** : 55-71.
- COUDROY J.P., 1983. La biocénose des insectes xylophages du pin à crochets (*Pinus uncinata* Ram.) dans la réserve du Néouvielle (H.P.) et le massif d'Anie. *Acta biol. mont.*, **2-3** : 77-86.
- CUISIN M., 1980. L'influence des Pics sur les milieux forestiers. In *Actualités d'Ecologie forestière*. P. Pesson, Gauthiers-Villars, Paris, 406-414.
- DASSONVILLE B., 1978. Etude des micromammifères du Briançonnais. Thèse d'Université, Rennes, 98 p.
- DUPLANTIER J.M., M. ORSINI, M. THOHARI, J. CASSAING & H. CROZET, 1984. Echantillonnage des populations de Muridés : Influence du protocole de piégeage sur l'estimation des paramètres démographiques. *Mammalia*, **48** (1) : 129-141.
- DURRIEU G., F. LISBONNA et X. BITEAU, 1981. L'armillaire en forêt d'Osséja, premières observations. 106^e Congrès National des Sociétés Savantes, Perpignan 1981, Sciences, fasc. II : 175-185.
- DURRIEU G., M. GENARD et F. LESCOURRET, 1984. Les micromammifères et la symbiose mycorhizienne dans une forêt de montagne. *Bull. Ecol.*, **15** (4) : 253-263.
- FORMOZOV N., 1960. La production de graines dans les forêts de conifères de la taïga de l'U.R.S.S. et l'invasion de l'Europe occidentale par certaines espèces d'oiseaux. *Proc. XII. Int. Ornithol. Congr.*, Helsinki 1958 : 216-229.
- GENARD M. et F. LESCOURRET, 1984. Les petits vertébrés de la pineraie à crochets, fonction descriptive et rôle dans la régénération forestière. Thèse de docteur-ingénieur, Institut National Agronomique, Paris, 250 p.
- GIBB J.A., 1960. Populations of tits and goldcrests and their food supply in pine plantations. *Ibis*, **102** : 163-208.
- HANSSON L. and J. ZEJDA, 1977. Plant damage by bank voles (*Clethrionomys glareolus* [Schreber]) and related species in Europe. *E.P.P.O. Bull.*, **7** (2) : 223-242.
- HARPER J.L., 1977. Population biology of plants. Academic Press, London, 892 p.
- HOLISOVA V. and R. OBRTEL, 1979. The food eaten by *Clethrionomys glareolus* in a spruce monoculture. *Folia Zool.*, **28** (3) : 219-230.
- HOLISOVA V. and R. OBRTEL, 1980. Food resource partitioning among four myomorph rodent populations coexisting in a spruce forest. *Folia Zool.*, **29** (3) : 193-207.
- IZARD M., 1977. Comptabilité écologique à moyenne échelle. Application à la définition des régions écologiques. Donezan, Capcir, Cerdagne. *Bull. Ecol.*, **8** (3) : 219-230.
- JACOB C., C. ROUX, F. SPITZ and R. TOMASSONE, 1977. Analysis of the ecological niche of four species of the genus *Phylloscopus*. *J. Environm. Manag.*, **5** : 103-113.
- JANEAU G., 1980. Répartition écologique des micromammifères dans l'étage alpin de la région de Briançon. *Mammalia*, **44** (1) : 1-25.
- LE LOUARN H., 1974. Démographie des rongeurs forestiers. In *Ecologie forestière : la forêt, son climat, son sol, ses arbres, sa faune*. Edité par P. Pesson, Gauthiers-Villars, Paris, 343-351.
- LE LOUARN H., 1977. Les micromammifères et les oiseaux des Hautes-Alpes. Adaptation à la vie en montagne. Thèse d'Etat, Rennes, 129 p.
- LE LOUARN H. et F. SPITZ, 1974. Biologie et Ecologie du Lérot *Eliomys quercinus* L. dans les Hautes-Alpes. *Terre Vie*, **28** : 544-563.
- LE LOUARN H., F. SPITZ et B. DASSONVILLE, 1970. Répartition écologique des rongeurs dans les forêts de la région de Briançon (Hautes-Alpes). *Ann. Ecol. Anim.*, **2** (3) : 427-432.
- LEMÉE G., 1978. La hêtraie naturelle de Fontainebleau. In *Problèmes d'écologie : structure et fonctionnement des écosystèmes terrestres*. Edité par M. Lamotte et F. Bourlière, Masson, Paris, p. 75-128.
- NETHERSOLE-THOMPSON D., 1975. *Pine Crossbills. A scottish contribution*. T & A.D. Poyser, Berkhamsted, 189 p.
- NEWTON I., 1967. The adaptative radiation and feeding ecology of some british finches. *Ibis*, **109** : 33-95.
- NEWTON I., 1972. Finches. Collins, London, 225 p.
- NEWTON I., 1980. The role of food in limiting bird numbers. *Ardea*, **68** : 11-30.
- OBRTEL R. and V. HOLISOVA, 1979. The food eaten by *Adopemus sylvaticus* in a spruce monoculture. *Folia Zool.*, **28** (4) : 299-310.
- PROBST A., 1983. Variation intraspécifique et introgression entre *Pinus uncinata* Ram et *Pinus sylvestris* L. en forêt d'Osséja (Pyrénées-Orientales). Thèse de 3^e cycle, Toulouse, 221 p.

- PUIG J.N., 1982. Recherches sur la dynamique des peuplements forestiers en milieu de montagne : contribution à l'étude de la régénération en forêt d'Osséja. Thèse de 3^e cycle, Université Paul Sabatier, Toulouse, 188 p.
- PULLIAINEN E., 1973. Winter ecology of the red squirrel (*Sciurus vulgaris* L.) in northeastern Lapland in 1973. *Ann. Zool. Fennici*, **10** : 487-494.
- PURROY F.J. y J.M. REY, 1974. Estudio ecológico y sistemático de la ardilla (*Sciurus vulgaris*) en Navarra I) Distribución. Densidad de poblaciones. Alimentación. Actividad diaria y anual. *Bolet. Estac. central Ecol.*, **3** (5) : 71-82.
- PYNÖNNEN A., 1939. Biologie finnish Spechte. II. *Ann. Zool. Fennici*, **9** (4) : 1-60.
- ROQUES A., J.P. RAIMBAULT et F. GOUSSARD, 1983. Impact des insectes ravageurs des cônes et graines sur la régénération naturelle du pin à crochets dans quelques forêts de montagne des Alpes du Sud et des Pyrénées orientales. *Acta biol. mont.*, **2-3** : 331-347.
- SHORTEN M., 1954. Squirrels. Collins, London, 212 p.
- SMITH C.C. and R.P. BALDA, 1979. Competition among insects, birds and mammals for conifer seeds. *Amer. Zool.*, **19** : 1065-1083.
- SPITZ F., 1969. L'échantillonnage des populations de petits mammifères. In Problèmes d'écologie : l'échantillonnage des peuplements animaux des milieux terrestres. Ed. M. Lamotte et F. Bourlière, Masson, Paris, 153-188.
- SPITZ F., 1972. Etude du déterminisme de la répartition de quatre espèces du genre *Phylloscopus* (Oiseaux, Passérimorphes) par l'analyse factorielle des correspondances. *C.R. Séanc. Hebd., Acad. Sc., Paris*, **275** : 857-860.
- SPITZ F., 1974a. Facteurs de répartition de l'avifaune en forêt de montagne. In Ecologie forestière. La forêt : son climat, son sol, ses arbres, sa faune. Edité par P. Besson, Gauthiers-Villars, Paris, 327-334.
- SPITZ F., 1974b. Répartition détaillée des rongeurs en forêt. In Ecologie forestière. La forêt : son climat, son sol, ses arbres, sa faune. Edité par P. Pesson, Gauthiers-Villars, Paris, 353-357.
- SPITZ F., 1982. Conversion des résultats d'échantillonnages ponctuels simples d'oiseaux en densité de population. *L'Oiseau et R.F.O.*, **52** (1) : 1-14.
- SPITZ F., H. LE LOUARN, A. POULET, B. DASSONVILLE, 1974. Standardisation des piégeages en ligne pour quelques espèces de rongeurs. *Terre Vie*, **28** : 564-578.
- TOROSSIAN C., 1977. Les fourmis rousses des bois (*Formica rufa*), indicateurs biologiques de dégradation des forêts de montagne des Pyrénées orientales. *Bull. Ecol.*, **8**(3) : 333-348.
- TOROSSIAN C., 1981. Les peuplements hyperdenses à *Formica lugubris* (Zett.) de Haute Cerdagne Orientale (Région d'Osséja et de Guils). Leur signification écologique. *Vie milieu*, **31** (2) : 177-182.
- TOROSSIAN C., L. ROQUES et P. COLOMBEL, 1984. Dynamique des populations de la fourmi rousse *Formica lugubris* dans différents biotopes forestiers montagnards. *Acta biol. mont.*, **4** : 127-148.
- TREUSSIER M., 1976. Répartition de quelques micromammifères et principalement du Mulot (*Apodemus sylvaticus* L.) dans plusieurs milieux de l'Aigoual et des Causses. *Terre Vie*, **30** : 377-394.
- WIENS J.A. and K.A. NUSSBAUM, 1975. Model estimation of energy flow in northwestern coniferous forest bird communities. *Ecology*, **56** : 547-561.

Reçu le 11 mai 1985; received May 11, 1985.

Accepté le 25 septembre 1985; accepted September 25, 1985

INFLUENCE DE LA TEMPÉRATURE SUR LA REPRODUCTION ET LA RÉPONSE MICTIQUE A LA PHOTOPÉRIODE CHEZ LE ROTIFÈRE *NOTOMMATA COPEUS* Ehrb.

*Temperature influence on the reproduction and on the mictic response
to photoperiod in the Rotifer Notommata copeus Ehrb*

R. POURRIOT, C. ROUGIER et D. BENEST

Laboratoire de Zoologie, U.A. CNRS 258, Ecole normale supérieure,
46, rue d'Ulm, 75230 Paris Cedex 05

REPRODUCTION
PHOTOBIOLOGY
DORMANCY
MICTIC RESPONSE
ROTIFERS

ABSTRACT. — In constant conditions of population density (one female per 10 ml), medium, food and light intensity ($\approx 200 \mu\text{W cm}^{-2}$), the daily fertility of a parthenogenetic female is influenced by temperature, but not by photoperiod. At low temperature, the age-fecundity curve extends over a long time without any maximum. At high temperature, the maturity is shortened and the daily fecundity shows a pronounced peak. The mean net reproduction rate (R_0) varies from 30 to 37 eggs per female and, between 18 and 28 °C, is independent of temperature and photoperiod. In stock cultures, the females lose their sensitivity to photoperiod. We observe a gradual recovery of their sensitivity when they are isolated from the stock and maintained, at low population density. Zero or low as soon as they are isolated, the rate of mictic females in F_1 reaches or exceeds 50 % one year later. The mictic response is limited by low temperatures : at 18 °C, the mictic female in F_1 is never higher than 20 %, while it is twice or three times higher at 23 or 28 °C. The high temperatures modify the position of the minimal daily duration of light (= critical photoperiod), which appears more early. These results are coherent with the biogeography of the species and the fate of the resting egg production assuring the species survival.

REPRODUCTION
PHOTOBIOLOGIE
DIAPAUSE
RÉPONSE MICTIQUE
ROTIFÈRES

RÉSUMÉ. — Dans des conditions constantes de densité de population (1 femelle par 10 ml), de milieu, de nourriture et d'intensité de l'éclairage ($\approx 200 \mu\text{W cm}^{-2}$), la fécondité quotidienne d'une femelle parthénogénétique est influencée par la température mais non par la durée d'éclairage quotidien. A basse température (18 °C), l'évolution de la fécondité en fonction de l'âge s'étend sur une longue période de maturité sexuelle sans maximum net. A haute température (28 °C) la période mature est courte et le pic de fécondité bien marqué. Le taux net de reproduction (R_0) moyen fluctue de 30 à 37 œufs par femelle et, entre 18 et 28 °C, ne dépend ni de la température ni de la photopériode. En culture massive, les femelles perdent leur sensibilité à la photopériode. On observe une récupération progressive de cette sensibilité dès leur isolement du stock initial et leur maintien à une faible densité de population. Nul ou faible juste après l'isolement des femelles, le taux de descendants mictiques (sexués) en F_1 atteint ou dépasse 50 % après une année. La réponse mictique est limitée par les températures basses : à 18 °C, le taux de femelles mictiques en F_1 n'est jamais supérieur à 20 %, alors qu'il est deux à trois fois plus élevé à 23 et 28 °C. Les hautes températures modifient la position du seuil minimal de réponse mictique (= photopériode critique) qui apparaît plus précocement. Ces résultats rapportés à l'écologie de *Notommata copeus* sont cohérents avec la finalité de la production des œufs de durée, formes de résistance qui assurent la survie de l'espèce.

Du fait de leur petite taille, généralement inférieure à 1 mm, et de leur niveau d'organisation, les Rotifères sont de véritables modèles réduits d'organismes complexes tels que les Insectes ou les Vertébrés. Par sa facilité d'élevage et de manipulation, sa rapidité de reproduction et sa sensibilité à la lumière, une espèce périphyte et algivore, *Notommata copeus*, s'est révélée particulièrement intéressante pour des études de photobiologie en milieu aquatique (Clément, 1977).

Au cours de précédents travaux, nous avons montré que le cycle reproducteur de cette espèce était contrôlé par la photopériode : à 23 °C, en photophase courte (LD 14 : 10) la reproduction s'effectue uniquement par voie parthénogénétique; la reproduction sexuée apparaît dès que la durée d'éclairement quotidien atteint et dépasse 14 h (photopériode critique). Le taux de femelles sexuées (mictiques) augmente avec la durée de l'éclairement jusqu'à atteindre un maximum pour la photophase LD = 17 : 7 (Pourriot et Clément, 1975), mais il dépend également d'autres facteurs exogènes, tels que la densité de population, la qualité de l'alimentation, ou endogènes, tels que l'âge des femelles parentales ou préparentales (synthèses in Clément *et al.*, 1977, 1981; Pourriot et Clément, 1981).

Toutes ces expériences ont été réalisées à la température constante de 23 °C. Or, chez les animaux hétérothermes sensibles à la photopériode comme les Insectes, il est bien connu que la température agit sur les réactions photopériodiques (Saunders, 1976). Une nouvelle série d'expériences a donc été effectuée d'avril 1983 à juin 1984 afin de déterminer à quels niveaux fonctionnels la température interférait sur la réponse mictique à la photopériode chez *Notommata copeus*.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Toutes les expériences ont été effectuées sur le clone S74 cultivé au laboratoire en conditions de reproduction parthénogénétique (photopériode LD = 8 : 16, t = 18 °C) et alimenté de *Spirogyra*, n° 918 (référence de l'algobanque de Cambridge, G.B.), utilisée également pour les expériences.

En culture massive, les femelles perdent leur sensibilité à la photopériode : ce phénomène est cependant réversible, les femelles recouvrant cette photosensibilité dans des conditions de faible densité de population (Clément et Pourriot, 1980). Afin d'être assurés d'une réponse à la photopériode chez les descendants de femelles maintenues en culture massive depuis 9 ans, nous avons réalisé un élevage orthoclonique de femelles à une faible densité de population, soit 10 à 12 femelles isolées chacune dans 10 ml de milieu.

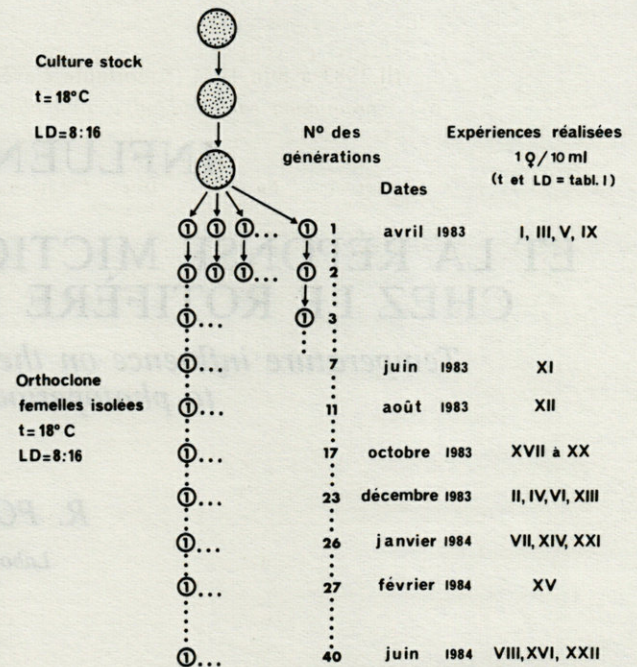


Fig. 1. — Protocole expérimental.

Experimental procedure.

Le protocole de constitution de l'orthoclone du 5^e jour, décrit antérieurement dans le détail (Pourriot *et al.*, 1981) n'a pas été modifié. L'orthoclone a été maintenu à 18 °C et LD = 8 : 16 pendant une année au cours de laquelle ont été réalisées diverses expériences (Fig. 1, Tabl. I).

Sauf indications contraires, les femelles mères (♀ ♀ P) des femelles expérimentées sont transférées à la température de l'expérience quelques heures avant l'éclosion des jeunes femelles de sorte que celles-ci ne subissent pas de choc thermique.

Les horaires d'éclairements et de manipulations sont établis de façon à ce que les jeunes femelles soient soumises dès leur premier jour à l'héméro-période expérimentale.

a) Paramètres constants :

- la nourriture et le milieu (eau de source de Volvic);
- la densité de population : 1 femelle par boîte de Petri contenant 10 ml de milieu;
- l'intensité de l'éclairement : ~ 200 $\mu\text{W} \cdot \text{cm}^{-2}$ (lumière fluorescente, type lumière du jour).

b) Variables :

- la température : trois températures ont été testées, 18, 23 et 28 °C;
- la photopériode : la plupart des expériences ont été faites dans un cycle LD = 16 : 8, proche de l'optimum pour la mixis (LD = 17 : 7).

Nous avons suivi la réponse mictique de jeunes femelles prélevées à intervalles variés dans l'orthoclone de femelles isolées et placées en jours longs (LD = 16 : 8), aux trois températures 18, 23 et 28 °C

Tabl. 1. — Taux net de reproduction et taux de mixis observés dans la descendance de femelles placées dans des conditions variées de température et de photopériode, d'avril 1983 à juin 1984 (* mortalité élevée); f.m = femelles mictiques.

Net reproduction rate and mixis rate observed in the offsprings of females placed in various conditions of temperature and photoperiod (high mortality).*

Température en °C	No de l'expérience	Date (mois-année)	Photopériode	Nbre de femelles P	$R_0 \pm e.s.$	% f.m. $\pm 2\sigma$
18°	I	IV-83	12:12	12	35,8 \pm 0,9	0
	II	XII-83	12:12	10	34,1 \pm 0,8	0
	III	IV-83	14:10	10	26,5 \pm 1,4	0
	IV	XII-83	14:10	10	34,3 \pm 0,8	2,3 \pm 1,6
	V	IV-83	16:8	10	32,5 \pm 1,8	4 \pm 2,2
	VI	XII-83	16:8	13	32,3 \pm 0,8	15,5 \pm 3,6
	VII	I-84	16:8	11	36,1 \pm 1	20,2 \pm 4,2
	VIII	VI-84	16:8	10	34,0 \pm 1,4	6,8 \pm 2,7
	IX	IV-83	18:6	11	33,2 \pm 1,7	2,6 \pm 1,7
23°	X	V-83	16:8	11	33,3 \pm 0,6	8,5 \pm 2,9
	XI	VI-83	id.	14	34,6 \pm 0,7	21,2 \pm 3,7
	XII	VIII-83	id.	13	32,0 \pm 0,6	—
	XIII	XII-83	id.	11	33,9 \pm 0,8	13,2 \pm 3,6
	XIV	I-84	id.	12	35,3 \pm 1,7	14,4 \pm 3,4
	XV	II-84	id.	11	37,3 \pm 0,8	38,5 \pm 4,8
	XVI	VI-84	id.	10	32,0 \pm 1,2	51,6 \pm 5,6
28°	XVII	X-83	10:14	10	32,6 \pm 0,7	0
	XVIII	X-83	12:12	9	30,9 \pm 1,5	1,2 \pm 1,4
	XIX	X-83	14:10	11	34,1 \pm 0,9	10,9 \pm 3,2
	XX	X-83	16:8	9	32,3 \pm 0,6	28,9 \pm 2,7
	XXI	I-84	16:8	11	34,9 \pm 1,6	39,8 \pm 5,0
	XXII	VI-84	16:8	4(*)	30,3 \pm 2,6	57,1 \pm 9,4

(Tabl. I); quelques essais ont également été réalisés à des photopériodes plus courtes (10 : 14, 12 : 12, 14 : 10) ou plus longues (18 : 6) (Tabl. I) pour commencer à tester l'interaction entre cette variable et la température.

RÉSULTATS

A. Influence de la température sur la fécondité quotidienne et sur le taux net de reproduction

Aucune différence significative (test d'homogénéité du X^2) n'a été relevée dans la fécondité

quotidienne des femelles à chaque âge de leur vie et à chaque température, sauf pour les derniers jours de maturité lorsque le taux de mortalité s'élève et que la fécondité diminue (au-delà du 19^e jour à 18 °C, du 12^e jour à 23 °C et du 7^e jour à 28 °C). La fécondité quotidienne moyenne fluctue avec l'âge de la mère et croît avec la température (Fig. 2).

A l'exception d'une expérience où le nombre moyen de descendants produits par une femelle

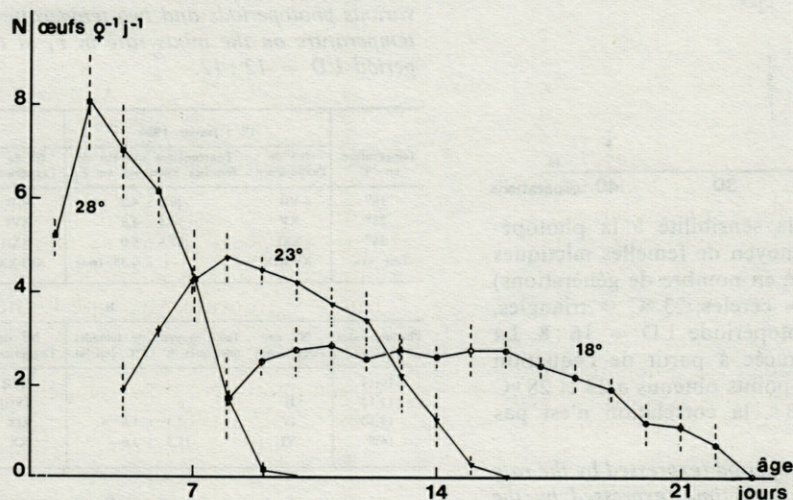


Fig. 2. — Fluctuations de la fécondité quotidienne en fonction de l'âge des femelles parentales à trois températures (les barres verticales indiquent les écarts-types).

Fluctuations of the daily fecundity as a function of the female's age at three temperatures (vertical bars are the standard deviations).

durant sa vie est de 26,5, le taux net de reproduction fluctue de 30,3 à 37,3 œufs par femelle (Tabl. I). Pour déceler une éventuelle influence, 1° de la température, 2° de la photopériode, une analyse de variance a porté : 1) sur les 3 groupes d'expériences correspondant aux 3 températures expérimentées pour la seule photopériode LD = 16 : 8, 2) sur les séries expérimentales correspondant aux 4 photopériodes testées à la température de 28 °C. Aucune différence significative n'est apparue ni pour les 3 températures ($F_{147}^2 = 0,49$) ni pour les 4 photopériodes ($F_{50}^3 = 1,2$).

B. Influence de la température sur la réponse mictique

1. Evolution du taux de femelles mictiques en fonction du nombre de générations isolées

A 23 et 28 °C, on constate au cours de 40 générations suivies en un peu plus d'une année, une augmentation progressive et significative (à $p > 99\%$, $r = 0,40$ pour 93 valeurs) de la réponse mictique. Pour ces 8 expériences faites à la même photopériode (LD = 16 : 8), les pourcentages (y) de femelles mictiques se répartissent en fonction du nombre de générations (x) selon une droite de régression d'équation : $y = 0,95x + 8,3$ (Fig. 3).

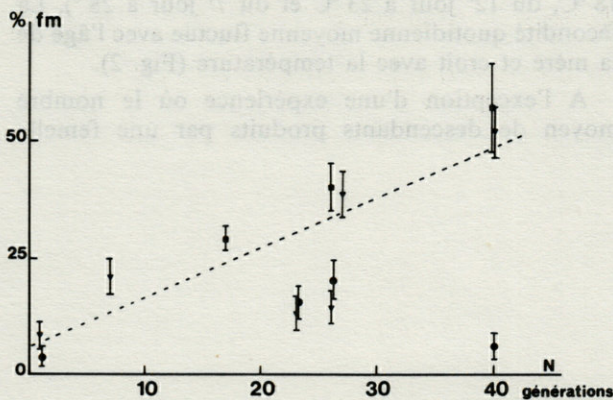


Fig. 3. — Récupération de la sensibilité à la photopériode, exprimée par le taux moyen de femelles mictiques en F_1 , avec le temps (exprimé en nombre de générations) à trois températures (18 °C = cercles, 23 °C = triangles, 28 °C = carrés) et à la photopériode LD = 16 : 8. La droite de régression a été tracée à partir de l'équation calculée pour l'ensemble des points obtenus à 23 et 28 °C ($r = 0,4$, $p > 99\%$). A 18 °, la corrélation n'est pas significative.

Recovery of the sensitivity photoperiod (expressed by the rate of mictic females, fm, in F_1) with time (expressed by the number of generations since isolation) at three temperatures (18 °C = circles, 23 °C = triangles, 28 °C = squares), at a photoperiod LD = 16 : 8. The regression line was fitted by calculation on the data obtained at 23 and 28 °C ($r = 0,4$, $p > 99\%$). At 18 °, the correlation is not significant.

Signalons toutefois, dans 2 expériences (XIII et XIV), des pourcentages moyens de femelles mictiques (13,2 et 14,4) nettement inférieurs à ceux obtenus par ailleurs (38,5 % pour l'exp. XV) dans des conditions similaires.

Pour les 4 expériences à 18 °C, la corrélation n'est pas significative ($r = 0,14$; 40 valeurs).

2. Influence de la température sur le taux de femelles mictiques

Pour pallier les effets signalés au paragraphe 1, seules peuvent être comparées les séries expérimentales provenant d'un même lot de femelles parentales, ce qui a été réalisé en janvier et en juin 1984 (Tabl. IIA). A 18 °C, les pourcentages moyens de femelles mictiques sont toujours faibles (20 %) alors qu'à 28 °C, ils sont toujours élevés (40 %). Les taux de mixis observés à 23 °C ne sont généralement pas significativement différents de ceux obtenus à 28 °C. Toutefois, ainsi qu'il a été signalé dans le paragraphe

Tabl. IIA. — A. Taux moyen de femelles mictiques en F_1 à 3 températures en photopériode constante (LD = 16 : 8). 1) femelles parentales nées à t. = 18 °C et LD = 8 : 16; 2) femelles parentales nées à t. = 23 °C et LD = 0 : 24; n.s. = différence non significative. B. Pourcentages moyens de femelles mictiques en F_1 à diverses photopériodes et à 2 températures. C. Influence de la température sur le taux de femelles mictiques en F_1 , à la photopériode LD = 12 : 12.

