

ISSN 0240-8759

# Vie et Milieu

Vol. 36 n° 3 - Septembre 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<sup>me</sup> 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  
et du Centre National de la Recherche Scientifique

---

## 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

# VIE ET MILIEU, 1986, 36 (3)

## SOMMAIRE — CONTENTS

La morphologie de la pente continentale du Golfe du Lion : une résultante structuro-sédimentaire. <i>Morphology of the continental slope of the Gulf of Lion : a structural and sedimentary result.</i>	M. CANALS et H. GOT	153
Quelques aspects méthodologiques spécifiques des études biologiques sur les particules de la microcouche de surface. <i>Some methodological aspects specifically linked to biological studies of surface microlayer particles.</i>	P. LABORDE, T. MIMURA, J.-C. ROMANO et Y. DE SOUZA-LIMA	165
Rhynchoteuthion larvae from New Zealand coastal waters (Cephalopoda : Ommastrephidae).	E. C. FORCH	177
Polychètes d'une pelouse à <i>Cymodocea nodosa</i> (Ucria) Aschers du golfe de Salerno (Mer Tyrrhénienne). <i>Polychaetes of a Cymodocea nodosa (Ucria) Aschers meadow in the Gulf of Salerno (Tyrrhenian Sea).</i>	A. GIANGRANDE et M.C. GAMBI	185
Modalités de la cicatrisation des écosystèmes méditerranéens après incendie : cas de certains Arthropodes du sol. 2. Les Myriapodes édaphiques. <i>Regeneration patterns of Mediterranean ecosystems after fire : the case of some soil arthropods. 2. Myriapoda.</i>	L. SAULNIER et F. ATHIAS-BINCHE	191
Structure et évolution du peuplement d' <i>Euphydryas aurinia</i> Rottemburg (Lepidoptera) dans le Sud-Ouest Européen. <i>Structure and evolution of the Euphydryas aurinia Rottemburg population (Lepidoptera) in the South-West of Europe.</i>	R. MAZEL	205
Analyses d'ouvrages / <i>Book reviews.</i>		227



# LA MORPHOLOGIE DE LA PENTE CONTINENTALE DU GOLFE DU LION : UNE RÉSULTANTE STRUCTURO-SÉDIMENTAIRE

*Morphology of the continental slope of the Gulf of Lion : A structural and sedimentary result*

M. CANALS\* et H. GOT\*\*

\* Laboratoro de Geologia marina. Departamento de Estratigrafia-Universidat de Barcelona.  
\*\* Laboratoire de Sédimentologie et Géochimie Marines — Université de Perpignan.

BATHYMÉTRIE  
PENTE CONTINENTALE  
SISMIQUE HAUTE  
RÉSOLUTION  
STRUCTURE SÉDIMENTAIRE  
GLISSEMENTS  
QUATÉRNAIRE  
MÉDITERRANÉE

**RÉSUMÉ.** — La prospection sismique haute résolution de la marge du Golfe du Lion, selon une maille serrée, a permis d'en établir une carte bathymétrique détaillée, mais aussi d'expliquer les grands traits morphologiques. La physiographie, tant de l'ensemble que de détail, résulte de l'action conjuguée de plusieurs mécanismes; des processus différentiels de la sédimentation sur cette marge soumise à des apports détritiques; des phénomènes de remobilisation des séries sédimentaires; des phénomènes d'érosion. L'ensemble de ces facteurs reste placé sous la dépendance de deux grands mécanismes : l'évolution tectonique récente, héritage de l'histoire structurale du bassin et les alternances des cycles glacio-eustatiques du Quaternaire.

BATHYMETRY  
CONTINENTAL SLOPE  
HIGH RESOLUTION  
SEISMIC PROFILING  
SEDIMENTARY STRUCTURE  
SLIDES  
QUATERNARY  
MEDITERRANEAN SEA

**ABSTRACT.** — A dense high resolution seismic profiling enables to establish a detailed bathymetric map of the Gulf of Lion margin and permit to explain its physiography. Most of the major and minor physiographic features result from several interplaying mechanisms : general processes of sedimentation of this margin submitted to detritic inputs : reworking processes of Pliocene and Quaternary series; erosional phenomena. These factors are primarily or secondary dependent of two major factors : (1) recent tectonic movements, inherited from the structural history of the western Mediterranean and (2) alternance of the Quaternary glacio-eustatic cycles.

## 1. INTRODUCTION

Les premiers travaux bathymétriques en Golfe du Lion datent de 1893-94 sur la base des données au plomb de sonde. Plus tard, Marti et Antoine (1937) établissent une carte du Golfe du Lion basée sur l'écosondage; elle fut complétée en 1946 par Bourcart.

Les travaux bathymétriques ultérieurs sont nombreux, partiels ou généraux : Bourcart, 1960a; Ménard *et al.*, 1965; Alla *et al.*, 1969; Got *et al.*, 1969; Ryan *et al.*, 1970, Allan et Morelli, 1970-1971,

Carter *et al.*, 1972; Genesseeux et Vanney, 1979; Monti *et al.*, 1979.

Il faut enfin noter, dans une période récente, l'apport important du seabeam, notamment au niveau du delta profond du Rhône (Bellaiche *et al.*, 1983; Orsolini *et al.*, 1983), où la finesse de détail du lever est complétée par un positionnement très précis, par l'utilisation des réseaux de navigation (Toran et Loran C).

Ces travaux bathymétriques constituaient souvent une fin en soi. Parfois, cependant, ils servaient de support ou étaient la conséquence d'autres travaux, notamment sismiques. Cette double approche a

contribué à donner à la morphologie actuelle du Golfe du Lion des interprétations géologiques liées à son évolution structurale récente.

Rappelons que la Méditerranée occidentale est née, entre 23 et 18 millions d'années, de l'ouverture d'un bassin, à laquelle a succédé une phase de subsidence; cette évolution structurale, basée sur de nombreux travaux, a été récemment synthétisée par Boillot *et al.*, (1984). La permanence et les effets récents et actuels de la subsidence ont également été démontrés par plusieurs études, dont la synthèse fut réalisée par Stanley (1977).

Au cours de la période néogène, la Méditerranée a connu une évolution paléogéographique diversifiée dont les grandes lignes sont :

— une phase de transgression et de dépôts marins aquitaniens à tortoniens;

— une importante phase régressive fini-miocène durant laquelle se déposaient des évaporites messiniennes dans un bassin desséché (Hsü, 1973; Ryan et Cita, 1978). Les marges émergées étaient soumises à une importante érosion, dont les traces restent visibles sur la pente continentale actuelle;

— une phase de transgression généralisée au Pliocène (Bourcart, 1960b), qui a largement dépassé les rivages actuels, et entraîné d'épais dépôts de sédiments hémipélagiques, dans un bassin affecté d'une subsidence importante (Ryan, 1976, Steckler et Watts, 1980)

— L'histoire quaternaire est essentiellement régie par les cycles glacio-eustatiques, dont les effets se manifestent tant sur les conditions d'environnement, que sur la nature et les centres de dépôt des apports ou encore sur les phénomènes de remobilisation des séries sédimentaires (Monaco *et al.*, 1982; Droz, 1983; Mear, 1984; Aloisi, 1985; Canals, 1985; Got *et al.*, 1985, Coutellier, 1985).

La confrontation des données structurales et sédimentaires a abouti à un classement des marges ouest-méditerranéennes en 3 types : abrupt, intermédiaire et progressif (Mauffret *et al.*, 1973, Burollet et Byramjee, 1974, Stanley *et al.*, 1976). Le Golfe du Lion est rattaché au dernier type; il se caractérise par :

- un large plateau continental faisant suite à un important delta aérien;

- un affaissement progressif par blocs du substratum anté-tertiaire;

- une épaisse série pliocène et quaternaire, continue du plateau continental au bassin et affectée par un mouvement de subsidence important qui se traduit au niveau de la pente par un phénomène de flexure.

En ce qui concerne les mécanismes de la sédimentation récente (Quaternaire), la marge du Golfe du Lion apparaît très diversifiée. Sa construction dépend cependant essentiellement des variations glacio-eustatiques et les divers domaines sont édifiés

alternativement au cours des phases successives des cycles (Aloisi, 1986) :

- la période de stabilité de haut niveau marin entraîne le piégeage des apports dans les zones internes de la plateforme;

- la période régressive qui suit est responsable de l'ablation des dépôts précédents, du colmatage de la plateforme externe et de la progradation du rebord et du talus supérieur;

- le maximum régressif contribue principalement à l'édification des deep-sea fans, par le matériel sédimentaire transitant par les canyons sous-marins.

- pendant la période transgressive suivante, les conditions de l'aggradation s'établissent. La chenalisation vers le deep sea fan reste encore importante pendant le début de la remontée, mais rapidement la sédimentation s'établit sur la plateforme.

Le détail des mécanismes de la sédimentation et de la morphologie des deux domaines extrêmes est bien connu et notamment le plateau continental avec les travaux d'Aloisi (1986). Les éventails sédimentaires profonds qui se développent à la base de la pente du Golfe du Lion (deep sea fans du Rhône et de l'Ebre-Valence, Fig. 1) ont également fait l'objet d'importants travaux récents (Maldonado et Stanley, 1979; Aloisi *et al.*, 1981; Monaco *et al.*, 1982;

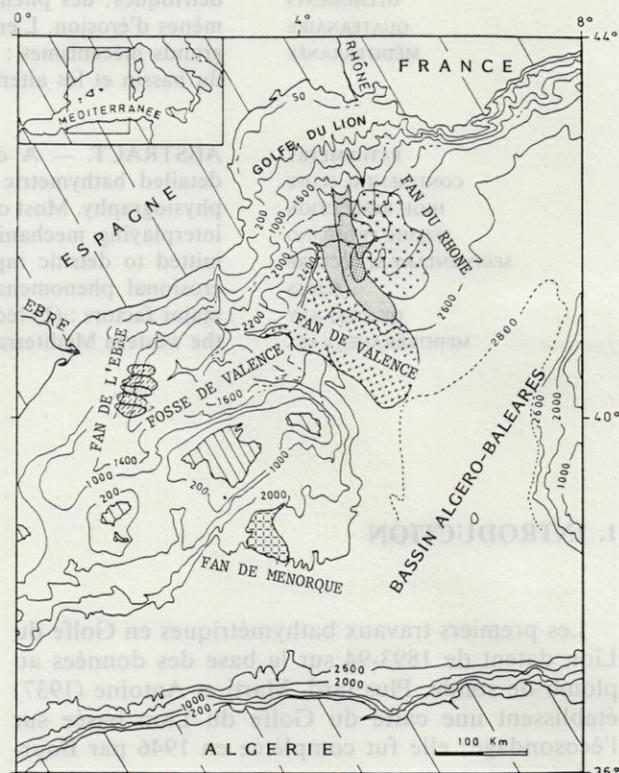


Fig. 1. — Situation du Golfe du Lion dans le contexte sédimentaire du bassin méditerranéen nord-occidental.

Location of the Gulf of Lion margin in the Western Mediterranean Basin and major sedimentary features.

Bellaïche *et al.*, 1981; 1984; Mear, 1984; Maldonado *et al.*, 1985; Alonso, 1986).

Par contre, le domaine de la pente continentale, du fait essentiellement de sa complexité morphologique qui ne facilite pas son étude est moins bien connu. Notre propos est d'analyser la morphologie de détail et de démontrer sa liaison avec les mécanismes de la sédimentation.

## 2. MÉTHODOLOGIE

La carte présentée (hors texte) intègre toutes les données antérieures; elle a été complétée et modifiée par :

— l'adjonction de la partie occidentale du levé sea beam de l'éventail sous-marin du Rhône.

— l'intégration de données sismiques récentes (1980-1985) essentiellement des profils Sparker et Miniflexichoc (Deltarho) mais aussi des données plus anciennes réinterprétées (sparker 9kJ de la mission F. Blanc, Alla *et al.*, 1969). Nous disposons ainsi d'un réseau de profils, selon une maille moyenne inférieure à 10 km.

## 3. ANALYSE MORPHOLOGIQUE

La pente continentale du Golfe du Lion se caractérise par un domaine à déclivité moyenne de l'ordre de 10°, limitée dans sa partie sommitale par

une brusque rupture de pente à 120 mètres de profondeur faisant suite à un large plateau continental (60 km) et, dans sa partie basale, par une atténuation progressive de la déclivité, jusqu'à des valeurs inférieures à 2° qui déterminent le domaine du glacis (Fig. 2). Cette pente est incisée par un chevelu de canyons sous-marins, laissant subsister des zones restreintes d'interfluves.

### 3.1. Les canyons sous-marins

Ils dissèquent profondément la pente dès la bordure du plateau continental où ils présentent un réseau ramifié qui conflue rapidement. Dans leur cours supérieur, ils montrent un profil transversal en V, qui va s'évasant dans les domaines plus distaux, pour acquérir au-delà de 1 200 à 1 300 m de fond un profil en U à fond plat. Le talweg est méandrique, de pente irrégulière pouvant excéder 15° et il reçoit, sur tout son parcours, des tributaires.

Souvent, les canyons apparaissent dissymétriques, l'un des flancs étant redressé alors que le bord opposé est moins abrupt et comporte des replats.

L'un d'entre eux, le canyon de Sète, s'individualise par la nette dissymétrie des versants dans sa partie basale : son flanc gauche (SW) montre un bourrelet qui surplombe le talweg de plus de 400 m tandis que le flanc droit est peu développé; en outre, le talweg présente une succession de paliers séparés par des ressauts dont la déclivité peut atteindre 30° (fig. 3). Cette profonde entaille est marquée jusqu'à 2 200 mètres de fond, alors que les autres vallées disparaissent bien avant, dès le début du glacis.

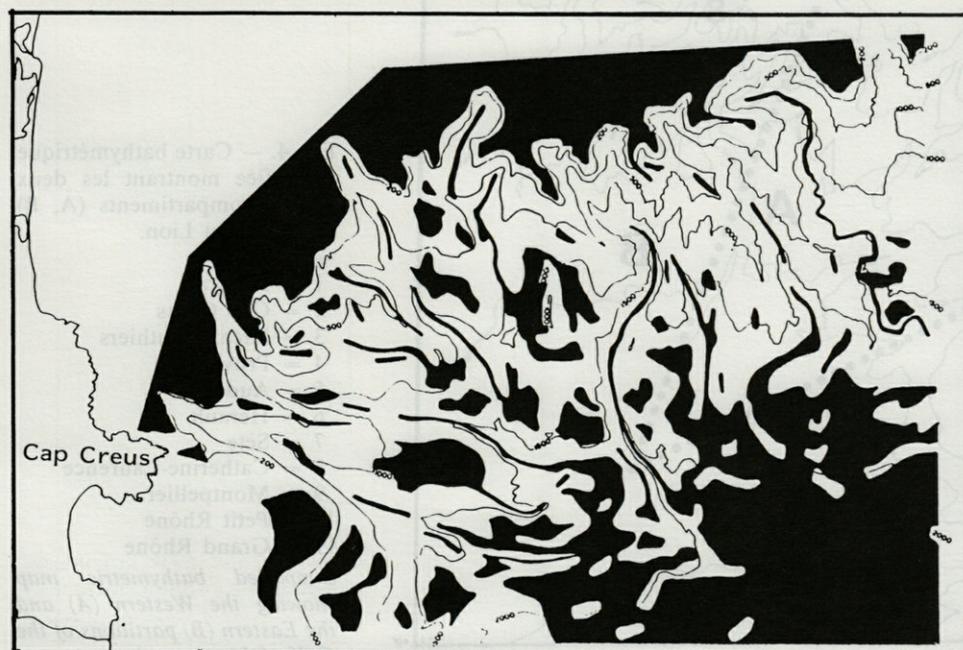


Fig. 2. — Carte physiographique simplifiée des domaines à déclivité inférieure à 2° (en noir).

*Simplified physiographic map showing the areas of less than 2° slope values (in black).*

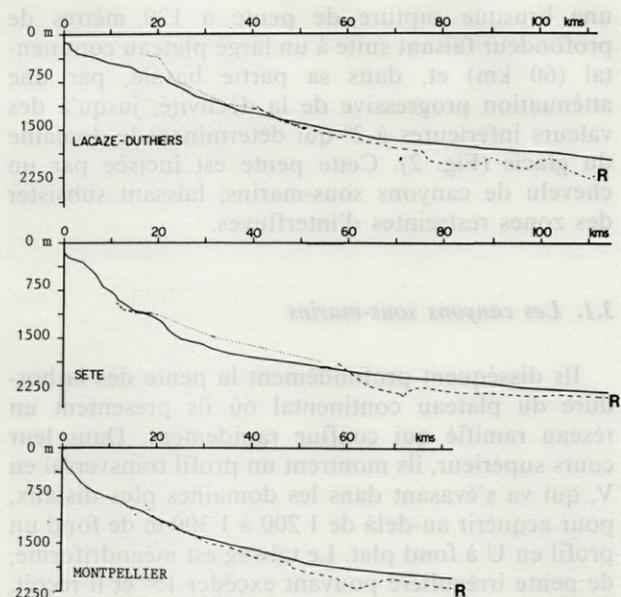


Fig. 3. — Coupes longitudinales des canyons. Trait plein = fond actuel; Pointillé = position du réflecteur R.  
*Longitudinal profiles across the canyons. Full lines : present day canyon bottom; Dashed lines = R Reflector*

### 3.2. Les interfluves

D'inégal développement, les interfluves sont marqués par des irrégularités tant des profils trans-

versaux (zones médianes déprimées, Got *et al.*, 1979) que longitudinaux, avec des successions de brusques dénivellations, de replats et même de contre-pentes.

Au travers de ces caractères généraux complexes, deux grandes zones peuvent être différenciées (Fig. 4) :

— l'une se développe entre le canyon du Cap Creus et le canyon de Sète; elle est caractérisée par les traits suivants :

- une disposition radiale des canyons sous-marins qui confluent tout au long de leur trajet. L'ensemble converge vers un point, de coordonnées  $42^{\circ}10'$  et  $4^{\circ}20'$ , situé à 2 000 m de fond.

- une pente continentale à déclivité moyenne régulière, au bas de laquelle la limite du glaciaire s'individualise mal. Les secteurs à moins de  $2^{\circ}$  de déclivité y apparaissent bien développés.

Cette zone constitue donc une sorte de coin, dont les côtés sont matérialisés d'une part par la direction WNW-ESE du canyon tectonique du Cap Creus (Got et Stanley, 1974) et d'autre part par la direction N  $300^{\circ}$  de la partie basale du canyon de Sète.

— La seconde zone, à l'Est du canyon de Sète s'individualise par :

- Une disposition parallèle des canyons sous-marins selon une direction moyenne N  $300^{\circ}$  qui s'infléchit vers l'Est dans leur partie basale. Le gradient de pente des talwegs est plus important que dans le compartiment précédent (Fig. 3).

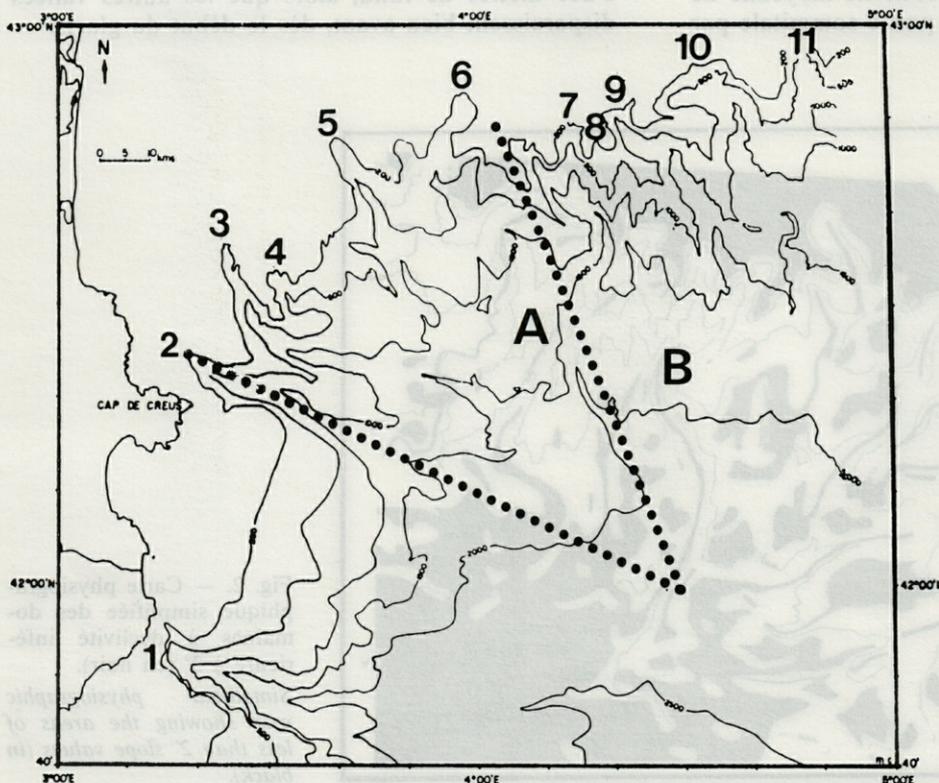


Fig. 4. — Carte bathymétrique simplifiée montrant les deux grands compartiments (A, B) du Golfe du Lion.

— canyons :

- 1 = Fonera
- 2 = Cap Creus
- 3 = Lacaze-Duthiers
- 4 = Pruvot
- 5 = Aude
- 6 = Hérault
- 7 = Sète
- 8 = Catherine-Laurence
- 9 = Montpellier
- 10 = Petit Rhône
- 11 = Grand Rhône

*Simplified bathymetric map showing the Western (A) and the Eastern (B) partitions of the Gulf of Lion margin.*

• Une pente continentale plus étroite et plus déclinée, dont la limite avec le glacis est nettement marquée par la ligne bathymétrique des 1 700 m.

**4. ANALYSES DES STRUCTURES ET DES MÉCANISMES SÉDIMENTAIRES**

Des études morphostructurales et sédimentaires détaillées de cette marge, synthétisées et développées par Canals (1986), montrent que trois mécanismes

différenciés interviennent dans son fonctionnement récent et actuel.

**4.1. C'est une zone à sédimentation différentielle**

L'ensemble de la couverture sédimentaire néogène et quaternaire de la marge est constitué par plusieurs unités et réflecteurs acoustiques bien différenciés (Fig. 5 A).

— Un fort réflecteur basal (K) marqué souvent par de petites hyperboles de diffraction et attribué classiquement à la surface fini-Miocène;

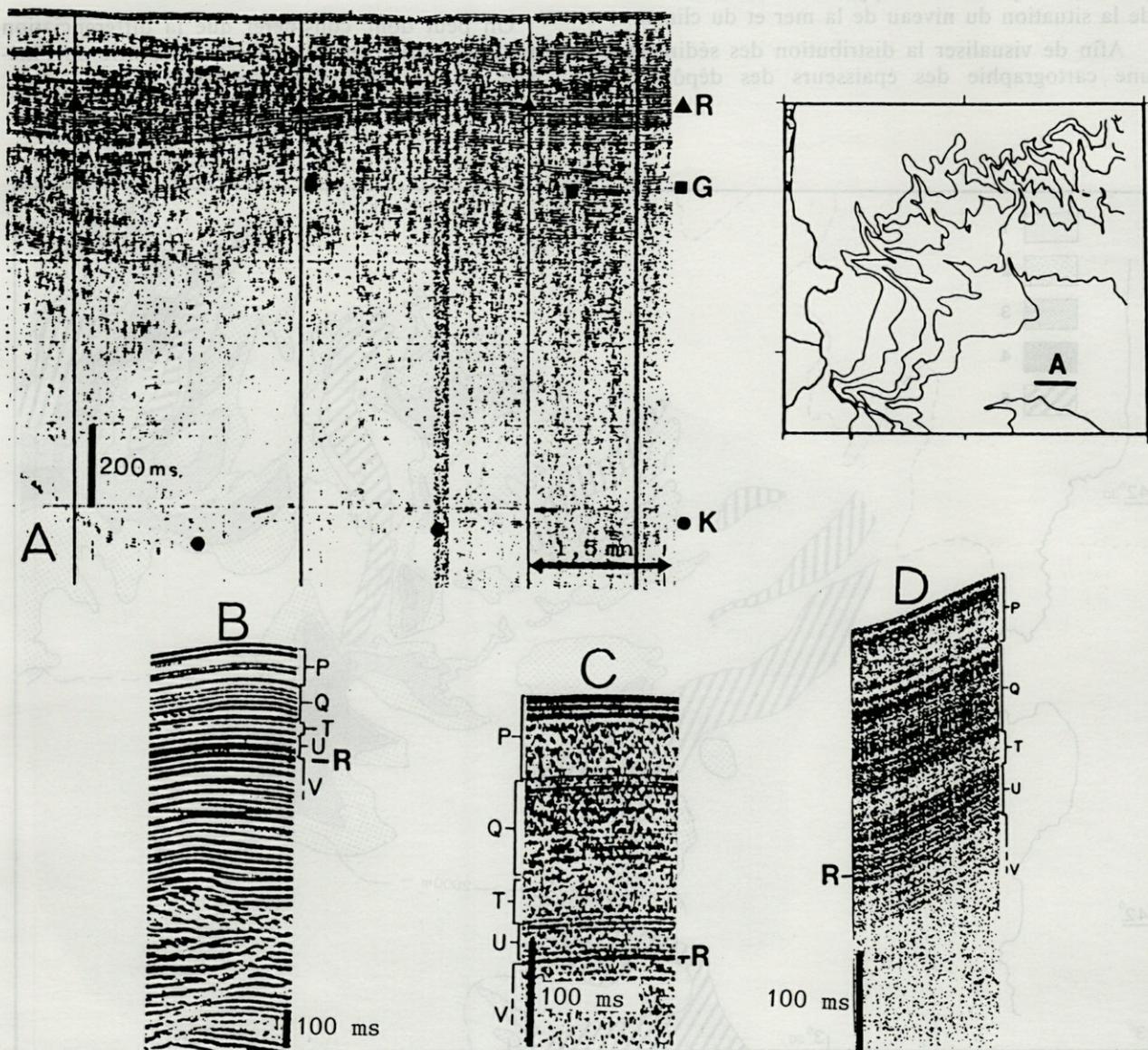


Fig. 5. — Réponses acoustiques de la couverture sédimentaire. A : Profil recoupant le Plio-Quaternaire (Sparker 3 Kj); R = Réflecteur quaternaire moyen carté à la figure 6; G = Limite Pliocène-Quaternaire; K = Limite Miocène-Pliocène; B, C, D : Détails du recouvrement quaternaire récent; B = Miniflexihoc; C = Sparker 9 Kj; D = Sparker 3 Kj.

*Seismic facies and major reflectors of the sedimentary cover. A : Pliocene-Quaternary section (3Kj Sparker); R = Middle Quaternary reflector mapped on figure 6; G = Pliocene-Quaternary boundary; K = Miocene-Pliocene boundary; B, C, D : Detailed seismic sections of the Quaternary cover.*

— une série transparente, épaisse de plus de 1 seconde t.d. (1 000 m environ) attribuée au Pliocène;

— une série superficielle stratifiée, souvent discordante (réflecteur G) attribuée au Quaternaire. Dans le détail, cette série quaternaire est constituée par une alternance de réflecteurs alternativement de faible et forte amplitude (P, Q, T, U, V, Fig. 5 B, C, D), constante quel que soit le matériel sismique mis en œuvre. Cette succession est interprétée en lithosismique (Got *et al.*, 1986) comme des alternances d'unités vaseuses et silto-vaseuses liées aux cycles glacio-eustatiques successifs, durant lesquels la nature et la quantité des apports varient en fonction de la situation du niveau de la mer et du climat.

Afin de visualiser la distribution des sédiments, une cartographie des épaisseurs des dépôts du

Quaternaire moyen et supérieur, sus-jacents à un réflecteur R (Fig. 5) à caractères sismiques bien marqués entre les séries U et V a été effectuée. La carte (Fig. 6) montre qu'à l'inégale répartition des dépôts sur un transect transversal de la marge, se surimpose une différenciation longitudinale : dans le compartiment à l'Est du canyon de Sète, le maximum d'épaisseur se localise dans la partie sommitale et moyenne de la pente, les puissances pouvant y excéder 600 mètres; par contre, dans la zone occidentale, l'ensemble de la pente montre un recouvrement moyen inférieur à 300 m et les épaisseurs maximales (jusqu'à 1 000 m) se situent dans l'angle du coin que dessine ce compartiment.

On peut donc considérer que la différenciation morphologique générale résulte en partie de l'inégale répartition des zones de dépôt.

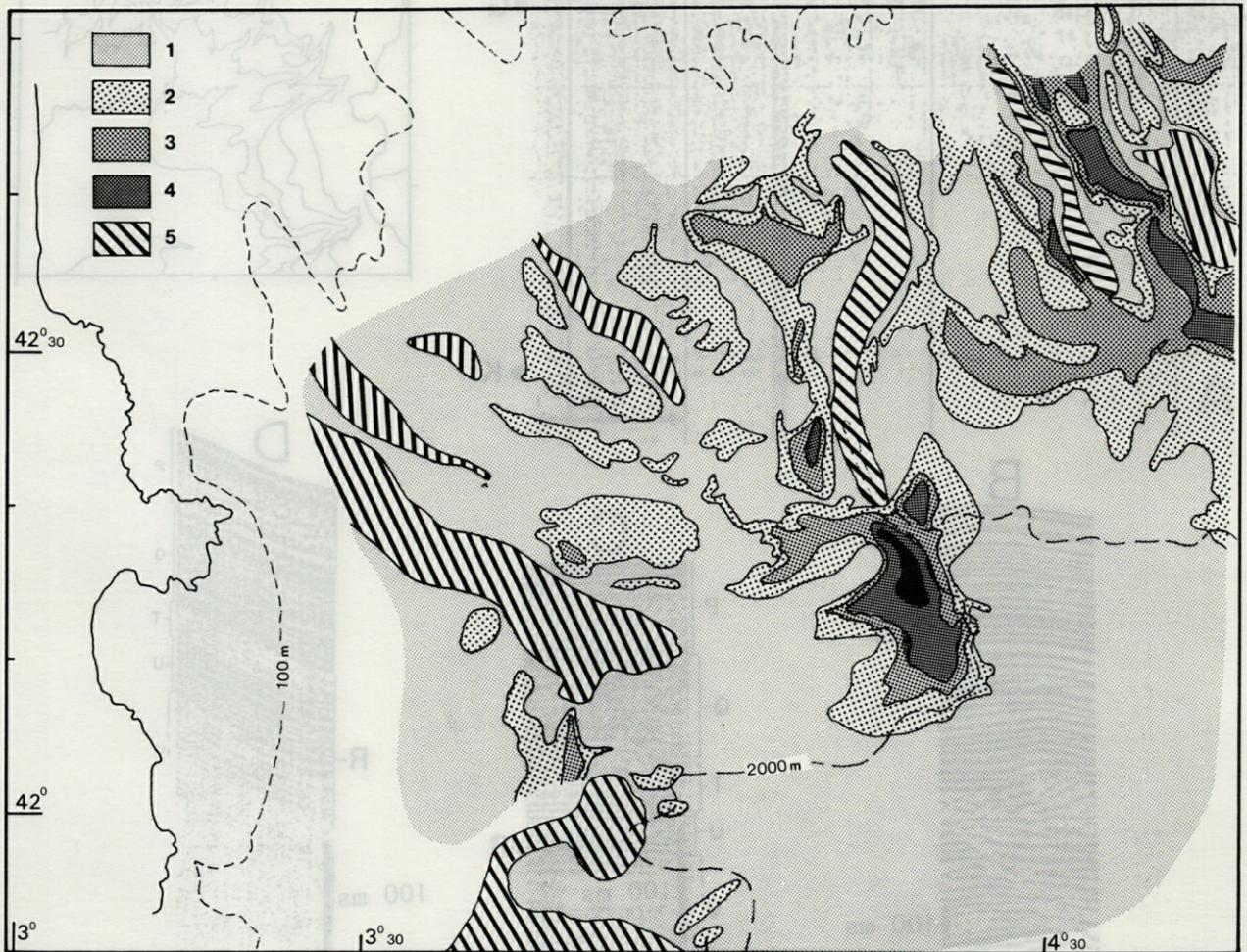


Fig. 6. — Carte des épaisseurs de la couverture sédimentaire postérieure à R (Quaternaire moyen — Actuel).

Les valeurs sont exprimées en millisecondes temps-double :

- |                |                  |                   |
|----------------|------------------|-------------------|
| 1 = < 300 ms   | 2 = 300-400 ms   | 3 = 400-500 ms    |
| 4 = 500-800 ms | en noir > 800 ms | 5 = zones érodées |

Thickness of the post-R sedimentary cover (middle and late Quaternary).

Values are expressed in milliseconds (two way travel time).

4.2. C'est une zone de remobilisation et de transfert des sédiments

A la suite de travaux antérieurs portant sur l'étude de l'interfluve entre le grand Rhône et le Petit-Rhône (Got *et al.*, 1979), l'analyse des phénomènes de remobilisation des sédiments récents a été étendue à l'ensemble de la marge du Golfe du Lion (Canals, 1986). Plusieurs types de structures ont été identifiés et peuvent être groupés, de façon synthétique, en trois ensembles sur des critères génétiques et d'incidence morphologique :

a. Plis par reptation

Déformation d'une couverture superficielle en anticlinaux et synclinaux à large rayon de courbure (200 à 300 ms), disharmoniques par rapport aux horizons sous-jacents subhorizontaux (Fig. 7 A). La largeur de ces ondulations atteint plusieurs km et elles entraînent dans la topographie des dénivellés de l'ordre de la centaine de m. La surface couverte par ce type de déformation a été évaluée à 15 % sur

la marge du Golfe du Lion, mais ils apparaissent essentiellement concentrées dans la zone occidentale en forme de coin (Fig. 8 A).

b. Glissements en masse

Ils sont caractérisés par des discontinuités de la couverture sédimentaire. Des masses entières de sédiments sont décollées et transférées vers l'aval, laissant subsister une cicatrice d'arrachement au niveau du plan de décollement. Deux grands types sont distingués en fonction de leur géométrie interne :

- Les glissements par translation dont la base est plane, globalement parallèle à la stratification, le mouvement se produisant sans déformation interne.
- Les glissements par rotation dans lesquels le plan de cisaillement est concave vers le haut, le déplacement s'effectuant avec rotation de la masse glissée, au sein de laquelle la destructuration est très faible.

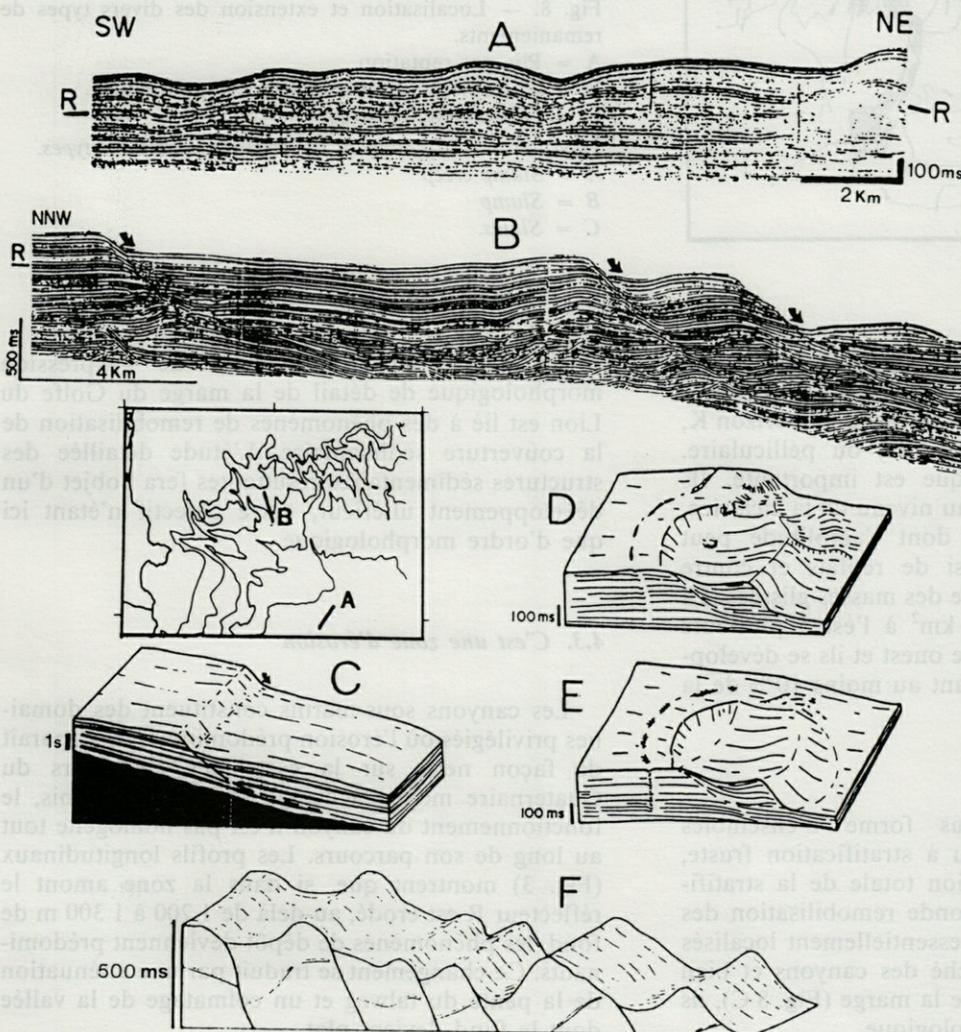


Fig. 7. — Structures de glissement de la couverture sédimentaire.

- A : Plis par reptation (Sparker 3 kj)
- B : Glissements (Miniflexi-choc)
- C : Schéma d'un glissement par translation (en noir le Messinien)
- D-E : Schémas de glissements par rotation
- F : Succession de glissements par rotation.

Reworked sedimentary structures

- A : Slump-creep
- B : Slip
- C : Scheme of a slide (Messinian series in black)
- D-E : Scheme of a slump
- F : Succession of slumps

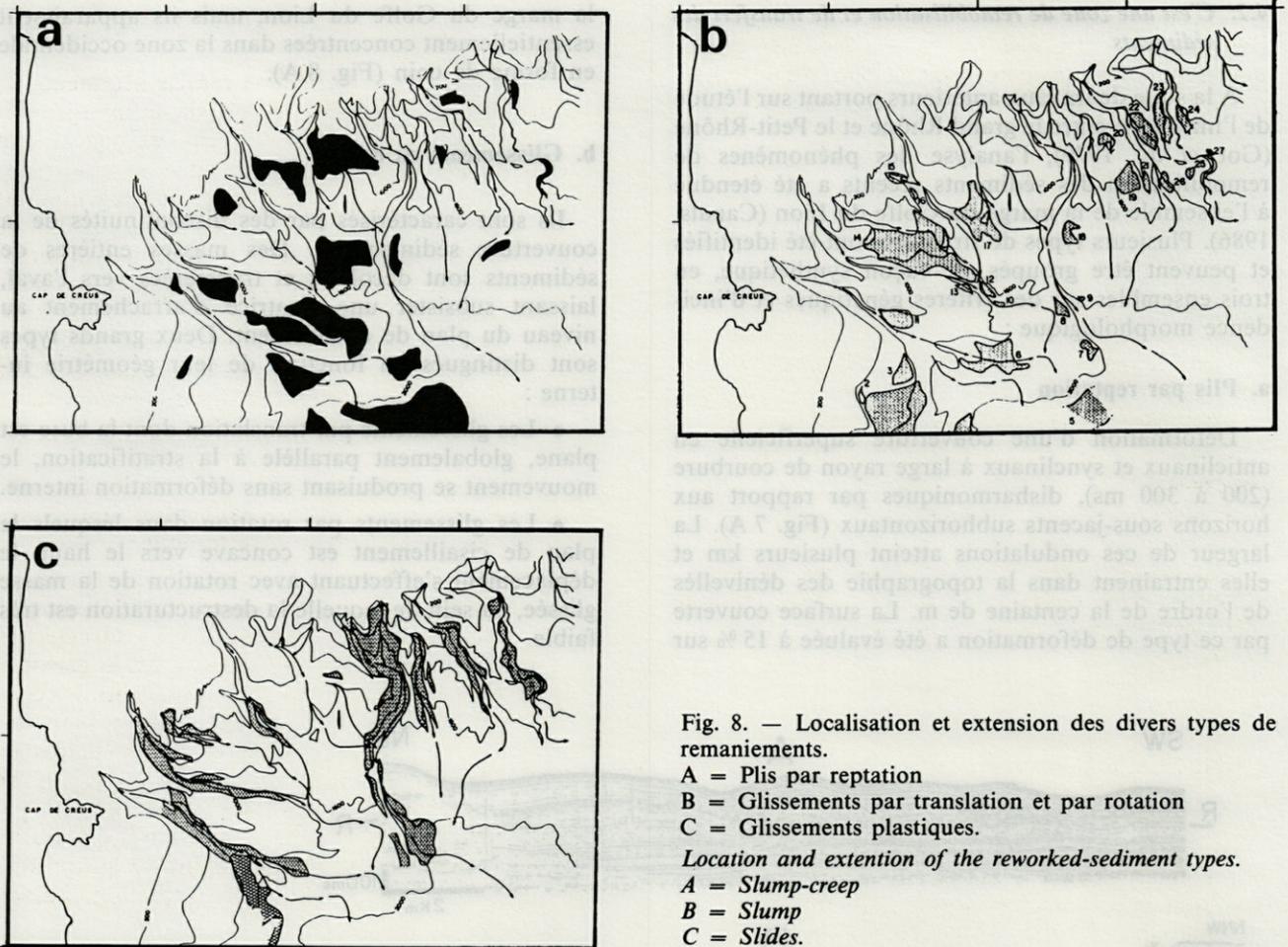


Fig. 8. — Localisation et extension des divers types de remaniements.

A = Plis par reptation

B = Glissements par translation et par rotation

C = Glissements plastiques.

*Location and extension of the reworked-sediment types.*

A = *Slump-creep*

B = *Slump*

C = *Slides*.

Les deux types de glissements peuvent apparaître isolés (Fig. 7, D, E) ou échelonnés (Fig. 7 F); leur enracinement peut être profond (jusqu'à l'horizon K, fig. 7 C), superficiel (quaternaire) ou pelliculaire. Leur incidence bathymétrique est importante. Ils sont en effet responsables, au niveau de la cicatrice, de brutales dénivellations dont l'amplitude peut atteindre 450 m, mais aussi de replats et contre pentes dans la partie frontale des masses glissées. La surface affectée varie de 3 km<sup>2</sup> à l'est à plusieurs dizaines de km<sup>2</sup> dans la zone ouest et ils se développent sur une aire représentant au moins 10 % de la marge (Fig. 8 B).

### c. Glissements plastiques

Ils se manifestent sous forme d'ensembles acoustiques transparents ou à stratification fruste, traduisant une destructuration totale de la stratification par suite d'une profonde remobilisation des sédiments. Ils apparaissent essentiellement localisés sur les flancs et au débouché des canyons et bien qu'occupant plus de 10 % de la marge (Fig. 8 C), ils ont peu d'incidence morphologique.

Au total donc, 1/3 environ de l'expression morphologique de détail de la marge du Golfe du Lion est lié à des phénomènes de remobilisation de la couverture sédimentaire. L'étude détaillée des structures sédimentaires résultantes fera l'objet d'un développement ultérieur, notre objectif n'étant ici que d'ordre morphologique.

### 4.3. C'est une zone d'érosion

Les canyons sous-marins constituent des domaines privilégiés où l'érosion prédomine. Ceci apparaît de façon nette sur la carte des épaisseurs du Quaternaire moyen à actuel (Fig. 6). Toutefois, le fonctionnement du canyon n'est pas homogène tout au long de son parcours. Les profils longitudinaux (Fig. 3) montrent que, si dans la zone amont le réflecteur R est érodé, au-delà de 1 200 à 1 300 m de fond, les phénomènes de dépôt deviennent prédominants. Ce changement se traduit par une atténuation de la pente du talweg et un colmatage de la vallée dont le fond devient plat.

A ces considérations d'ordre morphologique se surimpose une différenciation des réponses acoustiques : la partie basale des canyons montre des séries acoustiques frustes de colmatage qui transcrivent des sédiments sablo-vaseux hétérogènes (Got *et al.*, 1986), mis en place par des phénomènes gravitaires. Ils impliquent un fonctionnement saccadé du canyon : au cours des phases de haut niveau marin, la vallée tend à se colmater; au cours des bas niveaux, alors que le rivage est situé en bordure du plateau, l'excavation reprend et les sédiments antérieurement déposés sont transférés vers l'aval par des mécanismes gravitaires. Cette alternance explique l'existence de vallées emboîtées successives dans les domaines sommitaux (Got et Stanley, 1974; Stanley *et al.*, 1976).

Des figures d'érosion plus restreintes apparaissent également, avec une ampleur moindre, sur les interfluves; elles sont la conséquence des phénomènes de glissement de couverture qui laissent subsister des cicatrices quelquefois importantes comme sur l'interfluve Grand Rhône — Petit Rhône (Got *et al.*, 1979).

## CONCLUSION

Il apparaît donc que la morphologie de la marge continentale du Golfe du Lion est liée de façon nette aux structures sédimentaires des dépôts récents (Quaternaire). Celles-ci sont contrôlées par quatre grands types de mécanismes : l'évolution tectonique, les processus de sédimentation et d'érosion, les phénomènes de reprise sédimentaire.

Les trois premiers déterminent la physiographie générale de la pente continentale.

— l'évolution tectonique, par le jeu de la flexure continentale liée à la subsidence détermine la position de la pente continentale mais aussi sa forme : l'existence du compartiment occidental en forme de coin résulte de la proximité du socle pyrénéen, qui se traduit par des directions structurales nettes et par un transfert vers le large de la zone de flexure.

— l'accumulation sédimentaire obéit à ce canavas structural avec le maximum de dépôt, localisé en bas de pente dans le compartiment Ouest et, au contraire, en haut de pente dans le compartiment Est.

La différenciation morphologique longitudinale de la pente du Golfe du Lion en deux grands compartiments résulte donc de ces phénomènes structuro-sédimentaires.

— Les processus d'érosion sont généralisés à l'ensemble de la marge et dépendent d'un mécanisme unique : le cycle glacio-eustatique. Leur manifestation la plus évidente est constituée par les phases successives durant le Quaternaire de creuse-

ment des canyons sous-marins alternant avec des périodes de colmatage.

— Le quatrième facteur, la reprise sédimentaire, influe sur le modelé de détail de la marge. Les mécanismes responsables de leur existence sont divers (Canals, 1986), tant d'origine externe (sismicité, subsidence, gradients verticaux, oscillations eustatiques) qu'interne (superposition de couches de qualités sédimentologiques et mécaniques différenciées). Chacun des types de glissement répond de façon sélective à l'influence des facteurs précédents. Il faut cependant mettre l'accent sur le rôle prépondérant que jouent les évaporites messiniennes sur le déclenchement initial du processus de glissement. La mobilité de ces formations, qui se développent depuis le centre du bassin jusqu'à la base de la pente (Stanley *et al.*, 1976), les rend très sensibles à toute modification de surcharge (sédimentaire ou hydrodynamique) et à l'évolution tectonique.

La physiographie de la marge continentale du Golfe du Lion apparaît donc comme la résultante de son histoire structuro-sédimentaire. La caractéristique essentielle de ce fonctionnement est la discontinuité spatio-temporelle des mécanismes qui le régissent, en liaison avec le découpage structural longitudinal et le déplacement transverse des centres de dépôts, déterminés par la position des lignes de rivage successives; certain de ces mécanismes paraissent instantanés et subactuels (failles circulaires non cachetées), d'autres sont continus et progressifs durant le Quaternaire (plis par reptation, halocinèse).

L'incidence des processus hydrodynamiques actuels est mal connue; ainsi attribue-t-on à certaines dissymétries de canyons sous-marins une origine liée aux courants de fond, importants dans ce secteur, (Millot et Monaco, 1984). Pour pallier cette méconnaissance, un programme de recherche (ECOMARGE) est actuellement conduit de façon pluridisciplinaire (structure sédimentaire superficielle, morphologie de détail, sédimentologie, flux de particules, hydrodynamique, peuplement benthique). Il a pour objectif de définir le fonctionnement de la marge durant le stade actuel de haut niveau marin; son intégration dans la résultante sédimentaire d'un cycle glacio-eustatique doit conduire à déterminer les modalités d'édification d'une marge continentale en mer sans marée.

## BIBLIOGRAPHIE

- ALLA G., DESSOLIN D., GOT H., LEENHARDT O., REBUFATTI A. et SABATIER R., 1969. Résultats préliminaires de la mission « François Blanc » en sondage sismique continue. *Vie Milieu*, 20 (2 B) : 211-220.

- ALLAN T.D. and MORELLI C., 1970. Bathymetry : West Balearic Basin — North Ligurian Sea, Balearic Basin; *NATO Sub-com. Ocean. Res.*, maps 2 and 3.
- ALOISI J.C., 1986. Un modèle de sédimentation deltaïque. Contribution à la connaissance des marges passives. Thèse Univ. de Perpignan, 2 t., 1 carte, 167 p.
- ALOISI J.C., BELLAICHE G., BOUYE C., DROZ L., GOT H., MALDONADO A., MIRABILE L. et MONACO A., 1981. L'éventail sous-marin profond du Rhône et les dépôts de pente de l'Ebre : essai de comparaison morphologique et structurale; *In* : "Sedimentary Basins of Mediterranean Margins", F.C. Wezel ed.; C.N. R. Italian Project of oceanography, Tecnoprint; Bologna (It.); 227-238.
- ALONSO B., 1986. El sistema del abanico profundo del Ebro. Thèse Université de Barcelone, 362 p.
- BELLAICHE G., DROZ L., ALOISI J.C., BOUYE C., GOT H., MONACO A., MALDONADO A., SERRA J. et MIRABILE L., 1981. The Ebro and the Rhône deep-sea fans : first comparative study. *Mar. Geol.*, **43** : 75-85.
- BELLAICHE G., DROZ L., COUTELLIER V., BERTHON J.L., ORSOLINI P., RAVENNE C., ALOISI J.C., GOT H. and MONACO A., 1984. Detailed morphology, structure and main growth patterns of the Rhône deep-sea fan. *Mar. Geol.*, **55** : 181-193.
- BOILLOT G., MONTADERT L., LEMOINE M. et BIJU-DUVAL B., 1984. Les marges continentales actuelles et fossiles autour de la France. Masson Ed., Paris (Fr.), 342 p.
- BOURCART J. et ENARD G., 1959. Carte de la Méditerranée occidentale. *Ann. Mus. Océan.* Monaco, 3.
- BOURCART J., 1960 a. Carte topographique du fond de la Méditerranée occidentale. *Bull. Inst. Océano.*, 1163 : 20 p.
- BOURCART J., 1960 b. La Méditerranée et la révolution pliocène. *In* : L'évolution paléogéographique et structurale des domaines méditerranéens et alpins d'Europe *Mem. Soc. Géol. de France* : Livre à la mémoire du Professeur P. Fallot : 103-118.
- BUROLLET P.F. et BYRAMJEE R., 1974. Evolution géodynamique néogène de la Méditerranée occidentale. *C.R. Acad. Sc. Paris*, **278** (D) : 1321-1324.
- CANALS M., 1985. Estructura sedimentaria y evolucion morfologica del talud y el glacis continentales del Golfo de Leon : fenomenos de destabilizacion de la coberta sedimentaria plio-cuaternaria. Thèse Univ. Barcelone, 618 p.
- CARTER T.G., FLANAGAN J.P., JONES C.R., MARCHANT F.L., MURCHISON R.R., REBMAN J.H., SYLVESTER J.C., WHITNEY J.C., 1972. A new bathymetric chart and physiography of the Mediterranean Sea. *In* : "The Mediterranean Sea : a natural sedimentation laboratory" D.J. Stanley (ed.); Dowden, Hutchinson & Ross, Inc, Stroudsburg (U.S.A.); 1-23.
- COUTELLIER V., 1985. Mise en évidence et rôle des mouvements gravitaires dans l'évolution de la marge continentale : Exemple des marges du Golfe du Lion et la Provence occidentale. Thèse Doctorat 3<sup>e</sup> cycle, Univ. Paris VI, 189 p.
- DROZ L., 1983. L'éventail sous-marin profond du Rhône (Golfe du Lion) : grands traits morphologiques et structure semi-profonde : Thèse 3<sup>e</sup> cycle, Univ. P. et M. Curie Paris VI (Fr.), 195 p.
- GENNESSEUX M. et VANNEY J.R., 1979. Carte bathymétrique du bassin algéro-provençal. *C.R. Somm. Soc. Geol. Fr.*, **4** : 191-194.
- GOT H., MONACO A. et REYSS D., 1969. Les canyons sous-marins de la Mer Catalane. Le Rech du Cap et le Rech Lacaze-Duthiers. II. Topographie de détail et carte sédimentologique. *Vie et Milieu*, **20** (2 B) : 257-278.
- GOT H. and STANLEY D.J., 1974. Sedimentation in two Catalonian canyons, northwestern Mediterranean. *Mar. Geol.*, **16** : 91-100.
- GOT H., ALOISI J.C., LEENHARDT O., MONACO A., SERRA J. et THEILEN F., 1979. Structures sédimentaires sur les marges du Golfe du Lion et de Catalogne. *Rev. Geol. Dyn. Géogr. Phys.*, **21** (4) : 281-293.
- GOT H., ALOISI J.C. and MONACO A., 1985. Sedimentary processes on deltas and shelves of the Mediterranean Sea. *In* : Geological Evolution of the Mediterranean Basins D.J. Stanley and F.C. Wezel ed., Plenum Press. New York.
- GOT H., BOUYE C. et MIRABILE L., 1986. L'analyse lithosismique, une méthode de la sédimentologie. *Oceanoc. Acta.* (sous presse).
- HSÜ K.J., 1979. Origin of saline giants : a critical review after the discovery of the Mediterranean evaporites. *Earth. Sc. Rev.*, **8** : 371-396.
- MALDONADO A. and STANLEY D.J., 1979. Depositional patterns and Late Quaternary evolution of two Mediterranean submarine fans : a comparison. *Mar. Geol.*, **31** : 215-250.
- MALDONADO A., GOT H., MONACO A., O'CONNEL S. and MIRABILE L., 1985. Valencia fan (Northwestern Mediterranean) : Distal Deposition fan variant. *Mar. Geol.*, **62** : 295-319.
- MEAR Y., 1984. Séquences et unités sédimentaires du glacis rhodanien (Méditerranée Occidentale). Thèse 3<sup>e</sup> cycle, Univ. Perpignan, 214 p.
- MENARD H.W., SMITH S.M., PRATT R.M., 1965. The Rhône deep-sea fan. *In* : Submarine Geology and Geophysics. W.F. Whittard R. Bradshaw Eds. Butterworths, London : 271-285.
- MAUFFRET A., FAIL J.P., MONTADERT L., SANCHO J. and WINNOCK L., 1973. Northwestern Mediterranean sedimentary Basin from seismic reflection profiles. *Amer. Assoc. Petrol. Geol. Bull.*, **57**, **11** : 2245-2262.
- MILLOT C. and MONACO A., 1984. Deep Strong Currents and Sediment Transport in the Northwestern Mediterranean Sea. *Geo. Mar. Lett.*, **4** : 13-17.
- MONACO A., ALOISI J.C., BOUYE C., GOT H., MEAR Y., BELLAICHE G., DROZ L., MIRABILE L., MATTIOLI L., MALDONADO A., LE CALVEZ Y., CHASSEFIERE B. et NELSON H., 1982. Essai de reconstitution des mécanismes d'alimentation des éventails sédimentaires profonds de l'Ebre et du Rhône (Méditerranée occidentale). *Bull. Inst. Geol. Bassin d'Aquitaine*, **31** : 99-109.
- MONTI S., AUZENDE J.M., OLIVET J.L., MAUFFRET A. et REHAULT J.P., 1979. Carte bathymétrique de la Méditerranée occidentale. C.N.E.X.O. Ed. Paris.
- NELSON C.H., MALDONADO A., COUMES F., GOT H. and MONACO A., 1984. The Ebro deep-sea fan system : a channelized, restricted basin-type fan. *Geo. Mar. Lett.*, **3**, 125-131.

- ORSOLINI P., BELLAICHE C. et GOT H., 1983. Carte bathymétrique de la marge continentale au large du delta du Rhône au 1/200 000, Pub. BEICIP.
- RYAN W.B.F., STANLEY D.F., HERSEY J.B., FAHLQUIST D.A. and ALLAN T.D., 1970. The tectonics and geology of the Mediterranean Sea. *In* : The Sea, Willey-Intersc., New York, 4 : 387-492.
- RYAN W.B.F. and CITA M.B., 1978. The nature and distribution of Messinian erosional surfaces indicators of a several kilometers deep Mediterranean in the Miocene. *Mar. Geol.*, 27 : 193-230.
- RYAN W.B.F., 1976. Quantitative evaluation of the depth of the Western Mediterranean before, during and after the later Miocene salinity crisis. *Sedimentology*, 23 : 791-813.
- STANLEY D.J., GOT H., KENYON N.H., MONACO A. and WEILER Y., 1976. Catalanian, Eastern Betic and Balearic margins : structural types and geologically recent foundering of the Western Mediterranean Basin. *Smith. Contr. Earth Sc.*, 20, 67 p.
- STANLEY D.J., 1977. Post-Miocene depositional patterns and structural displacement in the Mediterranean. *In* : The Ocean Basins and Margins, A.E.M. Nairn, W.H. Kanes, F.G. Stehli eds. : Plenum Press, New York, 4A : 77-150.
- STECKLER M.S. and WATTS A.B., 1980. The Gulf of Lion : subsidence of a young continental margin. *Nature*, 287 : 425-429.

Reçu le 2 juin 1986; received June 6, 1986  
Accepté le 4 juillet 1986; accepted July 4, 1986



# QUELQUES ASPECTS MÉTHODOLOGIQUES SPÉCIFIQUES DES ÉTUDES BIOLOGIQUES SUR LES PARTICULES DE LA MICROCOCHE DE SURFACE

*Some methodological aspects specifically linked to biological studies  
of surface microlayer particles*

**P. LABORDE, T. MIMURA, J.-C. ROMANO et Y. DE SOUZA-LIMA**

Centre d'Océanologie de Marseille (U.A. CNRS n° 41)  
Station Marine d'Endoume, rue Batterie des Lions  
13007 Marseille (France)

COUCHE ULTRA-SUPERFICIELLE  
SPECTRES DE PARTICULES  
MÉTHODOLOGIE  
MATIÈRE ORGANIQUE  
BACTÉRIES

**RÉSUMÉ.** — Les influences respectives de la préfiltration, du temps de stockage et de la force d'homogénéisation sur la qualité d'un échantillon d'eau ont été étudiées à partir d'un prélèvement de microcouche de surface réalisé en baie de Marseille. Le temps de stockage ne doit pas excéder deux heures. La préfiltration à 200 µm n'apporte pas de modification notable de l'échantillon, par contre, une agitation trop faible pour homogénéiser le prélèvement entraîne une « disparition » des particules les plus fines, vraisemblablement par adsorption sur les parois du récipient. De plus, la forte charge en particules du milieu, l'importance des populations bactériennes associées et les phénomènes d'adsorption modifient sensiblement la signification des mesures que l'on peut effectuer sur les différentes classes de taille par la technique des filtrations différentielles. Les méthodes classiques utilisées en hydrologie pour le prélèvement et l'analyse des échantillons d'eau doivent donc être adaptées au cas particulier du film de surface.