Température en °C	1° : janvier 1984		2° : juin 1984	
	N° de l'expérience	Pourcentages moyens de femelles mictiques en F_1	N° de l'expérience	Pourcentages moyens de femelles mictiques en F_1
18°	VII	20,2 ± 4,2	VIII	6,3 ± 2,7
23°	XV	38,5 ± 4,8	XVI	51,6 ± 5,6
28°	XXI	39,8 ± 5,0	XXII	57,1 ± 9,4
Test «t»	XV-XIX	t = 0,38 (n.s.)	XVI-XXII	t = 1,19 (n.s.)

Photopériodes LD =	18 °C		28 °C	
	N° de l'expérience	Taux moyens de femelles mictiques à 18 °C (en %)	N° de l'expérience	Taux moyens de femelles mictiques à 28 °C (en %)
10:14	—	—	XVII	0
12:12	II	0	XVIII	1,2 ± 1,4
14:10	IV	2,3 ± 1,6	XIX	10,9 ± 3,2
16:8	VI	15,5 ± 3,6	XX	28,8 ± 2,7

Température en °C	Nbre de femelles	R_0	
		% de femelles qui réagissent	Taux de femelles mictiques (en %)
23	6	30 ± 1,3	0
24,5	10	37,9 ± 1,1	4,0 ± 2,0
28	7	30,9 ± 1,1	13 ± 4,6

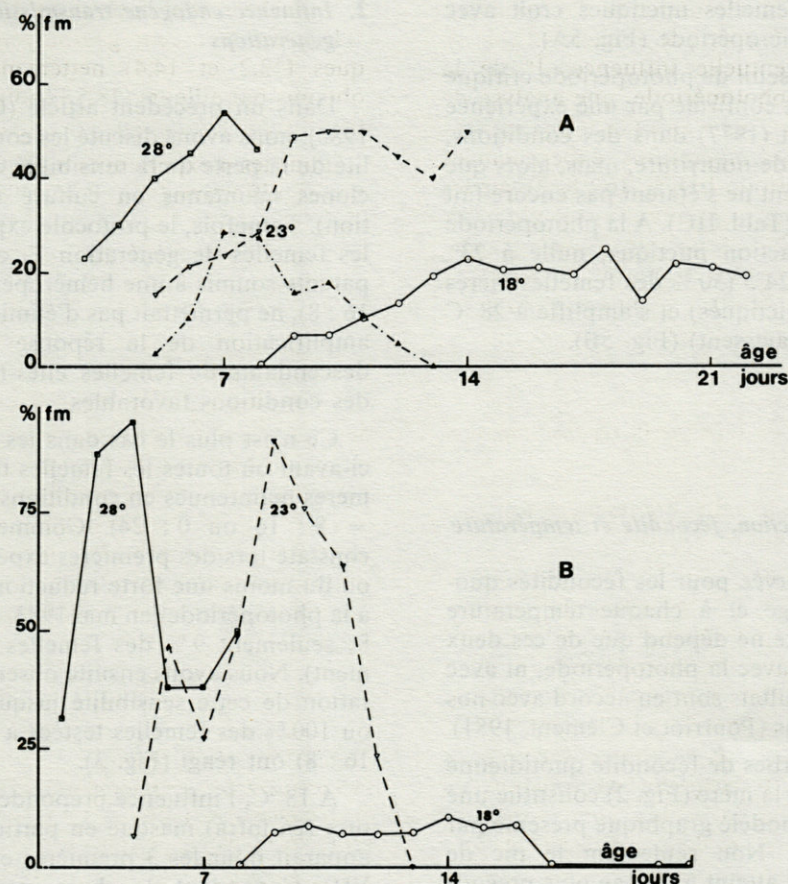


Fig. 4. — Variations du taux de femelles mictiques (fm) en F_1 en fonction de l'âge des femelles mères à trois températures (A = exp. de janvier 1984; B = exp. de juin 1984).

Variation of the mictic females (fm) rate in F_1 with the mother's age at three temperatures. (A = exp. in January 1984, B = exp. in June 1984).

précédent, nous avons relevé dans l'expérience XIV à 23°C, un taux exceptionnellement faible de femelles mictiques qui ne diffère pas de celui observé à 18°C (Tabl. I).

A cette exception près, la fluctuation du taux quotidien de femelles mictiques en fonction de l'âge des femelles mères présente des caractères similaires dans les 2 séries expérimentales avec un maximum vers le 5^e jour à 28°C, le 9^e jour à 23°, alors qu'à 18°C aucun maximum marqué n'apparaît (Fig. 4).

3. Influence de la température sur la photopériode critique

Deux séries expérimentales ont été réalisées avec des photopériodes variées, l'une à 28° en octobre 1983 (soit 17 générations à compter de l'isolement des femelles de l'orthoclone), l'autre à 18° en nov.-déc. 1983 (soit 23 générations après l'isolement initial (Tabl. IIB).

La durée d'éclairement quotidien minimale (= photopériode critique) pour obtenir une réponse se situe vers 14 h à 18° et 12 h à 28°. Au-delà de ce seuil

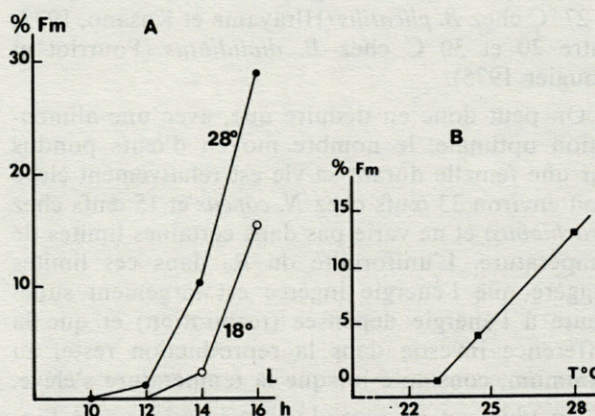


Fig. 5. — A, Variations du taux de femelles mictiques (fm) avec la durée d'éclairement (L) en heures (h) à deux températures. B, Variations du pourcentage de femelles mictiques en F_1 en fonction de la température, à la photopériode LD = 12:12.

A, Variations of the mictic females' rate with the duration of light (L, expressed in hours, h) at two temperatures. B, Variation of the mictic females' rate in F_1 with temperature (T), at the photoperiod LD = 12:12.

critique, le taux de femelles mictiques croît avec l'allongement de l'héméroperiode (Fig. 5A).

Ce déplacement du seuil de photoperiode critique avec la température est confirmé par une expérience réalisée antérieurement (1977) dans des conditions, similaires de milieu et de nourriture, mais, alors que les effets du confinement ne s'étaient pas encore fait sentir sur l'orthoclone (Tabl. IIC). A la photoperiode LD = 12 : 12, la réaction mictique, nulle à 23°, apparait faiblement à 24°5 (30 % des femelles mères ont des descendants mictiques) et s'amplifie à 28 °C (100 % des femelles réagissent) (Fig. 5B).

DISCUSSION

1. Taux net de reproduction, fécondité et température

L'homogénéité observée pour les fécondités quotidiennes à chaque âge et à chaque température montre que la fécondité ne dépend que de ces deux facteurs et ne varie ni avec la photoperiode, ni avec l'âge du clone. Ces résultats sont en accord avec nos précédentes conclusions (Pourriot et Clément, 1981).

L'évolution des courbes de fécondité quotidienne en fonction de l'âge de la mère (Fig. 2) constitue une bonne illustration du modèle graphique présenté par Snell et King (1977). Non seulement le pic de fécondité maximale est atteint à un âge plus précoce lorsque la température augmente mais, de plus, ce pic est d'autant plus marqué que la température est élevée.

La constance et la valeur élevée du taux net de reproduction observée entre 18° et 28 °C chez *N. copeus* confirme les résultats similaires enregistrés chez d'autres espèces du genre *Brachionus* : entre 16 et 27 °C chez *B. plicatilis* (Hirayama et Kusano, 1972) entre 20 et 30 °C chez *B. dimidiatus* (Pourriot et Rougier 1975).

On peut donc en déduire que, avec une alimentation optimale, le nombre moyen d'œufs pondus par une femelle durant sa vie est relativement élevé (soit environ 33 œufs chez *N. copeus* et 15 œufs chez *Brachionus*) et ne varie pas dans certaines limites de température. L'uniformité du R_0 dans ces limites suggère que l'énergie ingérée est largement supérieure à l'énergie dépensée (respiration) et que la différence investie dans la reproduction reste, au minimum, constante lorsque la température s'élève.

Un taux net de reproduction inférieur sera l'indice d'une moindre valeur nutritive de l'aliment et pourra alors être plus sensible aux variations de la température. Tel est le cas observé par King (1970) chez une espèce proche de *Brachionus*, *Euchlanis dilatata*, dont le taux net de reproduction de femelles amictiques, faible (= 9,1) à 27 °C, diminue de plus de 50 % (= 4,0) à 19 °C, ce qui suggère une source alimentaire médiocre (*Chlamydomonas reinhardtii*).

2. Influence endogène transmissible à travers plusieurs générations

Dans un précédent article (Clément et Pourriot, 1980), nous avons discuté les conditions de réversibilité de la perte de la sensibilité à la photoperiode de clones maintenus en culture massive (surpopulation). Toutefois, le protocole expérimental choisi, où les femelles de génération F₂ et F₃ provenaient de parents soumis à une héméroperiode longue (LD = 16 : 8), ne permettait pas d'éliminer l'influence d'une amplification de la réponse mictique chez des descendants de femelles elles-mêmes placées dans des conditions favorables.

Ce n'est plus le cas dans les expériences décrites ci-avant où toutes les femelles testées sont issues de mères maintenues en conditions de jours courts (LD = 8 : 16 ou 0 : 24). Comme précédemment on constate lors des premières expériences une perte — ou du moins une forte réduction — de la sensibilité à la photoperiode (en mai 1983, à 23 °C et LD = 16 : 8; seulement 9 % des femelles répondent positivement). Nous avons ensuite observé une lente récupération de cette sensibilité jusqu'à la 40^e génération où 100 % des femelles testées à 23° et 28 °C (LD = 16 : 8) ont réagi (Fig. 3).

A 18 °C, l'influence prépondérante de la température (cf. infra) masque en partie ce phénomène qui apparait pour les 3 premières expériences (V, VI et VII). Cependant, la chute inattendue du taux de mixis à la 40^e génération (exp. IX) rend la corrélation non significative sur ce petit nombre de valeurs (44).

Cette expérience confirme nos précédentes hypothèses sur l'existence d'une influence endogène transmissible, mais non chromosomique, et réversible sur plusieurs générations. Cette influence endogène, défavorable à la mixis, est induite par un facteur externe, vraisemblablement la surpopulation inhérente aux conditions de culture en laboratoire (Clément et Pourriot, 1980).

Bien que la cause externe (ici surpopulation) diffère de celle (= âge) invoquée dans l'effet « Lansing », le mécanisme physiologique supposé dans les deux cas est le même et repose sur l'action d'un facteur transmissible de la mère à l'embryon, modifiant le schéma reproducteur. Si l'effet « Lansing » reste discuté (King, 1983), l'existence d'un facteur transmissible, non chromosomique est indéniable, au moins dans le phénomène décrit chez *Notommata copeus*.

3. Réponse mictique à la photoperiode et température

Le premier fait qui se dégage des résultats des expériences réalisées en photoperiode 16 : 8 et aux 3 températures de 18, 23, 28 °C, est l'existence d'un seuil en-dessous duquel le taux de femelles micti-

ques en F₁ est limité par la température. Ainsi, à 18 °C le pourcentage total moyen (par expérience) de femelles mictiques atteint au maximum 20 % et le pourcentage quotidien ne dépasse guère 25 %, alors qu'à 23 °C (en général) et à 28 °C (sans exception) ces taux atteignent des valeurs doubles ou triples (Tabl. IIA, Fig. 3).

La faiblesse relative de la réponse mictique dans les expériences XIII et XIV est difficilement explicable puisqu'elle ne peut être due ni à l'âge du clone, ni à la température ni à la photopériode, ces conditions étant identiques dans l'expérience XV. L'état physiologique des cultures algales, mal contrôlé, pourrait peut-être, avoir entraîné une carence alimentaire à l'origine de l'effondrement de la réponse mictique observée au neuvième jour de vie des femelles parentales (exp. XIV) alors qu'à 23°, cette période correspond dans les autres expériences au maximum du taux de mixis (Fig. 4).

Les températures basses (pour l'espèce, mais moyennes selon les critères climatiques usuels) paraissent donc entraver le mécanisme de la réponse aux héméropériodes longues.

Le second fait concerne le seuil minimum d'éclairement nécessaire pour induire la réponse mictique.

L'augmentation du taux de femelles mictiques avec l'allongement de la durée d'éclairement à partir de la photopériode critique est un phénomène commun à toutes les températures testées, à 18 et 28 °C (dans ce travail) comme à 23 °C (Pourriot et Clément, 1975). Aucune héméropériode supérieure à 16/24 h n'ayant été expérimentée ni à 18° ni à 28°, l'existence d'un taux maximum observée à 23 °C pour la photopériode LD = 17 : 7 ne peut qu'être supposée.

Par ailleurs, alors que le seuil minimum d'éclairement se situe à 14 h par jour à 23 ° et qu'il en va de même à 18 °C, on observe une réponse faible mais positive dès que l'éclairement atteint 12 h par jour, à 28 °C (Fig. 5A). Cette réaction mictique positive en LD = 12 : 12 à 28 °C est confirmée par une autre expérience indiquant que la sensibilité à la photopériode LD = 12 : 12 apparaît déjà à la température de 24,5° (Fig. 5B). S'il est probable que la photopériode optimale, correspondant au taux maximum de femelles mictiques, est voisine de 17 : 17 aux trois températures testées, en revanche, la photopériode critique, seuil de déclenchement de la réaction mictique, apparaît donc plus précoce-ment aux températures élevées.

Ce caractère paraît cohérent au regard de la répartition géographique de l'espèce présente en régions tropicales où les faibles variations de la durée du jour s'accompagnent de températures moyennes plus élevées (par rapport aux régions tempérées). En zone tropicale, la production d'œufs de durée par les femelles mictiques fécondées peut donc intervenir à la photopériode LD = 12 : 12 dès que la température atteint 24,5 °C assurant ainsi la survie de l'espèce lors de l'assec estival.

On peut donc conclure d'une part, que les températures basses (constantes) abaissent le taux de la réponse photopériodique et, d'autre part, que les températures hautes (constantes) avancent la photopériode critique. Des phénomènes similaires existent chez les Insectes où les températures constantes modifient souvent le degré de réponse et la position de la photopériode critique (Saunders, 1976).

REMERCIEMENTS. — Nous remercions Pierre Clément, ainsi que les lecteurs anonymes, pour leurs critiques constructives et leurs suggestions.

BIBLIOGRAPHIE

- CLÉMENT P. 1977. Introduction à la photobiologie des Rotifères dont le cycle reproducteur est contrôlé par la photopériode. Thèse de Doctorat d'Etat. Université de Lyon, 262 pp.
- CLÉMENT P., A. LUCIANI, R. POURRIOT, 1981. Influences exogènes sur le cycle reproducteur des Rotifères. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **106** : 255-262.
- CLÉMENT P., R. POURRIOT, 1980. About a transmissible influence through several generations in a clone of the Rotifer *Notommata copeus*. *Hydrobiologia*, **73** : 27-31.
- CLÉMENT P., C. ROUGIER, R. POURRIOT, 1977. Les facteurs exogènes et endogènes qui contrôlent l'apparition des mâles chez les Rotifères. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **101**, (suppl. 4) : 86-95.
- HIRAYAMA K., T. KUSANO, 1972. Fundamental studies on physiology of Rotifers for its mass culture II. Influence of water temperature on population growth of Rotifer. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, **38** (12) : 1357-1363.
- KING Ch. E., 1970. Comparative survivorship and fecundity of mictic and amictic female Rotifers. *Physiol. Zool.*, **43** (3) : 206-212.
- POURRIOT R., P. CLÉMENT, 1975. Influence de la durée de l'éclairement quotidien sur le taux de femelles mictiques chez *Notommata copeus* Ehr. (Rotifère). *Oecologia*, **22** : 67-77.
- POURRIOT R., P. CLÉMENT, 1981. Action de facteurs externes sur la reproduction et le cycle reproducteur des Rotifères. *Acta Oecol., Oecol. Gen.*, **2** : 135-151.
- POURRIOT R., P. CLÉMENT, A. LUCIANI, 1981. Perception de la photopériode par un Rotifère : hypothèses sur les mécanismes. *Arch. Zool. exp. gén.*, **122**, (4) : 317-327.
- POURRIOT R., C. ROUGIER, 1975. Dynamique d'une population expérimentale de *Brachionus dimidiatus* (Bryce) (Rotifère) en fonction de la nourriture et de la température. *Annls Limnol.*, **11** (2) : 125-143.
- SAUNDERS D.S., 1976. *Insect clocks*. Pergamon Press, Oxford, 280 p.
- SNELL T., C. KING, 1977. Lifespan and fecundity patterns in Rotifer : the cost of reproduction. *Evolution*, **31** (4) : 882-890.
- KING C.E., 1983. A re-examination of the Lansing Effect. *Hydrobiologia*, **104** : 135-139.

Reçu le 17 avril 1985; received April 17, 1985
 Accepted le 18 juillet 1985; accepted July 18, 1985

ETUDE EXPÉRIMENTALE DU DÉVELOPPEMENT DE BOTHRIOCÉPHALES PARASITES DE POISSONS PLEURONECTIFORMES

Influence des facteurs abiotiques sur la durée du développement et l'éclosion des larves

*Experimental studies on the development
of Cestodes of genus Bothriocephalus from flatfishes
Influence of environmental factors on egg development and larval emergence*

O. BERRADA-RKHAMI et C. GABRION

Laboratoire de parasitologie comparée,
Université des Sciences et Techniques du Languedoc,
place E. Bataillon, 34060 Montpellier Cedex

CESTODES
BOTHRIOCÉPHALES
FACTEURS ABIOTIQUES
DÉVELOPPEMENT LARVAIRE
ÉCLOSION

RÉSUMÉ. — Dans ce travail nous examinons l'influence de la température, de la salinité et de la lumière sur le développement et l'éclosion des coracidiums de deux espèces de Bothriocéphales (Cestoda, Pseudophyllidea). Le développement et l'éclosion se produisent entre 4 et 20 °C, mais la durée du développement est d'autant plus brève que la température est élevée; à 23 °C cependant, il y a perte du pouvoir d'éclosion. Pour des salinités comprises entre 16 et 34‰, les taux d'émergence sont élevés; au-dessous les pourcentages d'éclosions sont plus faibles; à 2,5‰ (milieu limnique), les conditions deviennent défavorables et les éclosions sont bloquées. La lumière s'avère un facteur indispensable à l'éclosion des coracidiums; l'effet de la lumière blanche apparaît supérieur à celui de la lumière monochromatique (entre 450 et 700 nm). L'augmentation de l'intensité lumineuse ou de la durée d'exposition entraîne un plus grand pourcentage d'éclosions. Nous comparons l'action de ces facteurs abiotiques chez les différents Plathelminthes parasites.

EUCESTODA
BOTHRIOCEPHALUS sp.
ENVIRONMENTAL
FACTORS
LARVAL DEVELOPMENT
HATCHING

ABSTRACT. — In this study we examined the influence of temperature salinity and light on egg development and coracidial emergence of two species of *Bothriocephalus* (Cestoda, Pseudophyllidea). From 4 °C to 20 °C, egg development as well as coracidial emergence occurred, at 4 °C the development was slower than at 20 °C. At 23 °C the coracidial emergence ceased. In the range 6.5 to 34‰ salinity the eggs developed normally (i.e. no significant difference in the percentage of embryonation) and coracidial emergence was only markedly inhibited in water with a salinity of only 2.5‰. Coracidial emergence occurred only after a light stimulation. The percentage of hatching was higher after a white light stimulus than after a specific wavelength monochromatic stimulus, and the coracidial emergence was higher as the light intensity of the period of illumination increased. The effects of these environmental factors on egg development and larval emergence of Plathelminth parasites is reviewed.

Les œufs des Cestodes Pseudophyllides sont libérés dès les premiers stades de la segmentation du zygote et le développement embryonnaire se poursuit dans le milieu extérieur. De ce fait, les caractéristiques physicochimiques du milieu comme la salinité, le pH, la pression osmotique, l'oxygène ainsi que la température et la lumière apparaissent comme des facteurs importants dans l'incubation et l'éclosion du coracidium.

Chez ces Plathelminthes parasites, des études sur l'action des facteurs abiotiques sur la durée du développement et l'éclosion des coracidiums ont été réalisées, essentiellement dans les genres *Diphyllobothrium* (Hilliard, 1960; Guttowa, 1961; Grabiec *et al.*, 1963), *Triaenophorus* (Michajlow, 1951; Guttowa, 1958) et *Spirometra* (Mueller, 1961); mais dans ces différents travaux, les auteurs ne se sont préoccupés que de l'influence de l'un ou l'autre facteur sur la durée du développement ou sur l'éclosion du coracidium.

Les expériences qui font l'objet de ce travail ont été réalisées afin de rechercher les effets de la salinité, de la température et de la lumière sur la durée du développement et l'éclosion des coracidiums chez deux espèces de Bothriocéphales parasites de Poissons Pleuronectiformes.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Cette étude porte sur 2 Bothriocéphales (Cestodes, Pseudophyllides), *Bothriocephalus barbatus* Renaud, Gabrion et Pasteur, 1983, parasite de la Barbue (*Scophthalmus rhombus* Linné, 1758) et *B. gregarius* Renaud, Gabrion et Pasteur, 1983, parasite du Turbot (*Psetta maxima* Linné, 1758) dans le golfe du Lion.

Les Cestodes prélevés dans l'intestin des Poissons sont rincés abondamment dans du liquide physiologique afin d'éliminer le chyle adhérent au tégument puis stockés 12 h à 4 °C dans le même milieu. Pendant cette période, les segments gravidés libèrent les œufs. Ceux-ci préalablement rincés dans l'eau de mer (28‰, pH 7, 8) filtrée sur membrane Millipore (0,22 µm) sont répartis en lots de 200 à 500 dans des récipients contenant de l'eau de mer filtrée comme précédemment et stockés dans les enceintes thermostatées à 15 °C, à l'obscurité totale afin d'éviter la prolifération des microorganismes nuisibles à l'incubation de l'embryon.

Ces conditions standard de développement sont modifiées en fonction des protocoles expérimentaux. Au cours de chaque série d'expériences, il n'est procédé à la variation que d'un seul paramètre.

A l'issue des expériences, le pourcentage d'éclosions est établi en rapportant le nombre d'œufs éclos

à celui des œufs présents dans le récipient. Le temps de développement est considéré comme optimal lorsque le taux d'éclosion est de 80 %.

1. Influence de la température

1.1. Influence de la température sur la durée du développement

L'action de la lumière sur les phénomènes d'éclosion s'étant révélée fondamentale, ceci nous a amenés à prendre un certain nombre de précautions dans l'élaboration du protocole expérimental.

Les œufs déposés dans l'eau de mer à 28‰ sont maintenus à l'obscurité totale dans des containers étanches à la lumière, abritant chacun plusieurs lots d'œufs. Les containers sont placés dans des chambres thermostatées à différentes températures.

Les conditions d'expérimentation nécessitant l'obscurité totale n'ont pas permis le renouvellement du milieu. Cependant, les lots témoins mis en incubation dans des conditions idéales d'oxygénation n'ont pas montré de différences significatives dans la durée du développement et dans les taux d'éclosions.

Toutes les 24 h, pour chaque espèce, un lot d'œufs est retiré de son container. Après exposition pendant 10 mn à la lumière, les œufs sont fixés par adjonction de formol à 5 %.

Tabl. I. — Influence de la température. A, sur la durée du développement embryonnaire; B, sur le maintien du pouvoir d'éclosion chez *B. barbatus* et *B. gregarius*.

Influence of temperature. A, on embryonic development; B, on the maintenance of hatching capacity in B. barbatus and B. gregarius.

Espèces	<i>B. barbatus</i>		<i>B. gregarius</i>	
	Observée	Théorique	Observée	Théorique
A Température °C	Durée du développement (en jours)			
20	4	3,87	3	3,27
18	6	5,15	4	3,83
16	7	6,85	5	4,47
15	8	7,90	7	6,12
12	10	12,13	10	11,44
10	14	16,13	14	15,64
8	18	21,46	18	21,39
6	29	28,55	29	29,25
4	50	37,99	50	40
$\chi^2 = 5,1656 \quad \chi^2 = 15,51 \quad \chi^2 = 3,6114 \quad \chi^2 = 15,51$				
B Température °C	% d'éclosion pour 15 et 30 jours supplémentaires à l'obscurité			
	15	30	15	30
20	15	0	18,25	2,1
15	25,9	11,3	29,1	13,5
10	41,2	27,1	43,5	30,02
4	87,7	90,01	92,40	90,95

Les expériences sont répétées 3 fois pour chacune des températures testées.

La durée moyenne du développement pour les 2 espèces évolue en sens inverse de la température (Tabl. IA). En effet, si l'on considère les températures extrêmes testées, à savoir 20 ° et 4 °C, la durée du développement pour *B. gregarius* passe de 3 à 50 j et de 4 à 50 j pour *B. barbatus*.

La courbe expérimentale de la durée du développement en fonction de la température, pour les 2 espèces (Fig. 1A) suit une loi exponentielle négative de la forme $y = a \times e^{-bx}$, dans laquelle y = la durée du développement embryonnaire en jours, x = la température en °C, et b = la pente de la droite.

Le test du χ^2 permet de comparer les valeurs observées aux valeurs théoriques (Tabl. IA). Les différences ne sont pas significatives au risque de 5 % ($\chi^2 = 5,1656$ pour *B. barbatus* et $\chi^2 = 3,6114$ pour *B. gregarius*) à 8 degrés de liberté. L'ajustement est satisfaisant sauf pour 4 °C.