SURFACE MICRO-LAYER  
PARTICLE-SIZE DISTRIBUTION  
SPECTRA  
METHODOLOGY  
ORGANIC MATTER  
BACTERIA

**ABSTRACT.** — Changes in a surface-microlayer sample collected in a slick, are followed during a 24 h-laboratory experiment. Comparisons were made for the composition of particulate organic matter, in relation with a 200 µm-prefiltration treatment, stirring-agitation strength and delay between sampling and analysis. After two hours modifications occur in the biochemical composition and in the particle spectrum of surface microlayer samples. A weak stirring of the sample, in order to homogenize them, may induce the disappearance of the smallest-size particle fraction by adsorption upon the inner surface of the sampling jar. On the other hand, a 200 µm-nylon mesh prefiltration of the sample, prior to subsampling operations, has no consequences on the main biochemical data recorded in the microneustonic fraction. High particle content and subsequent adsorption of bacteria strongly modify the significance of data obtained by « classical » size-fractionation technic. So, all the methods currently employed in hydrological studies must be adjusted for surface microlayer samples.

## INTRODUCTION

L'étude de la microcouche de surface connaît actuellement une certaine expansion du fait du rôle qu'elle peut jouer, notamment dans les transferts océan-atmosphère. Par sa structure originale ce milieu pose des problèmes particuliers. Dans la littérature, l'attention a surtout été portée vers les moyens de prélèvements (Wallace et Duce 1975; Daumas *et al.* 1976; Hamilton et Clifton 1979; Van Vleet et Williams 1980).

Le développement, relativement récent, des études sur la fraction vivante de la microcouche pose le problème de l'incidence du prélèvement sur la qualité biologique des eaux recueillies et traitées en laboratoire. On peut, en effet, se demander si les protocoles expérimentaux, mis au point pour l'étude des écosystèmes pélagiques, sont directement applicables au film de surface.

Les eaux de la microcouche de surface prélevées par le rouleau de Harvey (1966) sont en effet très chargées en particules organiques, mais aussi en microneuston, particulièrement en bactéries.

Des valeurs aussi élevées que 10 à 20 mg de carbone organique particulaire (COP) par litre ou de  $10^8$  à  $10^9$  Bactéries par millilitre ont pu être mesurées dans le film de surface (Sieburth 1963; Sieburth *et al.*, 1976; de Souza-Lima 1981; de Souza-Lima et Romano 1983; Hardy et Apts 1984) contre des valeurs de 500  $\mu\text{gCOP/l}$  et de  $10^6$  Bactéries/ml à quelques cm au-dessous. L'échantillonnage d'un tel biotope, en ce qu'il modifie la structure de cette microcouche, et ses échanges gazeux avec l'atmosphère, puis son transport pour traitement au laboratoire peuvent induire le développement d'une activité hétérotrophe modifiant cet échantillon lui-même.

Par ailleurs, les phénomènes d'accumulation actifs qui amènent à la production d'un film de surface, doivent sensiblement modifier la structure du spectre de particules rencontré. L'existence notamment d'une fraction particulaire pouvant jouer un rôle de piège à Bactéries, ne peut pas non plus être négligée si l'on s'intéresse à l'écologie de ce biotope.

Dans les études d'écologie planctonique un certain nombre de standards de porosité se sont dégagés en ce qui concerne l'estimation de la fraction organique particulaire recueillie par filtration. Par exemple, pour la mesure de la fraction vivante par l'ATP, ce sont des membranes en acétate de cellulose qui sont utilisées, avec des porosités de 0,45  $\mu\text{m}$  et plus rarement de 0,2  $\mu\text{m}$ . Pour la mesure des pigments chlorophylliens par fluorimétrie (Yentsch et Menzel 1963), ce sont des filtres en fibre de verre qui sont utilisés. Cet usage tient compte d'une sélection grossière du microplancton par classe de taille : 200  $\mu\text{m}$  à 20  $\mu\text{m}$  pour les Bactéries.

Mais ce choix est aussi dicté par les impératifs ultérieurs d'analyse, la composition chimique de certains filtres étant parfois incompatible avec certaines techniques.

Compte-tenu de la composition de la microcouche de surface, cette sélection peut conduire à des erreurs dans l'importance respective des différentes fractions microplanctoniques. Sur un même échantillon de microcouche de surface, nous avons donc testé plusieurs types de filtres et plusieurs méthodes de filtration pour en comparer les rendements.

D'autre part, sur un même échantillon de film de surface, nous avons testé l'évolution de la composition du matériel particulaire en fonction de l'élimination de la fraction grossière (de taille supérieure à 200  $\mu\text{m}$ ), du temps de stockage et de l'agitation nécessaire à l'homogénéisation du prélèvement, préalable aux filtrations. Nous avons étudié, en parallèle à la composition chimique, le spectre des particules de diamètre compris entre 3  $\mu\text{m}$  et 200  $\mu\text{m}$  par des mesures au Counter-Coulter.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

Tous les prélèvements sont recueillis en baie de Marseille (France). Le film de surface est récolté au rouleau de Harvey (1966), et les eaux sous-jacentes (0,5 m) par pompage.

Le point de prélèvement étant localisé devant la Station Marine d'Endoume, le temps écoulé entre la fin du prélèvement et le début du traitement des échantillons est seulement de 5 minutes.

Quand la préfiltration est utilisée, elle est réalisée sur filet de nylon de 200  $\mu\text{m}$  de vide de maille. Les analyses suivantes sont réalisées :

- Adénylates (ATP, ADP, AMP) : extraction selon Holm-Hansen et Booth (1966), dosage par bioluminescence (Strehler et Mc Elroy 1957) selon le protocole de Pradet (1967), appliqué aux échantillons océanographiques par Romano et Daumas (1981). La charge énergétique est calculée en rapport molaire ( $\text{CE} = \text{ATP} + 1/2 \text{ADP/ATP} + \text{ADP} + \text{AMP}$ , Atkinson et Walton (1967)).

- Carbone et azote particulaire (COP et NOP) : filtration sur membrane en fibre de verre Whatman GF/C; dosage sur analyseur Perkin-Elmer.

- Chlorophylle et phéophytine : extraction à l'acétone à 90 %, dosage selon Yentsch et Menzel (1963) sur fluorimètre Turner (modèle 111).

- Sucres : filtration sur Whatman GF/C; dosage colorimétrique de Dubois *et al.* (1956).

- Composés protéiques : le matériel recueilli sur des filtres Sartorius (porosité : 0,45  $\mu\text{m}$ ), traité par l'eau bouillante 1 h à 100° puis centrifugé. Une partie du surnageant est dosée directement et re-

présente la fraction « acides aminés libres solubles » (AA lib.), le reste est hydrolysé 24 h à 100 °C par HCl 6N et forme la fraction peptidique soluble (Pept. s); le culot séché est hydrolysé 24 h par HCl 6N à 110 °C et constitue la fraction protéique (Prot.). Ces 3 fractions sont dosées en H.P.L.C. par dérivation à l'O-phthalaldéhyde et détection en fluorescence selon la méthode de Lindroth et Mopper (1979), adaptée à l'analyse globale des fractions aminées selon la méthode de Petty *et al.* (1982).

- Acide muramique dosé sur le matériel recueilli par filtration sur membranes nucléopores (0,2 µm de porosité) et dosé en H.P.L.C. selon Mimura et Delmas (1983).

- ETS (ou Electron Transfert System) mesuré sur le matériel recueilli sur filtres Whatman GF/C et dosé selon Packard (1971) modifié par Kenner et Ahmed (1975).

- Spectre de taille des particules analysé au Counter Coulter par l'utilisation d'une sonde de 200 µm. Quand une dilution est nécessaire, elle est réalisée par de l'eau de mer bifiltrée à 0,2 µm.

#### Conditions particulières à chaque expérience

Pour la première expérience, relative à l'influence des facteurs préfiltration, agitation et temps de conservation sur la qualité de l'échantillon obtenu, le protocole expérimental est le suivant : un prélèvement de 20 l de microcouche de surface est subdivisé en 3 aliquotes de 6 l, dans 3 flacons identiques mais placés sur des agitateurs magnétiques réglés à 3 forces d'agitation différentes  $F_1 < F_2 < F_3$ . Le soutirage des volumes nécessaires aux analyses est effectué grâce à un robinet situé à la base de chaque flacon. Pour chaque soutirage, 2 sous-échantillons sont réalisés, le premier, avec préfiltration sur un filet nylon de 200 µm de vide de maille, le second, sans préfiltration. Pendant toute la durée de l'expérience, les flacons restent à la température ambiante du laboratoire ( $\approx 22$  °C).

En plus des spécifications du paragraphe précédent, précisons que des filtres en acétate de cellulose (Sartorius), de porosité 0,45 µm, sont utilisés pour la détermination des adénylates; des filtres en fibre de verre (Whatman GF/C) de porosité initiale voisine de 1 µm sont utilisés pour la détermination des pigments et enfin, la détermination des composés protéiques est faite à partir de filtres en nitrate de cellulose (Sartorius) de 0,45 µm de porosité.

Pour la deuxième expérience, ce sont des filtres (Sartorius) en acétate de cellulose, de 3 µm et 0,2 µm de porosité, qui sont employés pour déterminer les adénylates et les pigments. Pour un même paramètre, les 2 porosités sont testées et ce, de 2 manières : « en cascade » et séparément. Ces 2 méthodes de filtration différentielle sont utilisées couramment en Océanographie. La première, dite « en cascade », a l'avantage de travailler sur le même échantillon

d'eau pour un même paramètre. Par contre, elle se prête mal à l'adaptation du volume d'eau filtrée à la fraction particulaire étudiée, la quantité maximale admissible étant déterminée par le filtre de porosité la plus faible. La seconde, basée sur la filtration de 2 sous-échantillons différents, est soumise aux fluctuations d'échantillonnage consécutives à l'hétérogénéité de la matière particulaire en suspension. Enfin, pour certaines variables chimiques (CHN ou ETS par exemple), seuls des supports en fibres de verre de porosité très approximative (env. 1 µm) peuvent être utilisés, car ils sont les seuls compatibles avec les analyses ultérieures.

#### Analyses statistiques

Le petit nombre de données pour chaque expérience nous a amenés à utiliser les tests comparatifs non paramétriques dits « U » de Mann et Whitney et « H » de Kruskal et Wallis (Siegel, 1956). Les résultats significatifs sont figurés par un astérisque (\*) pour le seuil  $P_{0,05}$  et deux astérisques (\*\*) pour le seuil  $P_{0,01}$ .

## RÉSULTATS ET DISCUSSION

### 1. Influence de la préfiltration, de l'agitation et du temps de conservation sur la qualité d'un échantillon de microcouche

Nous comparons des prélèvements effectués aux temps  $t = 5$  mn et  $t = 1$  h 30 mn sur chacun des trois flacons  $F_1$ ,  $F_2$ , et  $F_3$  (vitesse d'agitation croissante), avec ou sans préfiltration préalable sur filet nylon de 200 µm de vide de maille.

Les différences sont faibles, que l'ensemble des valeurs d'un paramètre ou l'ensemble des paramètres soient pris en considération pour une expérience donnée. L'évolution la plus remarquable est notée au niveau des concentrations en AMP. Au bout de 1 h 30 mn de séjour du prélèvement dans le laboratoire, l'AMP voit ses valeurs doubler dans la matière particulaire. Comme ni l'ATP, ni l'ADP ne subissent eux-mêmes de changements notables, cette augmentation de l'AMP se traduit par une chute importante des valeurs de la charge énergétique, dans les échantillons, préfiltrés ou non, et quelle que soit la force de l'agitation. Rappelons qu'une augmentation des concentrations en AMP et une baisse consécutive de la CE dans des échantillons naturels, peuvent traduire la présence de matériel vivant en mauvais état physiologique ou de matière organique « fraîche » en cours de dégradation (Romano, 1982) (Tabl. I).

Pour tenter une meilleure visualisation des phénomènes, nous présentons dans le tableau IB un

Tabl. I. — Composition d'un échantillon de microcouche de surface, comparaison des résultats obtenus dans les différentes conditions expérimentales : avec ou sans préfiltration (à 200 µm), après 5 ou 90 minutes d'agitation en fonction de la force d'agitation (F<sub>1</sub>, F<sub>2</sub>, et F<sub>3</sub>). A) Données brutes; B) Regroupement des valeurs par type de facteur étudié. Pour chaque type, les n données disponibles ont été regroupées. La signification des tests « U » de Mann et Whitney et « H » de Kruskall et Wallis est indiquée (\*) pour P ≤ 0,05 et (\*\*) pour P ≤ 0,01.

Composition of an ultrasuperficial microlayer sample, comparison of the results as a function of experimental conditions : with and without prefiltration (at 200 µm), with elapsed Time (5 and 90 minutes) and with three increasing stirring rates (F<sub>1</sub>, F<sub>2</sub> and F<sub>3</sub>). A) Experimental results; B) For each experimental condition, n data are pooled. The significance of the « U » test of Mann-Whitney or « H » test of Kruskall-Wallis is given (\*) if P ≤ 0,05 and (\*\*) if P ≤ 0,01.

A

	T = 5 mn						T = 90 mn					
	Préfiltration à 200 µm						Préfiltration à 200 µm					
	sans			avec			sans			avec		
Agitation	F1	F2	F3	F1	F2	F3	F1	F2	F3	F1	F2	F3
Seston (mg/l)	144	150	164	120	120	166	144	156	188	126	148	160
Carbone (mg/l)	—	47,4	46,6	25,0	43,1	45,1	—	44,8	52,4	42,9	35,8	34,0
Azote (mg/l)	—	—	5,2	2,8	3,7	4,2	3,5	4,5	5,7	4,6	3,0	4,4
Acides aminés libres (µM/l)	4,6	5,1	5,9	2,8	8,0	5,5	5,2	6,3	1,5	—	5,2	7,7
Peptides (µM/l)	27,3	35,1	36,7	21,7	36,7	31,8	22,6	34,4	57,1	—	31,3	35,5
Protéines (µM/l)	30,2	38,7	33,8	28,7	35,1	40,4	36,0	31,3	43,1	—	39,1	38,0
Sucres (mg/l)	0,5	0,6	0,7	0,8	0,8	1,0	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5
Chlorophylle (µg/l)	34,3	38,1	33,0	33,0	33,7	39,1	35,6	34,3	35,6	35,6	28,0	40,7
Phéophytine (µg/l)	5,9	6,3	4,0	—	3,6	1,9	5,8	4,1	7,3	3,5	6,7	4,5
ATP (µg/l)	11,6	10,7	10,9	7,9	12,5	11,4	10,3	9,9	10,9	10,6	11,1	9,7
ADP (µg/l)	11,7	13,3	12,9	8,5	11,9	11,8	12,0	13,2	11,7	11,6	13,3	10,8
AMP (µg/l)	8,9	12,8	10,9	7,2	11,4	10,0	29,3	26,4	46,0	22,7	22,0	18,4
ATP + ADP + AMP (µg/l)	32,3	36,8	34,8	23,6	35,8	33,2	51,5	49,4	68,6	44,8	46,5	38,8
Charge énergétique	0,46	0,39	0,42	0,43	0,43	0,44	0,24	0,26	0,18	0,28	0,30	0,31

B

	Préfiltration à 200 µm			Temps			Agitation			
	sans	avec	« U »	T <sub>5</sub>	T <sub>90</sub>	« U »	F1	F2	F3	« H »
Seston (mg/l)	158	140	11	144	154	15	134	144	170	8,22**
Carbone (mg/l)	47,8	37,7	1**	41,4	42,0	10	34,0	42,8	44,5	2,67
Azote (mg/l)	4,7	3,8	5*	4,0	4,3	9	3,6	3,7	4,9	2,93
Acides aminés libres (µM/l)	4,8	5,8	10	5,3	5,2	14	4,2	6,2	5,1	2,14
Peptides (µM/l)	35,5	31,4	12	31,6	36,2	14	23,9	34,4	40,3	6,73*
Protéines (µM/l)	35,5	36,3	13	34,5	37,5	9	31,6	36,1	38,8	3,93
Sucres (mg/l)	0,5	0,7	11	0,7	0,5	2**	0,6	0,6	0,7	2,19
Chlorophylle (µg/l)	36,0	35,0	15	36,1	35,0	18	34,6	33,5	38,4	5,43
Phéophytine (µg/l)	5,6	4,0	7	4,4	5,3	10	5,1	5,2	4,4	0,96
ATP (µg/l)	10,7	10,5	18	10,8	10,4	9	10,1	11,1	10,7	0,81
ADP (µg/l)	12,5	11,3	9	11,7	12,1	7	11,0	12,9	11,8	5,94*
AMP (µg/l)	22,4	15,3	12	10,2	27,5	0**	17,0	18,2	21,3	0,35
ATP + ADP + AMP (µg/l)	45,6	37,1	12	32,8	49,9	0**	38,1	42,2	43,8	0,62
Charge énergétique	0,33	0,37	12	0,43	0,26	0**	0,35	0,35	0,34	0,09
	n = 6			n = 6			n = 4			

regroupement des valeurs moyennes obtenues pour chaque paramètre, en absence ou avec préfiltration préalable, en fonction du temps et de chacune des 3 forces d'agitation.

Vu le faible nombre de valeurs, nous avons utilisé des méthodes statistiques non paramétriques pour mettre en évidence des différences : test de Mann et Whitney (« U ») pour l'influence du temps et de la préfiltration, test de Kruskall et Wallis (« H ») pour les 3 forces d'agitation (Tabl. IB). On peut distinguer plusieurs évolutions du matériel.

### 1.1. Composition chimique

#### a) Avec ou sans préfiltration

Pour la plupart des composés dosés, les concentrations sont plus élevées dans les échantillons non préfiltrés à 200 µm. Mais, les différences sont en général faibles et le plus souvent négligeables, voire nulles pour certains composés comme l'ATP ou les pigments. Statistiquement, on ne constate de perte significative due à la préfiltration, que pour le carbone et l'azote particulaire (Tabl. IB). En d'autres termes, le retrait, par préfiltration, d'une partie du

matériel particulaire paraît ne porter que sur une fraction organique différente de celle qui est le siège des activités biologiques (débris et détritus divers, naturels ou d'origine industrielle).

#### b) Temps de conservation de l'échantillon

Les concentrations d'AMP augmentent de façon très significative au cours du temps (Tabl. IB), et influencent à la fois la somme des adénylates et la charge énergétique qui chute de 0,43 à 0,26. Pour les autres paramètres, les différences entre le temps T5 et T90 restent faibles dans l'ensemble. La perte significative en sucres qui est constatée est difficilement explicable car la plupart des paramètres (9 cas sur 14) voient leurs concentrations augmenter légè-

rement pendant la durée de l'expérience. Cette augmentation pourrait provenir d'un développement bactérien au détriment de la matière organique disponible, ce qui expliquerait la diminution notable des sucres particuliers. Or ce développement devrait entraîner une augmentation des taux d'ATP, ce qui n'est pas le cas ici. Une explication est toutefois plausible si l'on admet que l'augmentation de la biomasse bactérienne compense pratiquement la perte de biomasse due à la mort d'une partie du phytoplancton.

#### c) Influence de l'agitation

Si l'on regroupe l'ensemble des valeurs obtenues selon les 3 forces d'agitation, une certaine évolution

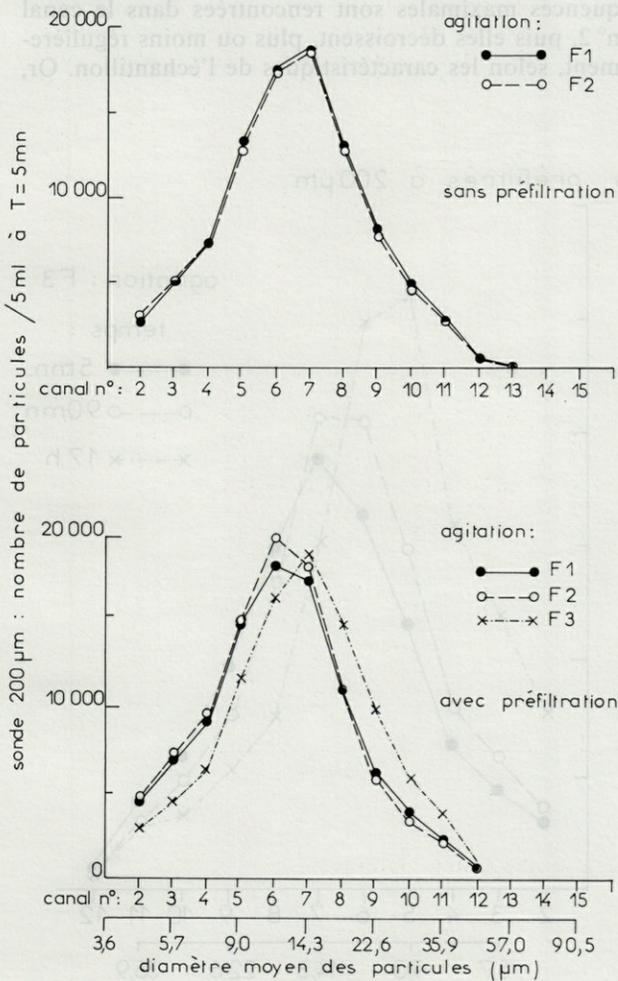


Fig. 1. — Spectres des particules (de diamètre compris entre 3 et 100  $\mu\text{m}$ ) d'un échantillon de film de surface, préfiltré ou non à 200  $\mu\text{m}$ , et soumis, pendant 5 minutes à trois forces d'agitation d'intensité croissante (F1, F2 et F3).

*Size distribution of particles (between 3 and 100  $\mu\text{m}$ ) in a sample of ultrasuperficial microlayer, with and without prefiltration (at 200  $\mu\text{m}$ ) and with three increasing stirring rates (F1, F2 and F3) during 5 mn.*

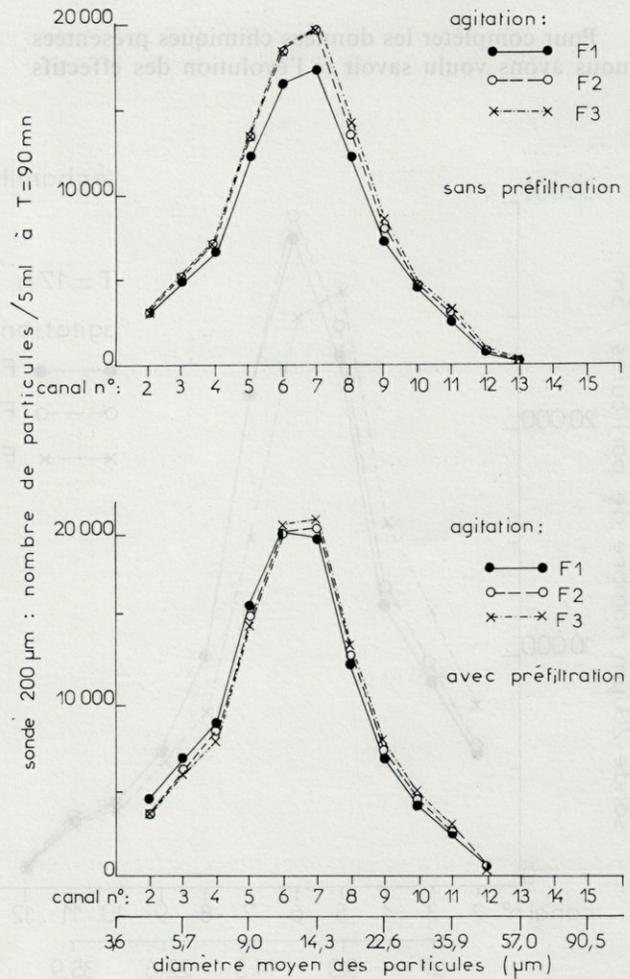


Fig. 2. — Spectre des particules (de diamètre compris entre 3 et 100  $\mu\text{m}$ ) d'un échantillon de film de surface, préfiltré ou non à 200  $\mu\text{m}$ , et soumis, pendant 90 minutes à trois forces d'agitation d'intensité croissante (F1, F2 et F3).

*Size distribution of particles (between 3 and 100  $\mu\text{m}$ ) in a sample of ultrasuperficial microlayer, with and without prefiltration (at 200  $\mu\text{m}$ ) and with three increasing stirring rates (F1, F2 and F3) during 90 mn.*

se dégage : on recueille d'autant plus de matériel que l'agitation est forte (Tabl. I). C'est net pour l'ADP et les peptides solubles, mais surtout sur la quantité de matière solide en suspension (seston). Néanmoins, si pour les autres paramètres cette évolution n'est pas statistiquement significative, on remarque des valeurs de H (Tabl. IB) proches du seuil de signification  $P_{0,05}$ , notamment pour les chlorophylles (« H » = 5,43). De plus, pour 9 variables, ces concentrations en matériel recueilli sont d'autant plus élevées que la vitesse d'agitation augmente. Dans la mesure où les trois flacons étaient identiques on peut penser que, plus la force d'agitation est faible, plus une partie du matériel particulaire peut avoir tendance à s'adsorber sur les parois.

## 1.2. Spectre de particules

Pour compléter les données chimiques présentées nous avons voulu savoir si l'évolution des effectifs

est comparable, pour les différentes tailles de particules. Pour ce faire, à partir de l'ensemble des 16 canaux de comptages fournis par le Counter-Coulter, nous avons opéré 3 regroupements de tailles pour les canaux 2 à 5, 6 à 9 et 10 à 16, correspondant sensiblement, pour la sonde et l'appareillage utilisés, aux diamètres suivants : de 3 à 9  $\mu\text{m}$ , de 10 à 23  $\mu\text{m}$  et de 30 à 100  $\mu\text{m}$ .

Pour l'ensemble des canaux, l'évolution des spectres de particules pour les différentes expériences est montrée dans les figures 1 à 3.

Une remarque préliminaire s'impose sur ces résultats. L'allure des spectres (en données absolues) est très différente de ce que l'on mesure habituellement dans des échantillons d'eau. Dans ceux-ci, la distribution du nombre de particules, en fonction de la taille moyenne, est très dissymétrique : les fréquences maximales sont rencontrées dans le canal n° 2, puis elles décroissent, plus ou moins régulièrement, selon les caractéristiques de l'échantillon. Or,

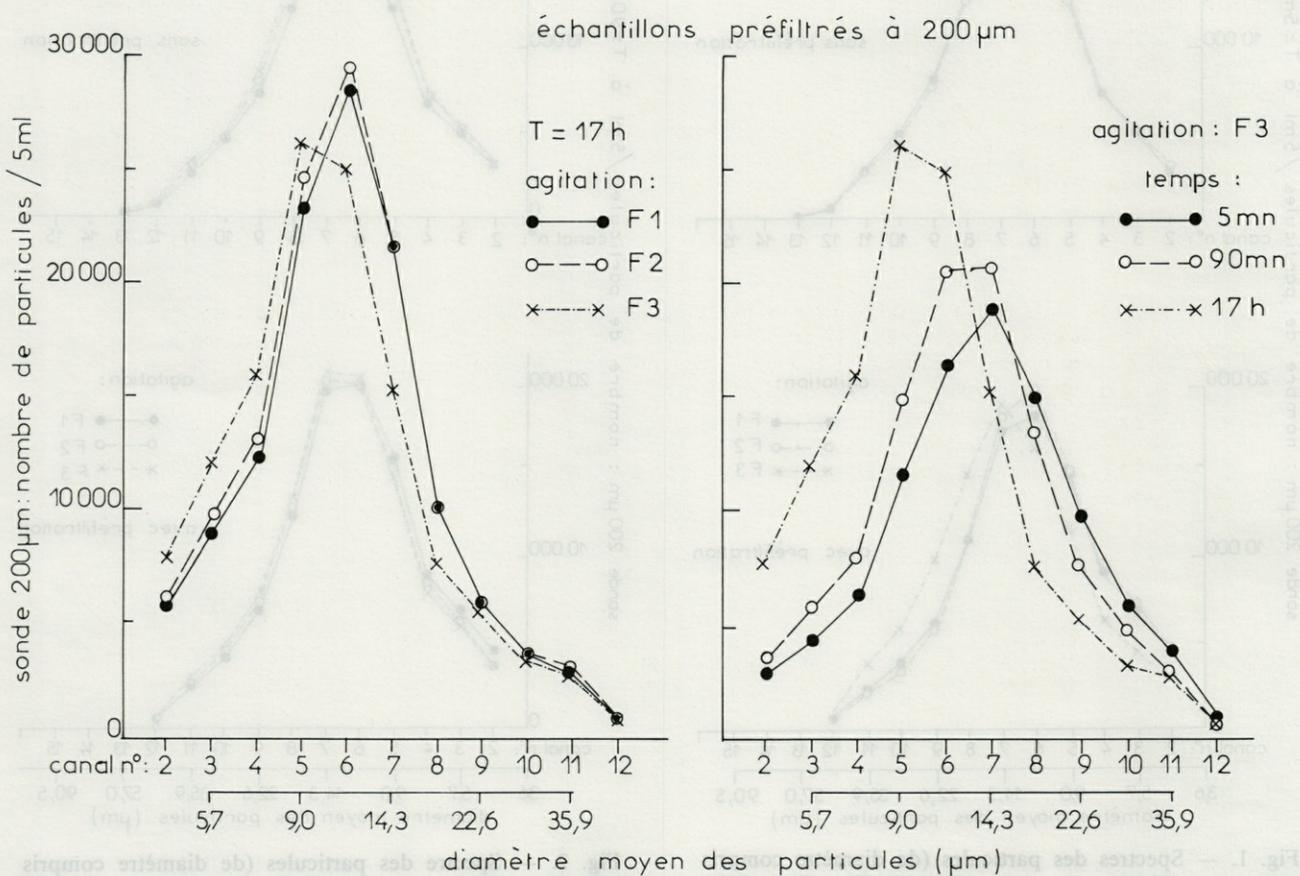


Fig. 3. — Spectre de particules (de diamètre compris entre 3 et 100  $\mu\text{m}$ ) d'un échantillon de microcouche de surface préfiltré à 200  $\mu\text{m}$  : — évolution après 17 heures d'agitation à la température ambiante, à trois forces d'intensité croissante (F1, F2 et F3); — évolution au cours du temps de stockage (5 minutes, 90 minutes et 17 heures) sous une force d'agitation constante.

*Size distribution of particles (between 3 and 100  $\mu\text{m}$ ) in a sample of ultrasuperficial microlayer prefiltered at 200  $\mu\text{m}$  : — for a given elapsed time (17 h) at ambient temperature and with the three increasing stirring rates (F1, F2 and F3); — for a given stirring rate (F3), change with time.*

dans le prélèvement de microcouche présenté ici, le mode principal se situe entre les canaux 6 et 9 : c'est-à-dire une distribution tout-à-fait particulière. Chaque comptage au Coulter représente la moyenne de 3 mesures répétitives, aussi, une erreur méthodologique peut difficilement être suspectée. Par contre, on peut penser que ce spectre est dû à une floraison monospécifique de cellules phytoplanctoniques, de diamètre compris entre 9 et 15  $\mu\text{m}$ , expliquant par ailleurs les très fortes valeurs mesurées de chlorophylles (près de 40  $\mu\text{m}$ ).

Quoiqu'il en soit, toutes les mesures provenant du même échantillon et ayant été réalisées selon les mêmes protocoles, une comparaison des spectres entre eux, en fonction du temps de la préfiltration ou de l'agitation reste valable.

#### a) Préfiltration

Dans tous les cas, le mode principal est situé entre les canaux 6 et 9, correspondant à des diamètres moyens de 10 à 20  $\mu\text{m}$ . Selon que l'échantillon est préfiltré ou non, l'allure des spectres est sensiblement identique, comme en témoignent les valeurs de « U » de Mann et Whitney (Tabl. II), non significatives à  $P_{0,05}$  pour les plus grosses tailles.

Les augmentations significatives du nombre total de particules comme de la fraction de faible diamètre peuvent être expliquées par une possible

rupture des agrégats organiques lors de la préfiltration, en relation avec la diminution de la fraction 30 à 100  $\mu\text{m}$ .

#### b) Temps de conservation

Nous présentons dans la figure 3, l'évolution des échantillons préfiltrés au temps  $T = 5 \text{ mn}$ ,  $T = 90 \text{ mn}$  et après 17 h de stockage à la température du laboratoire.

L'évolution est très nette, tant en ce qui concerne le nombre de particules que l'allure des spectres.

La différence est significative essentiellement pour les particules de taille inférieure à 10  $\mu\text{m}$  et pour le dénombrement complet (avec des valeurs de « H » respectivement de 6,62 et 7,94) (Tabl. II).

L'accroissement du nombre de particules de plus faible diamètre au cours du temps est tout-à-fait en accord avec l'évolution de la composition chimique des échantillons (Tabl. IB) : à savoir un développement bactérien (augmentation du nombre de particules de petite taille), couplé à l'apparition de débris provenant de l'éclatement de cellules phytonectoniques (diminution du nombre de particules de plus grand diamètre).

Cet accroissement du nombre de particules de taille inférieure à 10  $\mu\text{m}$  n'est pas net lors de la première heure, (valeurs de « U » de Mann et Whitney non significatives au seuil  $P_{0,05}$ ). Par contre

Tabl. II. — Evolution du nombre de particules dans l'échantillon, en fonction : — du temps de stockage (5 mn, 90 mn et 17 h); — de la force d'agitation (F1, F2 et F3); — de l'exécution ou non de la préfiltration (à 200  $\mu\text{m}$ ). La comparaison des données par les tests « U » et « H » est identique à celle décrite Tabl. I.

*Evolution of particle population in the sample : — with elapsed time (5 mn, 90 mn and 17 h); — with increasing stirring rates (F1, F2 and F3); — with and without prefiltration (at 200  $\mu\text{m}$ ). Comparison of data by means of « U » and « H » tests is according to that described in Table I.*

Diamètre des particules $\mu\text{m}$	T1 = 5 mn		T2 = 90 mn		T3 = 17 h		Comparaisons Valeurs de	
	N	% du total	N	% du total	N	% du total	« U »	« H »
3 < $\varnothing$ < 9	32 948	34	32 220	33	55 158	44	14 n.s.	6,62*
10 < $\varnothing$ < 23	56 350	58	61 018	59	62 111	50	6 n.s.	2,43 n.s.
30 < $\varnothing$ < 100	7 881	8	7 904	8	6 973	6	13 n.s.	3,06 n.s.
Total	97 179		103 142		124 242		7 n.s.	7,94 **
Agitation								
	F1		F2		F3		F1/F2/F3	
3 < $\varnothing$ < 9	31 873	33	32 292	33	28 838	29	2,05 n.s.	
10 < $\varnothing$ < 23	55 964	59	58 262	59	61 332	62	5,30 n.s.	
30 < $\varnothing$ < 100	7 760	8	7 841	8	9 523	9	4,12 n.s.	
Total	95 597		98 395		99 693		1,96 n.s.	
Préfiltration à 200 $\mu\text{m}$								
	sans (-)		avec (+)				-/+	
3 < $\varnothing$ < 9	28 333	30	33 584	33			5 n.s.	
10 < $\varnothing$ < 23	57 723	61	58 684	59			12 n.s.	
30 < $\varnothing$ < 100	8 724	9	7 893	8			7 n.s.	
Total	94 780		100 161				5 n.s.	

ces différences apparaissent clairement (sauf pour les canaux intermédiaires — 6 à 9) quand on compare les résultats aux temps T5 mn, T90 mn, d'une part, et le temps T17 h, d'autre part (Tabl. II).

### c) Influence de l'agitation

Les spectres de particules ne présentent pas de changements significatifs (Tabl. II) selon la vitesse d'agitation. Ni pour la totalité dénombrée, ni selon les trois canaux considérés. Pourtant, l'évolution entre F1 et F3 recoupe celle constatée dans le tableau IB. Les effectifs entre F1 et F3 n'autorisant pas une comparaison valable on ne peut pas affirmer que les 2 populations sont différentes avec un coefficient de sécurité suffisant.

## 2. Filtration différentielle

Tous les échantillons sont préfiltrés sur 200  $\mu\text{m}$ .

Les résultats sont présentés dans le tableau III. Il faut rappeler que 2 types de filtrations ont été réalisés. La série « T » (indiquée par les porosités 3  $\mu\text{m}$  ou 0,2  $\mu\text{m}$  des filtres) correspond à des filtrations totales d'échantillons; la fraction 0,2  $\mu\text{m}$  à 3  $\mu\text{m}$  sera ainsi déduite de la différence ( $T_{0,2\mu\text{m}} - T_{3\mu\text{m}}$ ). La seconde série « C » (indiquée par la porosité des filtres utilisés) ou « en cascade » est réalisée en 2 étapes : on filtre tout d'abord un échantillon sur filtre 3  $\mu\text{m}$ , puis le filtrat est refiltré sur 0,2  $\mu\text{m}$ ; ainsi les valeurs  $C_{0,2\mu\text{m}}$  représentent les concentrations des variables suivies, pour la fraction particulière de diamètre compris entre 0,2 et 3  $\mu\text{m}$ .

Pour la série des adénylates et pour l'acide muramique (Tabl. III), deux filtrations de type « C » et une filtration  $T_{0,2\mu\text{m}}$  sont réalisées. Pour les échantillons de la couche de surface, on constate que ces derniers sont toujours inférieurs à la somme ( $C_{3\mu\text{m}} + C_{0,2\mu\text{m}}$ ) sauf pour l'AMP; la valeur de  $T_{0,2\mu\text{m}}$  peut ne représenter (acide muramique) que 65 % du total. Pourtant, les volumes filtrés pour chaque série sont identiques (50 ml pour la série des adénylates et l'acide muramique). Dans les eaux sous-jacentes, par contre, dans les mêmes conditions, la somme ( $C_{0,2} + C_{3\mu\text{m}}$ ) fournit des résultats inférieurs à  $T_{0,2\mu\text{m}}$ . En ce qui concerne la série des adénylates, une perte absolue en matériel a déjà été évoquée dans les milieux très chargés en particules (Sutcliffe *et al.*, 1976) mais elle est le plus souvent proportionnelle au volume filtré. Or, dans cette expérience, les volumes sont restés constants. Par contre, dans un milieu aussi chargé en particules, la porosité nominale des membranes filtrantes diminue au cours de la filtration et celles-ci vont retenir des particules de plus en plus fines, amenant une surestimation de la contribution pondérale de la fraction particulière de taille supérieure à 3  $\mu\text{m}$ .

Si l'on procède, au contraire, à 2 filtrations globales  $T_{0,2\mu\text{m}}$  et  $T_{3\mu\text{m}}$ , comme pour les acides aminés ou les pigments, les valeurs  $T_{0,2\mu\text{m}}$  sont en général supérieures à celles de  $T_{3\mu\text{m}}$ . Par contre, pour les pigments, la fraction 0,2-3  $\mu\text{m}$  fournit des valeurs comparables à celles de la fraction supérieure à 3  $\mu\text{m}$ . La première peut représenter une contribution importante à la production des eaux (Riemann, 1978). Pourtant si l'on examine (Tabl. IV) les valeurs d'assimilation de  $^{14}\text{C}$  bicarbonate (Steeman-Nielsen 1952) de ces mêmes échantillons, il apparaît à l'évidence que la totalité de la production primaire, tant pour la microcouche de surface que pour les eaux sous-jacentes, est retrouvée dans la fraction de diamètre supérieur à 3  $\mu\text{m}$ . Il faut alors supposer que la chlorophylle correspondant à la fraction 0,2-3  $\mu\text{m}$ , c'est-à-dire au picoplancton, est « inactive », et qu'elle est par exemple associée à des débris de matériel végétal. Pour l'interface, la présence de telles particules biogéniques en cours de dégradation est certaine, et attestée par une observation microscopique des échantillons. Par contre, pour les eaux sous-jacentes (- 0,5 m) ceci est plus surprenant. Enfin, on peut supposer qu'une partie importante des populations phytoplanctoniques et phytoneustoniques a une taille tout juste inférieure au seuil de porosité nominale du filtre 3  $\mu\text{m}$  et serait donc associée à une fraction 2 à 3  $\mu\text{m}$  par exemple. Dans ce cas, les porosités des filtres dans cette expérience ne seraient pas adaptées à une sélection par la taille des différents échelons écologiques de ces échantillons.

## CONCLUSION

Tout échantillon naturel d'eau de mer est une collection hétérogène de particules minérales et organiques, vivantes ou mortes. Quelle que soit sa composition, un prélèvement ne donne qu'une idée déformée de la réalité du milieu. En outre, plus les conditions du milieu sont spécifiques et plus, tant le mode de prélèvement que le délai de traitement, sont susceptibles d'entraîner des modifications. C'est précisément le cas de la microcouche de surface.

Sans aborder le problème du rendement particulier de chaque méthode de prélèvement de cette microcouche qui fait l'objet d'une nombreuse littérature, des modifications peuvent intervenir à toutes les étapes du traitement du matériel recueilli par un même appareil.

Au vu des résultats présentés dans cet article, on peut conclure que le délai entre le prélèvement et le traitement de l'échantillon va induire de nombreuses modifications. Certaines seront d'ordre quantitatif : augmentation de certains composés liés au développement bactérien, disparition d'autres, qui, eux, sont spécifiques du phytoneuston. D'autres seront d'or-

Tabl. III. — Constituants biochimiques des particules de la microcouche ultra-superficielle et de l'eau sous-jacente de référence (– 0,50 m) en fonction de la porosité des filtres utilisés (3, 1 et 0,2 µm). « C » signifie que les filtrations sur 3 et 0,2 µm ont été effectuées « en cascade » par opposition à « T » où la totalité de l'échantillon d'eau est filtrée avec la porosité indiquée. AMP, ADP et ATP : Adénosines mono-, di- et triphosphate; T + D : ATP + ADP; T + D + M : ATP + ADP + AMP; CE : charge énergétique; A.M. : Acide muramique; AA Lib : Acides aminés libres solubles; Pep.S : Peptides solubles; Prot : Acides aminés protéiques; Chlo. : chlorophylle a; Ph : Phéophytines; ETS : respiration potentielle; COP et NOP : Carbone et Azote particulaires.

*Biochemical components of particles in the ultrasuperficial microlayer and in underlying water, as a function of the porosity of membrane filters (3, 1 and 0,2 µm). « C » indicates that filtrations at 3 and 0,2 µm were realized in series, in contrast to « T » where total samples were filtered at indicated porosity. AMP, ADP and ATP : Adenosine mono-, di et triphosphate; T + D : ATP + ADP; T + D + M : ATP + ADP + AMP; CE : Energy charge; A.M. : Muramic acid; AA Lib : dissolved free amino-acids; Pep. S : dissolved peptids; Prot : proteic amino-acids; Chlo. : Chlorophyll a; Ph : Pheophytin; ETS : potential respiration; COP and NOP : particular Carbon and Nitrogen.*

Type de filtration	ATP µg.l <sup>-1</sup>	ADP µg.l <sup>-1</sup>	AMP µg.l <sup>-1</sup>	T+D µg.l <sup>-1</sup>	T+D+M µg.l <sup>-1</sup>	CE	A.M. µg.l <sup>-1</sup>	AAlib µM.l <sup>-1</sup>	Pep.S µM.l <sup>-1</sup>	Prot µM.l <sup>-1</sup>	Chlo. µg.l <sup>-1</sup>	Ph µg.l <sup>-1</sup>	ETS µ10 <sub>2</sub> . .l <sup>-1</sup> .h <sup>-1</sup>	COP µg.l <sup>-1</sup>	NOP µg.l <sup>-1</sup>
MICROCOUCHE DE SURFACE															
« T » <sub>0,2 µm</sub>	1,99	1,45	1,13	4,57	3,45	0,51	1,38	0,57	3,02	8,47	5,71	0			
« C » <sub>0,2 µm</sub>	0,12	0,02	0,01	0,15	0,14	0,82	1,11	—	—	—	—	—			
« C » <sub>3 µm</sub>	2,72	1,74	1,12	5,58	4,46	0,56	1,01	—	—	—	—	—			
(« C » <sub>0,2</sub> + « C » <sub>3</sub> )	(2,84)	(1,76)	(1,13)	(5,73)	(4,60)		(2,12)	—	—	—	—	—			
GF/C (1 µm)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	50,3	4 314	279
« T » <sub>3 µm</sub>	—	—	—	—	—	—	—	0,30	2,37	2,93	3,37	0	—	—	—
(« T » <sub>0,2</sub> – « T » <sub>3</sub> )								(0,27)	(0,65)	(5,54)	(2,34)	(0)			
EAUX SOUS-JACENTES (– 0,50 m)															
« T » <sub>0,2 µm</sub>	0,52	0,42	0,22	1,16	0,94	0,55	0,23	0,24	0,56	1,37	3,71	0			
« C » <sub>0,2 µm</sub>	0,05	0,03	0,01	0,09	0,08	0,70	0,18	—	—	—	—	—			
« C » <sub>3 µm</sub>	0,32	0,31	0,15	0,78	0,63	0,53	0,06	—	—	—	—	—			
(« C » <sub>0,2</sub> + « C » <sub>3</sub> )	(0,37)	(0,34)	(0,16)	(0,87)	(0,71)		(0,24)	—	—	—	—	—			
GF/C (1 µm)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4,1	286	58
« T » <sub>3 µm</sub>	—	—	—	—	—	—	—	0,18	0,33	1,54	1,87	0			
(« T » <sub>0,2</sub> – « T » <sub>3</sub> )								(0,06)	(0,23)	(0,23)	(1,84)	(0)			

Tabl. IV. — Valeurs d'assimilation du bicarbonate  $^{14}\text{C}$  pour des échantillons de la microcouche de surface et de l'eau sous-jacente ( $-0,50\text{ m}$ ) après 6 heures d'incubation. — La séparation en 2 classes de tailles des particules a été faite par filtration des échantillons (après incubation), « en cascade » sur 3 et  $0,22\ \mu\text{m}$ . — Les valeurs « a » et « b » correspondent à des duplicata d'un même échantillon. — Les valeurs  $\text{C}^*$  concernent un échantillon déjà filtré sur  $3\ \mu\text{m}$  avant la mise en incubation en présence de bicarbonate  $^{14}\text{C}$ . — Toutes les valeurs sont exprimées en DPM.

*$^{14}\text{C}$  bicarbonate assimilation values, for samples of ultrasuperficial microlayer and corresponding underlying water ( $-0,50\text{ m}$ ), after a 6 hours incubation period. — Partition in two classes of size results from « in series » filtration at 3 and  $0,22\ \mu\text{m}$  (after incubation). — « a » and « b » values are duplicates of a sample. —  $\text{C}^*$  was filtered at  $3\ \mu\text{m}$  before incubation with  $^{14}\text{C}$  bicarbonate. — All the values are expressed in D.P.M.*

Prélèvements		Flacons clairs	Flacons clairs + Formol	Flacons sombres
Particules de $\varnothing > 3\ \mu\text{m}$				
microcouche	a :	30 257	91	452
	b :	24 753	65	364
0,5 m		18 201	108	940
Particules de $0,22\ \mu\text{m} < \varnothing < 3\ \mu\text{m}$				
microcouche	a :	41	20	18
	b :	153	20	19
	$\text{C}^*$ :	19*	19*	16*
0,5 m		21	18	26

dre qualitatif : dégradation du matériel organique, modification du spectre de particules. Dans la plupart des cas, ces modifications vont entraîner une augmentation du facteur de concentration calculé entre cette microcouche et les eaux sous-jacentes, et donc fausser la réalité, dans le milieu, des processus d'accumulation. En favorisant un développement hétérotrophe, au détriment de celui du phytonecton, le stockage d'échantillons de microcouche, très chargés en matière organique, ne permettra pas d'aborder en toute rigueur les problèmes d'écophysiologie du microneuston. Ces modifications de la qualité de l'échantillon peuvent aussi entraîner des modifications profondes de la composition en substances dissoutes des eaux de la microcouche. Or, la fraction dissoute joue un rôle déterminant dans les propriétés physico-chimiques du film de surface, vis-à-vis de la tension superficielle par exemple (Wilson et Collier 1972; Zutic *et al.*, 1981). Il faut donc réduire au maximum ce délai entre prélèvement et traitement, celui-ci ne pouvant dépasser 1 à 2 heures. Le délai est moins impératif si l'on se limite à l'étude de la fraction inerte, d'autant plus que dans ce cas un antibactérien peut être ajouté à l'échantillon.

De façon assez surprenante, vu la charge visible en matériel grossier du film de surface, dans notre étude, la préfiltration des échantillons modifie peu leur qualité, tout au moins en ce qui concerne les études biologiques. Ceci peut s'expliquer par le fait que, compte-tenu des volumes filtrés, la fraction la plus grossière est en fait essentiellement constituée de matière organique non vivante. En effet, dans la microcouche, des quantités d'eau filtrée (de l'ordre

de 50 à 100 ml pour la série des adénylates ou le carbone) ne permettent pas de recueillir de façon significative des particules de grande taille, beaucoup plus dispersées dans le milieu. Pondéralement, la partie représentative de la biomasse microneustonique est de taille inférieure à  $200\ \mu\text{m}$ . On ne peut pourtant négliger le fait que peuvent se construire des amas constitués par des particules organiques et des bactéries, amas qui seront retenus lors de la préfiltration.

Comme tout échantillon naturel hétérogène, un prélèvement de microcouche nécessite une homogénéisation préalable. Le plus souvent celle-ci est réalisée par une agitation circulaire. Or, si la vitesse de rotation n'est pas suffisante, on assiste à un dépôt sur les parois du flacon, notamment de particules fines, qui va fausser le sous-échantillonnage nécessaire aux analyses et n'est pas assez efficace pour compenser le confinement de l'échantillon. Inversement, une rotation rapide suroxygènera le milieu contribuant ainsi à un développement hétérotrophe aérobie.

Certaines solutions existent pour pallier ces inconvénients. On peut substituer au mouvement de rotation uniforme du prélèvement, une agitation alternative, par exemple. Mais on peut se demander si, pour certains paramètres, la solution ne consiste pas à centrifuger les échantillons de microcouche pour travailler directement sur le culot de particules. Cette solution présente néanmoins de nombreux inconvénients. Tout d'abord elle est inapplicable aux éléments les plus labiles et donc, dans les études de physiologie des organismes; mais, surtout, elle

empêche une étude des différents échelons de microneuston par une sélection de taille.

Pour ce type d'étude, en effet, la filtration différentielle d'un échantillon d'eau est très utile. La discrimination Bactéries/phytoplancton par des critères de taille, si elle n'est pas exempte de recouplements, permet néanmoins une appréciation grossière de la contribution des organismes hétérotrophes et photoautotrophes dans le microneuston. Or les incidences de ces deux fractions sur le bilan, tant en substances dissoutes (l'un produit des sels nutritifs, l'autre en consommation) que particulaires, voire même en gaz (bilan  $O_2/CO_2$ ), sont importantes. Malheureusement les résultats présentés dans cet article font apparaître que la filtration différentielle ne peut être utilisée sans discernement pour les échantillons de microcouche de surface.

Dans un milieu aussi chargé en particules la porosité nominale des membranes filtrantes, même les mieux calibrées (Nucléopores), ne reste pas constante, mais diminue au fur et à mesure que le filtre se colmate. Le résultat en est une estimation faussée de l'importance respective de ces deux fractions.

D'autre part, une très grande richesse en particules favorise les phénomènes d'adsorption empêchant une sélection stricte des particules individuelles.

Enfin, une grande disponibilité en ressources trophiques augmente le pourcentage de bactéries fixées par rapport aux formes libres. Cette constatation faite dans des eaux saumâtres (Bell et Albright, 1981) peut également être vérifiée dans des échantillons d'interface (Mimura et Romano, 1985). Ainsi une partie des hétérotrophes, associée à des particules de plus grande taille, n'est pas décomptée dans la fraction  $0.2 \mu m - 3 \mu m$ .

Il apparaît nettement que l'étude de la fraction particulaire de la microcouche de surface, et, notamment, de sa composante vivante, nécessite de grandes précautions méthodologiques. La simple extrapolation des méthodes et techniques utilisées en hydrologie classique peut fausser considérablement l'image obtenue de ce film de surface. C'est pour l'ensemble des opérations (récolte, stockage, homogénéisation, filtration et analyse) que doivent être définis de nouveaux standards. C'est la condition obligée pour que les résultats obtenus dans des régions différentes et par des auteurs différents puissent être comparés.

REMERCIEMENTS. — T. Mimura a bénéficié du support financier d'une Bourse d'études du Gouvernement Français (C.R.O.U.S. n° 832049 STD 2). Y. de Souza-Lima tient à remercier le CNPQ (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico, Brasil) pour son support financier (n° 200605/83-OC). Les auteurs remercient R. Paul de sa collaboration technique pour les analyses.

## BIBLIOGRAPHIE

- ATKINSON D.E. and G.M. WALTON, 1967. Adenosine triphosphate conservation in metabolic regulation. *J. Biol. chem.*, **242** : 3239-3241.
- BELL C.R. and L.J. ALBRIGHT, 1981. Attached and free-floating bacteria in the Fraser River estuary, British Columbia, Canada. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **6** : 317-327.
- DAUMAS R.A., P. LABORDE, A. SALIOT and J.C. MARTY, 1976. Influence of sampling method on the chemical composition of water surface film. *Limnol. Oceanogr.*, **21** (2) : 319-326.
- DUBOIS M., K.A. GILLES, J.K. HAMILTON, P.A. REBERS and F. SMITH, 1956. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. *Anal. Chem.*, **28** : 350-356.
- HAMILTON E.I. and R.J. CLIFTON, 1979. Techniques for sampling the air-sea interface for estuarine and coastal waters. *Limnol. Oceanogr.*, **24** (1) : 188-193.
- HARDY J.T. and C.W. APTS, 1984. The sea-surface microlayer : Phytoneuston productivity and effects of atmospheric particulate matter. *Mar. Biol.*, **82** : 293-300.
- HARVEY G.W., 1966. Microlayer collection from the sea surface. A new method and initial results. *Limnol. Oceanogr.*, **11** : 608-614.
- HOLM-HANSEN O. and C.R. BOOTH, 1966. The measurement of adenosine triphosphate and its ecological significance. *Limnol. Oceanogr.*, **11** : 510-519.
- KENNER R.A. and S.I. AHMED, 1975. Measurements of electron transport activities in marine phytoplankton. *Mar. Biol.*, **33** : 119-127.
- LINDROTH P. and K. MOPPER, 1979. High-performance liquid chromatographic determination of subpicomole amounts of amino acids by precolumn fluorescence derivatization with O-phthalaldehyde. *Anal. Chem.*, **51** : 1667-1674.
- MIMURA T. and D. DELMAS, 1983. Rapid and sensitive method for muramic acid determination by high-performance liquid chromatography with precolumn fluorescence derivatization. *J. Chromatogr.*, **280** : 91-98.
- MIMURA T. and J.-C. ROMANO, 1985. Muramic acid measurements for bacterial investigations in marine environments by high-pressure liquid chromatography. *Appl. Environ. Microbiol.*, **50** (2) : 229-237.
- PACKARD T.T., 1971. The measurement of respiration electron transport activity in marine phytoplankton. *J. mar. Res.*, **19** : 235-243.
- PETTY R.L., W.C. MICHEL, J.P. SNOW and K.S. JOHNSON, 1982. Determination of total primary amines in seawater and plant nectar with flow injection sample processing and fluorescence detection. *Anal. Chim. Acta*, **142** : 299-304.
- PRADET A., 1967. Etude des adénosines -5'-mono, di et triphosphate dans les tissus végétaux. 1. Dosage enzymatique. *Physiol. Veg.*, **5** : 209-221.
- RIEMANN B., 1978. Differentiation between heterotrophic and photosynthetic plankton by size fractionation, glucose uptake, ATP and chlorophyll content. *Oikos*, **31** : 358-367.
- ROMANO J.C. and R.A. DAUMAS, 1981. Adenosine nucleotide « Energy charge » ratios as an ecophysiological index for microplankton communities. *Mar. Biol.*, **62** : 281-296.

- ROMANO J.C., 1982. Les nucléotides adenyliques (ATP, ADP, AMP) dans le milieu marin (matière organique particulaire des eaux et sédiments superficiels). Application à l'étude de la micro-biomasse; Thèse Doctorat d'Etat. Univ. Aix-Marseille II, 199 p.
- SIEBURTH J. Mc N., 1963. Abundance of bacteria in oceanic surface films. *Bacteriol. Proc.* 2 (abst. A 8, 63rd Annual Meeting, Amer. Soc. Microbiol., Cleveland, Ohio).
- SIEBURTH J. Mc N., P.J. WILLIS, K.M. JOHNSON, C.M. BURNEY, D.J. LAVOIE, K.R. HINGA, D.A. CARON, F.W. III FRENCH, P.W. JOHNSON and P.G. DAVIS, 1976. Dissolved organic matter and heterotrophic micro-neuston in the surface microlayer of the north Atlantic. *Science*, **194** : 1415-1418.
- SIEGEL S., 1956. Non parametric statistics for the behavioral sciences. Edited by Mc Graw, Hill Book Company, N.Y., 312 p.
- SOUZA-LIMA Y. (de), 1981. Interface Océan-Atmosphère. Aspects biologiques et écologiques du phytonéuston. Thèse 3<sup>e</sup> cycle, Univ. Aix-Marseille 2.
- SOUZA-LIMA Y. (de) and J.C. ROMANO, 1983. Ecological aspects of the surface microlayer. 1. ATP-ADP-AMP contents and energy charge ratios of microplanktonic communities. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, **70** : 107-122.
- STREHLER B.L. and W.D. Mc ELROY, 1957. Assay of adenosine triphosphate. In *Methods in Enzymology*. Edited by S.P. Colowick and N.O. Kaplan, Academic Press, London, Vol. III, 871-873.
- STEEMAN-NIELSEN E., 1952. The use of radio-active carbon (<sup>14</sup>C) for measuring organic production in the sea. *J. Cons. Int. Explor. Mer*; **18** : 117-140.
- SUTCLIFFE W.H., E.A. ORR and O. HOLM-HANSEN, 1976. Difficulties with ATP measurements in inshore waters. *Limnol. Oceanogr.*, **21** : 145-149.
- Van VLEET E.S. and P.M. WILLIAMS, 1980. Sampling sea surface film : A laboratory evaluation of techniques and collecting materials. *Limnol. Oceanogr.*, **25** (4) : 764-770.
- WALLACE G.T. Jr. and R.A. DUCE, 1975. Concentration of particulate trace metals and particulate organic carbon in marine surface waters by a bubble flotation mechanism. *Mar. Chem.*, **3** : 157-181.
- WILSON W.B. and A. COLLIER, 1972. The production of surface-active material by marine phytoplankton cultures. *J. Mar. Res.*, **30** (1) : 15-26.
- YENTSCH C.S. and D.W. MENZEL, 1963. A method for the determination of phytoplankton chlorophyll and phaeophytin by fluorescence. *Deep Sea Res.*, **10** : 221-231.
- ŽUTIĆ V., B. ČOSOVIĆ, E. MARČENKO and N. BIHARI, 1981. Surfactant production by marine phytoplankton. *Mar. Chem.*, **10** : 505-520.