L'équation exponentielle peut être linéarisée en prenant le logarithme (Fig. 1B). Les coefficients de

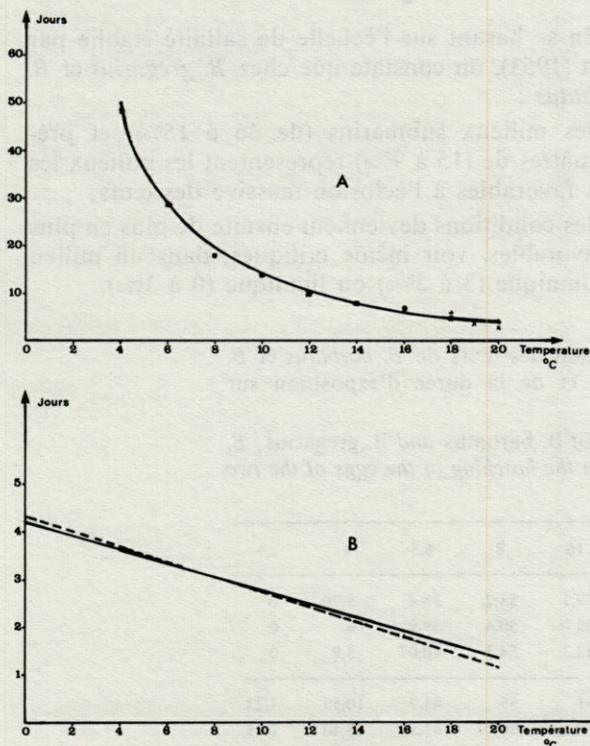


Fig. 1. — A, Courbes expérimentales du développement embryonnaire de *B. barbatus* (—) et *B. gregarius* (---) en fonction de la température; B, droites estimées de la corrélation entre le logarithme de la durée du développement embryonnaire (log Y) et la température (en °C) pour les deux espèces.

A, Experimental curves of the embryonic development of *B. barbatus* (—) and *B. gregarius* (---) as a function of temperature. B, estimated lines of correlation between the logarithm of the length of embryonic development (Log Y) and the temperature (in ° Celsius) in the two species.

corrélation respectivement de 0,98 pour *B. barbatus*, et 0,99 pour *B. gregarius* indiquent une corrélation fortement significative entre la durée du développement et la température. Pour *B. barbatus*, $\log y = 4,21 - 0,14 x$ et pour *B. gregarius*, $\log y = 4,33 - 0,16 x$.

Le test de comparaison des pentes des 2 droites d'après Sokal et Rohlf (1969) montre qu'il n'existe aucune différence significative entre elles, au risque de 5 % ($F_{14} = 245$); l'action de la température sur la durée du développement embryonnaire est donc identique chez *B. barbatus* et *B. gregarius*.

1.2. Influence de la température sur le phénomène d'éclosion

Pour les 2 Bothriocéphales, le taux maxima d'éclosions est obtenu entre 4 et 20 °C lorsque la durée d'incubation a été suffisante pour permettre le développement complet du coracidium. Pour les températures supérieures à 20 °C (23 °C et 24 °C), après 3 j d'incubation, bien que l'oncosphère paraisse développée à l'intérieur de l'œuf, on n'observe aucune éclosion. Ce blocage persiste quelle que soit la durée d'incubation, au-delà de 3 j.

1.3. Influence de la température sur le maintien du pouvoir d'éclosion

2 séries d'expériences ont été réalisées pour 4 températures : 20, 15, 10 et 4 °C en maintenant l'incubation 15 j ou 30 j à l'obscurité au-delà de la date présumée de l'éclosion, puis en exposant les œufs à la lumière.

Les résultats sont rassemblés dans le tableau 1B.

Ces 2 séries d'expériences montrent que le maintien du pouvoir d'éclosion décroît entre 4 et 20 °C en fonction de l'augmentation de la température (Fig. 2A). On constate en outre une corrélation étroite entre la durée d'incubation au-delà de la durée normale et le nombre d'individus susceptibles d'éclore, la proportion d'œufs aptes à éclore diminuant rapidement avec la durée d'incubation.

Ce phénomène n'affecte cependant pas les œufs mis à incuber à 4 °C, qui gardent leur capacité d'éclore après 80 jours d'incubation. Ce résultat nous a amenés à prolonger, pour cette température, le temps d'incubation de 30 jours supplémentaires (110 jours au total). Après exposition à la lumière, les œufs éclosent en masse. 83 % chez *B. barbatus* et 80 % chez *B. gregarius*.

Ainsi, les œufs de *B. barbatus* et *B. gregarius* sont viables dans une assez large gamme de températures (4 à 20 °C); la durée du développement apparaît inversement proportionnelle à la température. Pour les températures extrêmes, les basses températures provoquent l'allongement de la durée du développement embryonnaire et le pouvoir d'éclosion se

maintient même après plusieurs mois d'incubation à l'obscurité. Pour les températures supérieures ou égales à 23 °C, on constate un raccourcissement de la durée du développement, cependant dans ces conditions, il y a perte rapide du pouvoir d'éclosion.

Enfin, l'étude de l'influence de la température sur la durée du développement ne montre pas de différence significative entre les 2 espèces.

2. Influence de la salinité sur la durée du développement et l'éclosion

Les œufs sont disposés en lots de 60 à 80 dans des boîtes contenant chacune 10 à 15 cc d'eau de salinité déterminée.

Les différentes salinités sont obtenues par dilution d'eau de mer à 32‰ à l'aide d'eau distillée. 7 valeurs de salinité ont été utilisées (Tabl. IIA); les mesures de salinité ont été effectuées à l'aide d'un salinomètre (YSI, modèle 33). 3 séries d'expériences ont été réalisées pour chaque salinité. La température d'incubation est maintenue constante (15 °C) tout au long de l'expérience.

Pour les valeurs de salinité de 32, 24 et 16‰, à 15 °C, pour les deux espèces, la durée du développement est de 8 jours.

Les pourcentages d'éclosions oscillent en moyenne entre 82 % et 81 % chez *B. barbatus* et entre 84 % et 80 % chez *B. gregarius* (Tabl. IIA).

A 6,5‰, chez *B. barbatus*, le taux d'éclosion est encore de 30 %, mais décroît rapidement pour devenir nul à 2,5‰. Chez *B. gregarius*, nous obser-

vons la même chute du taux d'éclosions, mais à 2,5‰ de salinité, 3 % des œufs parviennent encore à éclore (Fig. 2B, Tabl. IIA).

Pour toutes les salinités inférieures à 16‰, c'est-à-dire à partir desquelles le taux d'éclosions diminue, l'observation des œufs ne révèle aucune anomalie morphologique apparente des larves à l'intérieur de l'œuf, et ce, aussi bien avant qu'après le moment supposé de l'éclosion.

L'observation des œufs après 8 j d'incubation à l'obscurité totale à 15 °C fait apparaître un fort pourcentage d'œufs (80 à 95 %) contenant des coracidiums bien formés à l'intérieur desquels l'oncosphère mobile présente des crochets bien développés.

Ainsi, les variations de salinité n'affectent ni le développement embryonnaire ni la durée d'incubation. Chez *B. barbatus* et chez *B. gregarius* la majorité des œufs sont prêts à éclore au bout de 8 j d'incubation à 15 °C quelle que soit la salinité du milieu dans lequel ils sont placés. Par contre, ces variations de salinité constituent un facteur limitant pour l'éclosion (Fig. 2B).

En se basant sur l'échelle de salinité établie par Petit (1953), on constate que chez *B. gregarius* et *B. barbatus* :

- les milieux submarins (de 36 à 15‰) et pré-saumâtres de (15 à 9‰) représentent les milieux les plus favorables à l'éclosion massive des œufs;
- les conditions deviennent ensuite de plus en plus défavorables, voir même critiques, dans un milieu prélimnique (3 à 5‰) ou limnique (0 à 3‰).

Tabl. II. — A, Influence de la salinité sur l'éclosion des œufs de *B. barbatus* et *B. gregarius*; B, Influence de l'intensité lumineuse et de la durée d'exposition sur l'éclosion des œufs des deux espèces.

A, Influence of salinity on the hatching of the eggs of *B. barbatus* and *B. gregarius*; B, Influence of light intensity and length of exposure on the hatching of the eggs of the two species.

A		Salinité ‰							
		32	24	16	8	6,5	4	2,4	
<i>B. barbatus</i>	% d'éclosions	82,50	80,20	79,1	53,2	38,4	5,20	0	
		81,75	83,40	82	50,4	39,9	6	0	
		82,9	82,1	82,3	54,1	40,07	5,9	0	
<i>B. gregarius</i>		84	87,6	81	55	41,7	10,53	3,23	
		83,5	83	79,6	60,07	41,5	15,40	2,65	
		83,2	83,5	79	58	42,9	15,90	3,01	
B		Durée d'exposition en minutes							
		1/2	1	2	3	5	7	9	11
<i>B. barbatus</i>	% d'éclosions	12	—	1,09	2,51	4,20	9,15	21,2	23,1
	pour trois intensités lumineuses (lux)	70	1,58	4,12	10,7	19,05	43,20	79,2	82,8
		600	21,8	30,05	39,2	45,6	59,97	78,4	83,1
<i>B. gregarius</i>	% d'éclosions	12	—	1,8	2,93	3,98	8,7	18,2	18,75
	pour trois intensités lumineuses (lux)	70	2,3	5,07	10	21,4	45,1	80,1	80,3
		600	25	29,4	40,02	46,8	59,72	79,5	80,9

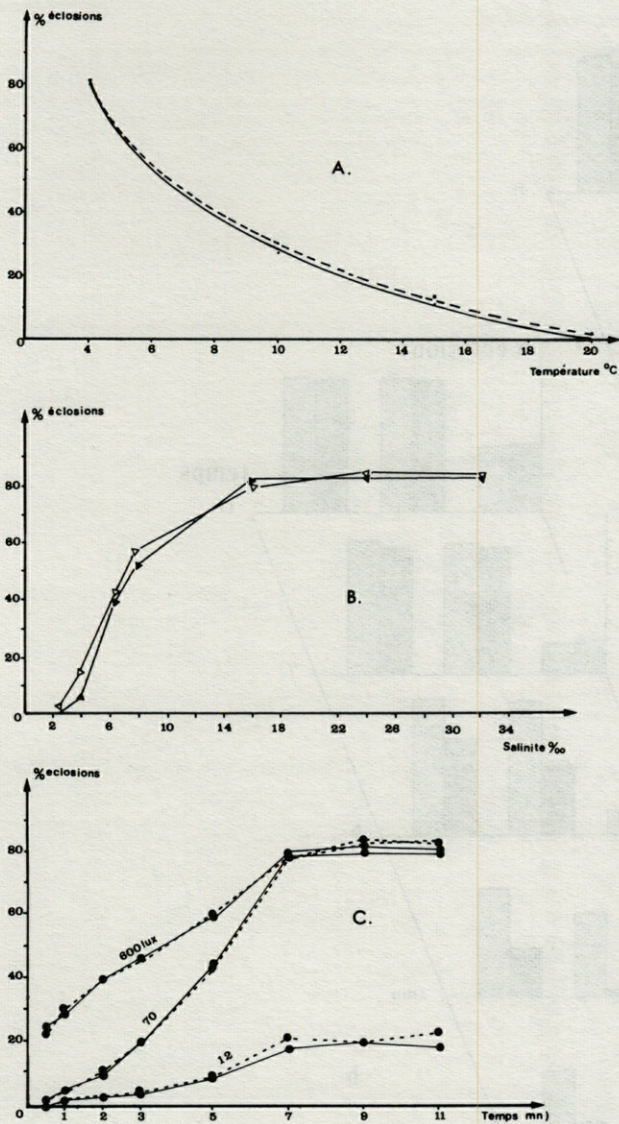


Fig. 2. — A, Influence de la température sur le maintien du pouvoir d'éclosion chez *B. barbatus* (—) et *B. gregarius* (---) après 30 jours d'incubation. B, Influence de la salinité sur le taux d'éclosions des œufs des deux espèces. C, Représentation graphique de l'influence de la lumière blanche et de la durée d'exposition sur le taux d'éclosions des œufs.

A, Influence of temperature on the maintenance of hatching capacity in *B. barbatus* (—) and *B. gregarius* (---) after 30 days of incubation. B, Influence of salinity on the hatching rate of the eggs of the two species. C, Influence of white light and the length of exposure on the hatching of the eggs.

3. Influence de la lumière

3.1. Influence de la lumière sur la durée du développement

Les œufs sont disposés dans des chambres thermostatées à 19, 15 et 10 °C, en présence d'une

illumination continue ou d'une photopériode LD 12/12, la source lumineuse étant constituée par un tube lumière du jour.

Les résultats sont identiques à ceux obtenus pour le développement embryonnaire à l'obscurité totale lors de l'étude de l'influence de la température sur la durée du développement.

A 19 °C, que ce soit en lumière continue ou en présence d'une photopériode, le développement embryonnaire est achevé au bout de 4 j pour *B. gregarius* et de 5 j pour *B. barbatus*. A 15 °C, la durée du développement est de 8 jours. A 10 °C, elle est de 14 j, quelle que soit l'espèce.

3.2. Influence de la lumière blanche sur l'éclosion

3.2.1. Influence de l'intensité lumineuse et de la durée d'exposition

Au terme du développement, les œufs sont maintenus à 15 °C et soumis à une lumière du jour émise par une ampoule « Mazda, 60 W », reliée à un variateur d'intensité. 3 intensités lumineuses ont été régulièrement utilisées : 12, 70 et 600 lux. Les mesures d'intensité ont été effectuées à l'aide d'un luxmètre (Tektronix type J 6511).

Pour chaque intensité, des lots d'œufs des 2 espèces sont exposés pendant 30 s, 1,2,3,5,7,9 et 11 mn.

Pour une intensité lumineuse de 600 lux, l'éclosion débute après une exposition de 30 à 60 s et ceci pour les 2 espèces (Tabl. IIB).

Pour un temps d'exposition donné, l'augmentation de l'intensité lumineuse entraîne une augmentation du taux d'éclosions (Fig. 2C). En outre, pour une même intensité, celui-ci augmente avec la durée de l'exposition.

L'intensité lumineuse nécessaire à l'obtention d'un maximum d'éclosions se situe entre 70 et 600 lux, ce maximum étant atteint au bout de 7 mn d'exposition (Fig. 2C).

3.2.2. Influence de l'effet rémanent de la lumière

Nous avons fait varier simultanément l'intensité lumineuse et la durée d'exposition. Au terme du développement, les œufs sont exposés à 5 intensités lumineuses (12, 30, 70, 250 et 600 lux) pendant 10 s, 30 s, 1, 5, 7 et 9 mn. Après chaque exposition à la lumière, les œufs sont conservés à l'obscurité pendant 10 mn.

L'effet rémanent de la lumière sur le taux d'éclosions est fonction de l'intensité lumineuse (Tabl. IIIA, Fig. 3) : au-delà de 70 lux, celui-ci est d'autant plus important que l'intensité est plus forte. Il est aussi fonction de la durée d'exposition (Tabl. IIIA, Fig. 3) : pour des expositions inférieures à 5 mn, les taux d'éclosions, bien que supérieurs à ceux obtenus par l'effet brut de la lumière, restent faibles; pour des expositions supérieures à 5 mn, les

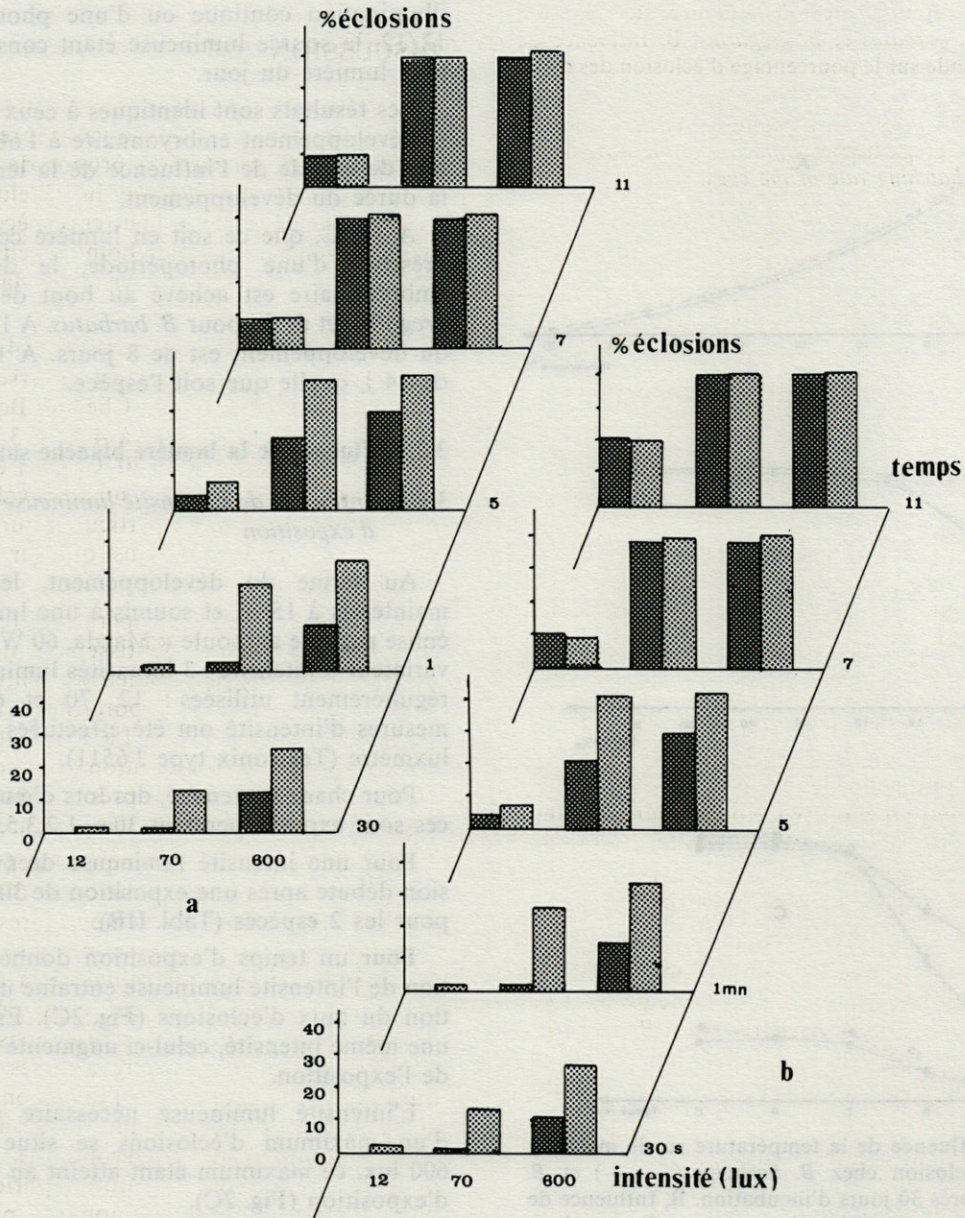


Fig. 3. — Représentation graphique de l'action rémanente de la lumière sur l'éclosion des œufs de *B. barbatus* (a) et *B. gregarius* (b) en fonction de l'intensité lumineuse et de la durée d'exposition.

Residual effect of light on the hatching of the eggs of B. barbatus (a) and B. gregarius (b) as a function of light intensity and length of exposure.

■ Effet brut de la lumière / Immediate effect of light ▨ Effet rémanent / Residual effect

taux d'éclosions sont identiques que l'exposition à la lumière soit suivie ou non d'une période de 10 mn à l'obscurité. Pour des intensités supérieures à 72 lux, une illumination de 7 mn est suffisante pour déclencher instantanément le maximum d'éclosions. Ces expériences permettent en outre de constater que les taux d'éclosions obtenus pour des intensités de 250 lux sont équivalents à ceux obtenus à 600 lux.

3.3. Influence de la lumière monochromatique

Les œufs sont mis à incuber à 19 °C à l'obscurité totale. A la fin du développement embryonnaire (4 j après le début de l'expérience pour *B. gregarius* et 5 j pour *B. barbatus*), les œufs sont transférés dans la chambre noire d'un spectrophotomètre (Beckman D 1690) et soumis à une lumière monochromatique

Tabl. III. — A, Effet rémanent de la lumière sur l'éclosion des œufs de *B. barbatus* et *B. gregarius*; B, Influence de la longueur d'onde sur le pourcentage d'éclosion des œufs.

A, *Residual effect of light on the hatching of the eggs of B. barbatus and B. gregarius*; B, *Influence of the wave length of light on the hatching rate of the eggs.*

A		Durée de l'exposition						
		10 s	30 s	1 mn	5 mn	7 mn	11 mn	
<i>B. barbatus</i>	% d'éclosion	12	3,02	3,7	4,3	16	19,40	21,08
	pour cinq intensités lumineuses (lux)	30	10,75	13,4	20,7	34	39,05	38,7
		70	15,9	26,6	52,1	83,4	81,2	83,8
		250	22,5	29,85	63,07	85	87,4	91,01
		600	37	54	67,3	85,2	83	84,8
<i>B. gregarius</i>		12	3,1	3	3,6	17,5	19	19,75
		30	9	11,31	23,3	31,03	37,8	37,2
		70	16,7	25,8	53,2	79,2	83,1	80,8
		250	20,1	32,5	61	85,5	90	86,9
		600	36	52,43	68	83,04	82,7	84

B		<i>B. barbatus</i>			<i>B. gregarius</i>		
Durée de l'exposition		30 s	1 mn	10 mn	30 s	1 mn	10 mn
% d'éclosion	450	—	12,89	15,40	—	9,97	9,05
en fonction de la longueur d'onde (en nm)	500	—	14,46	12,8	—	9,2	12,43
	550	—	15,86	11,66	—	11,75	10,23
	600	—	14,63	13,7	—	10,38	9,76
	650	—	12,45	12,2	—	9,4	11,37
	700	—	14	14,9	—	12	11,50

de longueur d'onde choisie (entre 450 et 700 nm). Le spectrophotomètre n'étant pas équipé d'un variateur d'intensité, nous n'avons pu travailler dans des conditions isoquantiques. 3 durées d'exposition ont été testées : 30 s 1 et 10 mn. A la fin de chaque exposition, les œufs sont fixés.

D'après les résultats obtenus (Tabl. IIIB), les longueurs d'ondes examinées ont le même effet sur l'éclosion des œufs de *B. barbatus* et de *B. gregarius*. Quelle que soit la durée d'exposition, pour ces différentes longueurs d'ondes, seule une faible proportion parvient à éclore.

L'effet des différentes longueurs d'ondes sur l'éclosion testées individuellement, s'avère inférieur à celui de la lumière blanche pour des intensités supérieures à 12 lux (Tabl. IIB et IIIB).

Ainsi, si la lumière blanche se révèle sans influence sur la durée du développement des coracidiums, elle apparaît, par contre, indispensable à leur éclosion. Les taux d'éclosions sont maxima pour des intensités égales ou supérieures à 250 lux et une durée d'exposition de 7 mn. En outre, on observe un effet rémanent de la lumière et celui-ci est d'autant plus important que la durée d'exposition est inférieure à 5 mn. Enfin, les taux d'éclosions en présence de lumière blanche sont toujours supérieurs à ceux obtenus en présence de lumière monochromatique pour des longueurs d'ondes comprises entre 450 et 700 nm.

DISCUSSION

La comparaison des observations réalisées chez *B. barbatus* et *B. gregarius* à propos de l'influence de la température sur la durée du développement avec celles effectuées chez d'autres espèces de Pseudophyllides révèle la grande homogénéité des réponses de ces parasites vis-à-vis de la température (Tabl. IV).

Quel que soit le milieu, entre + 4 °C et 20 °C, la durée du développement est inversement proportionnelle à la température. Chez les Bothriocéphales, cette durée passe de 50 j à 4 °C à 3 à 4 j pour les températures voisines de 20 °C. Ceci est conforme à l'action de la température sur le développement des organismes vivants, en particulier sur la vitesse des phénomènes mitotiques ainsi que sur l'activation du métabolisme général.

L'action des basses températures (entre 0 et 4 °C) se manifeste par un ralentissement de l'ontogenèse du coracidium et le maintien du pouvoir d'éclosion pendant des durées importantes (110 j pour *B. barbatus* et *B. gregarius*). La Rue, cité par Vergeer (1936) signale la réactivation des coracidiums de *Diphylobothrium latum* après 3 ans et 1/2, mais l'auteur ne signale pas la température d'incubation.

Si l'action des basses températures ne semble pas nuire au développement du coracidium, il n'en va pas de même pour les températures élevées dont Mueller (1961) a montré à propos de *Spirometra mansonoides* qu'elles entraînaient la mort des coracidiums à l'intérieur de l'œuf, et ce, dès le 3^e jour du développement; les œufs ayant résisté au-delà de 37 °C (20 %) étant en outre affectés de malformations. Celles-ci portent sur l'inversion de la polarité et la taille du coracidium, mais affectent aussi certaines structures embryonnaires (les crochets peuvent être absents, les protonéphridies se doubler). L'effet tératologique apparaît proportionnel à la durée de l'exposition de l'œuf aux températures élevées. Chez *B. gregarius* et *B. barbatus*, bien que le taux d'éclosions soit inversement proportionnel à l'élévation de la température et devienne nul au-delà de 23 °C, les températures supérieures à 20 °C ne semblent pas avoir d'effet tératologique sur le coracidium.

Au sein du même genre, la durée du développement en fonction de la température pourrait constituer un critère spécifique. Dans le genre *Diphylobothrium*, la durée du développement à 20 °C varie de 5 j pour *D. cordatum* à 9 j pour *D. ditremum* (Hilliard, 1960). Par contre, à cette température l'éclosion de *D. ursi* et de *D. dalliae* n'a lieu qu'entre 4 et 5 mois. A ce propos, Guttowa (1958) parle de spécificité thermique.

Chez les Bothriocéphales, il semble que ce soit plutôt la limite supérieure de température compati-

Tabl. IV. — Variation de la durée du développement en fonction de la température chez les Pseudophyllides.
Variation of the development as a function of temperature in Pseudophyllid Cestodes.

Parasites	Hôtes	Milieu	T°C	Durée du développement	Références	Observations
<i>Pyramicocephalus phocarum</i>	(Phoque)	marin	20	9 à 12 jours	Hilliard (1960)	
<i>Polyonchobothrium ophiocephalina</i>	<i>Ophiocephalus argus</i> (Poisson)	marin	22-29	3 jours	Zhougzhang (1982)	
<i>Diphyllobothrium sebago</i>	<i>Larus argentatus</i> (Oiseau)	marin	25-28 20	9 jours 21 jours	Meyer & Vik (1963) Meyer (1967)	
<i>D. dendriticum</i>	<i>Larus argentatus</i> (Oiseau)	marin	20	6 à 8 jours	Hilliard (1960)	
<i>D. lanceolatum</i>	Phoque	marin	20	12 à 18 jours		
<i>D. cordatum</i>	<i>Erignathus barbatus</i> (Phoque)	marin	20	5 à 6 jours		
<i>D. macroovatum</i>	<i>Balaenoptera acutorostrata</i> (Baleine)	marin	18	8 à 10 jours	Hatsushika <i>et al.</i> (1981)	Pas d'éclosion à 25-27°C
<i>Bothriocephalus opsarichthydis</i>	- <i>Myopharyngodon aethiops</i> - <i>Opsalichthys unicrostris</i> (Poisson)	marin	22-29	3 à 4 jours	Zhougzhang (1982)	
<i>Bothriocephalus scorpii</i>	<i>Scophthalmus maeoticus maeoticus</i> (Poisson)	marin	8-9 20-24	16 jours 4 à 5 jours	Solonchenko (1979)	Pas d'éclosion à 30°C
<i>Schistocephalus solidus</i>	<i>Podiceps grisegena</i> (Oiseau)	eau douce	25 20	8 jours 14 à 16 jours	Smyth (1963) Hilliard (1960)	
<i>Ligula intestinalis</i>	Oiseau	eau douce	4 23	99 jours 7 jours	Schaak, communication personnelle	
<i>Spirometra mansonioides</i>	Chat	eau douce	25-27	10 jours	Mueller (1959)	
<i>Triaenophorus lucii</i>	Poisson	eau douce	2-4 18-20	21 à 23 jours 5 jours	Guttowa (1958)	Température critique = 4°C Développement arrêté entre 0 et 2°C
<i>Diphyllobothrium alascense</i>	Chien	eau douce	20	10 jours	Hilliard (1960)	
<i>D. osmeri</i>	Chien	eau douce	20	11 jours	»	
<i>D. ursi</i>	Ours brun	eau douce	20 2	14 à 19 jours 4 à 5 mois	» »	
<i>D. dalliae</i>	Chien	eau douce	20 2	7 à 8 jours 4 à 5 mois	» »	
<i>D. latum</i>	Homme	eau douce	8-10 30	39 à 42 jours 6 jours	Guttowa (1961)	Pas de développement en dessous de 8°C Vacuolisation des oeufs au-delà de 30°C
<i>D. ditremum</i>	<i>Gavia immer</i> (Oiseau)	eau douce	20	9 jours	Hilliard (1960)	
<i>Bothriocephalus rarus</i>	<i>Notophthalmus viridescens</i> (Amphibien)	eau douce	16	11 jours 6 jours 4 jours	Jarroll (1979)	
<i>Bothriocephalus aegyptiacus</i>	<i>Barbus bynni</i> (Poisson)	eau douce	18-20 24	6 jours 3 jours	Rysavy & Moravec (1975)	
<i>B. (Clestobothrium) kivuensis</i>	Barbeau (Poisson)	eau douce	20-25	2 à 3 jours	Baer & Fain (1957 - 1958)	
<i>B. claviceps</i>	<i>Anguilla anguilla</i> (Poisson)	eau douce	18	7 jours	Dupont, 1984	

ble avec l'éclosion qui constitue un critère spécifique, certaines espèces pouvant éclore au-delà de 23 °C, température limite pour *B. gregarius* et *B. barbatus* (Tabl. IV).

Il est remarquable que chez les Diphyllobothriidae parasites de Vertébrés homéothermes (Oiseaux et Mammifères) le seuil de tolérance vis-à-vis des températures élevées soit supérieur à celui des

Bothriocephalidae parasites de Vertébrés poïkilothermes (Poissons, Batraciens et Reptiles).

En ce qui concerne l'influence de la composition physicochimique de l'eau sur le développement et l'éclosion de *B. barbatus* et *B. gregarius*, nos observations révèlent la grande tolérance de ces espèces vis-à-vis de la salinité. Ces observations concordent avec celles de Markowski (1935) sur *B. scorpii*; par

contre, d'autres espèces se révèlent beaucoup plus sténohalines; c'est le cas en particulier de *D. alascens* dont les coracidiums n'éclosent qu'à 9 ‰ (Hilliard, 1960). Compte tenu de l'absence de modifications de l'embryon et de l'embryophore à l'intérieur de l'œuf lorsque celui-ci est soumis à de faibles salinités, le facteur responsable du blocage du phénomène d'éclosion pourrait être non pas la pression osmotique mais la composition de l'eau comme le suggérait Hilliard (1972).

A la suite des travaux réalisés chez diverses espèces de Cestodes Pseudophyllides et de nos observations, il semble que l'influence de la lumière sur la durée du développement des coracidiums soit nulle. Par contre, chez certaines espèces, la lumière peut se révéler indispensable à l'éclosion. C'est le cas pour *B. gregarius* et *B. barbatus* ainsi que pour certaines espèces de Diphyllbothriidae (Smyth, 1963; Grabiec *et al.* 1963).

Chez *B. barbatus* et *B. gregarius*, l'influence de la lumière apparaît en outre différente selon l'intensité de l'éclairage et la durée de l'exposition; mais il ne semble pas que certaines longueurs d'ondes soient plus favorables que d'autres, comme cela a été observé chez *Diphyllbothrium latum* (Grabiec *et al.*, 1963).

L'apparente hétérogénéité des réponses des Pseudophyllides à la lumière pourrait provenir comme le suggérait Hilliard (1960) d'une adaptation des parasites au milieu, les œufs déposés à une grande profondeur* ou dans des eaux turbides étant amenés à éclore en l'absence totale de lumière alors que la libération des coracidiums n'intervenant qu'en présence de lumière comme chez *B. gregarius* et *B. barbatus* se produirait dans des milieux limpides et peu profonds.

Alors que l'influence de la température et de la salinité, la première agissant sur la durée du développement, la seconde sur les mécanismes d'éclosion, se révèlent identiques chez les Cestodes Pseudophyllides, les Monogènes (Llewellyn, 1957; Bychowsky, 1957) et les Trématodes (Rowcliffe et Olleren show, 1961; Vanoverschelde, 1981; Styczniska-Jurewicz, 1965; Wilson, 1968), la lumière dont la présence s'avère indispensable à l'éclosion des Trématodes et des Monogènes (Rowan, 1956, 1957; Bunoy, 1981, MacDonald et Jones, 1978; MacDonald et Combes, 1978) n'apparaît pas toujours indispensable à l'éclosion des œufs de Cestodes Pseudophyllides.

Bien que les mécanismes qui président à la libération des larves ne soient pas encore élucidés, on peut, d'ores et déjà, considérer que dans certains

cas la présence d'une enzyme photosensible n'est pas à l'origine du phénomène.

Au travers de ces études, la température, la salinité et la lumière apparaissent comme des facteurs limitants (Odum, 1976) définissant les limites de la biocénose au-delà desquelles en l'absence de développement ou d'éclosion des larves le maintien des cycles s'avère impossible. Enfin, les exigences des différentes espèces congénériques vis-à-vis des caractéristiques physicochimiques du milieu et de la lumière, par leur spécificité, se révèlent de nature à favoriser leur isolement.

REMERCIEMENTS. — Ce travail a été réalisé dans le cadre de l'U.A. 698 du C.N.R.S. et a bénéficié du concours financier de l'IFREMER (contrat GIS ARM 83/2978).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BAER J.G. et A. FAIN, 1958. *Bothriocephalus (Clestobothrium kivuensis* n. sp. Cestode parasite d'un Barbeau du lac Kivu. *Ann. Soc. Roy. Zool. Belgique*, **88** : 287-302.
- BUNDY D.A.P., 1981. Periodicity in the hatching of digenean eggs : a possible circadian rhythm in the life cycle of *Transversotrema patialense*. *Parasitology*, **83** : 13-22.
- BYCHOWSKY B.E., 1957. Monogenetic Trematodes : their systematics and phylogeny. Amer. Instit. Biol. Sci. Ed. W.J. Hargis, 627 p.
- CAMPBELL R. et J. GARTNER, 1982. *Pistana eurypharyngis* gen. et sp.n. (Cestoda Pseudophyllidea) from the Bathypelagic Gulper Eel, *Eurypharynx pelicanoides* Vaillant, 1882, with comments on host and parasite ecology. *Proc. Helminthol. Soc. Wash.*, **49** (2) : 218-225.
- DUPONT F., 1984. Biologie des populations de *Bothriocephalus claviceps*, Cestode Pseudophyllidea, parasite de l'Anguille européenne *Anguilla anguilla*. Thèse de spécialité, Montpellier : 199 p.
- GRABIEC S., A. GUTTOWA et M. MICHAJLOW, 1963. Effect of light stimulus on hatching of coracidia of *Diphyllbothrium latum* (L.). *Acta parasit. pol.*, **11** (17) : 229-237.
- GUTTOWA A., 1958. Further research on the effect of temperature on the development of the Cestode *Trianocephorus lucii* (Mül.) embryos in eggs and on the invadability of their oncospheres. *Acta parasit. pol.*, **6** : 367-381.
- GUTTOWA A., 1961. Experimental investigations on the systems « procercooids of *Diphyllbothrium latum* (L.) Copepoda ». *Acta parasit. pol.*, **9** : 371-408.
- HATSUSHIKA R., J. MAEJIMA et H. KAMO, 1981. Experimental studies on the development of *Diphyllbothrium macroovatum* Jurakhno, 1975 from the minke whale *Balaenoptera acutorostrata*. I. Embryonation and hatching of the eggs. *Jap. J. Parasitol.*, **46** : 703-716.
- HILLIARD D.K., 1960. Studies on the helminth fauna of Alaska XXXVIII. The taxonomic significance of eggs and coracidia of some Diphyllbothriid Cestodes. *J. Parasit.*, **46** : 703-716.

(*) *Pistana eurypharyngis* a été décrit par Campbell et Gartner (1982) chez des Anguilles de grande profondeur (*Eupharynx plecanoïdes*) vivant entre 700 et 5 000 m de profondeur. Ces Pseudophyllides contenaient dans l'utérus des œufs operculés.

- HILLIARD D.K., 1972. Studies on the helminth fauna of Alaska. LI. Observations on eggshell formation in some Diphylobothriid Cestodes. *Can. J. Zool.*, **50** : 585-592.
- JARROL E.L., 1979. Population biology of *Bothriocephalus rarus* Thomas (1937) in the red spotted newt, *Notophthalmus viridescens* Raf. *Parasitology*, **79** : 183-193.
- LLEWELLYN J., 1957. The larvae of some monogenetic trematode parasites of Plymouth fishes. *J. mar. biol. Ass.* : 243-259.
- MARKOWSKI S., 1935. Einfluss der milieueränderungen auf die Entwicklung der eier von *Bothriocephalus scorpii* (Müller, 1776). *Bull. Acad. pol. Sci. cl. II, ser. Sci. biol.*
- MACDONALD S. et C. COMBES, 1978. The hatching rhythm of *Polystoma integerrimum*, a monogenean from the frog *Rana temporaria*. *Chronobiologia*, **5**, 277-285.
- MACDONALD S. et A. JONES, 1978. Egg laying and hatching rhythms in the monogenean *Diplozoon homoion gracili* from the Southern barbel (*Barbus meridionalis*). *J. Helminth.*, **52** : 23-28.
- MEYER M.C., 1967. Hatching of *Diphylobothrium sebago* eggs in nature. *Trans. Amer. Microsc. Soc.*, **3** : 239-243.
- MEYER M.C. et R. VIK, 1963. The life cycle of *Diphylobothrium sebago* (Ward, 1910). *J. Parasitol.*, **49** : 962-968.
- MICHAJLOW W., 1951. Stadiálnosť niektorých tasiemčow (Cestoda). *Ann. Univ. M. Curie Skłodowska C*, **6**.
- MUELLER J.F., 1959. The laboratory propagation of *Spirometra mansonioides* as an experimental tool. I. Collecting, incubating and hatching of the eggs. *J. Parasitol.*, **45** : 353-361.
- MUELLER J.F., 1961. The laboratory propagation of *Spirometra mansonioides* as an experimental tool. IV. Experimental inversion of the primary axis in the developing egg. *Experimental parasitology*, **11** (2-3) : 314-318.
- ODUM E.P., 1975. *Ecologie*. Edité par HRW Ltée Montreal : 254 p.
- PETIT G., 1953. Introduction à l'étude écologique des étangs méditerranéens. *Vie Milieu*, **4** : 569-604.
- ROWAN W.B., 1956. The mode of hatching of the egg of *Fasciola hepatica*. *Expl. Parasit.*, **5** : 118-137.
- ROWAN W.B., 1957. The mode of hatching of the egg of *Fasciola hepatica*. II. Colloidal nature of the viscous cushion. *Expl. Parasit.*, **6** : 131-142.
- ROWCLIFFE S.A. et C.B. OLLERENSHAW, 1961. Observations on the bionomics of the egg of *Fasciola*. *Am. J. trop. Med. Parasit.*, **54** : 172-182.
- RYSAVY B. et F. MORAVEC, 1975. *Bothriocephalus aegyptiacus* sp. n. (Cestoda : Pseudophyllidea) from *Barbus bynni* and its life cycle. *Vest ceskosl. Zool. Zool. Ceskosl.*, **39** (1) : 68-72.
- SMYTH J.D., 1963. The biology of Cestode life cycles. Technical Communications n° 34.
- SOKAL R.R. et F.J. ROHLF, 1969. *Biometry*. Ed. W.H. Freeman and Company. San Francisco : 776 p.
- SOLONCHENKO A.I., 1979. Life cycle of the Cestode *Bothriocephalus scorpii* (Müller, 1776). In : VII Vsesoyuznoc Soreshcharine pro parazitam i boleznyam ryb. Leningrad Sentyabr. Leningrad USSR « Nauka » : 104-105.
- STYCZYNSKA-JUREWICZ E., 1965. The influence of a brackish environment on the development of egg and viability of miracidia of *Fasciola hepatica*. *Acta parasit. pol.*, **13** : 483-493.
- VANOVERSCHELDE R., 1981. Studies on the life cycle of *Himasthla militaris* (Trematoda : Echinostomatidae). Influence of salinity and temperature on egg development and miracidial emergence. *Parasitology*, **82** : 459-465.
- VERGEER T., 1936. The eggs and the coracidia of *Diphylobothrium latum*. *Michigan Acad. of Sci. Art and letters*, **21** : 715-727.
- WILSON R.A., 1968. The hatching mechanism of the egg of *Fasciola hepatica*. *Parasitology*, **58** : 79-89.
- ZHONGZHANG T., 1982. Developmental studies on *Polychobothrium ophioccephalina* (Tseng, 1933) and *Bothriocephalus opsariichthydis* Yamaguti, 1934. *Acta Zoologica Sin.*, **28** (1) : 51-59.

HARPACTICOIDES (CRUSTACÉS, COPÉPODES) DES ILES CROZET I. DESCRIPTION D'UNE ESPÈCE NOUVELLE DU GENRE *ARENOPONTIA* KUNZ

*Harpacticoids (Crustacea, Copepoda) from the Crozet islands
Description of a new species of the genus Arenopontia Kunz*

Jean-Yves BODIOU, Jean-Charles COLOMINES

Université P. et M. Curie, U.A. C.N.R.S. 117
Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer

COPÉPODES HARPACTICOÏDES
ARENOPONTIA n. sp.
CLÉ CYLINDROPSYLLIDAE
CLÉ *ARENOPONTIA*

HARPACTICOID COPEPODS
ARENOPONTIA n. sp.
KEY OF CYLINDROPSYLLIDAE
KEY OF *ARENOPONTIA*

RÉSUMÉ. — Description d'une espèce nouvelle de Copépo­de Harpacticoïde (Crustacea) de la famille des Cylindropsyllidae appartenant au genre *Arenopontia* Kunz et provenant de l'Archipel Crozet (Terres Australes et Antarctiques Françaises). La discussion comprend une révision et une clé des espèces du genre *Arenopontia*. Les critères génériques des Cylindropsyllidae sont révisés au niveau de la morphologie de la P1 et une clé des genres est proposée à la suite de cette révision.

ABSTRACT. — A new species of Harpacticoid Copepod belonging to the family Cylindropsyllidae, genus *Arenopontia* Kunz, is described on the basis of specimens collected in the Crozet Islands (Terres Australes et Antarctiques Françaises). The discussion includes a revision and a key of the *Arenopontia* species. The generic characteristics of the Cylindropsyllidae are partially reviewed (about the morphology of P1) and a key of the genera is proposed.

Au cours de la mission PLURICRO effectuée dans l'Archipel Crozet (Terres Australes et Antarctiques Françaises) en février-mars 1982, nous avons prélevé des échantillons de faune mésopsammique dans les sables littoraux des plages.

L'examen du matériel, récolté selon les méthodes classiques du sondage Karaman-Chappuis et du « puits instantané » déjà pratiquées par Soyer (1976) aux Iles Kerguelen, a révélé l'existence de nombreux Copépodes Harpacticoïdes interstitiels.

Le présent travail consiste en la description d'une espèce nouvelle du genre *Arenopontia* Kunz, de la famille des Cylindropsyllidae. Une discussion sur la répartition des espèces à l'intérieur du genre et une clé pour la détermination des formes actuellement connues font suite à cette description.

ARENOPONTIA CHAUFRIASSEI n. sp.

Lieu de récolte

Parmi la cinquantaine de prélèvements effectués sur l'ensemble de l'archipel, 2 stations ont révélé la présence de cette espèce : la plage située juste au Nord du Cap Verdoyant sur la côte Ouest de l'île aux Cochons et la plage de la Baie de l'Aventure sur la côte Nord de l'île de l'Est. Cette espèce très localisée s'est révélée relativement abondante à ces 2 endroits.

Matériel examiné

17 femelles et 3 mâles dans les sables de l'île aux Cochons (sondage Karaman-Chappuis); 16 femelles

et 7 mâles sur l'île de l'Est (méthode du « puits instantané »). L'ensemble des individus récoltés ainsi que les dissections ayant servi à la description sont conservés dans la collection des auteurs.

La présente description repose sur la dissection de 2 femelles et d'un mâle; aucune différence n'est apparue entre les individus des 2 stations.

DESCRIPTION DE LA FEMELLE

La longueur totale des individus se situe autour de 0,520 mm, de la pointe du rostre au bout des rames furcales. La forme du corps est typique des Copépodes interstitiels, avec un allongement des segments et une ornementation très faible (Fig. 1, A). Le rostre est petit et triangulaire. L'opercule sur le dernier segment abdominal est orné latéralement de 2 prolongements épineux dirigés vers l'arrière (Fig. 1, B).

Les rames furcales sont nettement plus longues que larges et se terminent par une forte pointe. Elles portent chacune 2 soies terminales, 1 externe courte et 1 interne bien développée; 1 très fine soie subterminale dorsale et 3 soies ventrales: 1 interne et 2 externes dont l'antérieure présente une sorte de renflement vers le milieu de sa longueur (Fig. 1, A et B).

Antennule (Fig. 1, C)

Elle est 6-segmentée, les aesthéasques sont portés par le 4^e et le 6^e segment.

Antenne (Fig. 1, D)

Coxa et basis sont distincts; l'exopodite est petit, unisegmenté et porte 1 soie; l'endopodite porte de fortes spinules latérales et 5 soies distales dont 3 sont géniculées.

Mandibule (Fig. 1, E)

La forme est typique du genre; l'endopodite porte 1 soie latérale et 4 soies terminales.

Maxillule (Fig. 1, F)

L'arthrite de la praecoxa porte 2 soies latérales et 7 soies terminales dont 2 très fines; coxa avec 2, basis avec 3 soies terminales; l'endopodite est représenté par 1 soie, l'exopodite est absent.

Maxille (Fig. 1, G)

Syncoxa avec 2 endites portant chacun 2 soies; basis avec 1 soie latérale, 1 crochet et 1 soie terminale; l'endopodite est présent avec 2 soies.

Maxillipède (Fig. 1, H)

Il porte 1 crochet terminal orné d'1 spinule.

P1 — P4.

Les pattes ambulatoires portent toutes un exopodite tri-segmenté et un endopodite bi-segmenté. Les articles des exo- et des endopodites portent tous des spinules sur leurs bords externes.

P1 (Fig. 2, A). Basis avec 1 soie interne; le 1^{er} segment de l'exopodite est le plus long avec 1 soie externe, le 2^e ne porte pas de soie, le 3^e est le plus court et porte 4 soies.

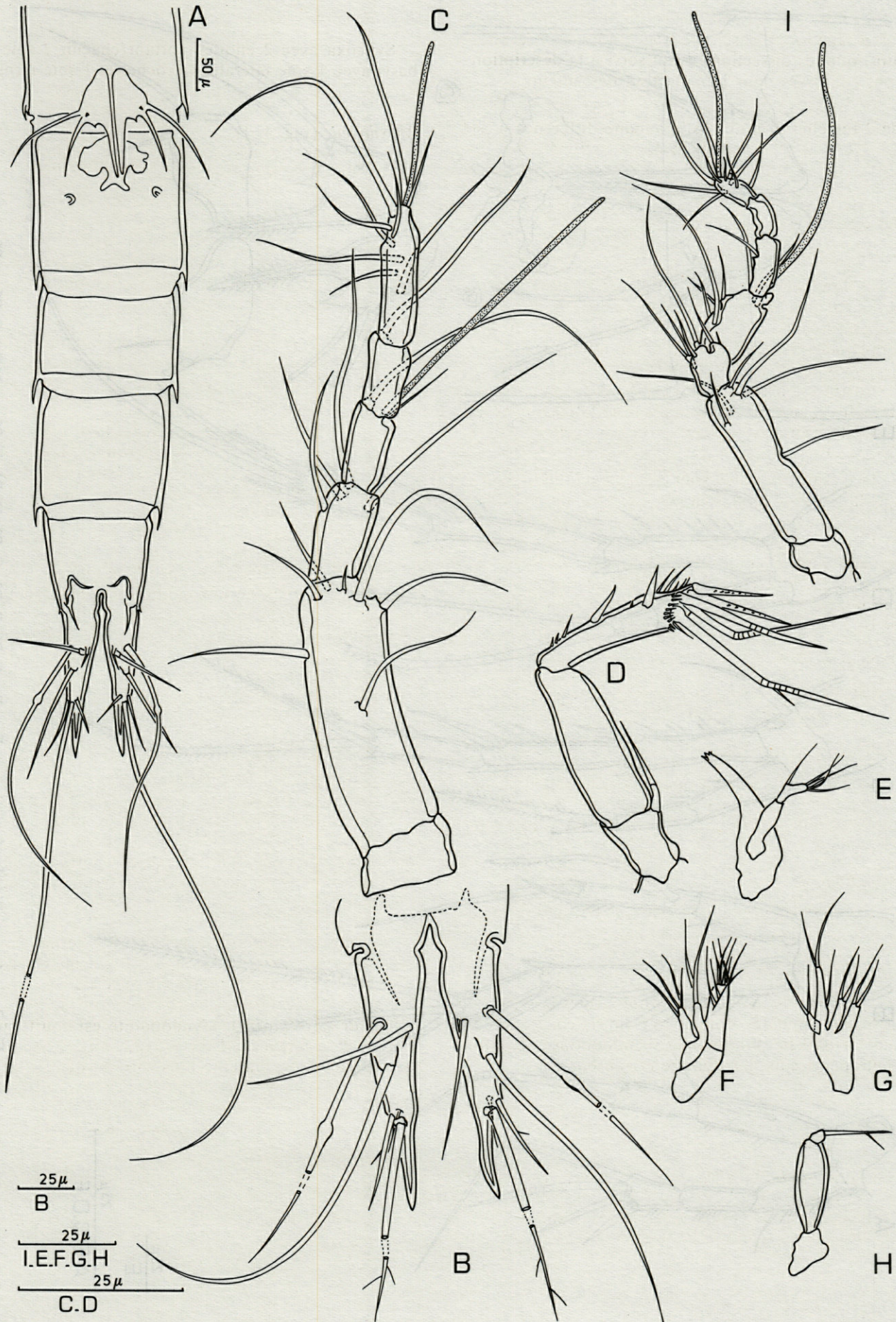
L'endopodite est légèrement plus long que l'exopodite. Le 1^{er} segment égale environ 1,5 fois le 2^e, avec 1 soie interne insérée vers le milieu de sa longueur; le 2nd segment est terminé par 2 soies: 1 externe fine et 1 interne beaucoup plus longue et géniculée.

P2 (Fig. 2, B). Basis nu, sans soie latérale; les 2 premiers segments de l'exopodite portent chacun 1 soie externe, le 3^e porte 1 soie externe et 2 soies terminales. L'endopodite est nettement plus court que l'exopodite; le segment proximal n'est pas armé, le 2nd segment porte 1 soie interne insérée au 1/4 inférieur et 2 soies terminales: l'externe courte et l'interne 4 fois plus longue.

P3 (Fig. 2, C). Basis avec 1 soie externe; chacun des 3 segments de l'exopodite porte 1 soie externe, le 3^e segment possède en plus 2 soies terminales. L'endopodite est court, à peine plus long que le 1^{er} segment de l'exopodite, l'article proximal ne porte pas de soie, l'article distal porte 2 soies terminales, 1 interne courte et 1 externe environ 3 fois plus longue.

P4 (Fig. 2, D). Basis avec 1 soie externe; les 3 segments de l'exopodite portent chacun 1 soie externe, le 3^e segment porte en plus 2 soies terminales et 1 soie interne courte (environ 1/2 de la longueur du segment). L'endopodite est court, surtout le 2^e segment (1/4 du 1^{er}) qui porte 2 longues soies terminales, l'interne plus forte et denticulée.

Fig. 1. — *Arenopontia chaufriassei* n. sp. Femelle. A, abdomen, vue ventrale; B, furca, vue ventrale; C, Antennule, A1; D, Antenne, A2; E, Mandibule, Md; F, Maxillule, Mx1; G, Maxille, Mx; H, Maxillipède, Mxp. — Mâle. I, Antennule, A1. *Arenopontia chaufriassei* n.sp. Female. A, ventral view; B, furca, ventral view; C, Antennula, A1; D, Antenna 2; E, mandible; F, Maxillula; G, Maxilla; H, Maxilliped; male: I, antennula.