Reçu le 6 août 1985; received August 6, 1985

Accepté le 21 novembre 1985; accepted November 21, 1985

# RHYNCHOTEUTHION LARVAE FROM NEW ZEALAND COASTAL WATERS (CEPHALOPODA : OMMASTREPHIDAE)

Ellen Celia FORCH

Ministry of Agriculture and Fisheries  
P.O. Box 297, Wellington, New Zealand

RHYNCHOTEUTHION  
NOTOTODARUS SPP.  
OMMASTREPHIDÆ  
CÉPHALOPODES

**RÉSUMÉ.** — Des « larves » (stade de rhynchoteuthion) d'Ommastrephidés des eaux côtières de la Nouvelle-Zélande sont analysées quant à leur morphométrie; le développement de la « trompe » (proboscis) formée par les tentacules fusionnés est étudié au microscope électronique à balayage. Beaucoup de spécimens présentent des déformations caractéristiques dues à la rétraction de la tête et de la partie postérieure du manteau. La forme du manteau est souvent cylindrique dans la partie antérieure et légèrement gonflée en ampoule dans la partie postérieure. Les bras dorsolatéraux (2) sont en général plus longs que les bras dorsaux (1) à partir d'une longueur dorsale du manteau (DML) de 2 mm. Les bras latéraux (3) se développent lorsque le manteau mesure environ 2,0 mm, sans que l'on puisse les intégrer dans une formule précise, les variations étant trop importantes. Les bras ventraux (4) se développent lorsque le manteau a atteint une longueur d'environ 2,4 mm. L'extrémité de la trompe porte 8 ventouses de taille à peu près égale, disposées régulièrement. Avant la séparation des tentacules, l'indice tentaculaire moyen est de  $3,74 \pm 1,42$  (1 écart-type)  $n = 32$ . La trompe est généralement plus longue que les bras jusqu'à la taille de 4,0 mm DML. La séparation des tentacules, à partir de la base de la trompe, commence à une taille d'environ 5,0 mm DML; la séparation complète la plus précoce a été observée à 8,4 mm DML. Il est probable que tous les rhynchoteuthions étudiés dans ce travail appartiennent à *Nototodarus sloani* et *Nototodarus gouldi*.

RHYNCHOTEUTHION  
NOTOTODARUS SPP.  
OMMASTREPHIDÆ  
CÉPHALOPODA

**ABSTRACT.** — Rhynchoteuthion stage ommastrephid larvae from New Zealand coastal waters were measured and the developing proboscis studied by scanning electron microscope. Many specimens show some retraction of the head and posterior mantle. Mantle shape is frequently cylindrical anteriorly and slightly expanded posteriorly. Arm 2 is generally longer than arm 1 after 2 mm dorsal mantle length (DML). Arm 3 develops around 2.0 mm DML but is too variable to include in an arm formula. Arm 4 develops around 2.4 mm DML. The proboscis tip bears 8 approximately equal sized suckers, evenly spaced and similarly orientated. The mean tentacle index prior to separation at the base is  $3.74 \pm 1.42$  (1 std dev)  $n = 32$ . The proboscis is usually longer than all arms in length until 4.0 mm DML. Splitting of the proboscis base commences around 5.0 mm DML and earliest complete separation was observed at 8.4 mm DML. It is believed these larvae belong to *Nototodarus sloani* and *Nototodarus gouldi*.

## INTRODUCTION

The first record of a rhynchoteuthion larva from New Zealand was a single specimen from northern New Zealand waters captured by the British Antarctic (Terra Nova) Expedition 1910 (Massy 1916). This specimen was not assigned to any particular genus. Specimens from the eastern Australian coast were described as larvae of *Nototodarus gouldi* by Allan (1945) based only upon family characteristics and without regard to other ommastrephid species occurring in the region. There followed several papers in which larval characteristics of genus *Nototodarus* were described based upon unverified captures of *N. nipponicus*, *N. sloani hawaiiensis*, *N. sloani philippensis* and *N. sloani gouldi*. All assumed that the species formed a geographic cline through the northern, western and south western Pacific and that similarities between adults within the genus implied similar, if not identical, larvae. Yamamoto and Okutani (1975) recognised shortcomings in the descriptions of *Nototodarus gouldi* by Allan (1945) and Shojima (1970) and questioned the tentative description of *Nototodarus* by Sato (1973). They also suggested that the features of larval *Nototodarus* might be similar to those of *Todarodes*. This is a view shared by Nesis (1979). In the english translation, Nesis' descriptions of the two genera are virtually identical. In the present study a larger range of features is considered than in previous studies and more detailed observations have been made on the proboscis. The collection is from regions of the New Zealand continental shelf where only a limited number of other ommastrephid species occur.

## METHODS

Specimens were selected from a collection held at Fisheries Research Division on the basis of least damage and providing an adequate size range. 21 specimens were obtained from ichthyoplankton surveys between 1979 and 1984, 24 from plankton tows specifically aimed at capturing squid larvae and 5 specimens were from plankton surveys by Mr. M. Kingsford, Auckland University, N.Z. Four types of gear were used and are listed in table 1. Bongo plankton nets were hauled obliquely from 200 m of the bottom, whichever was the lesser, using 303  $\mu$ m and 505  $\mu$ m mesh. Towing speed was 2 knots. The 2 m  $\times$  2 m net with 1 mm mesh was towed near the surface at 2 knots. The modified Gulf III high speed plankton sampler (Colman, 1979) was towed 50 m below the surface at 5 knots. The 1 m  $\times$  1 m net with 1 mm mesh was hauled obliquely from the bottom in shallow water. No attempt is made to treat catches quantitatively.

All plankton samples were fixed in 5% borax buffered formalin in seawater. Ommastrephid squid were separated and transferred to 70% ethanol. Relevant features were measured and described using a light microscope fitted with an electronic micrometer.

Larvae with a proboscis suitable for scanning electron microscope observation were put through a graded dehydration series of alcohols culminating with 10 minutes in propylene oxide and then placed in a critical point dryer.

Where the dorsal mantle length (DML) of the larva was less than 5 mm, the entire squid was dried. Where the DML was greater than 5 mm, only the head and arms were dried. In all cases, for viewing, only the proboscis was mounted in colloidal graphite and coated with gold using a sputter coater.

The mounted and coated specimens were photographed using a Philips Scanning Electron Microscope 505 and Ilford FP4, 125 ASA film.

## RESULTS

### Distribution

Table 1 contains capture positions for 50 rhynchoteuthion larvae. All specimens are from continental shelf areas within the New Zealand 200 mile exclusive economic zone (EEZ). The majority were captured close to the coast in the main current fishing areas for *Nototodarus* spp. (Fig. 1). In general *N. gouldi* is distributed along the western coast of the North and South Islands and the north east coast of the North Island (in effect, north of the subtropical convergence). *N. sloani* occurs on the east coast of the South Island and in subantarctic waters, including the Auckland Islands. There is some overlap between the two species on the west coast of the South Island (Smith, Roberts and Hurst 1981; Smith, 1985). Specimens 21, 24, 26, 29, 36, are from the Hauraki Gulf (North Island) from enclosed shallow waters where *N. gouldi* is abundant although not a target fishery (Fig. 1). Specimen 42 is the only rhynchoteuthion recorded from the Auckland Islands where there is an annual 30,000 tonne fishery based on *N. sloani*. Specimen 38 is from the west of the Chatham Islands, a region where *N. sloani* is also abundant.

### Description

Dorsal mantle lengths (DML) in this study range from 1.25 mm to 10.10 mm (Table I). Some rhynchoteuthion larvae from all N.Z. regions show complete retraction of the head within the mantle until at least

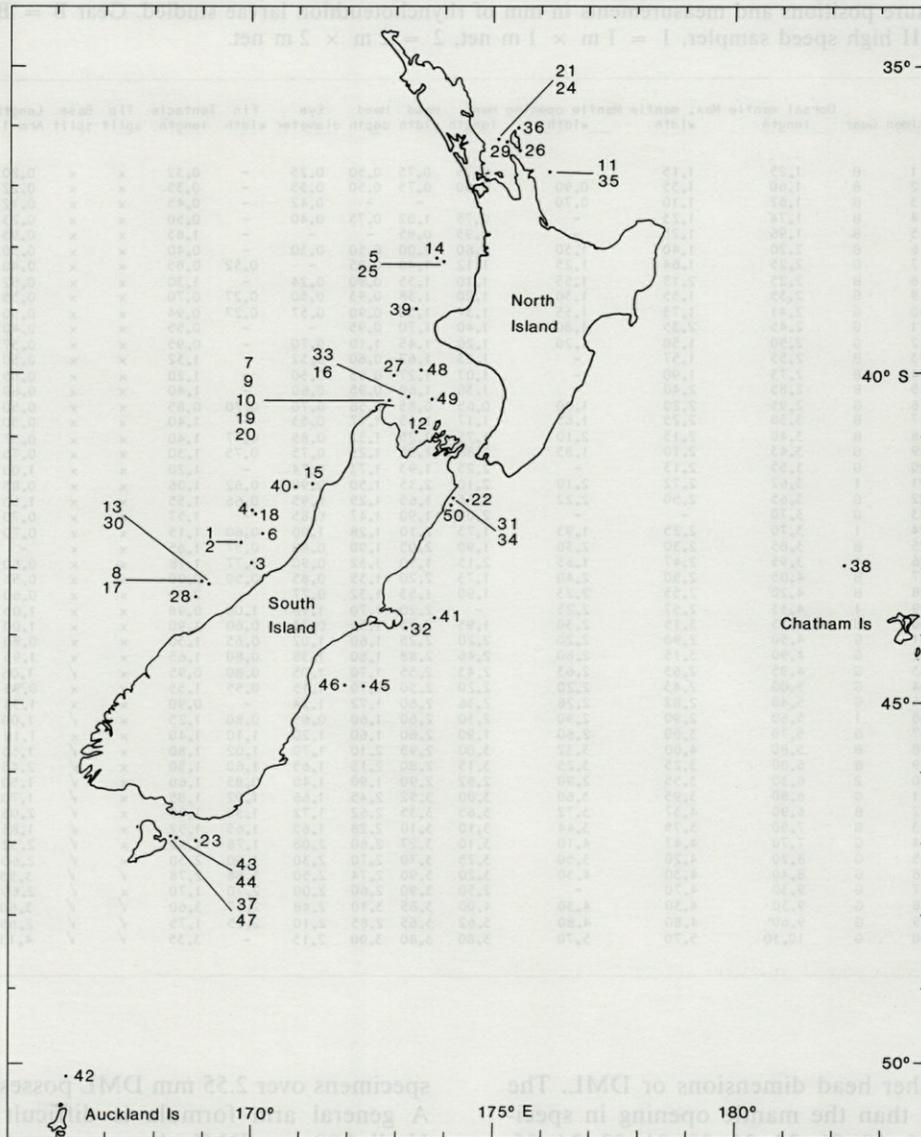


Fig. 1. — Capture positions for rhynchoteuthion larvae listed in table I.

3 mm DML. The preserved specimens frequently exhibit shortening of the mantle which results in retraction of the posterior portion of the mantle making measurement of the fins difficult. Another distortion frequently encountered is outward curling of the mantle lip, and in more severely damaged specimens, the mantle is turned inside out. This may occur in specimens up to 6 or 7 mm DML.

Mantle shape in this collection is only rarely conical and more usually slightly constricted at the mantle opening or cylindrical anteriorly, with an expansion in the posterior third. The extreme posterior of the mantle is bluntly rounded. There is a strong direct relationship between mantle width (MW) and DML. The regression equation is  $MW = 0.668 + 0.451 DML$ ,  $R^2 = 92.6\%$ ,  $n = 49$ . The

anterior mid dorsal extension of the mantle is not pronounced in young specimens and only a slight crescent-like emargination exists on the ventral mantle lip between the funnel locking cartilages. In the majority of specimens the outer mantle skin was damaged or missing. Intact fin margins were rare and no attempt has been made to correlate fin width with DML. Over the DML range of this collection, fin shape changes from nearly spherical to ovoid.

Head length was measured dorsally from the junction of arms 1 to the posterior border of the head cartilage. Head width was greatest at, or just posterior to the eyes. The regression equation for head width (HW) on head length (HL) was  $HW = -0.494 + 0.535 HL$ ,  $R^2 = 93.2\%$ ,  $n = 48$ . Head depth was usually the least dimension and did not

Table I. — Capture positions and measurements in mm of rhynchoteuthion larvae studied. Gear B = Bongo nets, G = modified Gulf III high speed sampler, 1 = 1 m × 1 m net, 2 = 2 m × 2 m net.

Position	Specimen	Gear	Dorsal mantle length	Max. mantle width	Mantle opening width	Head length	Head width	Head depth	Eye diameter	Fin width	Tentacle length	Tip split	Base split	Length Arm 1	Length Arm 2	Length Arm 3	Length Arm 4
42°38'S 169°48'E	1	B	1,25	1,15	-	0,75	0,75	0,50	0,25	-	0,32	x	x	0,20	0,25	-	-
42°38'S 169°48'E	2	B	1,60	1,35	0,90	0,60	0,75	0,50	0,35	-	0,35	x	x	0,22	0,22	-	-
42°57'S 170°00'E	3	B	1,62	1,10	0,70	-	-	-	0,42	-	0,45	x	x	0,12	0,12	-	-
42°10'S 170°02'E	4	B	1,74	1,23	-	0,75	1,02	0,75	0,40	-	0,50	x	x	0,23	0,18	-	-
38°14'S 173°58'E	5	B	1,96	1,25	-	0,95	0,85	-	-	-	1,85	x	x	0,95	1,05	0,65	0,15
42°30'S 170°14'E	6	B	2,20	1,40	1,30	0,60	1,00	0,50	0,30	-	0,40	x	x	0,30	0,30	0,30	-
40°27'S 172°51'E	7	G	2,25	1,64	1,25	1,12	1,48	0,95	-	0,32	0,85	x	x	0,40	0,66	0,55	0,10
43°13'S 168°59'E	8	B	2,25	2,15	1,55	1,10	1,35	0,90	0,24	-	1,30	x	x	0,52	0,45	0,37	-
40°27'S 172°51'E	9	G	2,35	1,55	1,30	1,20	1,38	0,93	0,50	0,27	0,70	x	x	0,35	0,35	0,30	-
40°27'S 172°51'E	10	G	2,41	1,73	1,55	1,37	1,50	0,90	0,57	0,27	0,94	x	x	0,50	0,50	0,30	0,10
36°46'S 176°12'E	11	G	2,45	2,35	1,80	1,40	1,70	0,95	-	-	0,55	x	x	0,40	0,55	0,40	0,25
40°56'S 173°24'E	12	G	2,50	1,50	1,20	1,20	1,45	1,10	0,70	-	0,95	x	x	0,37	0,27	0,32	-
43°16'S 169°12'E	13	B	2,55	1,57	-	1,23	1,62	0,60	0,52	-	1,32	x	x	0,50	0,58	0,20	0,10
38°12'S 173°51'E	14	B	2,73	1,90	-	1,07	1,27	0,95	0,50	-	1,20	x	x	0,65	0,70	0,44	0,10
41°44'S 171°18'E	15	B	2,85	2,40	-	1,30	1,60	0,95	0,60	-	1,40	x	x	0,60	0,75	0,45	0,12
40°23'S 173°14'E	16	G	2,95	2,20	1,00	0,65	0,85	0,58	0,70	0,70	0,85	x	x	0,50	0,40	0,50	0,10
43°13'S 168°59'E	17	B	3,30	2,25	1,65	1,17	1,65	1,17	0,55	-	1,40	x	x	0,50	0,62	0,37	0,25
42°11'S 170°06'E	18	B	3,40	2,15	2,10	1,75	2,25	1,52	0,85	0,47	1,40	x	x	0,57	0,65	0,67	0,30
40°27'S 172°51'E	19	G	3,45	2,10	1,85	1,80	1,95	1,25	0,75	0,75	1,30	x	x	0,75	0,80	0,80	0,27
40°27'S 172°51'E	20	G	3,55	2,13	-	2,25	1,93	1,73	0,74	-	1,20	x	x	1,00	0,80	0,73	0,27
36°14'S 175°08'E	21	1	3,62	2,72	2,10	2,10	2,35	1,50	0,90	0,62	1,06	x	x	0,85	0,95	0,95	0,30
41°59'S 174°27'E	22	G	3,65	2,50	2,22	1,65	1,65	1,25	0,95	0,66	1,55	x	x	1,50	1,95	1,20	0,45
46°59'S 168°51'E	23	G	3,70	-	-	2,00	1,90	1,47	0,85	-	1,57	x	x	0,70	-	0,49	0,35
36°15'S 175°07'E	24	1	3,70	2,25	1,93	1,73	2,10	1,28	1,00	0,60	1,15	x	x	0,70	0,90	0,65	0,20
38°14'S 173°58'E	25	B	3,85	2,30	2,30	1,90	2,05	1,90	0,88	0,57	1,65	x	x	-	-	0,80	0,30
36°21'S 175°19'E	26	1	3,95	2,47	1,85	2,15	1,90	1,32	0,90	0,77	1,18	x	x	0,60	0,70	0,80	0,28
40°04'S 172°57'E	27	B	4,05	2,50	2,40	1,73	2,20	1,35	0,85	0,50	0,90	x	x	0,55	0,75	0,95	0,15
43°27'S 168°52'E	28	B	4,20	2,55	2,23	1,90	1,53	1,32	0,77	-	2,10	x	x	0,60	0,75	0,90	0,55
36°16'S 175°17'E	29	1	4,35	2,57	2,25	-	2,20	1,70	1,10	1,00	0,98	x	x	1,05	1,55	1,35	0,40
43°16'S 169°12'E	30	B	4,35	3,15	2,30	1,95	2,35	1,55	0,75	0,60	1,90	x	x	1,00	1,27	0,80	0,30
41°58'S 174°10'E	31	G	4,50	2,90	2,20	2,20	2,25	1,60	1,02	0,65	1,50	x	x	0,80	1,08	0,77	0,27
43°54'S 173°11'E	32	G	4,90	2,80	2,60	2,46	2,88	1,80	1,38	0,80	1,65	x	x	1,95	2,23	1,47	0,40
40°23'S 173°14'E	33	G	4,95	2,63	2,63	2,43	2,55	1,70	1,05	0,80	0,95	x	✓	1,06	1,55	1,15	0,50
41°58'S 174°10'E	34	G	5,00	2,43	2,20	2,20	2,50	1,70	1,15	0,55	1,55	x	✓	0,95	0,75	0,70	0,30
36°46'S 176°12'E	35	G	5,40	2,82	2,28	2,36	2,60	1,72	1,24	-	0,90	x	✓	1,35	1,47	0,70	0,50
36°06'S 175°28'E	36	1	5,60	2,90	2,90	2,30	2,60	1,60	0,65	0,80	1,25	x	✓	1,00	1,50	1,40	0,40
46°55'S 168°20'E	37	G	5,70	3,00	2,60	1,90	2,60	1,60	1,20	1,10	1,40	x	✓	1,10	1,20	1,10	0,10
42°58'S 177°44'W	38	B	5,80	4,00	3,32	3,00	2,95	2,10	1,70	1,02	1,80	x	✓	1,55	2,15	1,82	0,62
39°00'S 173°25'E	39	B	6,00	3,25	3,25	3,15	2,80	2,15	1,65	1,60	1,50	x	✓	2,45	3,10	2,50	1,02
41°47'S 170°54'E	40	2	6,30	3,55	2,90	2,82	2,90	1,90	1,40	0,85	1,60	x	✓	1,50	1,70	1,55	0,62
43°46'S 173°48'E	41	G	6,80	3,95	3,60	3,00	3,52	2,45	1,66	1,02	1,85	x	✓	1,70	2,95	1,97	0,82
50°11'S 166°11'E	42	B	6,90	4,37	3,72	3,65	3,35	2,62	1,72	1,30	1,85	x	✓	2,05	2,37	2,10	0,55
46°56'S 168°26'E	43	G	7,50	3,75	3,44	3,10	3,10	2,28	1,65	1,65	1,52	x	✓	1,83	2,35	2,38	1,00
46°56'S 168°26'E	44	G	7,70	4,47	4,10	3,10	3,27	2,60	2,08	1,78	1,80	x	✓	2,32	2,32	2,25	1,00
44°46'S 172°19'E	45	G	8,20	4,20	3,50	3,25	3,70	2,70	2,30	1,90	2,30	x	✓	2,60	3,25	3,00	1,00
44°45'S 171°55'E	46	G	8,40	4,30	4,30	3,20	3,90	2,74	2,50	1,68	2,78	✓	✓	3,55	3,40	3,22	2,05
46°55'S 168°20'E	47	G	9,30	4,70	4,30	2,50	3,90	2,60	2,00	2,70	1,70	x	✓	2,60	2,40	2,10	1,10
39°59'S 173°30'E	48	G	9,30	4,30	4,30	4,00	3,85	3,10	2,48	2,17	3,60	✓	✓	3,60	4,45	4,57	2,95
40°26'S 173°44'E	49	G	9,60	4,80	4,80	3,62	3,65	2,85	2,10	2,25	1,75	✓	✓	2,65	3,10	2,80	1,67
42°04'S 174°08'E	50	G	10,10	5,70	5,70	3,80	3,80	3,00	2,15	-	3,35	✓	✓	4,13	3,85	3,40	2,17

relate well to other head dimensions or DML. The head was wider than the mantle opening in specimens 7, 9, 12, 18, 19, 21, 24, 26, 30, 31, 32, 34, 35, 45. The head was narrower than the mantle opening in specimens 2, 6, 8, 10, 11, 16, 22, 25, 27, 28, 29, 33, 38, 39, 41, 42, 43, 44, 46, 48, 49, 50. This division corresponds to neither geography nor ontogeny, suggesting individual variation and the effects of contraction and preservation.

Eye position and colour changes during development. Small specimens have bright brick red eyes positioned antero-dorsally on the head. The eye is oriented forwards and has an almost stalked appearance. As DML increases, the eye position becomes more lateral and less anterior. The colour changes to a reddish brown and the silvery iridescent coating of the eye increases in its extent and thickness. In the largest specimens this tends to obscure the underlying eye colour. No light organs were found on or around the eyes.

Specimens 1-4 lack a third arm of measurable dimensions, although the precursor buds are visible. The third arm develops around 2 mm DML. All

specimens over 2.55 mm DML possess a fourth arm. A general arm formula is difficult to determine. Until 4.90 mm DML there is a tendency for arm 2 to be longest (19/26) and the arm formula is frequently  $2 > 1 > 3 > 4$  (11/26 specimens). The differences in length between arms 1, 2 are small. After 4.90 mm DML the relative lengths of the arms 1, 2, and particularly arm 3, become increasingly variable. However, throughout the size range there is good correlation between the length of arm 1 and DML,  $\text{arm 1} = -0.528 + 0.376 \text{ DML}$ ,  $R^2 = 84.9\%$ ,  $n = 49$ . Specimens differing a little from this relationship are numbers 5, 46, 50. The youngest specimens possess a single sucker on each arm.

The fused tentacles, or proboscis, remain wholly fused until almost 5 mm DML (Table I, Fig. 2a). The young proboscis tip is often oval, but may be preserved in a variety of contortions. The smallest specimens have 8 suckers on the proboscis tip. The suckers are of roughly equal size, evenly spaced and without particular orientations (Fig. 2a, b). A longitudinal groove along which splitting later occurs was evident at the base of the proboscis and less

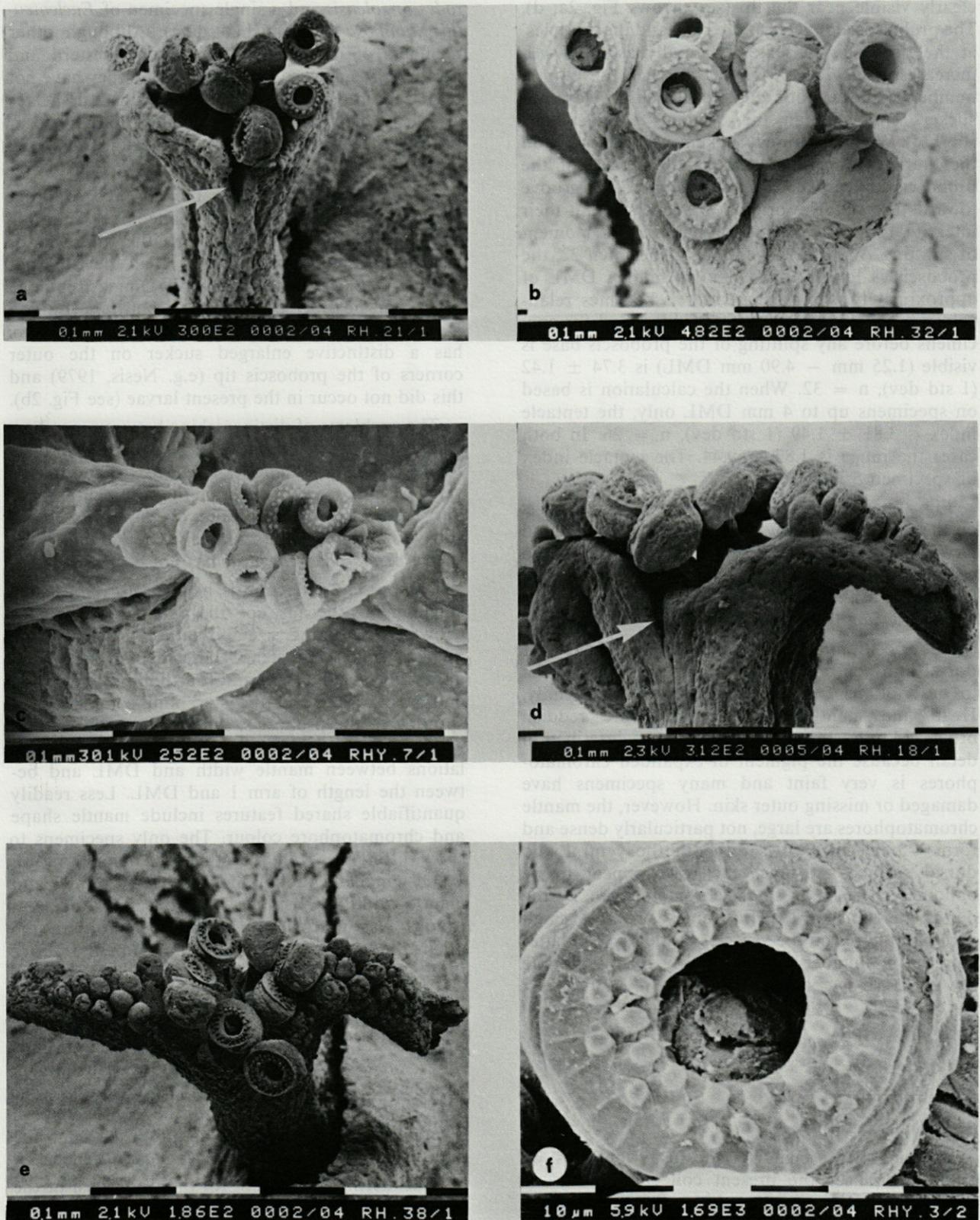


Fig. 2. — Scanning electron microscope photographs of rhynchoteuthion larval proboscis. a-e scale bar = 0.1 mm, f scale bar = 10 μm. a, proboscis tip of small larva (specimen 18). Arrow indicates future splitting groove; b, proboscis tip showing equal sized suckers and developing 'auricles' (specimen 25); c, further 'auricle' development (specimen 37); d, sucker primordia developing (specimen 25). Arrow indicates future splitting groove; e, typical larger larva showing continued integrity of original tip suckers; f, arrangement of 'scales' on an original proboscis sucker of specimen 47.

clearly visible near the tip (see arrows Fig. 2a, d). The proboscis elongates at the base and the 'auricles' at the proboscis tip extend laterally as the DML increases (Fig. 2b, c). These 'auricles' develop a number of sucker buds (Fig. 2d) which develop into suckers smaller than the original 8 tip suckers (Fig. 2e). While additional suckers are developing on the 'auricles' a split develops at the base of the proboscis and proceeds up the longitudinal groove towards the tip. The original 8 suckers retain their integrity, form, and orientation until the last moment of splitting. With the exception of specimen 22, the proboscis is longer than all arms until a DML of approximately 4 mm. Thereafter it becomes relatively shorter. The tentacle index calculated for specimens before any splitting of the proboscis base is visible (1.25 mm – 4.90 mm DML) is  $3.74 \pm 1.42$  (1 std dev),  $n = 32$ . When the calculation is based on specimens up to 4 mm DML only, the tentacle index is  $3.81 \pm 1.49$  (1 std dev),  $n = 26$ . In both cases the range is 1.82 – 9.44. The tentacle index of specimen 5 is 9.44.

Fig. 2f has been included since no reference exists on the form of the early suckers in rhynchoteuthion larvae. The feature of 33-34 'scales' arranged in two concentric rings may prove a useful taxonomic tool for distinguishing closely related species or genera within the family Ommastrephidae.

The positioning and order of appearance of dorsal and ventral head chromatophores is similar to descriptions for other members of the family. Head and mantle chromatophores are reddish brown. Mantle chromatophores are not described in detail because the pigment in expanded chromatophores is very faint and many specimens have damaged or missing outer skin. However, the mantle chromatophores are large, not particularly dense and form 4-5 irregular rows on both the ventral and dorsal surface. At times the rows appear to be oblique. There is a small chromatophore at the dorsal junction of the fins and a row of small chromatophores on the ventral mantle lip. The latter increase in number and eventually form a double row as DML increases.