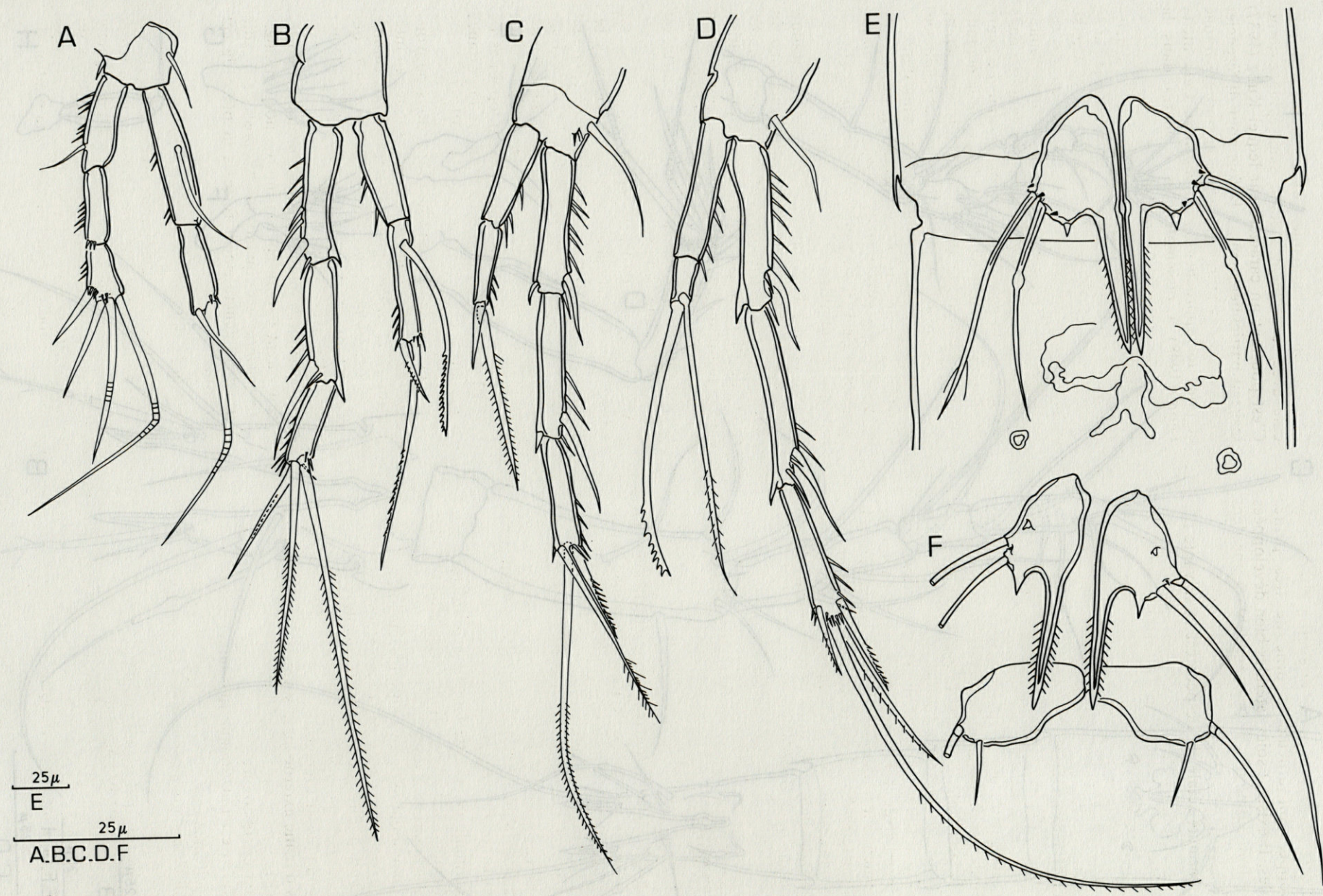


Fig. 2. — *Arenopontia chaufrassei* n. sp. Femelle. A, P1; B, P2; C, P3; D, P4; E, P5. — Mâle; F, P5 + P6.

P5 (Fig. 2, E). Elle porte un éperon interne bien développé, non articulé et orné de très petites spinules. Il existe 2 soies latérales bien développées et une forte épine très courte semblable à une dent pointue entre les soies latérales et l'éperon.

La formule sétale de l'espèce est la suivante :

P1		P2		P3		P4	
Exop	Endop	Exop	Endop	Exop	Endop	Exop	Endop
0.0.022	1.020	0.0.021	0.120	0.0.021	0.020	0.0.121	0.020

DESCRIPTION DU MÂLE

La longueur du corps se situe autour de 0,460 mm. La morphologie générale est identique à celle de la femelle. Les pièces buccales et les pattes ambulatoires ne révèlent pas de variations dues au sexe. Les différences se manifestent au niveau de l'antennule et de la P5. A1 (Fig. 1, I) est haplocère, à 7 segments, les aesthétaques sont situés sur le 4^e et le 7^e articles. La P5 est très semblable, seulement un peu plus étroite avec la dent interne plus longue (Fig. 2, F). La P6 porte 2 soies, l'externe environ 2 fois plus longue que l'interne (Fig. 2, F).

DISCUSSION

Le genre *Arenopontia* regroupe actuellement un grand nombre d'espèces déjà recensées par Bodin (1979), auxquelles s'ajoutent *A. peteraxi* (Mielke, 1982a), *A. trisetosa* (Mielke, 1982a) et *A. chaufriassei* n. sp.

Si on considère la diagnose originale du genre *Arenopontia* (Kunz, 1937), les caractères fondamentaux en sont :

- l'antennule (A1) de la femelle à 6 articles;
- l'antenne (A2) bisegmentée avec un exopodite unisegmenté à 2 soies;
- la mandibule avec un palpe bisegmenté;
- les exopodites de P1-P4 trisegmentés;
- les endopodites de P1-P4 bisegmentés;
- l'endopodite de P1 nettement plus long que l'exopodite et préhensile;
- pas d'épine externe au 2^e segment de l'exopodite de P1;
- la P5 est fusionnée;
- la furca est plus longue que large.

Actuellement, il ne reste plus de commun à l'ensemble des *Arenopontia* que :

- A1 à 6 articles;
- Md avec un palpe bisegmenté;
- exopodites P2-P4 triarticulés;
- endopodites de P1 et P4 biarticulés;
- P5 fusionnée;
- Furca plus longue que large.

Il manque en particulier l'exopodite de P1 triarticulé avec le segment médian sans épine externe. C'est pourtant un caractère sur lequel Kunz (1937) insistait particulièrement, à la fois pour différencier *Arenopontia* des autres genres de *Cylindropsyllidae* et pour le rapprocher de *Leptopontia*. Cela incite Lang (1948) à rassembler ces 2 genres dans la sous-famille des *Leptopontiinae*.

Wells (1967) affirme que la fusion des 2 articles distaux ne peut être révélée par la chétotaxie car le second article est toujours dépourvu de soie; Mielke (1982a) admet la possibilité d'une fusion de ces 2 articles au cours de l'évolution. Il nous semble malgré tout que ce caractère doit être conservé dans la diagnose du genre car il est primordial. Le genre *Arenopontia*, à partir de ces 2 critères fondamentaux que sont l'exopodite de P1 triarticulé sans épine externe à son article médian et la P5 fusionnée, regroupe une variété de formes déjà importante et il nous semble préférable de respecter le principe de la clé de Lang (1965) et de replacer les formes à l'exopodite de P1 biarticulé au niveau de la clé des genres de la famille.

La variabilité de certains autres caractères traduit plutôt un mode de vie tributaire des conditions du milieu. Nous rangerons dans cette catégorie l'endopodite de P1 préhensile ou non car il y a variation dans la morphologie, mais pas dans la segmentation ni la chétotaxie; il en est de même pour la P5 dont on peut considérer que l'éperon, quand il existe, est l'équivalent d'une forte soie fusionnée.

Au niveau des P2-P3-P4, les exopodites et les endopodites respectivement tri- et bisegmentés représentent la majorité des cas. Il existe cependant des formes avec les endopodites de P2 et P3 unisegmentés ou avec l'endopodite de P3 seul unisegmenté. Nous considérons là aussi que les réductions de chétotaxie ou de segmentation des endopodites de P2 et P3 sont des caractères de moindre importance par rapport à ceux qui atteignent les P1.

En fonction de ces considérations, nous pouvons dégager les grandes tendances systématiques à l'intérieur du genre *Arenopontia*. Nous prendrons comme base de départ la proposition de Wells (1967) qui reconnaît 2 sous-genres en fonction de la morphologie de la P5, avec ou sans éperon :

- *Neoleptastacus* quand la P5 est prolongée postérieurement par un éperon interne non articulé.
- *Arenopontia s.s.* quand la P5 possède 1 soie articulée, généralement forte, à la place de cet éperon.

Cela nous donne :

A) Les formes avec un éperon à la P5, les exo- et les endopodites de P2-P4 sont respectivement tri- et bisegmentés et il existe 1 soie interne au 3^e segment de l'exopodite de P4. Ce sont les formes-types du sous-genre *Neoleptastacus* selon Wells (1967). Nous pouvons les subdiviser en fonction de la sétation de

Tabl. I. — Genre *Arenopontia* : formules chétotaxiques des appendices thoraciques P1-P2-P3-P4 des espèces du genre actuellement répertoriées.

Genus *Arenopontia*, bristle formula for thoracic appendages P1, P2, P3, P4 of the different species of the genus actually known.

ESPECES	P1	P2	P3	P4
<i>Arenopontia</i> (Neol.) <i>africana</i> Chappuis & Rouch, 1961	0.0.021/1.020	0.0.021/110	0.0.021/010	0.0.121/0.010
<i>Arenopontia</i> (Neol.) <i>angolensis</i> Kunz, 1971	0.0.021/1.020	0.1.021/110	0.0.021/010	0.0.121/0.020
<i>Arenopontia</i> (Neol.) <i>australis</i> Chappuis, 1952	0.0.022/1.011	0.0.021/0.120	0.0.021/010	0.0.121/1.020
<i>Arenopontia</i> (A.) <i>subterranea</i> Kunz, 1937	0.0.022/1.011	0.0.021/0.110	0.0.021/0.010	0.0.021/0.020
<i>Arenopontia</i> (A.) <i>nesaie</i> Cottarelli, 1975	0.0.022/1.020	0.0.021/0.110	0.0.021/0.010	0.0.021/0.020
<i>Arenopontia</i> (A.) <i>intermedia</i> Rouch, 1962	0.0.022/1.020	0.0.021/0.020	0.0.021/0.020	0.0.021/0.020
<i>Arenopontia</i> (A.) <i>peteraxi</i> Mielke, 1982	0.0.022/1.020	0.0.021/0.020	0.0.021/0.0(1/2)0	0.0.021/0.020
<i>Arenopontia</i> (Neol.) <i>spinicaudata</i> Nicholls, 1945	0.0.022/1.011	0.0.021/0.120	0.0.021/0.020	0.0.021/0.020
<i>Arenopontia</i> (A.) <i>arenarida</i> Pennak, 1942	0.0.022/1.011	0.0.021/0.120	0.0.021/0.020	0.0.021/0.020
<i>Arenopontia</i> (A.) <i>riedli</i> Lindgren, 1976	0.0.022/1.020	0.0.021/0.120	0.0.021/0.020	0.0.021/0.020
<i>Arenopontia</i> (A.) <i>stygia</i> Noodt, 1955	0.0.022/1.011	0.0.021/0.120	0.0.021/0.020	0.0.021/0.020
<i>Arenopontia</i> (Neol.) <i>longiremis</i> Chappuis, 1954a	0.0.022/1.020	0.0.021/0.120	0.0.021/0.010	0.0.121/0.020
<i>Arenopontia</i> (Neol.) <i>gussoae</i> Cottarelli, 1973	0.0.022/1.020	0.0.021/0.120	0.0.021/0.010	0.0.121/0.020
<i>Arenopontia</i> (Neol.) <i>indica</i> Rao, 1967	0.0.022/1.020	0.0.021/0.120	0.0.021/0.010	0.0.121/0.020
<i>Arenopontia</i> (Neol.) <i>sakagami</i> Ito, 1978	0.0.022/1.020	0.0.021/0.120	0.0.021/0.010	0.0.121/0.020
<i>Arenopontia</i> (Neol.) <i>accraensis</i> Lang, 1965	0.0.022/0.020	0.0.021/0.120	0.0.021/0.010	0.0.121/0.020
<i>Arenopontia</i> (Neol.) <i>chaufriassei</i> n. sp.	0.0.022/1.020	0.0.021/0.120	0.0.021/0.020	0.0.121/0.020
<i>Arenopontia</i> (Neol.) <i>acantha</i> Chappuis, 1954b	0.0.022/1.011	0.0.021/0.120	0.0.021/0.020	0.0.121/0.020
<i>Arenopontia</i> (Neol.) <i>ishikariana</i> Ito, 1968	0.0.022/1.020	0.0.021/0.120	0.0.021/0.020	0.0.121/0.020
<i>Arenopontia</i> (Neol.) <i>secunda</i> Krishnaswamy, 1957	0.0.022/1.020	0.0.021/0.120	0.0.021/0.020	0.0.121/0.020
<i>Arenopontia</i> (A.) <i>problematica</i> Masry, 1970	0.0.022/0.020	0.0.021/0.120	0.0.021/0.020	0.0.121/0.020
<i>Arenopontia</i> (A.) <i>dillonbeachia</i> Lang, 1965	0.0.022/1.020	0.0.021/0.120	0.0.021/0.020	0.0.121/0.020

l'endopodite de la P3 : 5 espèces avec 1 soie terminale : *A. longiremis*, *A. gussoae*, *A. indica*, *A. sakagami* et *A. accraensis*; 4 espèces avec 2 soies terminales : *A. acantha*, *A. ishikariana*, *A. secunda* et *A. chaufriassei*.

Dans les *Neoleptastacus*, on trouve encore *A. spinicaudata* sans soie interne au 3^e segment de l'exopodite de P4, *A. australis* dont l'endopodite de P3 est unisegmenté, *A. africana* et *A. angolensis* dont les endopodites de P2 et P3 sont unisegmentés.

Il faut noter qu'aucune de ces formes ne possède de P1 préhensile avec le 1^{er} segment de l'endopodite très allongé.

B) Les formes avec une P5 sans éperon, lequel est remplacé par 1 forte soie; les exo- et les endopodites de P2-P4 sont respectivement tri- et bisegmentés; le 3^e segment de l'exopodite de P4 possède ou ne possède pas de soie interne, l'endopodite de P3 porte 1 ou 2 soies terminales. Le critère distinctif le plus important semble être la présence ou non d'une P1 préhensile. *A. subterranea*, *A. nesaie*, *A. riedli* et *A. problematica* ont ce caractère; *A. intermedia*, *A. peteraxi*, *A. arenarida* et *A. dillonbeachia* ne l'ont pas.

Toutes les espèces citées sont recensées avec les formules sétales de leurs pattes ambulatoires P1-P4 dans le tableau 1. Nous avons intégré comme des espèces *sensu stricto* *A. acantha accraensis* et *A. africana f. angolensis n. forma* récoltées par Kunz

(1971) sur la côte de l'Angola. *A. angolensis* (Kunz) possède suffisamment de caractères propres pour se justifier en tant qu'espèce. *A. accraensis* reste plus énigmatique, sa création par Lang (1965) ayant été très théorique. Mais il semble préférable dans un premier temps de laisser à l'écart les caractères de sous-espèces, surtout que des cas de variabilité intraspécifique peuvent aussi se présenter (Mielke, 1982b). Ce travail ne constitue qu'une étape dans l'étude du genre *Arenopontia* et les nouvelles manières d'aborder le problème des variations fines de la systématique, par la génétique en particulier, pourraient apporter des informations tout-à-fait originales. Sur les *Tigriopus* de Kerguelen et de Crozet, par exemple, l'étude du polymorphisme enzymatique montre qu'il existe une distance génétique importante entre 2 formes qui semblent a priori identiques, mais qui diffèrent nettement sur les plans enzymologique, biologique et caryologique (Soyer & Thiriot-Quiévreux, 1985). L'existence de ces espèces jumelles montre que les problèmes de sous-espèces et de variétés géographiques doivent être abordés avec la plus grande prudence.

Il reste les 3 espèces que nous avons marginalisées en raison de leur exopodite de P1 bisegmenté : *A. biarticulata*, *A. breviarticulata* et *A. trisetosa*. Comme nous l'avons indiqué plus haut, il convient de replacer ces espèces au niveau générique à côté d'*Arenocaris*, *Notopontia* et *Syrticola*.

A. biarticulata Wells, par sa P1 préhensile, possède des affinités avec *Notopontia* et *Syrticola*. Malgré des différences manifestes, cette espèce semble plus conforme aux critères de *Notopontia* surtout à cause des P5. *N. stephaniae* ne possède pas de fine soie distale interne à sa P5, mais on observe la même morphologie générale avec une échancrure qui marque l'ébauche d'une séparation entre le baséoendopodite et l'exopodite; quant aux soies de la partie exopodite, elles sont identiques à la fois par leur nombre (4) et par leur morphologie.

La définition des critères du genre *Notopontia* doit être affinée par rapport à Bodiou (1977), ce qui donne :

- A1 à 6 ou 7 segments;
- A2 avec un allobasis, exopodite unisegmenté avec 1 soie;
- pièces buccales très proches des *Arenopontia* et des *Cylindropsyllidae* en général;
- P1 avec l'exopodite et l'endopodite biarticulés; endopodite beaucoup plus long que l'exopodite et préhensile;
- exopodites de P2-P4 triarticulés;
- endopodites de P2 et P3 biarticulés; celui de P4 uni- ou bisegmenté;
- P5 fusionnée, mais les parties correspondant au baséoendopodite et à l'exopodite sont identifiables;
- Furca plus longue que large, se terminant en forme de corne.

Les 2 espèces actuelles du genre sont faciles à distinguer par la P4 et la P5 :

- *N. biarticulata* possède une P4 dont l'exopodite porte 4 soies à son 3^e segment et dont l'endopodite est bisegmenté; P5 avec 6 soies.
- *N. stephaniae* possède une P4 dont le 3^e segment de l'exopodite ne porte que 3 soies et dont l'endopodite est unisegmenté; P5 avec 5 soies.

Le génotype de *Notopontia* est *Notopontia biarticulata* Wells (1967).

Le genre *Syrticola* créé par Willems et Claeys (1982) est proche de *Notopontia* et ces auteurs auraient pu rassembler les 2 genres en privilégiant la morphologie de la P1 (exopodite biarticulé, endopodite préhensile).

Mais les endopodites de P2-P3 et la P5 sont quand même bien distincts et le maintien de 2 genres peut se justifier. Dans ce cas, le *Notopontia galapagoensis* de Mielke (1982) est vraisemblablement un *Syrticola* : entre autres caractères, mêmes endopodites de P2-P4 uniarticulés et furcas tout-à-fait semblables. Il y aurait donc 2 espèces connues dans ce genre : *S. flandricus* caractérisée par A1 à 6 articles et la P5 sans soie interne; *S. galapagoensis* avec A1 à 7 articles et la P5 avec 1 soie interne.

Quant à *A. breviarticulata* et *A. trisetosa*, il ne nous semble pas souhaitable de les rattacher à *Notopontia* ou *Syrticola* en raison de leur P1, ni à *Arenocaris* en raison de leur P5. Nous proposons donc de les situer dans un nouveau genre *Pararenopontia* dont *Pararenopontia breviarticulata* (Mielke, 1975) est le génotype.

Les principales caractéristiques de ce genre nouveau sont les suivantes :

- A1 à 6 ou 7 articles;
- A2 avec basis plus ou moins marquée; exopodite uniarticulé;
- pièces buccales typiques des *Cylindropsyllidae*;
- P1 avec exo- et endopodite bisegmentés; 1^{er} segment de l'endopodite avec 1 soie interne;
- P2 et P3 avec des exopodites triarticulés; endopodites uni- ou bisegmentés.
- P4 avec l'exopodite trisegmenté et l'endopodite bisegmenté; le 2nd segment de l'endopodite, beaucoup plus court que le 1^{er}, porte 2 soies terminales.
- P5 fusionnée.
- furca plus longue que large se terminant par une pointe recourbée.
- La P5 du mâle porte 3 soies chez *A. breviarticulata* et 5 soies chez *A. trisetosa*.

Depuis la parution de la clé de Lang (1965), 6 genres nouveaux ont été créés dans la famille des *Cylindropsyllidae* : *Cylinula* (Coull, 1971), *Ichnusella* (Cottarelli, 1971), *Notopontia* (Bodiou, 1977), *Boreopontia* (Willems, 1981), *Stenocaropsis* (Apostolov, 1982) et *Syrticola* (Willems & Claeys, 1982); il s'y ajoute le genre *Pararenopontia* qui résulte de ce travail. La clé des genres de *Cylindropsyllidae* se présente donc comme suit :

1	— Exp. P1 absent	2
	— Exp. P1 unisegmenté	3
	— Exp. P1 bisegmenté	5
	— Exp. P1 trisegmenté	7
2	— Exp. P2-P3 bisegmentés	<i>Sewellina</i> Krishnaswamy
	— Exp. P2-P3 trisegmentés	<i>Psammopsyllus</i> Nicholls
3	— Exp. A2 représenté par 1 soie	<i>Psammastacus</i> Nicholls
	— Exp. A2 présent, unisegmenté	4

4	— Enp. P2-P4 bisegmentés	<i>Arenotopa</i> Chappuis & Rouch	
	— Enp. P2-P4 unisegmentés	<i>Ichnusella</i> Cottarelli	
5	— Enp. P1 non préhensile, P5 séparée en 2	<i>Arenocaris</i> Nicholls	
	— Enp. P1 non préhensile, P5 fusionnée	<i>Pararenopontia</i> n. gen.	
	— Enp. P1 préhensile, P5 fusionnée		6
6	— Enp. P2-P3 bisegmentés	<i>Notopontia</i> Bodiou	
	— Enp. P2-P3 unisegmentés	<i>Syrticola</i> Willems & Claeys	
7	— Segmt médian Exp. P1 sans épine externe		8
	— Segmt médian Exp. P1 avec 1 épine externe		10
8	— Exp. et Benp. P5 non fusionnés	<i>Leptopontia</i> T. Scott	
	— Exp. et Benp. P5 fusionnés		9
9	— A1 à 7 art.; Enp. P2-P3 à dimorphisme sexuel	<i>Boreopontia</i> Willems	
	— A1 à 6 art.; Enp. P2-P3 sans dimorphisme sexuel	<i>Arenopontia</i> Kunz	
10	— Mxp obsolète ou absent		11
	— Mxp bien développé		12
11	— Enp. P1 non préhensile	<i>Cylindropsyllus</i> Brady	
	— Enp. P1 préhensile	<i>Cylinula</i> Coull	
12	— Enp. P1 préhensile	<i>Evansula</i> T. Scott	
	— Enp. P1 non préhensile		13
13	— Mxp. terminé par 1 crochet seul		14
	— Mxp. terminé par 1 crochet effilé et 1 longue soie		15
14	— Enp. P2-P3 uniarticulés	<i>Stenocaris</i> Sars	
	— Enp. P2-P3 biarticulés	<i>Stenocaropsis</i> Apostolov	
15	— Exp. et Benp. P5 fusionnés	<i>Leptastacus</i> T. Scott	
	— Exp. et Benp. P5 séparés	<i>Paraleptastacus</i> C.B. Wilson	

Quant à la clé de détermination des espèces du genre *Arenopontia*, elle s'établit comme suit :

1	— Coin distal interne de la P5 prolongé par un éperon		2
	— Coin distal interne de la P5 non prolongé par un éperon		14
2	— Enp. P3 unisegmenté		3
	— Enp. P3 bisegmenté		5
3	— Enp. P2 bisegmenté	<i>A. australis</i> Chappuis	
	— Enp. P2 unisegmenté		4
4	— P5 avec 2 soies	<i>A. africana</i> Chappuis & Rouch	
	— P5 avec 2 soies encadrant 1 forte dent	<i>A. angolensis</i> Kunz	
5	— 2nd segmt Enp. P3 avec 2 soies		6
	— 2nd segmt Enp. P3 avec 1 soie		10
6	— 3 ^e sgmt Exp. P4 sans soie interne	<i>A. spinicaudata</i> Nicholls	
	— 3 ^e sgmt Exp. P4 avec 1 soie interne		7
7	— P5 avec 2 soies ext. et 1 épine int.	<i>A. chauffriassei</i> n. sp.	
	— P5 avec 2 soies ext. et 2 épines int.		8
8	— Opercule avec des éperons latéraux corniformes	<i>A. acantha</i> Chappuis	
	— Opercule sans éperons latéraux		9
9	— Exp. A2 présent	<i>A. ishikariana</i> Ito	
	— Exp. A2 réduit à 1 soie	<i>A. secunda</i> Krishnaswamy	
10	— Eperon de la P5 avec des spinules	<i>A. gussoae</i> Cottarelli	
	— Eperon de la P5 sans spinules		11
11	— Rame furcale avec 1 épine latérale	<i>A. indica</i> Rao	
	— Rame furcale sans épine latérale		12
12	— P5 avec 3 soies externes et 1 épine interne	<i>A. longiremis</i> Chappuis	
	— P5 avec 2 soies externes et 2 épines internes		13
13	— Segmts des P1-P4 avec un crochet ventral	<i>A. accraensis</i> Lang	
	— Segmts des P1-P4 sans crochet ventral	<i>A. sakagami</i> Ito	
14	— 1 ^{er} segment Enp. P1 beaucoup plus long que l'Exp		15
	— 1 ^{er} segment Enp. P1 au plus aussi long que l'Exp		18
15	— Exp. A2 absent	<i>A. problematica</i> Masry	
	— Exp. A2 présent		16
16	— 2nd segment Enp. P2 avec 3 soies	<i>A. riedli</i> Lindgren	
	— 2nd segment Enp. P2 avec 2 soies		17
17	— Rames furcales avec un tubercule dorsal	<i>A. nesaie</i> Cottarelli	
	— Rames furcales sans tubercule dorsal	<i>A. subterranea</i> Kunz	

18	— 3 ^e segment Exp. P4 avec 1 soie interne.....	<i>A. dillonbeachia</i> Lang	
	— 3 ^e segment Exp. P4 sans soie interne		19
19	— Soies furcales renflées à la base.....	<i>A. arenarida</i> Pennak	
	— Soies furcales normales		20
20	— 2nd segment Enp. P2 avec 3 soies.....	<i>A. stygia</i> Noodt	
	— 2nd segment Enp. P2 avec 2 soies.....		21
21	— P5 de la femelle avec 5 soies	<i>A. intermedia</i> Rouch	
	— P5 de la femelle avec 4 soies	<i>A. peteraxi</i> Mielke	

ETYMOLOGIE. — Nous dédions amicalement cette espèce à Claude Chaufrasse, responsable de la mission PLURICRO sur l'île aux Cochons.

REMERCIEMENTS. — Les auteurs expriment leur gratitude à l'Administration des Terres Australes et Antarctiques Françaises qui leur a permis d'effectuer la mission PLURICO dans les meilleures conditions.