## DISCUSSION

Presence of the characteristic fused tentacles, or proboscis, places the present collection of larvae within the family Ommastrephidae but it is realized that further identification of the larvae remains unverified.

Ommastrephid squid captured within the New Zealand EEZ by Fisheries Research Division up to 1985 are *Nototodaros sloani*, *Nototodaros gouldi*, *Ommastrephes bartrami*, *Todarodes filippovae*, *Toda-*

*rodes angolensis* and a single specimen of *Eucleoteuthis luminosa* (unpublished data). Although other members of the family occur in the western and northern Tasman sea (Dunning, 1985), they have not been captured on New Zealand continental shelves and it seems that mature females do not occur towards the southern extent of their range (Dunning, pers. comm.).

It could be argued that the absence of other ommastrephids is a result of inadequate sampling. The absence of light organs on either the eyes or viscera of the larvae indicates that they do not include members of the subfamily Ommastrephinae other than possibly *Ommastrephes bartrami* (Lu and Dunning, 1982). However, *Ommastrephes bartrami* has a distinctive enlarged sucker on the outer corners of the proboscis tip (e.g. Nesis, 1979) and this did not occur in the present larvae (see Fig. 2b).

The problems of distinguishing between members of the subfamily Todarodinae, *Nototodaros* and *Todarodes*, remain. *Todarodes angolensis* is comparatively rare and does not occur on the continental shelf, but *Todarodes filippovae* does overlap *Nototodaros* spp. distribution. Unfortunately the larva of the species *Todarodes filippovae* has not been described.

The present collection is believed to represent a single genus because of the relative consistency shown in the timing, size and nature of the development of some characters. These include the size at appearance of the third and fourth arms, eye colour and position, size at the start and completion of splitting of the proboscis, the proboscis tip suckers and sequential changes in the 'auricles', the correlations between mantle width and DML and between the length of arm 1 and DML. Less readily quantifiable shared features include mantle shape and chromatophore colour. The only specimens to show differences from the others are number 5 (arm 1 and tentacular index) and number 50 (arm 1 and mantle width). Specimen 42 from the Auckland islands was narrower in mantle length than the others. In every other observed feature the above three specimens corresponded with the remainder of the collection.

The specimens in this study were largely obtained from coastal locations in the main fishing grounds for *Nototodaros* spp. On the basis of overwhelmingly greater observed abundance of *Nototodaros* spp. over *Todarodes filippovae* and the consistency in several larval characters, it is proposed that the present collection consists of *Nototodaros* species.

Considering that except for the west coast of the South Island, the distribution of the two *Nototodaros* species are relatively distinct (Smith, 1985) and specimens have been obtained from most regions in which the two adult species occur, it is reasonable to expect both species to be represented in the present collection. However, as has been mentioned above, there is remarkable consistency within the

observed features and such variations as do occur do not relate to the known geographic distribution of the two *Nototodarus* species.

POSTSCRIPT. — After completion of this research by the present author, a further squid larval survey was carried out in New Zealand waters in conjunction with the Japanese Government. Recent discoveries include rhynchoteuthion larvae without light organs and roughly equal sized proboscis tip suckers i.e. probably subfamily *Todarodinae*. However, one specimen possessed bright yellow chromatophores on the head, another had a more ventral eye position and a third was more than 10 mm in DML but with an incompletely separated proboscis (Forch and Uozumi, unpublished data). Those data are still subject to considerable analysis, but mention thereof serves to illustrate the uniformity exhibited by the present collection.

ACKNOWLEDGEMENTS. — I am indebted to Ms P.J. Tyson for the preparation and photography of the larval proboscis by scanning electron microscope. My thanks to Victoria University for access to their electron microscope facilities.

#### LITERATURE CITED

- ALLAN J. 1945. Planktonic cephalopod larvae from the eastern Australian coast. *Rec. Aust. Mus.*, **21** : 317-350.
- COLMAN J.A. 1979. Spawning of the sprat, *Sprattus antiopodum* (Hector), round the South Island of New Zealand. *N. Z. J. mar. & Freshwat. Res.*, **13** (2) : 263-272.
- DUNNING M. and S. B. BRANDT, 1985. Distribution and life history of deep-water squid of commercial interest from Australia. *Aust. J. mar. Freshwat. Res.*, **36** : 343-359.
- LU C.C. and M. DUNNING, 1982. Identification guide to Australian arrow squid (family Ommastrephidae). *Tech. Rep. Vic. Inst. Mar. Sci.*, **2** : 1-30.
- MASSY A.L. 1916. Mollusca pt. 2 — Cephalopoda. *Nat. Hist. Rep. Br. Antarct. Terra Nova Exped. 1910 (Zool.)*, **2** : 141-176.
- NESIS K.N. 1979. Squid larvae of the family Ommastrephidae (Cephalopoda). *Zool. Zh.*, **58** (1) : 17-30.
- SATO K. 1973. Identification and distribution of rhynchoteuthion larvae in the southwestern waters off Japan during the summer in 1970. *Bull. Shizuoka Pref. Fish. Exp. Stat.*, **6** : 19-31.
- SHOJIMA Y. 1970. Cephalopod larvae and eggs taken at the surface in the northern South China Sea. 1. *Bull. Seikai reg. Fish. Res. Lab.*, **38** : 61-77.
- SMITH P.J. 1985. Distribution of two species of arrow squid (*Nototodarus*) around New Zealand. *Fisheries Research Division Occasional Publication, N. Z. Ministry of Agriculture and Fisheries*, **49** : 1-14.
- SMITH P.J., P.E. ROBERTS and R.J. HURST, 1981. Evidence for two species of arrow squid in the New Zealand fishery. *N. Z. J. mar. & Freshwat. Res.*, **15** : 247-253.
- YAMAMOTO K. and T. OKUTANI 1975. Studies on early life history of decapodan mollusca. 5. Systematics and distribution of epipelagic larvae of decapod cephalopods in the southwestern waters of Japan during the summer in 1970. *Bull. Tokai reg. Fish. Res. Lab.*, **83** : 45-96.

Reçu le 13 janvier 1986, received January 13, 1986  
 Accepté le 16 avril 1986; accepted April 16, 1986



# POLYCHÈTES D'UNE PELOUSE A *CYMODOCEA NODOSA* (UCRIA) ASCHERS DU GOLFE DE SALERNO (MER TYRRHÉNIENNE)

*Polychaetes of a Cymodocea nodosa (Ucria)  
Aschers meadow in the Gulf of Salerno  
(Tyrrhenian Sea)*

Adriana GIANGRANDE\* et Maria Christina GAMBI

\* Istituto di Biologia Marina, Pisa, Italie  
Laboratorio di Ecologia del Benthos  
(Stazione Zoologica, Napoli), Italie

POLYCHÈTES  
*CYMODOCEA NODOSA*  
GOLFE DE SALERNO  
MER TYRRHÉNIENNE

POLYCHAETES  
*CYMODOCEA NODOSA*  
GULF OF SALERNO  
TYRRHENIAN SEA

**RÉSUMÉ.** — On a étudié le peuplement à Polychètes d'une pelouse à *Cymodocea nodosa* (Ucria) Aschers du Golfe de Salerne (Mer Tyrrhénienne). Trois échantillons d'1 m<sup>2</sup> chacun ont été prélevés en juillet 1982 en plongée à l'aide d'une petite suceuse à air comprimé. On a récolté 2 415 exemplaires de Polychètes, représentant un total de 84 espèces (25 errantes et 59 sédentaires). Quelques espèces étaient représentées par plusieurs individus jeunes. La plupart des taxa (53, qui représentent 70 % de l'abondance totale) sont des espèces caractéristiques des sédiments vaso-sableux ou vaseux et ont été récoltés aussi sur les fonds meubles environnant la pelouse. Des espèces typiques des substrats durs et des prairies de phanérogames ont été observées surtout dans les stations à forte densité de *Cymodocea nodosa*. Le peuplement à Polychètes de la pelouse semble influencé bien plus par les conditions locales du sédiment que par la Phanérogame. Cependant *Cymodocea* influence la structure du sédiment en augmentant la sédimentation fine. En outre, les racines rhizomes et détritiques de la plante augmentent la variabilité du milieu et favorisent ainsi la présence d'une faune de Polychètes plus diversifiée et plus riche que celle des fonds meubles dépourvus de végétation. La présence de jeunes individus, due aussi à la maille du filet utilisé (400 µm) peut s'expliquer par le fait que souvent les prairies de Phanérogames sont des zones de protection pour les larves et les jeunes de plusieurs espèces d'Invertébrés et de Poissons.

**ABSTRACT.** — A Polychaete community associated to a *Cymodocea nodosa* (Ucria) Aschers meadow in the Gulf of Salerno (Tyrrhenian Sea) has been studied. Three samples, of 1 m<sup>2</sup> each, were taken in July 1982 by SCUBA diving using an air-lift sampler. A total of 2 415 individuals belonging to 84 species (25 Errantia and 59 Sedentaria) were found. Several species were represented by Juvenile individuals. Most of the collected taxa (53, representing 70 % of total abundance) are typical of mud — sand of muddy sediments and were also found in bare soft bottoms surrounding the meadow in the same area. Species characteristics of hard bottoms and seagrass prairies occurred mainly at the stations where the *Cymodocea* density was higher. The Polychaete community of the *Cymodocea* meadow seems to be affected mainly by local sediment features rather than by the seagrass. However, the plant influences the sediment structure by increasing the fine particle sedimentation. Moreover, the environmental complexity caused by roots, rhizomes and leaf-detritus in the sediment, favours a Polychaete fauna more diversified and richer than that observed in bare soft bottoms. The abundance of juveniles, due also to the mesh net used (400 µm), could be explained by the fact that seagrass meadows often act as "nurseries" for many species of invertebrates and fishes.

## INTRODUCTION

Les données sur les peuplements zoobenthiques associés aux petites Phanérogames marines méditerranéennes telles que *Cymodocea*, *Zostera* et, en ce qui concerne la Méditerranée orientale, *Halophila*, sont plutôt rares et pratiquement inexistantes pour les côtes de la péninsule italienne (Harmelin et Schlenz, 1963; True-Schlenz, 1965; Gadea, 1967; Harmelin, 1969; Ledoyer, 1962, 1966, 1968).

Ce travail, réalisé dans le cadre d'un programme de recherche plus vaste (Colognola *et al.*, 1984) apporte une contribution à la connaissance de la faune d'une pelouse de *Cymodocea nodosa* (Ucria) Aschers et en particulier du peuplement à Polychètes.

*Cymodocea nodosa*, largement répandue en Méditerranée, est une espèce sténohaline à affinité subtropicale qui se trouve jusqu'à environ 20 m de profondeur. Cette phanérogame s'implante de préférence dans les zones abritées aussi bien sur sable fin plus ou moins enrichi en matières organiques que sur vase ou mattes mortes de *Posidonia oceanica*, sans former de matre proprement dite. Les rhizomes et les racines forment un réseau serré, qui, d'après Gadea (1967) ne favorise pas l'installation d'une macrofaune, à l'exception de quelques Polychètes.

Selon certains auteurs (Gautier, 1957; True-Schlenz, 1965; Harmelin et Schlenz, 1963), la biocénose du fond à *Cymodocea* reste celle du sédiment d'implantation d'origine. Pérès et Picard (1964) en particulier considèrent les zones à *Cymodocea nodosa* et à *Zostera* spp. « faciès à épiflore » de la biocénose SVMC (Sable Vaseux en Mode Calme).

## MATÉRIEL ET MÉTHODE

L'aire étudiée, située dans le Golfe de Salerno, entre l'embouchure du fleuve Sele et le port de Salerno, est caractérisée par la présence d'une vaste pelouse de *Cymodocea nodosa* établie sur un sédiment de sable fin qui s'étend, avec quelques interruptions, le long d'une bande parallèle à la côte, comprise entre les isobathes 8 et 20 m environ (Fig. 1).

Trois stations de prélèvement ont été établies en juillet 1982 là où la densité de cette Phanérogame paraissait la plus forte : station 1 à 12 m de profondeur, loin de l'embouchure du Sele (Fig. 1), stations 2 et 3 à 16 m, à proximité de l'embouchure de ce fleuve. Il faut noter que bien que la densité n'ait pas été mesurée, la pelouse à l'embouchure du fleuve présentait un développement supérieur à celui de la station 1 (Russo, comm. pers.).

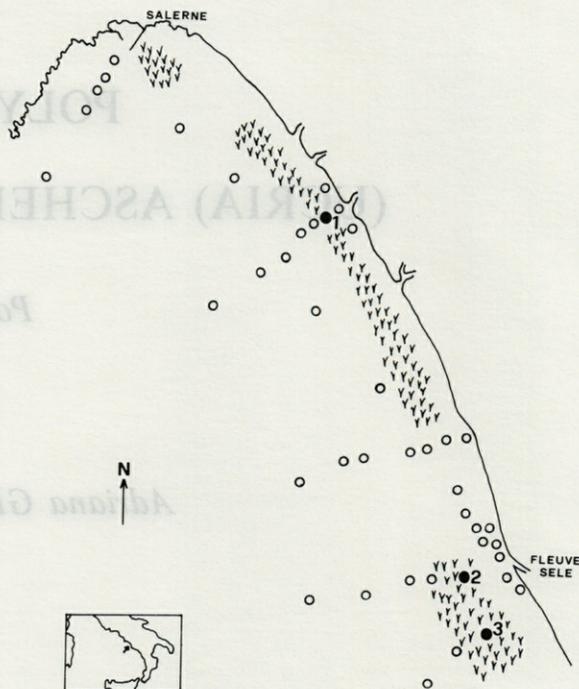


Fig. 1. — Aire étudiée : stations de prélèvement sur la pelouse de *Cymodocea nodosa*; stations de prélèvement des fonds meubles environnants la pelouse de *Cymodocea nodosa*.

Study area : Samples in the *Cymodocea nodosa* meadow; samples in the bare soft-bottom surrounding the *Cymodocea nodosa* meadow.

Une surface de 1 m<sup>2</sup> a été échantillonnée dans chaque station au moyen d'une petite suceuse à air comprimé munie d'un filet à mailles de 400, manœuvrée en plongée.

Les Polychètes ainsi récoltés ont été identifiés et, pour chaque espèce, on a établi la catégorie trophique d'après Fauchald et Jumars (1979); pour plus de clarté les groupes trophiques semblables ont été réunis de manière à obtenir 6 groupes principaux suffisant à caractériser la structure trophique du peuplement (Gambi et Giangrande, 1985).

Les données obtenues ont été confrontées à celles d'une recherche analogue conduite précédemment sur les fonds meubles avoisinant la pelouse de *Cymodocea* (Gambi *et al.*, 1984).

## RÉSULTATS

Au total, on a récolté 2 415 individus appartenant à 84 espèces; 25 errantes et 59 sédentaires (Tabl. I). 23 espèces, parmi les plus abondantes, sont communes aux 3 prélèvements, alors que 33 autres ne se retrouvent qu'une fois, avec un nombre réduit

TABLEAU I

Espèces récoltés	1	2	3	Cat. troph.
* <i>Harmotoe antilopis</i> Mc Intosh	—	1	2	CMA
* <i>Adyte pellucida</i> (Ehlers)	—	—	2	CMA
* <i>Sigalion mathildae</i> Aud. & M. Edw	13	5	—	CMA
* <i>Sthenelais boa</i> (Johnston)	—	1	—	CMA
* <i>Phyllodoce</i> sp1	—	4	—	CM1
<i>Phyllodoce</i> sp2	—	2	—	CM1
<i>Lugia</i> sp	—	—	1	CM1
* <i>Eteone picta-siphonodonta</i>	—	—	1	CM1
<i>Exogone dispar</i> Webster	6	17	2	BMA
<i>Syllis garciai</i> Campoy	1	2	10	BMA
<i>Autolytus</i> sp.	—	—	5	—
<i>Kefersteinia cirrata</i> (Keferstein)	—	—	3	CM1
<i>Nereis rava</i> Ehlers	—	1	—	BMA
* <i>Nephtys hombergi</i> Savigny	10	3	9	CMA
<i>Nephtys</i> juv	80	176	72	—
* <i>Micronephtys sphaerocirrata</i> W-Lund	—	1	—	CMA
* <i>Glycera tessellata</i> Grube	3	—	1	CMA
* <i>Glycera rouxi</i> Aud & M. Edw.	—	6	1	CMA
* <i>Glycinde nordmanni</i> (Malmgren)	—	3	2	CMA
* <i>Goniada maculata</i> Oersted	—	1	—	CMA
* <i>Eunice vittata</i> (Delle Chiaje)	3	—	2	OM
* <i>Marphysa belli</i> (Aud. & M. Ed.)	—	1	—	OM
<i>Marphysa</i> juv.	—	5	—	—
<i>Hyalinoecia</i> juv.	—	4	1	—
* <i>Lumbrineris gracilis</i> (Ehlers)	5	24	22	OM
* <i>Lumbrineris impatiens</i> Claparède	85	1	3	OM
<i>Lumbrineris</i> juv.	—	13	—	—
<i>Dorvillea</i> juv.	—	8	13	—
<i>Eunice</i> juv.	1	5	1	—
* <i>Scolaricia typica</i> Eisig	5	—	10	LMF
* <i>Prionospio malmgreni</i> Claparède	24	12	29	DMT
* <i>Prionospio caspersi</i> Laubier	8	—	57	DMT
* <i>Plydora antennata</i> Claparède	1	—	—	DMT
<i>Malacoceros</i> sp.	—	2	—	—
* <i>Laonice cirrata</i> Sars	1	1	2	LFT
* <i>Spiophanes kroyeri</i> Grube	—	1	1	DMT
<i>Spio filicornis</i> Wilson	2	6	23	DMT
* <i>Paraonis fulgens</i> (Levinsen)	5	2	20	LFT
* <i>Paradoneis harpagonea</i> (Storch)	64	3	2	LFT
<i>Aricidea claudie</i> Laubier	—	3	—	LFT
* <i>Aricidea cernuti</i> Laubier	22	25	38	LFT
<i>Aricidea catherinae</i> Laubier	—	2	1	LFT
* <i>Aricidea capensis bansei</i> Laub.-Ramos	109	96	79	LFT
<i>Armandia cirrosa</i> Philippi	15	12	9	LMF
* <i>Tharyx multibranchis</i> (Grube)	3	—	—	DMT
* <i>Caulleriella caput esocis</i> (S.-Joseph)	—	133	—	DMT
* <i>Caulleriella alata</i> (Southern)	33	—	1	DMT
* <i>Pherusa monilifera</i> (Delle Chiaje)	—	1	—	DMT
* <i>Diplocirrus glaucus</i> (Malmgren)	16	7	—	DMT
<i>Flabelligera affinis</i> Sars	—	—	1	DMT
<i>Capitomastus minimus</i> (Langerhans)	—	11	2	LMF
* <i>Mediomastus capensis</i> Day	14	47	12	LMF
<i>Capitella capitata</i> (Fabricius)	—	—	12	LMF
* <i>Euclymene oerstedii</i> (Claparède)	1	—	—	LFS
<i>Euclymene</i> sp.	15	—	—	—
* <i>Leiochone clypeata</i> Saint-Joseph	5	—	1	LFS
* <i>Micromaldane</i> sp.	—	1	—	—
* <i>Owenia fusiformis</i> (Delle Chiaje)	8	—	3	SSMT
* <i>Myriochele oculata</i> Zachs	4	—	—	DSS
* <i>Myriochele heeri</i> Malmgren	—	—	1	DSS
* <i>Lagis koreni</i> Malmgren	5	19	15	LFS
* <i>Sternaspis scutata</i> juv. Ranzani	—	259	1	LFM
* <i>Ampharete acutifrons</i> (Malmgren)	8	25	3	DSS
* <i>Melinna palmata</i> Grube	3	27	2	DSS
* <i>Sabellides octocirrata</i> Malmgren	—	53	14	DSS
* <i>Pista unibranchia</i> Day	—	1	—	DSS
* <i>Terebellides stroemi</i> Sars	—	2	—	DSS
* <i>Terebellidae</i> sp.	—	1	1	—
<i>Thelepus</i> juv.	—	—	2	—
<i>Lanice conchilega</i> (Pallas)	—	—	2	DSS
* <i>Polycirrus</i> sp.	—	1	1	—
* <i>Megalomma vesiculosum</i> (Montagu)	1	1	8	SST
* <i>Chone duneri</i> Malmgren	20	5	19	SST
* <i>Chone collaris</i> Langerhans	—	—	3	SST
* <i>Chone</i> sp1	12	—	2	SST
<i>Chone</i> sp2	51	16	—	SST
<i>Chone</i> sp3	—	—	3	SST
* <i>Sabella fabrici</i> Kroyer	—	—	34	SST
<i>Jasmineira caudata</i> Langerhans	—	—	1	SST
<i>Laonome</i> sp.	—	1	3	SST
* <i>Ditrupe arietina</i> (Muller)	1	—	—	SST
* <i>Pomatoceros triquetet</i> Linneo	—	1	22	SST
* <i>Serpula vermicularis</i> Linneo	—	—	1	SST
<i>Semivermilia</i> sp.	—	—	1	SST
* <i>Hydroides norvegica</i> Gunnerus	—	—	1	SST
<i>Janua pseudocorrugata</i> Bush	—	—	31	SST

\* = Espèces communes à celles des fonds meubles environnants

Richesse spécifique	40	57	61
Abondance	667	1 110	638
Diversité	4,19	3,88	4,47

d'individus. La famille la plus abondante est celle des Paraonidae (20 % du total), en particulier les espèces : *Aricidea capensis bansei*, 11,7 %, *A. cerruti*, 3,5 % et *Paradoneis harpagonea* 2,8 %. On relève également une présence élevée de Cirratulidae (*Caulerliella caput esocis*, *C. alata*), de Spionidae (*Prionospio malmgreni*, *P. caspersi*), de Sabellidae (*Chone duneri*, *Chone sp2*) et de Capitellidae (*Mediomastus capensis*).

On a noté avec intérêt la présence d'individus jeunes de plusieurs genres (*Eunice*, *Marphysa*, *Lumbrineris*, *Dorvillea*, *Thelepus*) parmi lesquels *Sternaspis scutata* et *Nephtys*, probablement *N. hombergi*, dont on a trouvé aussi quelques individus adultes, sont particulièrement nombreux.

Il faut signaler que de nombreux individus d'espèces différentes présentaient des dimensions inférieures à celles des exemplaires récoltés sur les fonds meubles entourant la pelouse de *Cymodocea*, tout en ayant le même nombre de sétigères.

La majeure partie des espèces récoltées (56, qui représentent 70 % du total des individus) est typique des fonds meubles vaso-sableux ou vaseux. Seules *Sigalion mathildae*, *Sthenelais boa*, *Scolaricia typica*, *Nephtys hombergi*, *Lumbrineris impatiens*, *Owenia fusiformis*, *Pherusa monilifera* et *Chone duneri* sont des espèces sabulicoles.

Surtout dans la station 3, on a cependant récolté en quantité minime quelques espèces typiques des fonds durs, comme : *Adyte pellucida*, *Exogone dispar*, *Syllis garciai*, *Kefersteinia cirrata*, *Glycera tessellata*, *Nereis rava*, *Pomatoceros triqueter*, *Serpula vermicularis*, *Hydroides norvegica*, *Janua pseudocorrugata*, qui sont signalées aussi pour les peuplements associés à *P. oceanica* (Colognola *et al.*, 1984b; San Martin et Vieitez, 1984).

En ce qui concerne les modalités alimentaires, on a distingué 11 catégories trophiques (Tabl. I), réunies en 6 groupes principaux (Fig. 2A). Le groupe dominant est celui des limivores (41,4 %) suivi par les détritivores de surface, soit sessiles, soit vagiles (21,9 %) et les suspensivores (10,9 %). Les omnivores et les brouteurs sont très peu nombreux. Dans l'ensemble le spectre trophique est plutôt diversifié et reflète celui des aires à sédiment vaso-sableux qui se trouvent entre 25 et 50 m de profondeur, dans les fonds meubles nus de la même aire (Gambi et Giangrande, 1985).

La comparaison entre les stations basées sur l'indice de Sorensen (Fig. 2B) montre une certaine similarité dans la composition spécifique, et les différences rencontrées sont relatives à des espèces rares.

La richesse spécifique plus élevée, due surtout à la présence d'espèces de fond dur, a été observée dans la station 3, alors que la plus grande abondance, spécialement due aux individus jeunes, a été relevée dans la station 2.

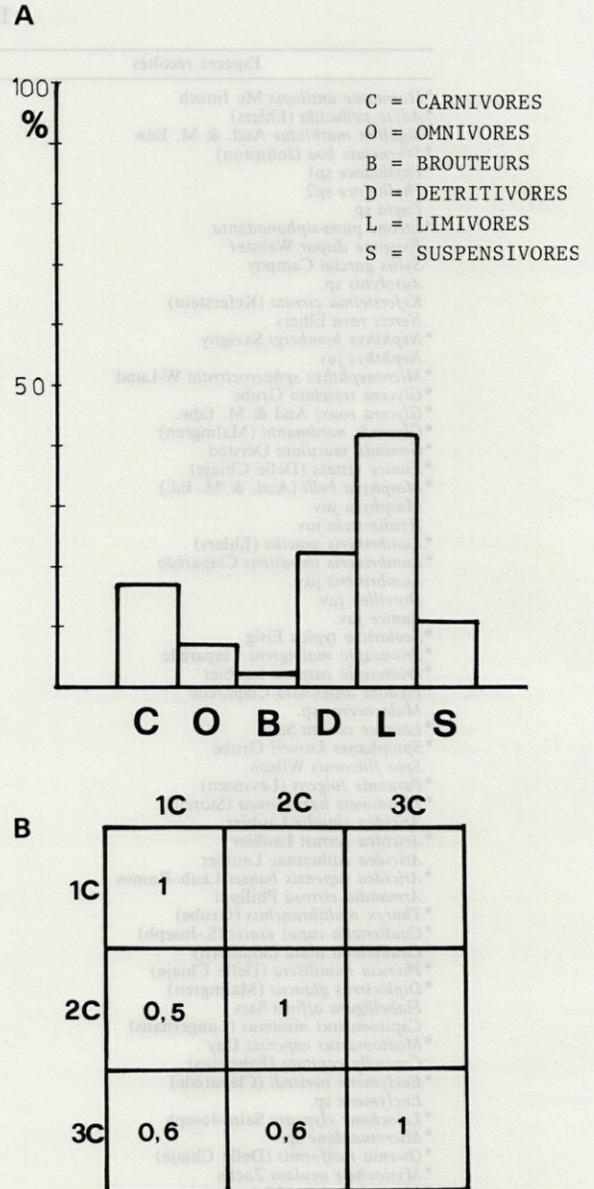


Fig. 2. — A, Diagramme des pourcentages des groupes trophiques; B, Indice de Sørensen relatif aux trois prélèvements.

A, Distribution of feeding guild percentages; B, Sørensen Index of the three samples.

Enfin la comparaison avec la polychètefaune des fonds meubles environnants montre que 65 % des espèces sont communes et ces espèces représentent les taxa les plus abondants (Elles sont indiquées avec un astérisque dans le Tableau I).

## DISCUSSION ET CONCLUSIONS

La remarquable ressemblance taxinomique et trophique entre la polychètefaune de la pelouse de *Cymodocea* et celle des fonds meubles voisins révèle que la distribution des Polychètes est davantage liée au sédiment qu'à la végétation. Nos observations concordent donc avec celles d'autres auteurs pour *Cymodocea* (Harmelin et Schlenz, 1963; True-Schlenz, 1965) et pour d'autres Phanérogames (Harmelin, 1964; Ollivier, 1969; Young et Young, 1982).

Les différences que l'on rencontre entre les 2 peuplements (*Cymodocea* et fonds meubles voisins) sont dues surtout aux espèces caractéristiques des fonds durs qui sont présentes dans les stations 2 et 3 où le développement de la végétation est supérieur.

L'abondance des espèces typiques des sédiments vaso-sableux à relativement basse profondeur (12-16 m) et la dominance des catégories trophiques de limivores et détritivores, indique que la présence de *Cymodocea* influence dans une certaine mesure les conditions mésologiques globales. En effet, la plante favorise la sédimentation de particules fines et matières organiques en suspension, grâce à l'action freinante de sa couche foliaire, et produit donc un envasement du substrat d'implantation. La présence, en outre, des rhizomes, des racines et de détritus foliaire augmente l'hétérogénéité du sédiment, et crée des conditions écologiques qui favorisent la présence d'une polychètefaune plus diversifiée par rapport au fond meuble nu. Ces considérations suggèrent d'évaluer avec plus d'attention, dans le futur, la densité de la plante dans les pelouses de *Cymodocea nodosa*, et l'influence de ce paramètre sur le peuplement. Certains auteurs (Santos et Simon, 1974; Homziak *et al.*, 1982; Summer-son et Peterson, 1984) ont observé pour le benthos associé aux Phanérogames *Thalassia testudinum*, *Halodule wrightii*, et *Zostera marina* que la densité de la pelouse est un des principaux facteurs qui influence la composition et la structure de la communauté. Aux densités plus élevées correspondent en effet une plus grande richesse spécifique, abondance et diversité du peuplement associé; ces paramètres sont toujours plus élevés en présence de végétation que sur les fonds meubles des mêmes aires non colonisées par la plante.

Les nombreux individus jeunes de certaines espèces, non récoltés sur les fonds voisins, sont à mettre en relation sans doute à la dimension des mailles du filet utilisé (400 µm) et probablement à la saison d'échantillonnage. Il faut cependant considérer que les pelouses de Phanérogames constituent souvent de véritables nurseries pour de nombreuses espèces d'Invertébrés et de Poissons (Den Hartog, 1977; Fergusson et Adams, 1979) en réduisant l'intensité de facteurs biotiques tels que la prédation et

abiotiques tels que la lumière et l'hydrodynamisme (Shelter effect).