BIBLIOGRAPHIE

- APOSTOLOV A., 1982. Genres et sous-genres nouveaux de la famille Diosaccidae Sars et Cyliodropsyllidae Sars, Lang (Copepoda, Harpacticoida). *Acta zool. Bulg.*, **19** : 37-42.
- BODIN P., 1979. Catalogue des nouveaux Copépodes Harpacticoides marins (Nouvelle Edition). Univ. Bretagne Occ., Brest : 1-228.
- BODIN P., 1984. Densité de la Méiofaune et Peuplements de Copépodes Harpacticoides en Baie de Douarnenez. *Ann. Inst. océanogr.*, **60** (1) : 5-17.
- BODIOL J.Y., 1977. Harpacticoides (Crustacés, Copépodes) des Iles Kerguelen. III-Description de deux formes nouvelles de la famille des Cyliodropsyllidae. *C.N.F.R.A.*, **42** : 277-286.
- CHAPPUIS P.A., 1952. Copépodes Harpacticoides psammiques de Madagascar. *Mém. Inst. Sci. Madagascar*, sér. A, **7** (2) : 145-160.
- CHAPPUIS P.A., 1954a. Recherches sur la faune interstitielle des sédiments marins et d'eau douce à Madagascar. *Mém. Inst. Sci. Madagascar*, Sér. A, **9** : 45-73.
- CHAPPUIS P.A., 1954b. Harpacticoides psammiques récoltés par C. Delamare Deboutteville en Méditerranée. *Vie Milieu*, **4** (2) : 254-276.
- CHAPPUIS P.A. & R. ROUCH, 1961. Harpacticoides psammiques d'une plage près d'Accra (Ghana). *Vie Milieu*, **11** (4) : 605-614.
- COTTARELLI V., 1971. *Ichnusella eione* n. gen. n. sp. (Copepoda, Harpacticoida), nuovo crostaceo di acque interstiziali italiane. *Istituto Lombardo (Rend. Sc.)*, **B**, **105** : 57-70.
- COTTARELLI V., 1973. *Arenopontia gussoae* n. sp. nuovo Arpacticoida de acque interstiziali littorali del isola Cuba. *Fragm. Entomol.*, **9** (2) : 49-59.
- COTTARELLI V., 1975. Una nuova *Arenopontia* di acque interstiziali littorali della Sardegna (Crust., Cop., Harp.). *Fragm. Entomol.*, **11** (1) : 65-72.
- COULL B.C., 1971. Meiobenthic Harpacticoida (Crustacea Copepoda) from the North Carolina continental shelf. *Cah. Biol. Mar.*, **12** : 195-237.
- ITO T., 1968. Descriptions and records of marine harpacticoid copepods from Hokkaido I. *Jour. Fac. Sci. Hokkaido Univ.*, ser. VI, Zool. **16** (3) : 369-381.
- ITO T., 1978. A new species of marine interstitial harpacticoid copepod of the genus *Arenopontia* from the Bonin Islands, Southern Japan. *Annot. zool. Japon.*, **51** (1) : 47-55.
- KRISHNASWAMY S., 1957. Studies on the Copepoda of Madras. Thèse Univ. of Madras, 1957 : 1-168.
- KUNZ H., 1937. Zur Kenntnis der Harpacticoiden des Küstengrundwassers der Kieler Förde. (Studien an marinen Copepoden I). *Kiel. Meeresforsch.*, **2** : 95-115.
- KUNZ H., 1971. Harpacticoiden (Crustacea, Copepoda) von einem Sandstrand Angolas. *Zool. Anz.*, **186** : 348-359.
- LANG K., 1948. Monographie der Harpacticiden. *Hakan Ohlsson, Lund*, 2 vol. : 1-1682.
- LANG K., 1965. Copepoda Harpacticoida from the Californian Pacific Coast. *K. svenska vetensk. Akad. Handl.*, **10** (2) : 1-566.
- LINDGREN E.W., 1976. Five species of *Arenopontia* (Copepoda, Harpacticoida) from a North Carolina beach, U.S.A. *Crustaceana*, **30** (3) : 229-240.
- MASRY D., 1970. Ecological study of some sandy beaches along the Israeli Mediterranean coast, with a description of the interstitial Harpacticoids (Crustacea, Copepoda). *Cah. Biol. Mar.*, **11** (3) : 229-258.
- MIELKE W., 1975. Systematic der Copepoda eines Sandstrandes der Nordseeinsel Sylt. *Mikrofauna Meeresboden*, **52** : 1-134.
- MIELKE W., 1982a. Interstitielle Fauna von Galapagos. XXIX. Darcythompsoniidae, Cyliodropsyllidae (Harpacticoida). *Mikrofauna Meeresboden*, **87** : 1-52.
- MIELKE W., 1982b. Three Variable *Arenopontia* Species (Crustacea, Copepoda) from Panama. *Zoologica Scripta*, **11** (3) : 199-207.
- NICHOLLS A.G., 1945. Marine Copepoda from western Australia. IV. Psammophilous Harpacticoids. *J.R. Soc. W. Austral.*, **19** : 17-24.

NOODT W., 1955. Harpacticiden (Crust. Cop.) aus dem Sandstrand der französischen Biscaya-Küste. *Kiel. Meeresforsch.*, **11** (1) : 86-109.

PENNAK R.W., 1942. Harpacticoid copepods from some intertidal beaches near Woods Hole, Massachusetts. *Trans. Amer. Micros. Soc.*, **61** (3) : 274-285.

RAO C.G., 1967. On the life history of a new sand-dwelling Harpacticoid Copepod. *Crustaceana*, **13** (2) : 129-136.

SCOTT A., 1896. Description of new and rare Copepoda. *Proc. Liverpool Biol. Soc.*, **10**.

SOYER J., 1976. Recherches sur la faune mésopsammique dans l'Archipel des Kerguelen. *C.N.F.R.A.*, **39** : 107-141.

SOYER J. & C. THIRIOT-QUIEVREUX, 1985. Existence d'espèces jumelles dans le genre *Tigriopus* (Copepoda, Harpacticoida) aux Iles Kerguelen et Crozet (Terres australes antarctiques françaises). *C.R. Hebd. Séanc. Acad. Sc. Paris*, **301**, Série III, n° 6 : 309-312.

WELLS J.B.J., 1967. The littoral Copepoda (Crustacea) of Inhaca Island, Mozambique. *Trans. Roy. Soc. Edinb.*, **67** (7) : 189-358.

WILLEMS K.A., 1981. *Boreopontia heipi* n.g., n.sp., an interstitial harpacticoid (Copepoda) from the southern bight of the North Sea. *Biol. Ib. Dodonea*, **49** : 200-209.

WILLEMS K.A. & D. CLAEYS, 1982. *Syrticola flandricus* n.g., n.sp., a harpacticoid copepod from the southern bight of the North Sea. *Crustaceana*, **43** (1) : 1-8.

Reçu le 30 juillet 1985; Received July 30, 1985.
 Accepté le 4 septembre 1985; accepted September 4, 1985.

LAOPHONTINA POSIDONIAE N.SP. FROM THE GULF OF CALVI (COPEPODA, HARPACTICOIDA, LAOPHONTIDAE)

F. FIERS

Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen
Recent Invertebrates Section, Vautierstraat 29, B-1040 Brussels

L. POSIDONIAE n.sp.
GOLFE DE CALVI
PRÉFÉRENCE DE SUBSTRAT
CLÉ D'ESPÈCES

L. POSIDONIAE n. sp.
GULF OF CALVI
SUBSTRATE PREFERENCE
KEY

RÉSUMÉ. — Cet article donne la description d'un Harpacticoïde interstitiel nouveau, *Laophontina posidoniae* n.sp. provenant du Golfe de Calvi (Corse). Cette espèce nouvelle se rapproche de *L. dubia* T. Scott et de *L. paradubia* Cottarelli. Le faciès d'herbier dans le golfe peut se subdiviser en trois types suivant le développement et la nature du substrat. *L. posidoniae* n.sp. se trouve dans les sédiments sablo-graveleux, contenant moins de 10 % de vase.

ABSTRACT. — *Laophontina posidoniae* n.sp. found in the *Posidonia* meadows of the Gulf of Calvi (Corsica) is described. *L. posidoniae* n.sp. is closely related to *L. dubia* T. Scott and *L. paradubia* Cottarelli. In the Gulf of Calvi *Posidonia* beds occur along the entire coast on a particular bottom facies. The new species, found in the sediments covered by *Posidonia oceanica*, occurs only in sediments containing less than 10 % mud.

INTRODUCTION

During a stay of Dr. K. Wouters (K.B.I.N.) at the « Station de Recherches sous-marines et océanographiques » (STARESO) at Calvi, a large collection of sediment samples from various depths were collected. In some samples, recovered by SCUBA diving by Dr. D. Bay head of the station, a new species, *Laophontina posidoniae* n. sp. was found. This paper deals with the description of this species, and shows the preference of the animal for a certain type of substrate.

SYSTEMATICS

Laophontina posidoniae spec. nov.

Type-locality : Gulf of Calvi (N.W. Corsica).

The animals occurred in sediments covered by *Posidonia oceanica* (Angiospermae).

Type-series : The holotype is a dissected female, mounted in lactophenol and labeled COP 1500. The slide with the dissected male is labeled : COP 1501. The other paratypes (3 ♀♀ and 3 ♂♂) are preserved in alcohol (COP 1502). The preparations and the preserved animals are deposited in the collections of the Recent Invertebrates Section of the « Koninklijk Instituut voor Natuurwetenschappen » in Brussels.

Etymology : The specific name, *posidoniae* refers to the typical habitat in which this species was found (*Posidonia* beds).

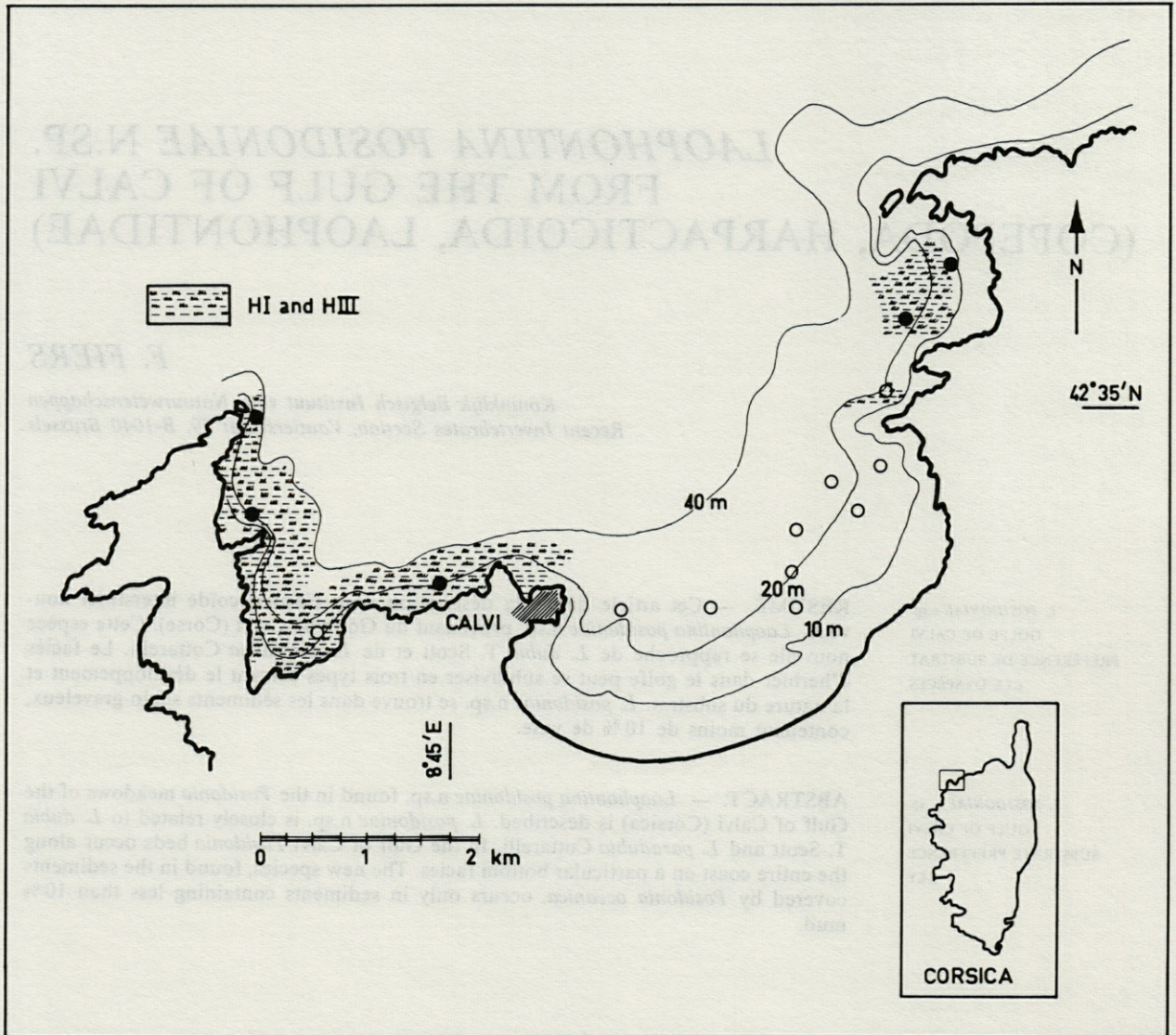


Fig. 1. — Map of the Gulf of Calvi. The black dots indicate the stations with *Laophontina posidoniae* n. sp. projection of the *Posidonia*-beds after Burhenne, 1981.

Description

Female (holotype): Habitus (Fig. 2a and b): length 540 μm ; body with almost parallel-sided margins, only slightly tapering towards the anal segment; cephalothorax smooth, latero-ventral edge extended posteriorly; rostrum with a small protuberance; sternites invested by an irregular pattern of integumental teeth (Fig. 2e); posterior ridge of all the segments provided with an incised hyaline fringe; genital segments dorsally with a strong integumental band; ventral side of the penultimate segment with a single transversal row of slender hairs; anal segment without lateral teeth but with a densely denticulated operculum.

Furcal rami (Fig. 2c and d) about three times as long as broad, with parallel margins, and extended

in a slightly curved dorsal hook; dorsal seta articulating with the ramus on a basal part; three external setae, implanted near the middle of the ramus; principal setae fused near their implantation; internal principal seta typically notched with a feathered distal part; internal distal seta short and smooth. Each ramus is densely covered with small hairs along their ventral and lateral surfaces. The dorsal sides of the rami are bare.

Antennule (Fig. 3a) six-segmented; first segment with a rounded posterior knob and a sharp anterior one; second segment extended in a long curved hook, pointing in posterior direction; aesthetasc implanted on the fourth segment and accompanied by two setae.

Antenna (Fig. 3b): allobasis bearing an internal seta; external surface with small teeth; exopodite

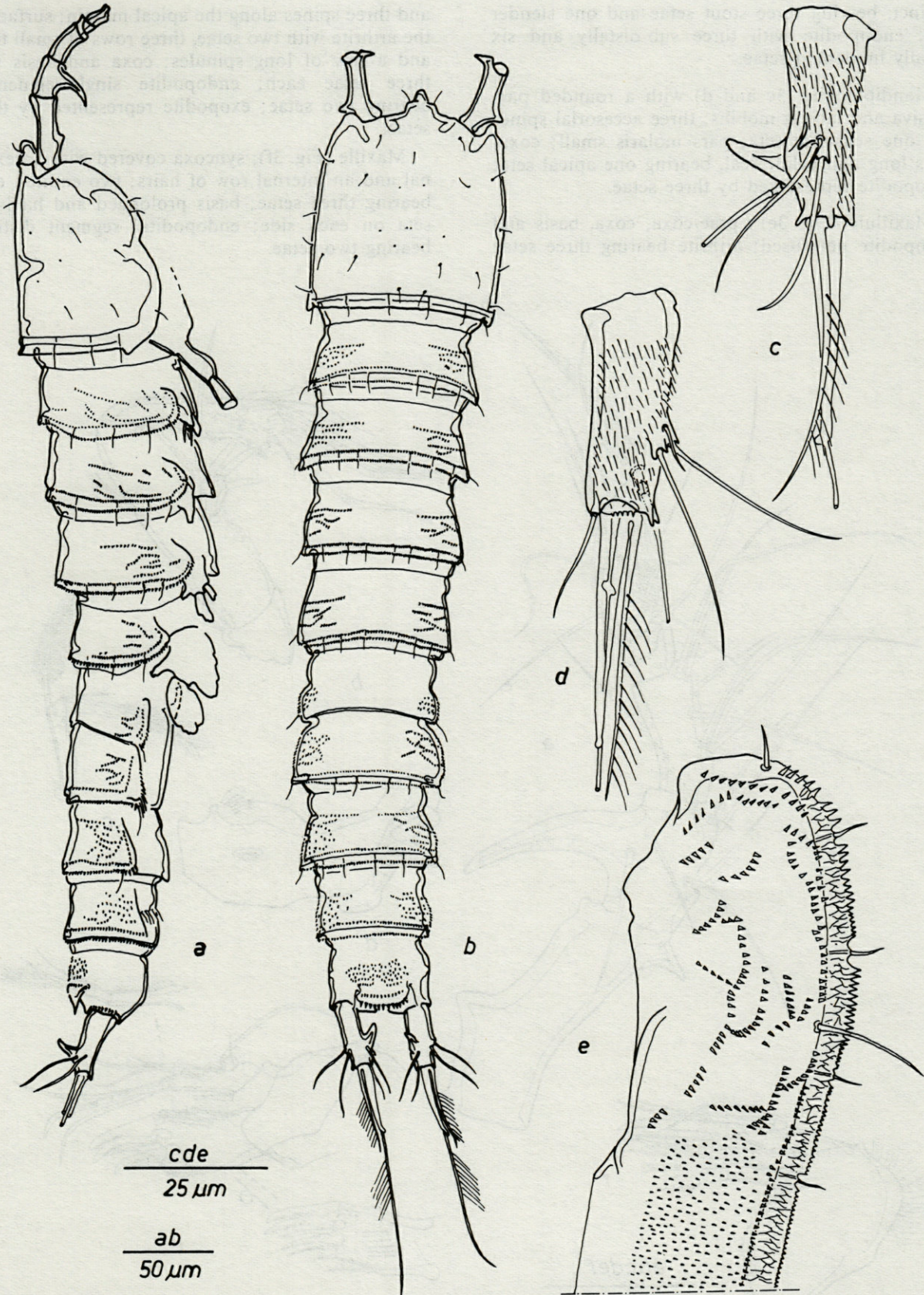


Fig. 2. — *Laophontina posidoniae* n. sp. a, habitus of the female lateral view; b, habitus of the female, dorsal view; c, furcal ramus in lateral (external) view; d, furcal ramus in ventral view; e, integumental structures on the second thoracic segment.

distinct, bearing three stout setae and one slender one; endopodite with three sub-distally and six distally implanted setae.

Mandible (Fig. 3c and d) with a rounded pars incisiva and lacinia mobilis; three accesorial spines and one sensorial seta; pars molaris small; coxa-basis long and cylindrical, bearing one apical seta; endopodite represented by three setae.

Maxillule (Fig. 3e) : prae-coxa, coxa, basis and endopodite not fused; arthrite bearing three setae

and three spines along the apical margin; surface of the arthrite with two setae, three rows of small teeth and a row of long spinules; coxa and basis with three setae each; endopodite single-segmented, bearing two setae; exopodite represented by three setae.

Maxille (Fig. 3f); syncoxa covered with an external and an internal row of hairs; two endites, each bearing three setae; basis prolonged and having a seta on each side; endopodital segment distinct, bearing two setae.

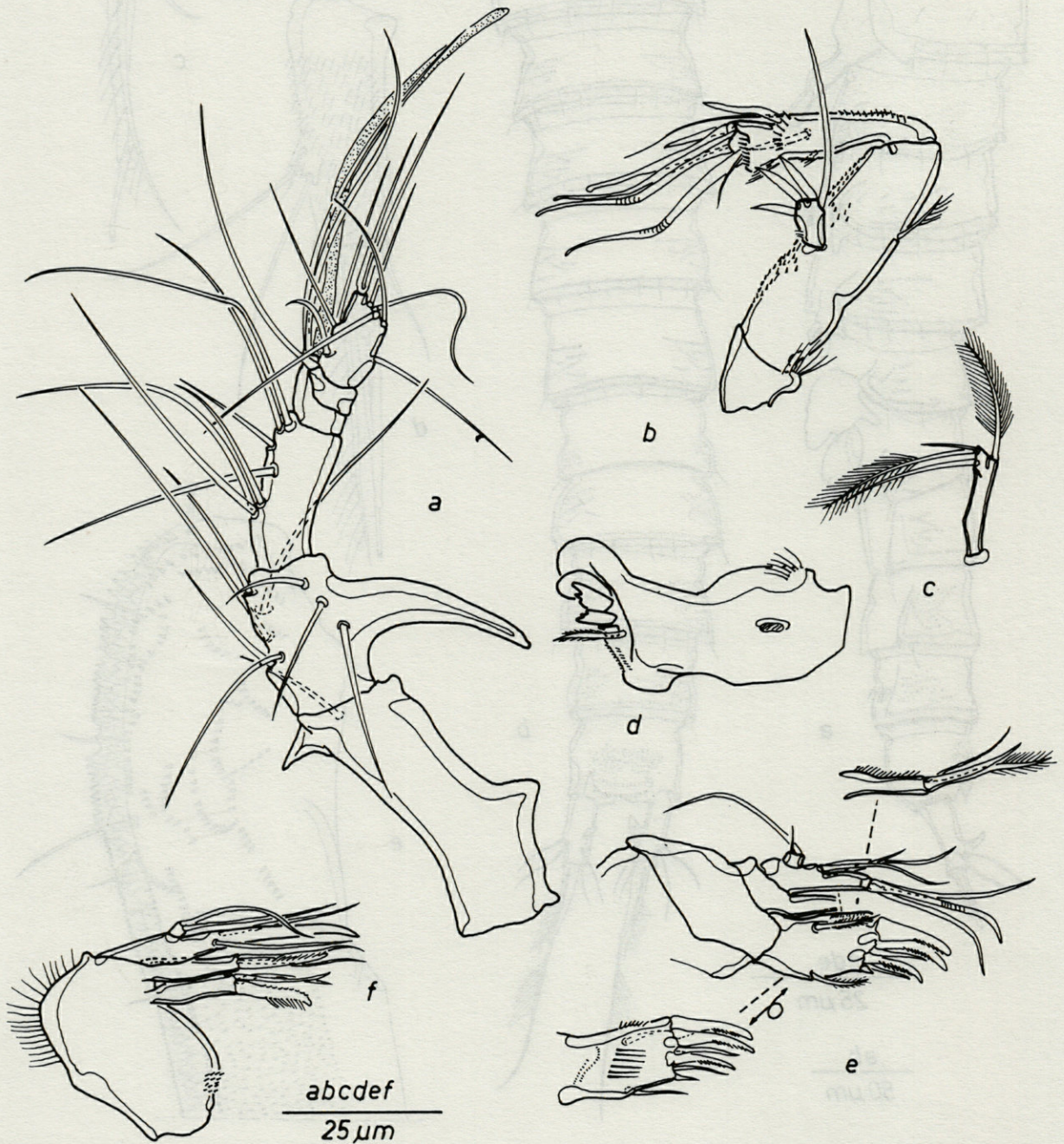


Fig. 3. — *Laophontina posidoniae* n. sp. a, antennule of the female; b, antenna; c, mandibular palp; d, mandible; e, maxillule; f, maxilla.

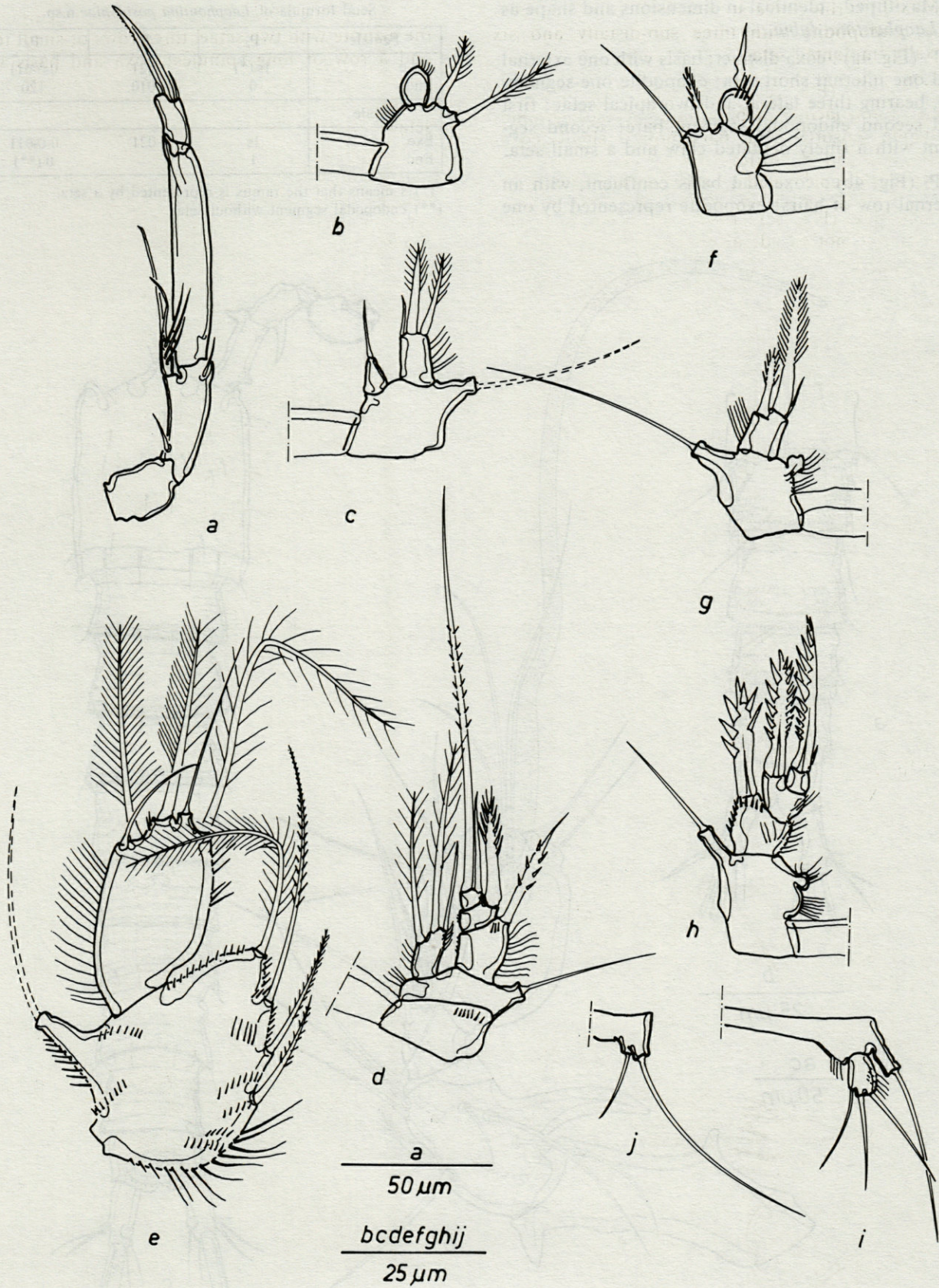


Fig. 4. — *Laophontina posidoniae* n. sp. a — e, first to fifth leg of the female; f — j, second to sixth leg of the male.

Maxilliped : identical in dimensions and shape as in *Laophontina dubia*.

P₁ (Fig. 4a) : coxa distinct; basis with one external and one internal short seta; exopodite one-segmented, bearing three lateral and two apical setae; first and second endopodal segment bare; second segment with a finely dentated claw and a small seta.

P₂ (Fig. 4b) : coxa and basis confluent, with an internal row of hairs; exopodite represented by one

Setal formula of *Laophontina posidoniae* n.sp.

	Female	P ₂	P ₃	P ₄
Exo		1s (*)	021	0-0-011
End		0	010	120
Male				
Exo		1s	021	0-0-011
End		1	—	0 (**)

(*) s means that the ramus is represented by a seta.
(**) endopodal segment without setae.

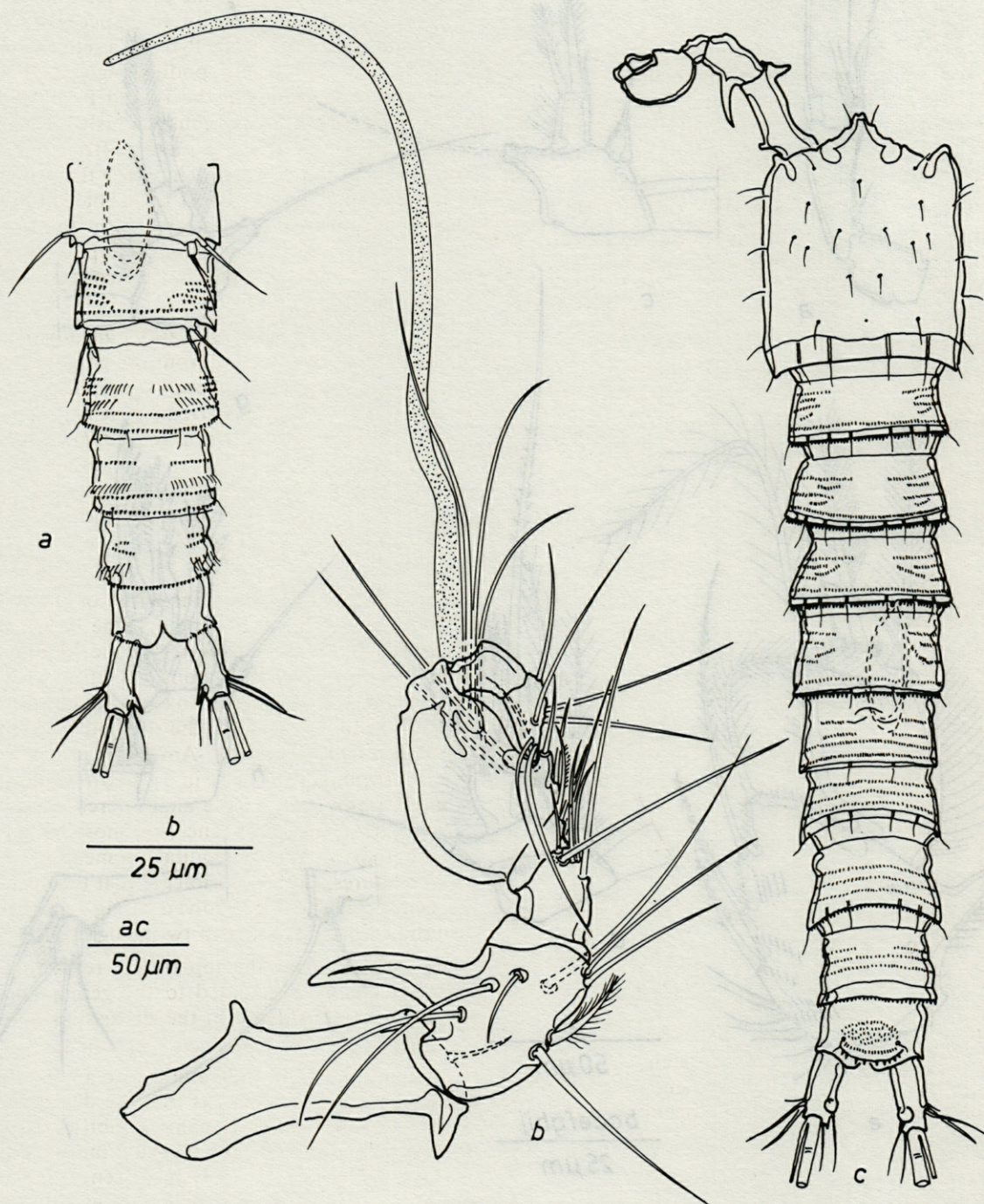


Fig. 5. — *Laophontina posidoniae* n. sp. a, abdomen of the male in ventral view; b, antennule of the male; c, habitus of the male in dorsal view.

feathered seta; endopodite single-segmented, without setae but carrying some hairs.

P₃ (Fig. 4c): coxa and basis confluent; exopodite single-segmented with two strong feathered setae and one small smooth seta; endopodite single-segmented bearing one smooth apical seta.

P₄ (Fig. 4d): basis and coxa not fused; exopodite three-segmented; first and second segment each with one strong external spine; last segment bearing one short external and one long internal seta; endopodite single-segmented with three, sub-distally and distally implanted setae.

P₅ (Fig. 4e): surface of the baseoendopodite covered with several rows of small teeth; internal margin of the baseoendopodite and the external margin of the exopodite, with long hairs; exopodite surface smooth; baseoendopodite having four setae, exopodite bearing five setae.

Male (paratype): length 500 µm; with parallel-sided margins; dorsal integumental structures identical to the female; abdominal segments ventrally with transversal rows of slender hairs; spermatophore 67 µm long.

Antennule (Fig. 5b) six-segmented; first and second segment as in the female; third to sixth segment geniculating; aesthetasc implanted on the fourth segment and measures 150 µm.

Antenna, mandible, maxillule, maxille, maxilliped and P₁ as in the female.

P₂ (Fig. 4f): coxa and basis confluent; exopodite represented by a single seta; endopodite distinct, single-segmented bearing a smooth seta.

P₃ (Fig. 4g): coxa and basis fused; exopodite as in the female but the setae are more strongly armed; endopodite reduced and represented by a small rounded knob.

P₄ (Fig. 4b): coxa and basis fused; exopodite three-segmented; external setae more marked than in the female; apical internal seta much shorter than in the female; endopodite reduced and represented by a rounded knob.

P₅ (Fig. 4i): exopodite distinct, bearing three setae; baseoendopodite reduced, without setae.

P₆ (Fig. 4j): represented as two setae, implanted on a small socle.

Diagnosis

A species of the genus *Laophontina*; anal segment and anal operculum without large extensions; female with a distinct endopodital segment in the P₂; Male with well developed sexual dimorphism in the P₂, P₃ and P₄.

DISCUSSION

Within the genus, *Laophontina posidoniae* n. sp. resembles most to *L. dubia* Normann and Scott, 1905 (Geddes, 1982) and *L. acantha* Noodt, 1955 (Wells and Clark, 1965). In common to those three species is the habitus, the anal segment, the furcal rami, the denticulated anal operculum and the setation of the P₅. *L. posidoniae* n.sp. differs from them in the segmentation of the legs and the presence of the sexual dimorphism in the male. In this species the male endopodital segment of the P₂ bears a seta, in contrast with the bare female endopodital segment. Furthermore, the endopodites of the P₃ and P₄ are reduced while the exopodites are conspicuously stronger armed in the male. These features differ remarkably from *L. dubia* and *L. acantha* in which the exopodites of the P₃ and P₄ show almost no sexual differences. This dimorphism also contrasts with all the other species of the genus *Laophontina*, except for *L. triarticulata* Coull and Zo, 1980, having comparable modifications in the male.

If *L. distincta* Wells, 1967 and *Laophontina spec.* Mielke, 1982 are excluded from the genus *Laophontina*, two geographical groups of species can be demonstrated. The Mediterranean-Boreal group comprises *L. dubia*, *L. acantha*, *L. paradubia* Cottarelli, 1983, *L. noodti* Kunz, 1983 and *L. posidoniae* n.sp., and the Amphi-American group comprises *L. triarticulata* (syn.? *Galapagolaophonte pacifica* Mielke, 1981) *L. variabilis* Coull and Zo, 1980 and *L. reducta* Coull and Zo, 1980.

In both groups the general shape of the habitus, the furcal rami, the antennule and the P₁ are almost identical. However, the species of the Mediterranean-Boreal group show a smooth or finely teathed integument, a denticulated anal operculum and two uniquely smooth setae on the exopodite of the P₅. The species of the Amphi-American group have a pitted integument (at least in *L. triarticulata*, strong dentiform processes on the anal operculum and the anal segment, and only one (the most apical one) smooth seta on the exopodital segment of the P₅. These features, probably indicate that the species of the genus *Laophontina* evolved along two different evolution lines, resulting in two geographic groups.

As mentioned at the top of the reasoning, two species, actually designated to the genus *Laophontina*, are not considered in the discussion here.

Laophontina distincta Wells, 1967 shows up such particular features in the habitus, the antennule and the segmentation of the legs that the designation to the genus *Laophontina* remains doubtful. *Laophontina spec.* Mielke, 1982 has a sexual modification in the legs which hitherto only has been found in the monotypic genus *Mexicolaophonte*, established by Cottarelli for *Mexicolaophonte arganoi* in 1977.

Habitat

The Gulf of Calvi (Fig. 1) is situated on the north-western coast of Corsica. The largest width is about 6.5 km and the maximum depth is close to 100 m. The gulf is divided by a tongue of land into two smaller bays: the Bay of Revellata in the western part and the Bay of Calvi in the eastern part.

In the Bay of Revellata *Posidonia*-beds occur from the shoreline to about 40 m of depth and in the Bay of Calvi from 10 m to 30 m of depth.

The textural classes of the sediments, on which the *Posidonia*-beds grow, are different in these two parts of the gulf (Burhenne, 1981). *Laophontina posidoniae* n.sp., a typical interstitial species, seems to prefer a certain type of substrate. Although not abundant, *L. posidoniae* occurs in the sediments of the sand-gravel class only. This sediment contains 5 to 30 % gravel and more than 90 % sand. Less than 10 % of the sediment particles are smaller than 0.062 mm in diameter (HI and HIII facies in Burhenne, 1981). In the other part of the gulf, mainly the Bay of Calvi (except for some smaller areas in the eastern part), the mud content becomes too high (> 50 %). As indicated by the open circles in Figure 1, *L. posidoniae* was not found here. The interstitial species are replaced by burrowing animals of the families Ectinosomatidae, Diosaccidae and Tetragonicepsidae.

Key to the species of the genus *Laophontina*.

1. First segment of the antennule about two times as long as the second one; first segment with an inner and outer process; apical furcal seta modified 2
First segment of the antennule as long as the second one; first segment without inner or outer processes; furcal seta pedunculate
L. distincta Wells
2. Anal operculum with a median large spiniform process; posterior edges of the anal area extended, forming processes; most apical seta of the P₅ of the female smooth 3
Anal operculum sealed with spinules along the posterior margin; edges of the anal area smooth or provided with small spinules; most apical and most external seta of the P₅ of the female smooth 5
3. Endopodite of the P₃ and the P₄ represented as a seta; baseoendopodite of the P₅ of the female with three setae
L. reducta Coull and Zo
- Endopodite of the P₄ single-segmented; endopodite of the P₃ one- or two-segmented; baseoendopodite of the female P₅ with four setae 4

4. Exopodite of the P₃ three-segmented; endopodite of the P₂ two-segmented; endopodite of P₃ and P₄ of the male strongly modified
L. triarticulata Coull and Zo
- Exopodite of the P₃ two-segmented; endopodite of the P₂ single-segmented; male unknown..... *L. variabilis* Coull and Zo
5. Baseoendopodite of the P₅ in the female with three setae 6
Baseoendopodite of the P₅ in the female with four setae..... 7
6. Endopodite of the P₃ present, without setae; endopodite of the P₄ with three setae; male unknown..... *L. noodti* Kunz
Endopodite of the P₃ absent; endopodite of the P₄ with two setae; endopodite of the P₄ of the male absent..... *L. acantha* Noodt
7. Endopodite of the P₃ of the female absent; rami of the P₂ vestigial and represented as setae 8
Endopodite of the P₃ of the female single-segmented; exopodite of the P₂ vestigial, endopodite single-segmented with one seta in the male and without any in the female
L. posidoniae n.sp.
8. Outermost seta of the exopodite of the P₅ of the female strongly developed; exopodite of the P₃ with one strong and armed spine; endopodal claw of the P₁ almost as long as the first endopodal segment
L. paradubia Cottarelli
- Outermost seta of the exopodite of the P₅ very slender; exopodite of the P₃ with two strong spines only; endopodal claw of the P₁ much shorter as the first endopodal segment *L. dubia* Norman and T. Scott

ACKNOWLEDGEMENTS. — I am most grateful to Dr. K. Wouters for offering me his copepod material to study. I wish to thank Dr. J. Van Goethem, head of the department of Invertebrates (K.B.I.N.) for his continued encouragement.

REFERENCES

- BURHENNE M., 1981. Faciès Sédimentaires du Précontinent Calvais. Note Introductive. *Bull. Soc. r. Sc. Liège*, **50** (11-12) : 287-404.
- COTTARELLI V., 1977. *Mexicolaophonte arganoi* n. gen. n. sp. di Laophontidae (Crustacea, Copepoda, Harpacticoida) di acque interstiziali litorali Messicane. *Acc. naz. Lincei*, **171** : 91-99.
- COTTARELLI V., 1983. Osservazioni sul genere *Laophontina* a descrizione di *Laophontina paradubia* n. sp. (Crustacea, Copepoda, Harpacticoida). *Fragm. Entomol.*, Roma, **17** (1) : 1-10.

- COULL B.C. and Z. Zo., 1980. — Revision of *Laophontina* (Copepoda : Harpacticoida), including three new species and a key. *Trans. Amer. Micros. Soc.*, **99** (1) : 32-43.
- GEDDES D.C., 1982. A redescription of *Laophontina dubia* Norman & T. Scott (Crustacea : Copepoda; Harpacticoida). *Zool. J. Linn. Soc.*, **74** : 105-109.
- KUNZ H., 1983. Harpacticoiden (Crustacea : Copepoda) aus dem litoral der Azoren. *Revista Universitaria Açores*, **4** : 117-208.
- MIELKE W., 1981. Interstitielle Fauna von Galapagos XXVIII. Laophontinae (Laophontidae), Ancorabolidae (Harpacticoida). *Mikrofauna Meeresboden*, **84** : 1-106.
- MIELKE W., 1982. Einige Laophontidae (Copepoda, Harpacticoida) von Panama. *Crustaceana*, **42** (1) : 1-11.
- NOODT W. 1955. Harpacticiden (Crust., Cop.) aus dem Sandstrand der französischen Biscaya-Küste. *Kiel. Meeresforsch.*, **11** (1) : 86-109.
- WELLS K.B.J., 1967. The littoral Copepoda (Crustacea) of Inhaca Island, Mozambique. *Trans. Roy. Soc. Edinb.*, **67** (7) : 189-358.
- WELLS J.B.J. and CLARK M.E., 1965. The interstitial Crustacea of two beaches in Portugal. *Rev. Biol.*, **5** (1-2) : 87-108.

Reçu le 23 mars 1985; Received, March 23, 1985.

Accepté le 2 juin 1985; accepted June 2, 1985.

PIÈCES BUCCALES ET ALIMENTATION DE *BALANUS CRENATUS* (CIRRIPEDIA, CRUSTACEA) SUR LA CÔTE DE LUC-SUR-MER (Normandie, France)

*Oral feeding apparatus and feeding behaviour of Balanus crenatus
(Cirripedia, Crustacea) on the coast of Luc-sur-Mer (Normandy, France)*

Michèle GLASSTETTER et David G. SENN

Zoologisches Institut der Universität,
Rheinsprung 9, CH-4051 Bâle

BALANUS CRENATUS
COMPORTEMENT ALIMENTAIRE
CONTENU INTESTINAL
PIÈCES BUCCALES
CIRRIPEDIA CRUSTACEA

RÉSUMÉ. — A la suite d'une analyse morphologique détaillée qui conduisit à la fabrication d'un modèle en trois dimensions, les mécanismes de prise de nourriture chez *Balanus crenatus* Bruguière purent être reconstitués en laboratoire : les proies (nauplii d'*Artemia salina*) sont capturées par les grands cirres, puis portées successivement vers les petits cirres III, II et I. Ceux-ci les entraînent vers les mâchoires (cachées entre les bases des cirres) qui les mâchent, comme l'on peut en conclure d'après la morphologie spécialisée de chacune d'entre elles. Les intestins de Cirripèdes fraîchement recueillis dans leur habitat naturel, sur la côte de la Manche, contiennent surtout du zoo- et du phytoplancton ainsi que des détritux animaux et végétaux. La qualité et la quantité des particules alimentaires varient selon la saison, le niveau et l'habitat.

BALANUS CRENATUS
FEEDING BEHAVIOUR
GUT CONTENTS
ORAL FEEDING APPARATUS
CIRRIPEDIA CRUSTACEA

ABSTRACT. — As a result of a detailed morphological analysis leading to a three-dimensional model, the feeding mechanisms of *Balanus crenatus* were reconstructed as follows : the laboratory experiment shows that the prey (nauplii of *Artemia salina*) is caught by the large cirri and brought successively to the smaller cirri III, II, and I. The latter sweep it down to the hidden mouth parts below. There the prey is stripped off the cirri and chewed, as can be concluded from the special morphology of each pair of mouth parts. The gut of barnacles freshly collected on the coast at Luc-sur-Mer (English Channel) contains in particular zoo- and phytoplankton, and debris of animal and vegetal origin. Quality and quantity of the gut contents have been found to depend on season, tidal level of habitat and habitat itself.

INTRODUCTION

Le motif principal de l'étude du cône buccal (constitué par les pièces masticatrices et le pharynx) par dissection, suivie d'une série de dessins, était le manque d'illustrations exactes de la morphologie et du fonctionnement de toutes les parties du cône buccal dans la littérature. L'étude avait aussi pour but la fabrication d'un modèle en trois dimensions,

démonstratif et reproduisant le plus fidèlement possible les proportions naturelles des mâchoires.

Les recherches sur le comportement devaient servir à étudier les mouvements et la morphologie fonctionnelle des cirres, ainsi que leur rôle dans la capture de la nourriture planctonique.

Enfin, les analyses du contenu intestinal et des déjections avaient pour but d'obtenir des indications sur la nourriture des Cirripèdes du littoral de la Manche à Luc-sur-Mer.

L'espèce *Balanus crenatus* fut choisie en raison de sa fréquence sur la côte de Luc-sur-Mer, où elle croît principalement sur des Moules (*Mytilus edulis*) et sur des bancs calcaires en-dessous du niveau supérieur des basses mers de vive-eau, c'est-à-dire dans le bas littoral et le sublittoral. Les Moules sont faciles à détacher du sol, légères et idéales pour le maintien des Cirripèdes en laboratoire, une fois que la chair de la Moule est détachée des valves.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Afin d'examiner les parties buccales, des individus de *Balanus crenatus* de grande taille, âgés de plus de 2 ans, sont fixés dans de l'alcool à 80 % et débarrassés de leur test. Les parties chitineuses sont ensuite colorées avec de la teinture de bleu de méthylène faiblement diluée. Le corps, épinglé sur un fond de cire avec des aiguilles de 0,2 mm de diamètre, est immergé dans une goutte d'eau, afin de pouvoir étudier et dessiner les pièces buccales (qui mesurent à peine 1 mm) à l'aide d'une loupe binoculaire Wild M 5. La fabrication du modèle (100 : 1) nécessite 3,5 kg d'une pâte à modeler durcissant à l'air. Il mesure 21 × 16 × 17 cm. Toutes les pièces buccales (labrum, palpes, mandibules, maxilles I et II) sont modelées séparément selon leur forme respective. Elles peuvent être rassemblées en un ensemble fonctionnel correspondant à la nature. Les touffes de soies les plus importantes y sont représentées par des soies de pinceau. Les différentes parties buccales sont dénommées selon Nilsson-Cantell (1921).

L'étude des Cirripèdes pendant la capture des proies est réalisée en laboratoire avec des individus de tailles différentes placés dans un récipient d'eau de mer à 12 °C environ. Sous la loupe binoculaire, on observe les mouvements de capture des cirres avant et après l'adjonction de nauplii de la même espèce ainsi que de nauplii d'*Artemia salina*. Les premiers, âgés de un à quatre jours, sont nés en laboratoire; ils mesurent environ 0,6 mm de long. Les larves d'*Artemia*, faciles à élever, mesurent à peu près 0,8 mm.

Pour permettre l'analyse du contenu intestinal, de gros exemplaires fraîchement recueillis sur le terrain sont fixés dans du formol à 10 %. D'autres individus dont on nettoie très soigneusement le test sont placés vivants pendant une nuit dans un récipient d'eau de mer finement filtrée. On recueille et fixe leurs boulettes fécales dans du formol à 5 %. De tels échantillons sont prélevés au début de juin 1981 et à la mi-octobre 1981, dans 6 habitats différents à Luc-sur-Mer, 77 individus sur 120 respectivement. Pour obtenir des préparations durables, on rince les corps et les faeces fixés dans de l'eau distillée. Après déshydratation à l'alcool et un passage dans de la

glycérine pendant 24 heures, les crottes sont écrasées dans une goutte de glycérine sur une lame. On procède de même pour le contenu intestinal après avoir disséqué le corps. Ces préparations sont finalement encadrées d'Eukitt (substitut de Baume) et recouvertes d'une lamelle. Les travaux illustrés de Trégouboff (1957) et de Wimpenny (1966) servent à l'identification des particules de nourriture trouvées.

RÉSULTATS

Le cône buccal qui unit toutes les pièces masticatrices autour du pharynx (Gutmann 1960) peut être délimité morphologiquement du prosoma et du thorax portant les cirres (Fig. 1). Un sillon bien marqué et fortement chitinisé est visible tout autour de sa base. De rostral à carinal, c'est-à-dire d'avant en arrière, nous distinguons 5 paires de pièces buccales (Fig. 2) : le labrum et les palpes, les mandibules, les maxilles I puis II.

Les 2 paires extérieures (palpes et maxilles) portent des touffes de longues soies dirigées rostralement et vers le haut (Fig. 2). Par leur hauteur et leur épaisseur, ces pièces buccales se distinguent également des mandibules et des maxilles I. Ces dernières sont particulièrement plates, fortement chitinisées et presque nues (Fig. 6 et 7). Leur partie mobile possède un bord rostral pourvu respectivement de dents solides et d'épines chitinisées. Le pharynx commence au milieu du cône, entouré des bases des pièces buccales (Fig. 4) : du côté rostral, il y a le labrum avec sa base qui possède une zone de minuscules crochets chitineux; du côté carinal, les maxilles II forment les surfaces adjacentes les plus importantes.

L'examen des parties basales (immobiles, fixes) et des appendices mobiles des mâchoires ainsi que de leurs muscles permet quelque peu de reconstruire les mouvements possibles de chacune d'elles. Toutes les pièces buccales sont unies entre elles par leur base autour du pharynx. L'articulation, c'est-à-dire la transition de la partie fixe à la partie mobile, est identifiée visuellement et mécaniquement à l'aide d'une pincette très fine, en plaçant la partie mobile dans toutes les positions possibles (Fig. 3 et 4). Le labrum (Fig. 2), nommé également lèvre supérieure, est assez rigide et ne peut guère être bougé.

Le palpe (Fig. 2) possède une partie mobile en forme de massue couverte de soies. Des mouvements verticaux (direction apicale-basale) ainsi que latéraux (direction de droite à gauche) sont théoriquement possibles (Fig. 3 et 4). Un muscle s'étend du bord extérieur jusqu'à l'articulation et un autre unit la partie mobile à la partie fixe (Fig. 5).

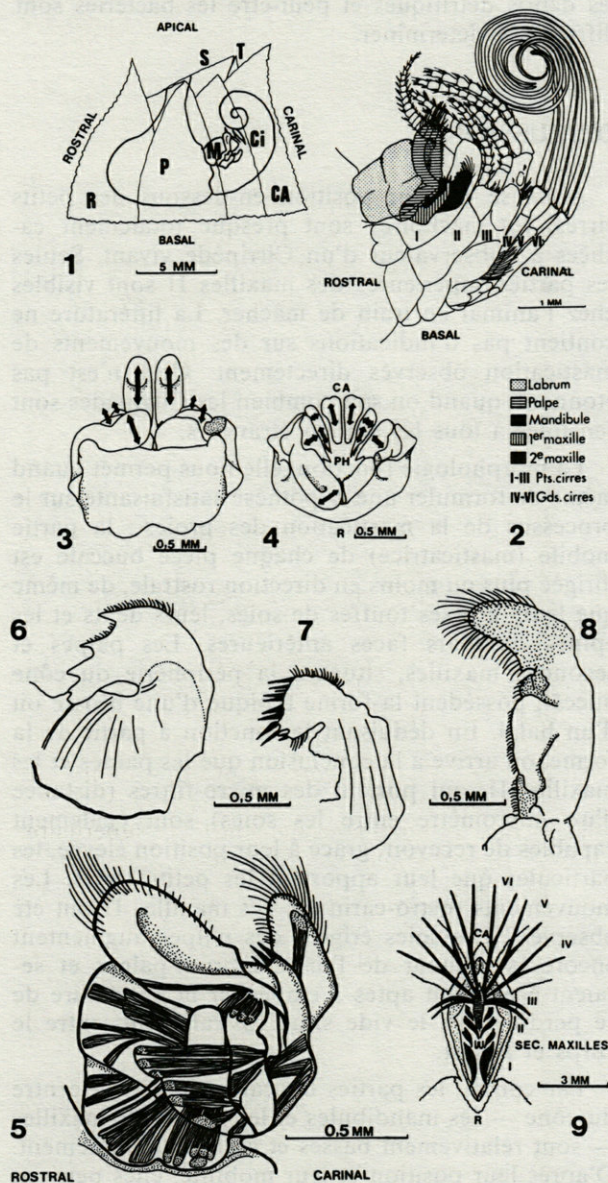
Dans la partie mobile, recourbée et dentée de la mandibule (Fig. 6), des muscles s'insèrent et s'étendent en éventail jusqu'au bord latéral du labrum. Un

autre muscle, partant de l'articulation de la mandibule, vient s'insérer au même endroit. Des mouvements verticaux et latéraux seraient possibles (Fig. 3 et 4). La première maxille (Fig. 7) possède une partie mobile munie d'épines en forme de peigne. L'un des muscles s'insère près de son angle le plus carinal et s'étire jusqu'à la partie la plus rostrale de la base du labrum. D'autres muscles s'étendent entre la partie mobile et la base de la première maxille. En outre, des muscles relient sa base à la base de la mandibule et à celle de la seconde maxille. La première maxille est capable d'exécuter des mouvements verticaux, rostro-carinaux et latéraux (Fig. 3 et 4).

La seconde maxille (Fig. 8) possède une partie supérieure mobile assez épaisse, couverte de soies et légèrement recourbée. Les bases des 2 Mx2 sont soudées entre elles et forment la lèvre inférieure. Deux muscles importants croisés en unissent la

partie supérieure et inférieure. Des mouvements verticaux et rostro-carinaux sont possibles (Fig. 3 et 4). Les observations de l'animal en train de manger prouvent que les secondes maxilles exécutent des mouvements rapides et irréguliers avec leur partie supérieure. Ils sont dirigés carino-rostralement, et le sommet de la partie mobile qui porte une touffe de soies particulièrement longues semble être érigé (Fig. 9).