En conclusion la pelouse de *Cymodocea* étudiée, même si elle doit être considérée comme un faciès caractéristique des fonds meubles environnants, présente une certaine variété de conditions écologiques qui, là surtout où la pelouse est plus développée, favorise la présence d'une polychètefaune plus riche et plus diversifiée que ces derniers.

REMERCIEMENTS. — On remercie le Prof. Cognetti (Université de Pisa) pour la révision critique du manuscrit.

## BIBLIOGRAPHIE

- COLOGNOLA R., LABANCHI L., FRESI E., 1984a. Distribuzione degli Echinodermi dei fondi mobili del Golfo di Salerno : aspetto invernale. *Nova Thalassia* 8 : suppl. : 637-644.
- COLOGNOLA R., GAMBI M.C. and CHESSA L.A., 1984b. Polychaetes of *Posidonia oceanica* (L.) Delile foliar stratum : comparative observations. *Int Workshop. On P. oceanica beds*, C.F. Boudouresque, A. Jeudy de Grissar & J. Olicier edits. GIS Posidonie pubbl. Fr., 1 : 101-108.
- DEN HARTOG G.C., 1977. Structure, function and classification in seagrass communities in *Marine Science 4 Seagrass ecosystem : a scientific perspective* : 90-121 ed. P. McRoy & C. Helffferich.
- FAUCHALD K. and JUMARS P., 1979. The diet of the worms : a study of Polychaete feeding guilds. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 17 : 193-284.
- FERGUSON R.L. and ADAMS S.M., 1979. A mathematical model of trophic dynamics in estuarine seagrass communities. In Richard F. Dame ed. *Marsh-estuarine systems simulation*. Univ. of South Carolina Press Columbia.
- GADEA E., 1967. La fauna de las praderas de Fanerogamas marinas. *Bol. R. Soc. Espanola Hist. Nat. (Biol.)*, 67 : 283-289.
- GAMBI M.C., GIANGRANDE A., e FRESI E., 1984. I Policheti dei fondi mobili del Golfo di Salerno : Ipotesi di un modello di distribuzione generale. *Nova Thalassia*, 6 (suppl.) : 575-583.
- GAMBI M.C. e GIANGRANDE A., 1985. Caratterizzazione e distribuzione delle categorie trofiche dei Policheti nei fondi mobili del Golfo di Salerno. *Oebalia*, 11 N.S. : 223-240.
- GAUTIER Y.V., 1957. Recherches sur les biocoenoses benthiques des côtes des Camargue et du Golfe de Fos. *Rec. Tra. Sta. Mar. Endoume*, 22 : 55-64.
- HARME LIN J.G., 1964. Étude de l'endofaune des « mattes » d'herbier de *Posidonia oceanica* (L.) Delile. *Rec. Tra. Sta. Mar. Endoume*, 35 (51) : 43-106.
- HARME LIN J.D., 1969. Contribution à l'étude de l'endofaune des prairies d'*Halophila stipulacea* de Méditerranée orientale. *Rec. Tra. Sta. Mar. Endoume*, 45 (61) : 305-316.

- HARMEIN J.G. et SCHLENZ R., 1963. Contribution préliminaire à l'étude des peuplements du sédiment des herbiers de Phanérogames marines de la Méditerranée. *Rec. Tra. Sta. Mar. Endoume*, **45** (61) : 305-316.
- HOMZIAK J., FONSECA M.S. and KENWORTHY W.J., 1982. Macrobenthic community structure in a transplanted eelgrass (*Zostera marina*) meadow. *Mar. Ecol. (Prog. Ser.)*, **9** (3) : 211-221.
- LEDOYER M., 1962. Étude de la faune vagile des herbiers superficiels de Zosteracees et de quelques biotopes d'algues littorales. *Rec. Tra. Sta. Mar. Endoume*, **25** (39) : 117-235.
- LEDOYER M., 1966. Ecologie de la faune vagile des biotopes méditerranéens accessibles en scaphandre autonome. II Données analytiques sur les herbiers des phanérogames. *Rec. Tra. Sta. Mar. Endoume*, **41** (57) : 135-164.
- LEDOYER M., 1968. Ecologie de la faune vagile des Biotopes méditerranéens accessibles en scaphandre autonome (région de Marseille principalement). Synthèse de l'étude écologique. *Rec. Tra. Sta. Mar. Endoume*, **44** (60) : 125-295.
- OLLIVIER M.T., 1969. Étude des peuplements des Zostères, Lanice et Sabelles de la région dinardaise. *Téthys*, **1** (4) : 1079-1138.
- PÉRÈS J.M. et PICARD J., 1964. Nouveau manuel de bionomie benthique de la mer Méditerranée. *Rec. Sta. Mar. Endoume*, **47** (31) : 1-137.
- SAN MARTIN G. et VIEITEZ J., 1984. Anelidos Poliquetos de los rizomas de *Posidonia oceanica* (L.) Delile en las costas del Cabo de Palos (Murcia, Espana). Int. Workshop on *Posidonia oceanica* beds. C.F. Boudouresque, A. Jeudy de Grissac, Olivier J. Edits. GIS Posidonie publ. Fr., **1** : 149-157.
- SANTOS S.L. and SIMON J.L. 1974. Distribution and abundance of the Polychaetous Annelids in South Florida estuary. *Bull. Mar. Sci.*, **24** (3) : 669-689.
- SUMMERSON H.C. and PETERSON C.H., 1984. Role of predation in organizing benthic communities of a temperate zone seagrass bed. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **15** : 63-77.
- TRUE-SCHLENZ R., 1965. Donnée sur les peuplements des sédiments à petites phanérogames marine (*Zostera nana* Roth et *Cymodocea nodosa* Ascherson) comparés à ceux des habitats voisins dépourvus de végétation. *Rec. Tra. Sta. Mar. Endoume*, **39** (55) : 96-125.
- YOUNG D.K. and YOUNG M.W., 1982. Macrobenthic invertebrates in bare sand and seagrass (*Thalassia testudinum*) at Carrie Bow Cay, Belize. In : K. Reitzler & I.G. Mc Intire (Eds.) : The Atlantic barrier reef ecosystem at Carrie Bow Cay, Belize 1 : Structure and communities. *Smithson. Contr. Mar. Sci.* **12** : 115-126.

Reçu le 5 août 1985, received August 5, 1985

Accepted le 9 janvier 1986; accepted January 9, 1986

# MODALITÉS DE LA CICATRISATION DES ÉCOSYSTÈMES MÉDITERRANÉENS APRÈS INCENDIE : CAS DE CERTAINS ARTHROPODES DU SOL

## 2. Les Myriapodes édaphiques

*Regeneration patterns of Mediterranean ecosystems after fire :  
the case of some soil Arthropods. 2. Myriapoda*

Lydia SAULNIER, Françoise ATHIAS-BINCHE

ENITA, F. 21800 Quetigny  
Laboratoire Arago, F. 66650 Banyuls-sur-Mer

MYRIAPODES  
ABONDANCES  
BIOMASSES  
IMPACT DE FEU

**RÉSUMÉ.** — En subéraie témoin non brûlée, l'abondance des Myriapodes édaphiques atteint 230 individus/m<sup>2</sup>, chiffre comparable à ceux d'autres forêts d'Europe, mais avec 625 g/m<sup>3</sup>, la biomasse est faible, ce qui est dû à l'abondance des petites formes (Pénicillates, Lithobies). En zone brûlée, l'abondance est 5 fois moindre qu'en zone témoin et la biomasse 10 fois moindre. Ce sont en effet les décomposeurs litiéricoles de grandes dimensions qui sont le plus affectés par le feu, les Diplopodes en particulier. Chez les Chilopodes, seuls survivent les Géophiles, prédateurs de forme allongée et capables de s'enfouir dans le sol. Les Symphytes, formes humicoles adaptées aux sols pauvres, sont très peu sensibles aux conséquences du feu. Le rapport Diplopodes/Chilopodes (décomposeurs/prédateurs) tombe de 4,2 en zone témoin à 1,6 en zone brûlée pour les effectifs, et de 2,8 à 0,008 pour les biomasses, ce qui traduit un fort déséquilibre au détriment des décomposeurs, phénomène qui signale une baisse des potentialités d'humidification de la matière organique dans les sols brûlés. La diversité spécifique diminue par surdominance des humicoles et disparition des litiéricoles. Un an après le feu, le peuplement est encore très altéré; sa restauration dépendra de la vitesse de reconstitution de la litière.

MYRIAPODA  
ABUNDANCES  
BIOMASS  
FIRE EFFECTS

**ABSTRACT.** — In the unburnt control plot of the cork-oak forest, the abundance of soil Myriapoda reaches 230 ind./m<sup>2</sup>; this number is comparable to data obtained in some other european forests, but the biomass is weak, with 625 g/m<sup>2</sup>, because of the abundance of small species (Penicillata, Lithobiomorpha). In the burnt plot, abundance is 5 times lower than in the control plot, and the biomass 10 times lower. In fact, the larger decomposers inhabiting the litter layer are the most affected by fire, particularly the Millipedes. Among the Centipedes, only the Geophilomorpha survive because these thin and elongated predators are able to colonize the deeper layers of the soil. The Symphyla, a euedaphic group adapted to poor soils, are the least sensitive to fire effects. The ratio Diplopoda/Chilopoda (decomposers/predators) decreases from 4.2 in the control plot to 1.6 in the burnt plot for the abundances, and from 2.8 to 0.008 for the biomasses. Such ratio points out a strongly unbalanced situation to the detriment of the decomposers, this phenomenon expresses a loss of the possibilities of organic matter decomposition in burnt soils. Specific diversity decreases in relation with over-dominance of euedaphic groups and disappearance of litiericolous species. One year after the fire, the myriapode community is still strongly modified and its reconstitution will depend mainly on the speed of the reconstitution of the litter layer.

## 1. INTRODUCTION, INTÉRÊT DE L'ÉTUDE DES MYRIAPODES ÉDAPHIQUES

La présente note constitue la seconde partie d'un travail consacré à l'étude de l'influence des incendies de forêt sur les Arthropodes du sol en région méditerranéenne.

L'échantillonnage quantitatif de la faune a eu lieu pendant l'année qui a suivi un incendie survenu dans la subéraie de Valmy (Pyrénées-Orientales). Les stations d'étude, les facteurs du milieu et les buts de ce travail sont décrits en détail dans la première partie de ce travail (Athias-Binche & Saulnier, 1986).

Les Myriapodes constituent un matériel intéressant pour une étude d'écologie quantitative. Ce sont des animaux de grandes dimensions, dont la longueur dépasse le mm, alors que beaucoup d'Arthropodes du sol, comme les Collemboles ou les Acariens, ne dépassent pas 1 mm de long. Leur identification est ainsi facilitée; mais aussi, comme leur biomasse est importante du fait de leurs dimensions, toute variation de leur effectif se traduit par des modifications importantes de la biomasse endogée. De plus ce sont des organismes qui se situent à divers niveaux des réseaux trophiques du sol : les Chilopodes sont des prédateurs, les Diploptides sont des décomposeurs et géophages, les Symphyles et les Pauropodes sont détritivores et phytophages. De ce fait, il est possible de mieux situer l'impact des conséquences du feu sur les réseaux d'échanges dans le sol. Plusieurs études écologiques ont pu montrer que la structure des peuplements de Myriapodes est un bon indicateur des types et de l'activité biologique des sols (Bachelier, 1978).

D'autre part, un autre intérêt de cette étude est de contribuer à la connaissance de l'importance quantitative des Myriapodes dans les sols méditerranéens, sujet qui n'avait jamais été abordé jusqu'à présent.

## 2. LES MYRIAPODES

Les Myriapodes forment une classe très hétérogène à l'intérieur de l'embranchement des Arthropodes. Elle est composée de quatre ordres que certains auteurs appellent parfois des classes et qui sont : les Chilopodes, les Diploptides, les Symphyles, les Pauropodes.

### Les Chilopodes

Les Chilopodes, prédateurs pour la plupart, sont caractérisés par la transformation de leur première paire de pattes ambulatoires en forcipules venimeuses qu'ils utilisent pour capturer leurs proies.

Leurs orifices génitaux sont situés à l'arrière du corps, ce qui les fait appeler Opisthognéates par opposition aux autres Myriapodes, tous Progonéates. A l'intérieur de cet ordre on distingue :

- les Scutigéromorphes qu'on ne rencontre jamais dans le sol mais qui fréquentent beaucoup les habitations;
- les Scolopendromorphes dont une famille, les Cryptopsidae, se rencontre dans le sol;
- les Géophilomorphes;
- les Lithobiomorphes qui fréquentent presque exclusivement le sol.

### Les Diploptides

Ces animaux sont caractérisés par le fait que leurs segments sont fusionnés 2 par 2 formant un seul anneau qui porte 2 paires de pattes. Ce sont en grande majorité des décomposeurs.

Ils possèdent comme système de défense des substances toxiques qu'ils émettent par des pores répugnatoires.

● Les Pénicillates ou Psélaphognathes (ou Polyxénides) sont considérés comme un groupe à part. Il existe 2 espèces en France. Ils sont de taille réduite (1 à 5 mm de long) et se reconnaissent facilement par leur corps couvert de faisceaux de poils. Leurs téguments sont mous. Le reste de la classe constitue les Chilognathes qui ont tous un tégument dur, imprégné de calcaire. On y trouve :

- Les Glomérédés que l'on peut confondre facilement avec des Cloportes (Crustacés Isopodes) car ils ont la faculté de s'enrouler en boule sur eux-mêmes.
- Les Polydesmides qui ont des expansions latérales à chaque anneau.
- Les Iulides au corps cylindrique assez long et à la tête aussi large que les anneaux.
- Les Blaniulides au corps plus fin.

On trouve aussi :

- Les Craspédosomides
- Les Polyzonides.

### Les Symphyles

Ces petits animaux (inférieurs à 2 mm de longueur), détritivores et phytophages se rencontrent dans la plupart des sols et y sont, en général, plus abondants que les autres Myriapodes.

### Les Pauropodes

Les Pauropodes sont très petits, en général moins d'un millimètre, et se reconnaissent à leurs antennes bifides.

### 3. MÉTHODES D'ÉTUDE

#### 3.1. Echantillonnage

Des prélèvements de litière et de sol sont réalisés tous les 15 jours sur une surface standard de 360 cm<sup>2</sup> dans les 2 parcelles étudiées. L'emplacement des relevés est choisi au hasard et les caractéristiques du biotope sont notées : épaisseur et composition de la litière, humidité du sol, couleur, présence de cendres ou de repousses, etc. La litière, lorsqu'elle existe, est prélevée à part; elle est ensuite pesée à sec après extraction de la faune. 147 échantillons ont été réalisés en subéraie brûlée et 84 en parcelle témoin; le nombre de prélèvements est plus élevé en zone brûlée parce que la faune y étant moins abondante, la taille de l'échantillon doit être augmentée (voir nota).

Les animaux sont extraits par la méthode classique des entonnoirs de Berlese-Tullgren, puis triés et identifiés sous la loupe binoculaire. Tous les Myriapodes sont mesurés afin d'en déterminer ultérieurement la biomasse. Le matériel est conservé en alcool à 75 % à 1 % de glycérine.

Parallèlement à l'échantillonnage quantitatif, des extractions d'animaux vivants sont également réalisées, les animaux sont ensuite pesés, puis sacrifiés en alcool et enfin mesurés. Des relations taille/poids permettent enfin d'estimer le poids frais des animaux récoltés lors du programme quantitatif.

*Nota* : il existe plusieurs méthodes de prélèvement et d'extraction des Arthropodes du sol; la technique du Berlese est la plus efficace pour des relevés quantitatifs. La méthode des pots-piège enterrés dans le sol où la chasse à vue ne permettent de récolter que les animaux les plus gros et les données ne peuvent être traitées quantitativement.

Les chiffres de 4 échantillons en zone témoin et 8 relevés en zone brûlée ont été déterminés par la méthode de Healy (1962); on a  $n = st^2/x$ , avec  $n$ , le nombre minimal d'échantillons calculé d'après la formule où  $s$  est l'écart-type des données normalisées,  $x$ , le nombre moyen d'individus par relevé et  $t$ , le coefficient de Student au seuil de 5 %.

#### 3.2. Calcul de la biomasse

Outre l'abondance, la biomasse est un des critères de richesse du milieu. La biomasse est estimée indirectement en étudiant les relations taille-poids.

#### Mesures

La longueur et la largeur des animaux sont mesurées en utilisant une loupe binoculaire munie d'une chambre claire.

Pour les Pénicillates, les anneaux sont décomptés, telson non compris. Pour les Iulides, les animaux sont regroupés en 3 classes d'âges (chez ce groupe de Myriapodes, le nombre de segments n'est pas fixe selon les espèces (Sahli, 1969) et chez les jeunes, les

derniers segments sont emboîtés les uns dans les autres et peu distincts). Le décompte du nombre de pattes permet de reconnaître les immatures des adultes et subadultes chez les Symphyles et les Lithobies. Pour les Chilopodes, la mesure de la longueur du corps est moins fiable que celle de la longueur ou de la largeur de la capsule céphalique (propriété télescopique du corps). Ce biais est compensé en mesurant également la largeur du corps au 6<sup>e</sup> anneau.

Le trait de crayon a une épaisseur de 0,5 mm; selon l'objectif utilisé, la précision de la mesure varie de 10 à 70 µm. Les mesures sont donc valables à 0,01 mm près.

#### Pesées directes

Pour récolter des animaux vivants, on utilise des piluliers à fond de plâtre humidifié et noirci au noir animal (qui a pour effet d'empêcher les moisissures).

Les animaux sont triés sous la loupe puis anesthésiés à l'acétate d'éthyle, et pesés. Ils sont ensuite transférés en alcool puis mesurés comme précédemment. Pour la pesée, on utilise une électrobalance CAHN 21 sensible au µg. On peut ainsi obtenir une courbe taille-poids pour chaque taxon. Au total, 139 individus ont été ainsi pesés et mesurés.

On a procédé à plusieurs essais de corrélation taille-poids en utilisant comme taille soit la longueur soit la largeur du corps avec les données soit brutes, soit transformées en logarithme népérien. On retient l'équation de régression pour les coefficients de corrélation correspondants les plus significatifs. On utilise la formule générale de Bravais-Pearson

$$\text{avec } r = \frac{\sum (x - \bar{x})(y - \bar{y})}{n\sigma_x\sigma_y}$$

avec  $\bar{x}$  : moyenne des  $x$ , variable indépendante (taille),  $\bar{y}$  : moyenne des  $y$ , variable dépendante (poids) et  $x$ ,  $y$  les écarts-types correspondants et  $n$  le nombre de couples de données ( $x$ ,  $y$ ).

On en déduit l'équation de régression  $y = ax + b$  avec  $a = r \frac{\sigma_x}{\sigma_y}$  et  $b$  l'interception de la droite avec l'axe des  $y$ .

La signification de  $r$  est lue sur une table. Les résultats sont répertoriés au Tableau I.

Chez les Lithobies seuls les stades épimorphiques sont pris en compte. La biomasse des stades anamorphiques est évaluée par extrapolation des droites obtenues avec les différentes espèces.

Pour *L. lucidus* on peut transformer l'équation logarithmique en équation exponentielle de la forme  $P = e^{1,307 L^{1,241}}$ .

Pour *P. lagurus*, beaucoup plus rare, on suppose une biomasse identique pour une même taille.

Pour *C. punctatus* l'équation transformée devient :  $P = e^{-7,06 L^{1,387}}$ .

Pour *L. remyi* l'équation devient  $P = e^{-9,413L^{2,592}}$ .

Pour les groupes rares, le nombre de couples de données étant très faible, on a procédé à des extrapolations par groupe de taille en comparant avec des groupes connus de dimensions similaires. Enfin, pour les Symphyles et les Pauropodes, animaux de petite taille, donc de faible variabilité, on utilise les poids moyens estimés par Athias-Binche (1982) soit 330 µg pour les Symphyles et 300 µg pour les Pauropodes.

D'après les erreurs expérimentales sur les mesures on peut estimer que la biomasse est précise à 0,1 mg près.

Tabl. I. — Equation de régression taille/poids chez les principaux Myriapodes de Valmy. N : nombre de couples de valeurs, r : coefficient de corrélation, S : seuils de signification de corrélation 99,9 % (+++), 99 % (+ +), de 95 % (+) et corrélation non significative (NS), L : longueur, l : largeur, B : variables brutes, ln : log népérien des variables.

*Size/mass regression equation of the main Myriapoda in the Valmy forest. N : number of the coupled data, r : correlation coefficient, S : probability levels of 99,9 % (+++), 99 % (+ +), 95 % (+) and non significant values of r (NS), L : data, Ln : natural log. of the data.*

Espèce	N	r	s	Equation	Variables
<i>L. dubosqui</i>	5	0,913	+	$P = 0,01$ L-2,3042	B
<i>L. dub. exarmatus</i>	5	0,83	NS	-----	-
<i>L. calcaratus</i>	7	0,84	+	$P = 0,01$ L-3,0291	B
Geophiles	5	0,717	NS	-----	-
<i>L. lucidus</i>	33	0,787	+++	$P = 1,241$ L-1,3066	ln
<i>C. punctatus</i>	29	0,871	+++	$P = 1,387$ L-7,0598	Ln
<i>L. remyi</i>	46	0,865	+++	$P = 2,592$ l-9,4129	Ln

## 4. RÉSULTATS

### 4.1. Composition taxonomique

La détermination des espèces de Myriapodes demande souvent des observations morphologiques très précises et reste du domaine des spécialistes. C'est pourquoi, l'identification des espèces n'a été effectuée que pour certains groupes en utilisant les ouvrages de Brolemann (1930, 1935) et Demange (1981).

D'autre part, nous devons à l'amabilité de M.A. Marques la détermination des Lithobies et à celle de M.F. Sahli la détermination des Iulomorphes.

#### Remarques :

— Certains taxons sont occasionnels : *Lithobius tricuspis*, *Cryptops parisi cristata*, *Polyxenus lagurus*, *Blianiulus orientalis*, Glomerides et Pauropodes.

— La détermination des Lithobies n'est possible que chez les individus adultes et subadultes (possédant 15 paires de pattes); les stades juvéniles sont donc groupés et notés *Lithobius spp.*

— Les Géophiles n'ont pas été déterminés; cependant, le décompte des paires de pattes laisse apparaître 4 séries dominantes : 37, 38, 55 et 69 paires de pattes. On aurait donc en présence au moins 2 espèces différentes; en effet, le nombre de pattes chez les Géophiles est plus élevé chez les femelles que chez les mâles et il varie peu au sein d'une même espèce. Cette variation, lorsqu'elle existe dépend essentiellement de l'environnement (Eason, 1979).

— En ce qui concerne les Pénicillates, les 2 espèces présentes en France ont été récoltées. *Lophoproctus lucidus* est considéré comme aveugle et dépigmenté (Demange, 1981). Or, l'observation de spécimens vivants montre la présence de pigments orangés (taches oculaires) qui semblent solubles en alcool. La diagnose de cette espèce doit donc être précisée. *Polyxenus lagurus* apparaît ponctuellement à partir de janvier 1983.

— Les Glomérides sont très rares pendant l'année d'échantillonnage; toutefois, on observe régulièrement des juvéniles dans les derniers prélèvements (juin, juillet 1983) en parcelle témoin.

## LISTE DES MYRIAPODES RÉCOLTÉS À VALMY

### Classe Chilipoda

#### Ordre Geophilomorpha

— Géophiles spp.

#### Ordre Lithobiomorpha

• Fam. Lithobiidae

— *Lithobius calcaratus* Koch, 1844. Commun partout (Demange, 1981).

— *Lithobius dubosqui* Brolemann, 1896. Toute la France, ne dépasse pas l'est du Rhin et les Alpes. Littoral méditerranéen, galeries souterraines aux environs de Paris, grottes du sud (*ibid.*).

— *Lithobius dubosqui exarmatus* Brolemann, 1926. Petite forme des Pyrénées-Orientales et des Alpes de Haute-Provence (*ibid.*).

— *Lithobius tricuspis* Meinert, 1832. Très commun en France, notamment en forêt (*ibid.*).

— *Lithobius spp.* : juvéniles non déterminables.

(on notera l'absence de *Lithobius forficatus*, espèce très commune en Europe).

#### Ordre Scolopendromorpha

• Fam. Cryptopsidae

— *Cryptops parisi cristata* Ribaut 1925. Est, Clermont-Ferrand, Banyuls (Demange, 1981), ré-

colté par Geoffroy (1979) à Foljuif (Seine-et-Marne). Occasionnel à Valmy.

### Classe Diplopoda

#### Sous-classe Penicillata

— *Polyxenus lagurus* (L. 1758). D'après Demange (1981), sous les écorces de platane, humus, mousses, vaste répartition, occasionnel à Valmy.

— *Lophoproctus lucidus* Chalande, 1888. Sud de la France, habitat plus humide que l'espèce précédente selon Demange, semble en fait commun dans beaucoup de sols.

#### Sous-classe Chilognatha

##### Sous-ordre Iulida

###### ● Fam. Iulidae

— *Leptoiulus remyi* Schubart 1962. Uniquement signalé des Pyrénées-Orientales.

— *Cylindroiulus punctatus* (Leach, 1817). Région pyrénéenne, y compris les Pyrénées-Orientales (Demange). Récolté par Geoffroy à Foljuif.

###### ● Fam. Blaniulidae

— *Blaniulus orientalis* Brolemann 1921. Uniquement cité des Pyrénées-Orientales (Demange), occasionnel à Valmy.

### Classe Symphyla

— Symphyles spp.

### Classe Pauropoda

— Pauropodes spp.

#### 4.2. Moyennes annuelles

On compte 230 Myriapodes par m<sup>2</sup> en subéraie témoin (Tabl. II). La densité des Chilopodes et des Diplopodes est comparable à celle des sols forestiers d'Europe (Tabl. III). En revanche, avec 625 g/m<sup>2</sup>, la biomasse qui est observée à Valmy est bien inférieure à celle qui est observée dans les sols forestiers tempérés (Tabl. III). La subéraie de Valmy se caractérise en effet par des espèces de petites dimensions; les Pénicillates qui dominent le peuplement sont en fait de petites formes et les deux Lithobies les plus abondants sont des espèces de petites dimensions.

En parcelle brûlée, l'abondance des Myriapodes est 5 fois moindre qu'en zone témoin, et surtout, la biomasse y est 10 fois moins élevée (Tabl. II). Ce sont donc les animaux des plus grandes tailles qui sont le plus affectés par les conséquences du feu.

Tabl. II. — Abondances et biomasses annuelles moyennes des Myriapodes en subéraie non brûlée (SNB) en sol brûlé (SB). N : nombre d'individus/m<sup>2</sup>, N % : pourcentage des effectifs, B : biomasses (mg/m<sup>2</sup>), B % : pourcentage des biomasses, ΔN et ΔB : Pourcentage des pertes respectivement pour les effectifs et les biomasses.

*Annual average abundances and biomasses of the Myriapoda in unburnt cork-oal plot (SNB) and in burnt soil (SB). N : number of individual/m<sup>2</sup>, N % : percentage of the abundances, B : biomasses (mg/m<sup>2</sup>), B % : percentage of the biomasses, N and B : percentages of the losses in burnt plot resp. for abundances and biomasses.*

Taxon	SNB				SB				N	B
	N	N%	B	B%	N	N%	B	B%		
1. <i>C. punctatus</i>	38.3	16.3	361.7	57.8	0.1	0.3	0.4	0.7	-99.1	-99.7
2. <i>L. remyi</i>	19.7	8.4	57.1	9.1	0.1	0.3	0.2	3.7	-99.3	-99.3
3. <i>B. orientalis</i>	1.4	0.6	1.9	0.3	0.8	1.7	1.2	2.2	-38.6	-22.5
Total Iules	59.5	25.0	420.7	67.2	1.1	2.4	1.8	3.4	-96.1	-99.1
4. Glomérades	7.7	3.3	29.5	4.7	0	0	0	0	-100	-100
5. <i>L. lucidus</i>	95.6	40.8	11.8	1.8	16.3	33.8	1.9	3.6	-70.7	-72.2
6. <i>P. lagurus</i>	0.3	0.1	0.01	+	2.1	4.3	0.4	0.7	+70	+95.1
Total Penicillates	96.7	41.3	11.8	1.9	18.4	38.1	2.3	4.3	-67.9	-67.3
Total Diplopodes	163.9	70.0	461.9	73.8	19.6	40.5	4.1	7.7	-78.6	-98.2
7. <i>L. calcaratus</i>	3.7	1.6	23.8	3.8	1.2	2.6	6.4	12.1	-49.6	-57.6
8. <i>L. dubosqui</i>	5.9	2.5	33.9	5.4	1.1	2.4	3.5	6.6	-67.1	-81.2
9. <i>L. dub. exarmatus</i>	2.3	9	5.9	9.4	0.5	1.2	0.9	1.7	-59.8	-81.2
10. <i>L. tricuspis</i>	2.3	1.0	18.8	3.0	0	0	0	0	-100	-100
11. <i>Lithobius</i> spp.	13.5	5.8	33.2	5.3	1.8	3.8	1.6	3.0	-76.1	-80.6
Total Lithobies	27.9	11.9	115.6	18.4	4.8	10.0	12.4	23.4	-70.4	-80.6
12. Géophiles	8.5	3.6	44.8	7.1	7.3	15.2	35.1	66.3	- 7.5	-12.1
13. <i>Cryptops</i> spp.	1.8	0.7	0.7	0.1	0	0	0	0	-100	-100
Total Chilopodes	38.3	16.3	161.1	25.7	12.2	25.2	47.5	89.8	-51.6	-54.4
14. Symphyles	18.0	7.7	1.5	0.2	10.8	22.2	0.7	1.3	-25.1	-36.3
15. Pauropodes	13.6	5.8	1.1	0.1	5.8	11.9	0.6	1.1	-40.3	-29.4
Total Myriapodes	233.9	100	625.6	100	48.4	100	52.9	100	-65.6	-84.4

Les pourcentages des différences des effectifs et des biomasses permettent de quantifier les comparaisons entre les 2 parcelles. Soit  $\Delta F = 100 \cdot (SB - SNB)/(SB + SNB)$ , avec SB et SNB respectivement les effectifs ou les biomasses en subéraie brûlée et en subéraie non brûlée. Cette différence  $\Delta F$  atteint - 65 % pour les effectifs et - 84 % pour les biomasses (Tabl. II).