Les expériences éthologiques montrent que les nauplii vivants ne sont pas acceptés de la même manière par tous les individus. Au laboratoire, les nauplii de *B. crenatus*, nageant dans le même récipient, provoquent chez les adultes un comportement de capture. On ne remarque cependant pas que les individus d'un diamètre supérieur à 5 mm les mangent réellement. Par contre, les Cirripèdes de taille inférieure en dévorent d'assez grandes quanti-



Pl. I. — 1, *Balanus crenatus*, vue latérale. Corps : mâchoires (cône buccal), Ci = cirres, P = prosoma. Test : R = rostrum, CA = carina; S = scutum, T = tergum. 2, Pièces buccales et cirres, vue latérale, en position de repos. Grands cirres schématisés. 3, Cône buccal schématisé, vue rostrale. Flèches : mouvements verticaux possibles des mâchoires. Partie mobile du palpe droit ôtée. D'avant en arrière (de rostral à carinal) : palpe gauche, labrum, mandibules, maxilles I et II. 4, Cône buccal vu d'en haut (apical). Flèches : mouvements horizontaux. R = rostral, CA = carinal; PH = pharynx. Pièces buccales : voir Figure 3. 5, Principaux muscles des pièces buccales. Vue latérale. Comme Figure 2. 6, Mandibule droite, vue latérale. Partie supérieure et base. Lignes verticales : muscles. Rostral : à gauche. 7, Maxille I, vue latérale. Partie mobile (avec épines) et base. Comme Figure 6. 8, Maxille II droite, vue latérale. Partie mobile (avec soies) et base. Rostral : à gauche. 9, Vue schématique d'en haut sur les cirres (en noir) en pleine extension. 2 rames par cirre. I-III : petits cirres, IV-VI : grands cirres (éventail captatoire). Maxilles II : partie supérieure visible. Centre : partie du pénis annelé. Plaques : CA = carina, R = rostrum.

1, *Balanus crenatus*, lateral view. Body : M = mouth parts (mouth cone), Ci = cirri, P = prosoma. Calcareous parts : R = rostrum, CA = carina; S = scutum, T = tergum. 2, Oral feeding apparatus and cirri. Lateral view, at rest position. Big cirri schematically. 3, Mouth cone schematically, rostral view. Arrows : possible vertical movements of mouth parts. Mobile part of right palpus removed. From front to back (rostral to carinal) : left palpus, labrum, mandibles, 1st and 2nd maxillas. 4, Mouth cone, view from above (apical). Arrows : horizontal movements. R = rostral, CA = carinal; PH = pharynx. Mouth parts : see Fig. 3. 5, Main muscles of oral feeding apparatus. Lateral view. As Figure 2. 6, Right mandible, lateral view. Upper part and base. Vertical lines : muscles. Rostral : on the left. 7, 1st. maxilla. Lateral view. Mobile part (with spines) and base. As Figure 6. 8, Left 2nd maxilla. Lateral view. Mobile part (with bristles) and base. Rostral : on the left. 9, Schematic view from above on the fully extended cirri (black). 2 rami per cirrus. I-III : small cirri, IV-VI : large cirri. 2nd maxillas : upper part visible. Centre : part of the ribbed penis. Plates : CA = carina, R = rostrum.

tés. Ceci se caractérise par des mouvements rapides des cirres, alternant avec des extensions de l'éventail des cirres d'assez longue durée, ainsi que par le fait qu'ils ne rejettent leurs proies que très rarement. Les larves d'*Artemia salina* qui passent en nageant provoquent également un rythme cirral accéléré chez la plupart des Cirripèdes qu'elles touchent.

Ces nauplii-là nous permettent particulièrement bien de suivre, sous la loupe binoculaire, le chemin de la proie : capturée par l'éventail des grands cirres (Fig. 9) qui portent de longues soies latérales, la proie retenue est remise aux rames carinales (chaque cirre possède 2 rames) des cirres III et passe de celles-ci aux rames carinales des cirres II. Leurs rames rostrales s'en chargent alors, s'inclinent vers la ligne médiane et balayent de leurs soies nombreuses la longue rame rostrale du cirre I de la pointe à la base. Non loin de là, on peut voir bouger longitudinalement les parties visibles des maxilles II. A partir de ce moment, la proie est prise en charge par les mâchoires, dont les mouvements sont cachés à l'observateur.

Dans un intervalle de 130 minutes, l'un des exemplaires de *B. crenatus* étudiés a capturé 45 larves d'*Artemia*, parfois 2 en même temps. Les individus diffèrent légèrement dans leur façon de transporter leur nourriture vers la bouche. Certains refusent ces larves, recrachent de la nourriture déjà ingurgitée et s'en débarrassent par des mouvements des cirres caractéristiques. La plupart des proies sont alors devenues méconnaissables. Ce qui n'empêche pourtant pas ces individus d'en attrapper de nouvelles. Au bout d'un certain temps, elles ne sont plus portées à la bouche, mais libérées vivantes ou projetées au loin.

Les préparations de contenu intestinal et de fèces (recueillis sur des individus en liberté) contiennent une certaine quantité d'organismes bien définis (Tabl. ci-dessous), entourés de particules non déterminables. La masse principale qui remplit les intestins et les fèces est une substance granuleuse, brunâtre et n'a pu être identifiée. Les grains de

Particules	Nombre de particules	
	printemps (n = 112)	automne (n = 77)
Grains de pollen (Conifères)	42	0
Foraminifères (voir ci-dessous)	18	8
<i>Peridinium</i> spp. (Dinoflagellés)	140	2
Tintinnoidea (plusieurs genres)	6	2
Sphères indéterminées (diam. 0,09 m)	108	64
Chaînes de cellules d'Algues	33	10
Amphipodes, Copépodes et autres Crustacés	31	14
Fragments de Crustacés	131	22
Cnidaires, Mollusques, Tuniciés (?)	16	0

Foraminifères, différentes espèces benthiques récentes :

Spirillina vivipara (Ehrenberg, 1843)
Rosalina globularis (d'Orbigny, 1826)
Bolivina punctata (d'Orbigny)
Bolivina pseudoplicata (Heron-Allen & Barland)
Brizalina (?) *pseudopunctata* (Höglund, 1947)
Buliminella elegantissima (d'Orbigny, 1839)
Hyalinea baltica (Schröter, 1783)
Trochammina cf. *globigeriniformis pygmaea* (Höglund, 1947)
Trochammina nitida
Trochammina sp.
Miliolinella sp.
Quinqueloculina sp.

quartz (mesurant au maximum 0,2 × 0,1 mm) ne sont pas rares. Le diamètre des boulettes fécales allongées mesure de 0,08 à 0,2 mm. Les proportions quantitatives entre les organismes capturés vivants, les débris détritiques et peut-être les bactéries sont difficiles à déterminer.

DISCUSSION

A cause de leur position en-dessous des petits cirres, les mâchoires sont presque totalement cachées à l'observateur d'un Cirripède vivant. Seules les parties supérieures des maxilles II sont visibles chez l'animal en train de mâcher. La littérature ne contient pas d'indications sur des mouvements de mastication observés directement. Cela n'est pas étonnant, quand on sait combien les Cirripèdes sont sensibles à tous les stimuli étrangers.

La morphologie fonctionnelle nous permet quand même de formuler une hypothèse satisfaisante sur le processus de la mastication des proies : la partie mobile (masticatrice) de chaque pièce buccale est dirigée plus ou moins en direction rostrale, de même que leurs grosses touffes de soies, leurs dents et les épines de leurs faces antérieures. Les palpes et secondes maxilles, situés à la périphérie du cône buccal, possèdent la forme typique d'une brosse ou d'un balai. En déduisant la fonction à partir de la forme, on arrive à la conclusion que les palpes et les maxilles II, qui portent des micro-filtres (distance d'un micromètre entre les soies) sont également capables de recevoir, grâce à leur position élevée, les particules que leur apportent les petits cirres. Les mouvements rostro-carinaux des maxilles II ont été observés ! Les soies érigées des palpes augmentent encore la hauteur de l'unité labrum-palpes et seraient également aptes à empêcher la nourriture de se perdre dans le vide situé rostralement, entre le cône et le test.

Par contre, les parties buccales situées au centre du cône — les mandibules et les premières maxilles — sont relativement basses et aplaties latéralement. D'après leur position et leur mobilité, elles peuvent

s'approcher davantage du pharynx. Leur forme est celle d'une scie pour la mandibule et d'un peigne pour la maxille. Avec les épines de Mx1, le Cirripède « ratisse » les touffes de soies de Mx2 et ramasse la nourriture que les petits cirres y ont déposée. Puis la nourriture est remise aux mandibules dont les dents l'écrasent sur la paroi intérieure du labrum.

Une multitude de crochets microscopiques couvrant cette zone retiennent les particules alimentaires jusqu'à ce qu'elles soient broyées (des analyses de coupes microscopiques confirment ces faits). Dans la partie basale de Mx2 faisant face au labre se trouve une zone de glandes salivaires (Törnävä 1948). Celles-ci sécrètent la salive qui forme une pâte de nourriture en se mélangeant aux particules broyées. Puis les bosses proéminentes près de l'angle inférieur des mandibules poussent cette pâte dans le pharynx situé entre les bases des pièces buccales.

Il est étonnant de constater que les nauplii de *B. crenatus* ne sont mangés que par les petits Cirripèdes (de la même espèce) de moins de 5 mm de large. Manifestement, un mécanisme d'inhibition empêche les individus matures (de plus de 5 mm de large) de dévorer leurs larves à peine lâchées dans l'eau. Les exemplaires plus jeunes par contre, qui ne possèdent pas encore ce mécanisme inhibiteur, sont en pleine croissance et dépendent davantage d'un apport supplémentaire de nourriture. En plus, ils éliminent de cette façon des concurrents potentiels de nourriture et d'espace. Les nauplii d'*Artemia salina* sont un aliment vivant facile à se procurer et se prêtent particulièrement bien à l'étude des mécanismes de capture chez les Cirripèdes.

La nourriture principale de *B. crenatus* dans le bas littoral près de Luc-sur-Mer devrait, d'après les résultats du présent travail, se composer de zoo- et de phytoplancton, de débris animaux et végétaux, de filaments d'Algues rouges et vertes, de Foraminifères benthiques et probablement de Bactéries. La qualité et la quantité (50 % des individus examinés avait l'intestin vide en automne) des particules alimentaires varient selon la saison, le niveau et l'habitat.

Rares sont les auteurs qui donnent des renseignements précis sur le comportement et l'alimentation chez les Cirripèdes. Souvent il s'agit de nauplii ou de cypris élevés en laboratoire dans des cultures de Diatomées ou de Dinoflagellées (Barker 1976, Moysé 1963), ou bien de Cirripèdes adultes auxquels on donne à manger divers nauplii et Flagellées (Southward 1955, Crisp and Southward 1961). Crisp écrit : "Barnacles feed on a wide range of suspended particles of all sizes from flagellates to small crustacea. Feeding is not indiscriminate, nutritious particles are taken more readily than non-nutritious ones and stimulate greater cirral activity; unwanted particles can be rejected" (Crisp 1964). Kuznetsova étudia le comportement alimentaire en laboratoire ainsi que le contenu intestinal de plusieurs espèces en liberté. Elle conclut : "Cirripedia are shown to be omnivorous animals which prefer food of animal

origin. They not only filter the food suspension but also actively catch large food objects. The feeding intensity of Cirripedia is controlled by the quality of the food" (Kuznetsova 1978). Barnes a examiné — entre autres espèces — le contenu intestinal de *B. crenatus* à Millport en Ecosse. Il y trouve : "A few small sand grains; diatoms occasional; some crustacean remains; considerable amount of coagulated unrecognizable debris" (Barnes 1959). Il pense aussi que la multitude de soies faisant partie du cône buccal retiennent les particules les plus fines (plusieurs micromètres), qui seraient ensuite coagulées par les sécrétions salivaires de la base des pièces buccales. Les cirres I transporteraient alors cette masse alimentaire de la même manière que les proies de plus grande taille. A son avis, l'activité prédatrice des Cirripèdes ne serait pas principalement sélective.

REMERCIEMENTS. — M. le Professeur L. Hottinger, Institut de Géologie et Paléontologie de l'Université de Bâle, pour la détermination des Foraminifères et pour ses conseils pratiques; M^{me} D. Keller, Institut de Zoologie de l'Université de Bâle, pour son aide au laboratoire; et surtout M. et M^{me} P. Le Gall, Laboratoire Maritime de F-14530 Luc-sur-Mer, Calvados, France, pour leur aide, conseils et permission d'utiliser toutes les installations au Laboratoire.

BIBLIOGRAPHIE

- BARNES H., 1959. Stomach contents and microfeeding of some common Cirripedes. *Can. J. Zool.*, **37** (3) : 231-236.
- BARKER M.F., 1976. Culture and morphology of some New-Zealand barnacles (Crustacea, Cirripedia). *N. Z. J. Mar. Freshw. Res.*, **10** (1) : 139-158.
- CRISP D.J., 1964. An assessment of plankton grazing by barnacles. *Symp. Brit. Ecol. Soc.*, **4** : 251-264.
- CRISP D.J. and A.J. SOUTHWARD, 1961. Different types of cirral activity of barnacles. *Phil. Trans. B*, **243** : 271-308.
- GUTMANN W.F., 1960. Funktionelle Morphologie von *Balanus balanoides*. *Abh. senckenb. naturforsch. Ges.*, **500** : 1-43.
- KUZNETSOVA I.A., 1978. Feeding habits of Cirripedia. *Hydrobiol. J.*, **14** (3) : 29-33.
- MOYSE J.A., 1963. A comparison of the value of various flagellates and diatoms as food for barnacle larvae. *Extr. J. Conseil intern. expl. mer* (Copenhagen), **28** (2) : 175-187.
- NILSSON-CANTELL C.A., 1921. Cirripedien Studien. *Zool. Bidr. Upps.*, **7** : 75-394.
- SOUTHWARD A.J., 1955. Feeding of barnacles. *Nature Lond.*, **175** : 1124-1125.
- TÖRNÄVÄ S.R., 1948. The alimentary canal of *Balanus improvisus*. *Acta zool. fenn.*, **52** : 1-52.
- TREGOUBOFF G., 1957. Manuel de Planctonologie méditerranéenne. C.N.R.S., Paris. Tome I et II.
- WIMPENNY R.S., 1966. The plankton of the sea. Faber & Faber, London.

Reçu le 6 mars 1985; Received, March 6, 1985.
 Accepté le 25 juin 1985; accepted June 25, 1985.

ANALYSES D'OUVRAGES BOOK REVIEWS

WEHNER R. *et al.* (1983). Foraging Strategies in Individually Searching Ants. Information Processing in Animals. Vol. 1, — Gustav Fischer Stuttgart + New York, 79 p + 25 fig.

Prix : DM 34.

Dans le contexte de la recherche des proies et dans le cadre d'un travail éco-éthologie, les performances de navigation de la Fourmi *Cataglyphis bicolor* ont été analysées.

Toutes les espèces du genre nécrophage *Cataglyphis* recherchent principalement comme proies les Arthropodes morts, dispersés d'une manière spatiale et stochastique. L'activité de recherche des proies s'effectue exclusivement le jour et chaque animal se limite à un espace donné autour du nid. Le recrutement et d'autres formes de coopération intraspécifique sont absentes chez *Cataglyphis*.

Les travaux sur le terrain ont été effectués en Grèce et en Tunisie. Dans ces deux régions, les populations appartiennent à la même espèce. En Tunisie, les colonies sont composées d'un nid principal avec une reine et de 2 à 3 nids secondaires, distants d'environ 10 m entre eux. Une telle structure souple et dispersée correspond aux dimensions du territoire de chasse couvert par la colonie.

En Grèce, avec les territoires de chasse plus petits, une colonie n'est représentée que par un seul nid. Malgré cette différence, le nombre des animaux du service extérieur est sensiblement le même : 270 en Grèce et 340 en Tunisie. Dans les deux cas ces chiffres représentent un effectif d'environ 15 % de la colonie. Dans les deux régions, l'efficacité de la recherche des proies est de 50 %, c'est-à-dire qu'une fois sur deux seulement, un animal ramène une proie dans la colonie.

Les systèmes de navigation utilisés sont étroitement corrélés avec la stratégie appétitive. Les Fourmis utilisent pour leur orientation presque exclusivement les stimuli visuels, c'est-à-dire des séquences *eidotiques* sous forme d'images *mnémiques* reliant le nid avec différentes marques topographiques, dont la perception se fait toujours sous un angle identique. Le système de navigation fonctionne, étant

donné que les prospectrices parcourent tout au long de leur vie toujours le même territoire pour la recherche des proies.

Ce travail est fort intéressant et bien fait mais ce petit fascicule est beaucoup trop cher pour qu'il puisse trouver l'écho qu'il mérite; la publication dans une revue spécialisée comme « *Insectes Sociaux* » aurait été une meilleure solution.

Armin HEYMER

HUNTLEY B.F. & WALKER B.H. (1982). Ecology of Tropical Savanas. Springer Berlin & New-York, 669 p. + 262 fig.

Prix : DM 118.

Ce livre nous apporte une synthèse didactique du savoir actuel sur les structures et les fonctions des savanes tropicales, basée sur une collaboration internationale d'un grand nombre de spécialistes dans ce domaine.

La savane est un paysage herbacé annuel ou pérenne, parsemé de formations d'arbres, divisé en deux types écologiques principaux : la savane eutrophique-aride et la savane dystrophique-humide. Les deux types existent dans les trois continents : Afrique, Australie et Amérique du Sud. Sont traités d'une manière particulièrement exhaustive, les éléments nutritifs, l'eau et le feu dans les cycles vitaux, en particulier les interactions Végétaux-Animaux des savanes africaines. La dynamique de l'écosystème savane est également analysée à la lumière de la stabilité et *sous* l'influence de l'Homme, en particulier en Australie, où la savane recouvre 53 % de la surface du continent, jouant ainsi depuis 180 ans un rôle important pour l'élevage.

Le livre contient 28 contributions élaborées par 42 chercheurs ayant traité en particulier la Dynamique, la Structure et le « Management » de cet écosystème savane qui dans son ensemble, est d'une grande importance pour l'économie de l'Homme.

Armin HEYMER

ROTH G. Ed. (1974). « Kritik der Verhaltensforschung — Konrad Lorenz und seine Schule » (Critique de l'éthologie — Konrad Lorenz et son école). Verlag C.H. Beck München, 246 pp.

L'éthologie, en particulier Konrad Lorenz et son école, s'est souvent sentie qualifiée pour émettre une critique de la société et pour proposer des stratégies permettant de résoudre des problèmes sociaux (cf. les nombreuses publications de Lorenz et d'Eibl-Eibesfeldt). Dans le présent livre, ce sont pour la première fois des éthologistes qui osent critiquer « la fausse conscience » de l'éthologie et les preuves biologiques douteuses sur lesquelles elle s'appuie. L'éditeur Roth a réuni un certain nombre de travaux critiques de différents auteurs dont Tinbergen, ancien collaborateur de Lorenz :

LEHRMAN, Eine Kritik an Konrad Lorenz' Theorie des instinktiven Verhaltens (Critique de la théorie de Konrad Lorenz sur le comportement instinctif), p. 17-71.

Semantische und begriffliche Fragen beim Natur-Dressur-Problem (Questions sémantiques et conceptuelles concernant le problème du dressage naturel), p. 72-117.

TINBERGEN, Ethologie, p. 118-155 :

ROTH, Kritik der verhaltensphysiologischen Grundlagen des Lorenz'schen Instinktlehre (Critique des bases psycho-physiologiques de la théorie de l'instinct de Lorenz), p. 158-189.

HORN, Die humanwissenschaftliche Relevanz der Ethologie im Lichte einer sozialwissenschaftlicherstandenen Psychologie (La validité de l'éthologie en science humaine à la lumière d'une psychologie à orientation sociologique), p. 190-222.

Les critiques avancées par ces contributions au sujet des recherches éthologiques comparées de Lorenz et de son école proposent une alternative aux critiques habituelles, souvent tendancieuses et peu documentées. Que cette autocritique n'ait pas une portée plus importante est probablement dû aux nombreux livres de vulgarisation publiés par Lorenz et quelques-uns de ses collaborateurs qui ont fait croire à un large public, que l'éthologie serait en mesure de proposer des solutions miracles pour résoudre les problèmes sociologiques et individuels. Réfuter cette prétention est un but essentiel de ce livre.

Armin HEYMER

Directeur gérant de la publication : J. SOYER

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

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

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

Printed in France

Dépôt légal : 1^{er} trimestre 1986

Commission paritaire n° 22217

Imprimerie Louis-Jean, 05002 GAP cedex — Dépôt légal n° 211 — avril 1986

INSTRUCTIONS AUX AUTEURS

TEXTE

Les manuscrits, dactylographiés en double interligne sur le recto seulement des 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 scientifiques (genres, espèces, sous-espèces) figurent 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'auteurs; 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 exécutées à l'encre de chine sur papier calque assez fort, bristol, carte à gratter, papier millimétré bleu. Il est exigé des lettres et chiffres « transfert » par caractères autocollants (de préférence « Futura ») pour le lettrage et la numérotation, dont la taille tient compte de la réduction à supporter. Les figures sont regroupées au maximum en planches dont la justification pleine page est 17 × 24,35 cm une fois réduites (penser à retrancher la légende de ces dimensions); largeur d'une colonne : 8,1 cm. Méthode des « rectangles homologues » pour la réduction : tracer les diagonales d'un rectangle de 17/24,35 cm, les prolonger; tout rectangle admettant ces prolongements comme diagonales correspondra à la justification après réduction. Indiquer le numéro d'ordre des figures en chiffres arabes et le nom de l'auteur au crayon bleu au recto ou au dos. Ne pas inscrire de légende sur les illustrations.

Regrouper les similis (photographies, lavis...) en planches. Employer une échelle graphique qui sera réduite avec la figure, et un lettrage par transfert. Tableaux et planches similis sont numérotés de I à N en chiffres romains. Limiter le nombre des tableaux et ne retenir que ceux qui sont indispensables à la compréhension du travail.

La revue publie gratuitement 2 planches au trait pleine page et 1 seule planche en simili; les illustrations supplémentaires ou en couleurs sont facturées aux auteurs.

ÉPREUVES ET TIRÉS À PART

Un jeu d'épreuves accompagné du manuscrit est envoyé à l'auteur qui doit retourner l'ensemble après correction et indication de la place des illustrations dans le texte, dans un délai maximum de 15 jours.

25 tirés à part par article sont offerts. Les exemplaires supplémentaires, facturés directement par l'imprimeur doivent être commandés dès réception de l'imprimé spécial joint aux épreuves.

INSTRUCTIONS TO AUTHORS

TEXT

The manuscript should be typed double-spaced on one side of white paper, format A4, pages numbered (max, 20 pp), and sent in definitive form, in triplicate, to the editor.

The title of the paper should be as concise as possible; it is followed by the first and second name of the author(s) and address of the laboratory at which the work was done. Each manuscript should include :

- a french summary of 15 lines max., followed by the english translation,
- key words in french and english (6 max.) allowing treatment by abstracting journals,
- short version of title (60 signs and spaces max.),
- english translation of the full title,
- a separate list of figure legends in english and french,
- a separate list of numbered tables with their legends in english and scientific names (genera, species, sub-species) should be written in italics or underlined once.

References of papers cited in the text should be listed at the end of the manuscript in alphabetical order, according to the following models :

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.

The title of a journal must be abbreviated according to the rules set by the World list of Scientific Periodicals.

Footnotes and acknowledgments should be as brief as possible.

ILLUSTRATIONS

Line drawings should be prepared with India ink on heavy tracing paper, bristol board, white drawing-cardboard or graph paper (blue grid). Letters and numbers on figures should be large enough to be easily readable after reduction; use letter transfer equipment, preferably Futura characters. As far as possible, figures should be grouped in plates of 17 × 24.35 cm final size (generally the explanations are included in this frame); the width of a single column is 8.1 cm. Prepare figures using the "homologous rectangles" rule; indicate the number of the figure and the author's name with blue pencil on the back of the figure. Do not write explanations on the figure.

Photographs and half-tone drawings must always be grouped as plates. Scale bars are reduced with the figures. Number plates and tables in roman numbers on the back. Limit total number of tables to an absolute minimum of items indispensable for clear presentation.

The journal publishes free of charge two plates with line drawings and one plate of half-tone figures per article. Additional illustrations and colour plates are charged to the author(s).

GALLEY-PROOFS AND REPRINTS

One set of galley-proofs is sent with the manuscript to the author(s); both proofs and manuscript must be returned to the editor with indications on indispensable corrections and insertion of figures within two weeks.

The journal provides 25 reprints free of charge. Additional reprints can be ordered by using the form enclosed with the galley-proofs.

VIE ET MILIEU, 1986, 36 (1)

SOMMAIRE — CONTENTS

Evolution en cinq années des herbiers à <i>Posidonia oceanica</i> et du macrobenthos circalittoral. Action conjuguée des activités humaines et des modifications climatiques	
<i>Change, over five years, of a Posidonia oceanica bed and circalittoral macrobenthos. The combined effect of human activity and climatic conditions</i>	M. BOURCIER 1
Aspects of feeding, growth and survival of the european squid <i>Loligo vulgaris</i> Lamarck, 1799, reared through the early growth stages	P.E. TURK, R.T. HANLON, L.A. BRADFORD and W.T. YANG 9
Evolution des paramètres de structure des populations de Mollusques Bivalves des fonds à <i>Abra alba</i> au large du Bassin d'Arcachon	
<i>Structur parameter evolution of an Abra alba community Bivalve Molluscs populations off the Arcachon Bay</i>	M. CORNET 15
Abondance et répartition des petits Vertébrés consommateurs de graines de Pin à crochets (<i>Pinus uncinata</i> Miller ex Mirbel) en forêt d'Osséja (Pyrénées-Orientales)	
<i>Density and distribution of mountain-pine (Pinus uncinata Miller ex Mirbel) seed-consuming small vertebrates in the Osséja forest (eastern-Pyrenees)</i>	M. GÉNARD et F. LESCOURRET 27
Influence de la température sur la reproduction et la réponse mictique à la photopériode chez le Rotifère <i>Notommata copeus</i> Ehrb.	
<i>Temperature influence on the reproduction and on the mictic response to photoperiod in the Rotifer Notommata copeus Ehrb.</i>	R. POURRIOT, C. ROUGIER et D. BENEST 37
Etude expérimentale du développement de Bothriocéphales parasites de Poissons Pleuronectiformes. Influence des facteurs abiotiques sur la durée du développement et l'éclosion des larves	
<i>Experimental studies on the development of Cestodes of genus Bothriocephalus from flatfishes. Influence of environmental factors on egg development and larval emergence</i>	O. BERRADA-RKHAMI et C. GABRION 45
Harpacticoïdes (Crustacés, Copépodes) des îles Crozet. 1. Description d'une espèce nouvelle du genre <i>Arenopontia</i> Kunz	
<i>Harpacticoids (Crustacea, Copepoda) from the Crozet islands. Description of a new species of the genus Arenopontia Kunz</i>	J.-Y. BODIOU et J.C. COLOMINES 55
<i>Laophontina posidoniae</i> n. sp. from the Gulf of Calvi (Copepoda, Harpacticoida, Laophontidae)	F. FIÈRS 65
Pièces buccales et alimentation de <i>Balanus crenatus</i> (Cirripedia, Crustacea) sur la côte de Luc-sur-Mer (Normandie, France)	
<i>Oral feeding apparatus and feeding behaviour of Balanus crenatus (Cirripedia, Crustacea) in the coast of Luc-sur-Mer (Normandy, France)</i>	M. GLASSTETTER et D. G. SEEN 75
Analyses d'ouvrages / Book reviews	81