### Diplopodes

Avec 164 individus/m<sup>2</sup>, la densité des Diplopodes est relativement élevée comparée aux chiffres observés dans les autres écosystèmes forestiers (Tabl. III). De fait, cet excès est redevable aux Pénicillates, qui sont des formes qui n'excèdent pas 1,5 mm, et qui paraissent rares dans les sols forestiers tempérés (Geoffroy, 1979). Ces petits Myriapodes semblent relativement plus abondants dans les sols pauvres à faible turn-over de matière organique. Dans la hêtraie de la Massane, située à une altitude moyenne de 600 m et à environ 5 km à vol d'oiseau de Valmy, on ne compte que 7 Polyxénides/m<sup>2</sup> en mull acide alors que dans un ranker de pente à très faible activité biologique, les densités atteignent 81 individus/m<sup>2</sup> (Athias-Binche, 1983), soit une valeur très

Tabl. III. — Abondances (N) et biomasses (B) moyennes des Diplopodes et des Chilopodes dans divers écosystèmes forestiers tempérés. N % et B %, respectivement pourcentage des effectifs et des biomasses.

*Average abundances (N) and biomasses (B) of Diplopoda and Chilopoda in some temperate forest ecosystems.*

Type de forêt	Pays	Diplopodes				Chilopodes				Myriapodes		Auteurs
		N	N%	B	B%	N	N%	B	B%	N	B	
Hêtre	DK	68	51.1	1182	32.8	65	48.9	2419	67.1	133	3601	Bornebush (1930)
Hêtre	NL	187	70.0	800		80	30.0			267		Van der Drift (1951)
Chêne	DK	40	26.6	610	11.5	11073	3.4	4695	88.5	150	5305	Bornebush (1930)
Chêne/Noisetier	URSS	76	73.7			27	26.3			103		Ghiliarow & Perel (1971)
Peuplier	B	190	16.5			960	83.5			1150		Lebrun (1971)
Epicea	DK	67	82.7	10120	36.9	14	17.2	153	13.1	81	1173	Bornebush (1930)
Sapin/feuillus	URSS	63	51.6			59	48.3			122		Ghiliarow & Perel (1971)
Pin/feuillus	URSS	74	70.4			31	25.5			105		<i>ibid.</i>
Chêne/charme	F	87	75.0	76*	21.1*	29	25.0	284*	78.9*	116	360*	Geoffroy (1979)

\* : poids sec

comparable à celle de Valmy. Les autres Diplopodes représentent 60 ind./m<sup>2</sup> à Valmy, pour une biomasse de 450 mg/m<sup>2</sup>, soit des valeurs inférieures à celles qui sont observées dans les sols tempérés, surtout pour les biomasses. Le peuplement de Valmy se caractérise en particulier par sa pauvreté en Glomérades.

En ce qui concerne les comparaisons témoin/brûlé, la proportion  $\Delta F$  est de - 78 % pour les effectifs et atteint - 98 % pour la biomasse. Ce déficit très important s'explique par le fait que les espèces les plus touchées par le feu ont généralement une forte biomasse (non seulement à cause de leurs grandes dimensions, mais aussi à cause de leurs téguments calcifiés) : il s'agit des Glomérades et des Lules (*C. punctatus* en particulier). En parcelle brûlée, il ne subsiste que *B. orientalis*, de faible biomasse et de faible densité, et moins de 20 Pénicillates au m<sup>2</sup>. Il est remarquable de noter que parmi ces derniers, *P. lagurus* ne se rencontre pratiquement qu'en parcelle brûlée. Cette petite espèce est toutefois rare et intervient peu dans les moyennes.

### Chilopodes

Avec 38 individus par m<sup>2</sup>, les Chilopodes sont aussi bien représentés que dans les autres écosystèmes (Tabl. III) mais leur biomasse est plus faible. En effet, les espèces les plus abondantes (*L. dubosqui* et *L. dubosqui exarmatus*) sont parmi les plus petites des Lithobies (elles dépassent rarement 8 mm à l'état adulte). La différence  $\Delta F$  atteint - 52 % pour les effectifs et - 54 % pour la biomasse; c'est-à-dire que ces prédateurs semblent moins affectés par les conséquences du feu que les Diplopodes. Les différences sont les plus marquées chez les *Cryptopsidae*, animaux de grande taille, *L. tricuspis* (la plus grande espèce des Lithobies présentes ici) et ensuite les juvéniles de Lithobies (Tabl. II : *L. spp.*). Pour

les autres Lithobies, les pertes varient de 50 à 67 % pour les effectifs et de 73 à 81 % pour les biomasses. Seuls les Géophiles ne réagissent pratiquement pas aux modifications du milieu; on compte seulement 7 % de perte en effectif et 12 % en biomasse. On verra plus loin que ces différences ne sont pas statistiquement significatives.

Comme les Géophiles représentent 22 % du peuplement en Chilopodes et 28 % de leur biomasse en parcelle témoin, les pertes de l'ensemble des Chilopodes paraissent relativement faibles.

### Symphyles et Pauropodes

Il existe peu de références quantitatives concernant les Symphyles et les Pauropodes (Tabl. IV); leurs densités semblent très variables selon les milieux. A la Massane, les Symphyles sont plus abondants dans les rankers pauvres que dans les mull acides plus actifs (Tabl. IV). Les Symphyles semblent supporter et même être parfois favorisés par des sols à faible activité biologique. A Valmy, c'est notamment l'un des groupes les moins touchés par les conséquences du feu. Dans un autre éco-

Tabl. IV. — Abondances (N) et biomasses (B) moyennes des Symphyles et des Pauropodes dans divers écosystèmes. *Abundances (N) and biomasses (B) of Symphyla and Pauropoda in some ecosystems.*

Milieu	Pays	Symphyles		Pauropodes		Auteurs
		N	B	N	B	
Prairie	G.B.	3 900	-	600	-	Healy (1971)
Prairie	Afrique de l'Ouest	10 800	-	6 200	-	<i>ibid.</i>
Pins sur sable	G.B.			500		<i>ibid.</i>
Chénaie sur argiles	G.B.			300		<i>ibid.</i>
Hétraie sur mull acide	France (P.-O.)	117	38.6	83	24.8	Athias-Binche (1982)
<i>id.</i> sur ranker	<i>id.</i>	150	49.5	23	6.9	<i>ibid.</i>

système très différent, une savane de Côte d'Ivoire, on a même pu remarquer que les Symphyles sont plus abondants dans les zones brûlées (2 400 ind./m<sup>2</sup> en savane brûlée contre 1 200 en zone témoin, Athias, 1975).

#### 4.3. Structure du peuplement

On a vu que certains groupes sont plus affectés que d'autres par les conséquences du feu et la structure du peuplement de Myriapodes est donc profondément modifiée en parcelle brûlée (Tabl. II). Ainsi, le pourcentage de Diplopodes passe de 70 % du peuplement à seulement 40 % pour les effectifs et surtout de 74 % à 8 % seulement pour la biomasse.

Dans les milieux peu ou pas perturbés, les Diplopodes sont généralement plus abondants que les Chilopodes (Tabl. III) ce qui traduit le fait que les décomposeurs saprophages sont plus nombreux que les prédateurs dans les sols à forte activité biologique. A Valmy, le rapport Diplopodes/Chilopodes atteint 4,2 dans la parcelle témoin (2,8 pour les effectifs et 0,08 pour les biomasses en parcelle brûlée. L'une des conséquences du feu est donc de déséquilibrer ce rapport au bénéfice des prédateurs.

D'une façon générale, pour ce qui concerne les Myriapodes, le rapport Diplopodes/Chilopodes constitue un indice du ralentissement du turn-over de la matière organique dans le sol : ce rapport est souvent plus faible dans les forêts de Hêtre à litière « acidifiante » et lentement décomposée, ou encore dans les litières de résineux, que dans les litières à turn-over rapide comme le Noisetier ou le Charme. Enfin, dans les milieux les plus dégradés, comme la subéraie brûlée de Valmy où la litière est détruite avec les ressources trophiques et spatiales qu'elle offre, ce rapport devient très faible, surtout pour les biomasses.

Les décomposeurs et les phytophages au sens large (Diplopodes, Symphyles, Paupodes) représentent 74 % de la biomasse totale en subéraie témoin (Tabl. II); cette proportion tombe à 10 % dans la parcelle brûlée où les prédateurs représentent 90 % des biomasses. Ce déséquilibre de la proportion des décomposeurs est une des conséquences majeures du passage de l'incendie, qui en détruisant la litière interrompt la principale source des éléments biogènes à l'interface sol/litière.

Si l'on classe les groupes par rangs décroissants des pourcentages de biomasse, on constate que les 2 premiers taxons représentent 78 % des biomasses en zone brûlée contre 67 % en subéraie témoin (Fig. 1A). Cette dominance traduit une perte de la diversité spécifique du peuplement (Athias-Binche, 1981b). D'autre part, en subéraie témoin, la courbe des pourcentages décroît régulièrement et se termine par 4 taxons de faible abondance. Ces groupes peu

fréquents sont constitués en fait d'espèces exigeantes de faible valence écologique (Sacchi & Testard, 1971), qui ne subsistent que dans des milieux aux ressources et aux niches écologiques abondantes et variées (Athias-Binche, 1981b). Dans la parcelle incendiée, au contraire, la courbe est irrégulière et elle s'interrompt plus brutalement (Fig. 1A) et elle comporte moins de groupes. Le peuplement est moins diversifié et plus pauvre.

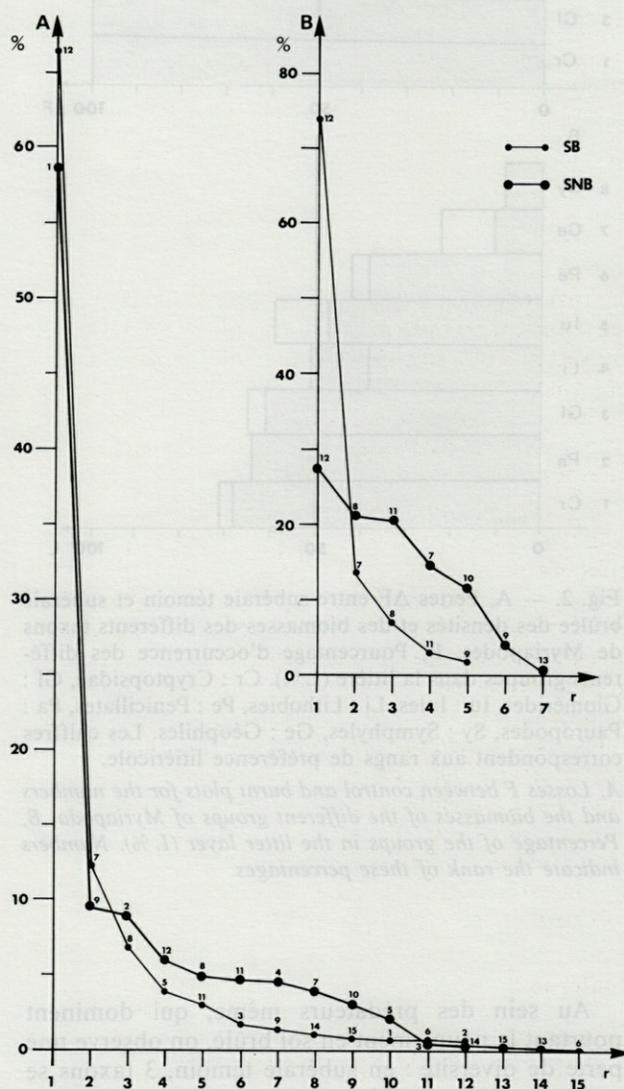


Fig. 1. — A, Courbe rangs/fréquences des biomasses des différents taxons de Myriapodes en subéraie non brûlée (SNB) et en subéraie brûlée (SB). % : pourcentage de la biomasse par taxon, r : rangs des taxons énumérés au tableau II. B, Courbe rangs/fréquences des biomasses des Myriapodes prédateurs. Même légende que figure 1.

A, Rank/abundance curves of the myriapod biomasses in the unburnt cork-oak plot (SNB) and in the burnt plot (SB). % : percentage of the biomass of each group, r : rank of the groups, small numbers indicate the groups listed in table II. B, Rank/abundance curve of the predaceous Myriapoda. Same explanation as for figure 1.

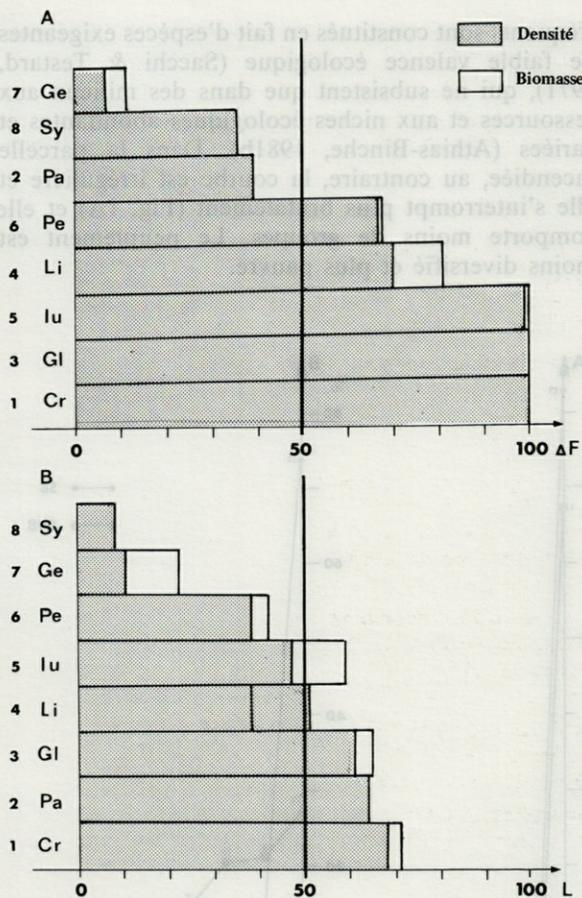


Fig. 2. — A, Pertes  $\Delta F$  entre subéraie témoin et subéraie brûlée des densités et des biomasses des différents taxons de Myriapodes. B, Pourcentage d'occurrence des différents groupes dans la litière (L%). Cr : Cryptopsidae, Gl : Glomérideres, Iu : Iules, Li : Lithobies, Pe : Penicillates, Pa : Pauropodes, Sy : Symphytes, Ge : Géophiles. Les chiffres correspondent aux rangs de préférence litiériste.

A, Losses  $F$  between control and burnt plots for the numbers and the biomasses of the different groups of Myriapoda. B, Percentage of the groups in the litter layer (L%). Numbers indicate the rank of these percentages.

Au sein des prédateurs même, qui dominent pourtant le peuplement en sol brûlé, on observe une perte de diversité : en subéraie témoin, 3 taxons se partagent 60 % des biomasses, alors qu'en subéraie brûlée, on observe une surdominance des Géophiles qui représentent à eux seuls 74 % du peuplement (Fig. 1, B). On observe en outre la perte de 2 taxons, les Cryptopsidae et *L. tricuspis*.

#### 4.4. Distribution verticale

En parcelle témoin, on compte 41 % de la faune et 51 % de biomasse dans la litière (Tabl. V), le peuplement de Myriapodes est donc relativement

Tabl. V. — Pourcentage des effectifs (N%) et des biomasses (B%) des Myriapodes dans la litière de subéraie témoin (SNB) et en subéraie brûlée (SB).

Percentages of the numbers (N%) and the biomasses (B%) of the Myriapoda in the litter layer of the control plot (SNB) and the burnt plot (SB).

Taxons	SNB		SB	
	N%	B%	N%	B%
1. <i>C. punctatus</i>	55	58	0	0
2. <i>L. remyi</i>	34	69	0	0
3. <i>B. orientalis</i>	22	26	0	0
Total Iules	47	59	0	0
4. Glomérideres	61	65	0	0
5. <i>L. lucidus</i>	36	41	15	26
6. <i>P. lagurus</i>	100	0	0	0
Total Penicillates	36	41	15	26
Total Diplopodes	41	59	13	12
7. <i>L. calcaratus</i>	73	63	50	68
8. <i>L. dubosqui</i>	60	51	18	10
9. <i>L. dub. exarmatus</i>	38	57	40	23
10. <i>L. tricuspis</i>	17	4	0	0
11. <i>Lithobius</i> spp.	47	23	11	22
Total Lithobies	51	38	25	42.8
12. Géophiles	22	10	16	5
13. <i>Cryptops</i> spp.	68	71	0	0
Total Chilopodes	45	30	19	16
14. Symphytes	7	6	0	0
15. Pauropodes	64	63	0	0
Total Myriapodes	41	51	10	14

peu litiériste. Cette faible colonisation de la litière paraît fréquente en forêt méditerranéenne pour des raisons climatiques et à cause de la faible activité biologique des feuilles coriaces des essences qui la composent.

Dans la subéraie brûlée, la litière a disparu, mais il subsiste des placages de feuilles tombées après l'incendie. Ce substrat n'est colonisé que par 10 % des effectifs et 14 % des biomasses (Tabl. V). Seules les Chilopodes et les Polyxènes se récoltent dans cette « fausse litière ».

Les *Cryptopsidae* sont les plus litiéristes avec 68 % des effectifs et 71 % de la biomasse dans la litière (Tabl. V). A l'autre extrême, les Symphytes sont strictement humicoles avec moins de 8 % d'individus dans la litière. Le détail de la distribution verticale de chaque taxon figure au tableau V.

Si l'on compare la distribution verticale aux différences  $\Delta F$  (Fig. 2; A, B) on remarque, d'une manière générale que ce sont les animaux les plus litiéristes qui sont le plus affectés et surtout les formes de grandes tailles : c'est le cas, notamment, des Glomérideres, des *Cryptopsidae*, des Iules (surtout

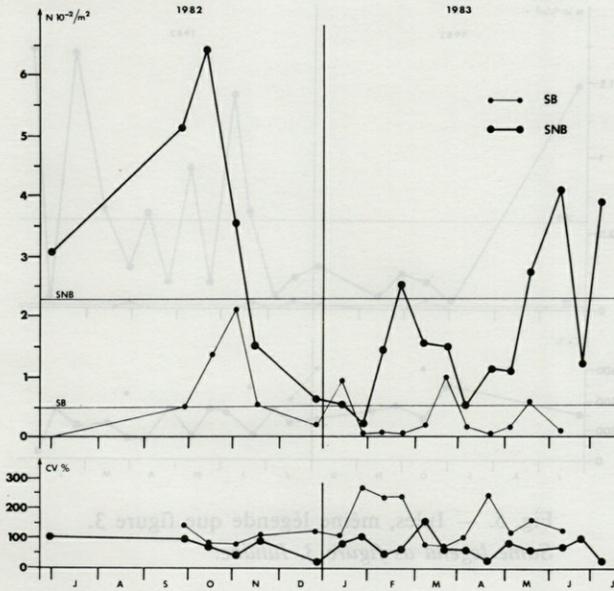


Fig. 3. — Evolution saisonnière de l'effectif (N.10/m<sup>2</sup>) de l'ensemble des Myriapodes et coefficients de variations correspondants (CV %) en subéraie non brûlée (SNB) et en subéraie brûlée (SB).

Seasonal variations of the total myriapod community (N.10-2/m<sup>2</sup> and variation coefficients (CV %) in control (SNB) and burnt plot (SB).

*C. punctatus* et *L. remyi*) et de *L. tricuspis*. Par contre, les Pauropodes, animaux de petites tailles, qui sont litiéricoles en parcelle témoin, peuvent subsister dans le sol brûlé.

En résumé ce sont les litiéricoles de grandes dimensions qui sont le plus touchés par les conséquences de l'incendie. Ce phénomène s'explique simplement par la disparition de la litière et de sa faune pendant le feu.

Les animaux de grandes tailles s'enfouissent difficilement dans le sol alors que les petites formes, moins exigeantes, peuvent s'enfoncer plus facilement dans les micro-cavités du substrat. Toutefois, même si le sol est colonisé par une faune humicole tolérante, la faune y est toujours moins abondante que dans la strate « sol » de la station témoin : tous les groupes diminuent, sauf les Géophiles et les Pauropodes qui sont même légèrement plus abondants en parcelle brûlée. Les Symphytes, très nettement humicoles, sont aussi l'un des groupes les moins affectés par le feu. Le fait que les abondances diminuent dans la strate sol n'est pas dû à une mortalité directement due au passage du feu, comme l'a montré Athias (1975), mais à une mortalité différée due aux déficits trophiques et à des causes micro-climatiques. La faune litiéricole, qui est très dépendante de l'activité biologique de l'humus, ne pourra se restaurer qu'au bout de plusieurs années

lorsque la litière, et surtout sa couche de fermentation, se sera reconstituée. La disparition de la litière induit aussi certains phénomènes dans les couches sous-jacentes : non seulement par perte d'énergie incidente et perturbation du cycle du carbone et de l'azote mais aussi par suppression d'une couche protectrice. La végétation en parcelle brûlée est essentiellement constituée de plantes basses et dispersées qui produisent une litière pauvre, éparsée et sans structure. De fait, la subéraie brûlée et son sol ont perdu temporairement leur caractère d'écosystème forestier. Le système fonctionne actuellement comme un biotope intermédiaire entre la pelouse xérique et le maquis bas.

4.5. Evolution saisonnière et distribution spatiale

Les courbes d'évolution saisonnière des effectifs et des biomasses sont détaillées aux figures 4 à 10.

La distribution spatiale des animaux est évaluée par le coefficient de variation :

$$CV \% = \sigma/x \cdot 100$$

avec x et  $\sigma$  respectivement la moyenne et l'écart-type des effectifs à chaque date de prélèvements. Lorsque ce coefficient est supérieur à 100, la distribution est agrégative ou hétérogène (Cancela Da Fonseca, 1966), les animaux ont tendance à se regrouper. Au contraire, lorsque ce coefficient est inférieur à 100, les animaux ont plutôt tendance à se répartir au hasard et de façon plus homogène dans la parcelle.

a) Myriapodes totaux (Fig. 3)

On observe 3 pics d'abondance de Myriapodes en parcelle témoin : en octobre, février et juin. On

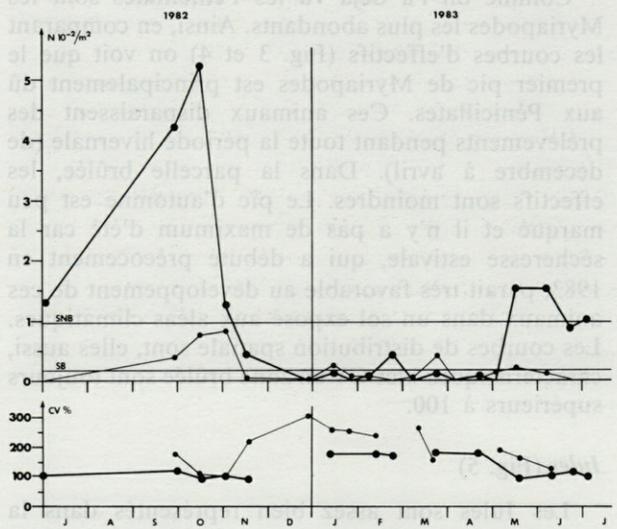


Fig. 4. — Pénicillates, même légende que figure 3. Same legende as figure 3, Penicillata.

constate par contre un net déficit en hiver. Les variations saisonnières observées sont comparables aux données de la littérature : Brolemann (1930), Demange (1981) et Geoffroy (1981) signalent en effet que les Myriapodes sont surtout abondants en automne et au printemps. Le pic de février peut s'expliquer par le fait que ce mois a été particulièrement pluvieux comparé aux autres mois d'hiver (Athias-Binche & Saulnier, 1986 : § 1). Dans la parcelle brûlée, la courbe d'abondance se situe en-dessous de celle de la subéraie témoin; en outre, les maximums sont moins marqués. Ainsi, le pic de février n'existe pas en parcelle brûlée; en effet, les prélèvements ont été effectués peu après les chutes de neige et le sol était en contact direct avec la neige alors que le sous bois et la litière constituaient une couche protectrice dans la zone témoin. De même en été (juin-juillet 1983), les effectifs sont encore relativement élevés en subéraie témoin alors que la faune disparaît du sol brûlé par mortalité, mais aussi et surtout par fuite en profondeur. Ceci est dû au fait que le sol est directement exposé aux effets du rayonnement solaire; l'évaporation et la température augmentent plus brutalement que dans la parcelle témoin protégée par la végétation et la litière. En ce qui concerne la distribution spatiale, on remarque que la courbe des coefficients de variation (CV) en zone brûlée est toujours supérieure à celle de la zone témoin. Les animaux ont donc beaucoup plus tendance à avoir une distribution agrégative en subéraie brûlée : les ressources étant plus rares et les conditions plus sévères, la faune se regroupe dans les microbiotopes les moins défavorables, dans les plages de colluvionnement de feuilles par exemple.

## b) Diplopedes

### *Pénicillates* (Fig. 4)

Comme on l'a déjà vu les *Pénicillates* sont les Myriapodes les plus abondants. Ainsi, en comparant les courbes d'effectifs (Fig. 3 et 4) on voit que le premier pic de Myriapodes est principalement dû aux *Pénicillates*. Ces animaux disparaissent des prélèvements pendant toute la période hivernale (de décembre à avril). Dans la parcelle brûlée, les effectifs sont moindres. Le pic d'automne est peu marqué et il n'y a pas de maximum d'été car la sécheresse estivale, qui a débuté précocement en 1983, paraît très favorable au développement de ces animaux dans un sol exposé aux aléas climatiques. Les courbes de distribution spatiale sont, elles aussi, caractéristiques : les CV en zone brûlée sont toujours supérieurs à 100.

### *Iules* (Fig. 5)

Les *Iules* sont assez bien représentés dans la parcelle témoin. Il y en a peu en hiver puis leurs effectifs augmentent à partir de février, qui a été très pluvieux, et restent abondants pendant tout le

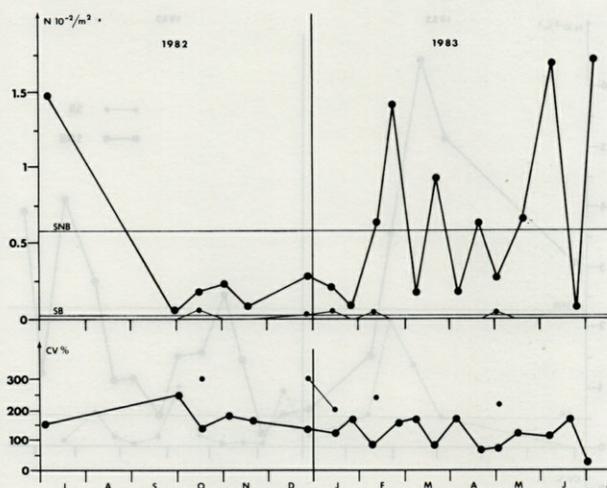


Fig. 5. — *Iules*, même légende que figure 3.  
Same legend as figure 3, *Iulidae*.

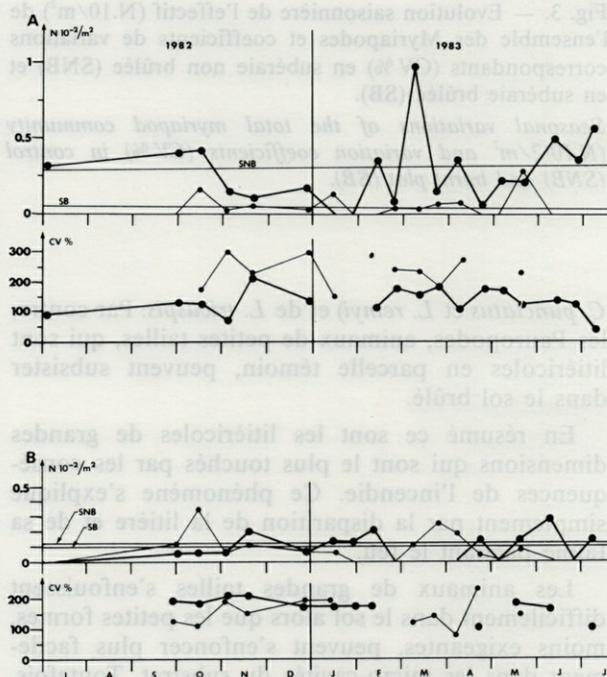


Fig. 6. — A, *Lithobius*, même légende que figure 3. B, *Geophilus*, même légende que figure 3.

A, Same legend as figure 3, *Lithobiidae*. B, Same legend as figure 3, *Geophilidae*.

printemps. On note cependant que la courbe est très irrégulière pendant cette période : les *Iules* ont, en effet, une distribution très agrégative (CV > 100) et donc le nombre d'animaux récoltés varie beaucoup selon le prélèvement.

Les *Iules* sont très sporadiques en zone brûlée; ce sont, en effet, les Myriapodes les plus affectés par le feu.

Du fait de cette quasi-disparition, la courbe des CV « brûlé » est incomplète. Mais on constate que ses valeurs restent comprises entre 200 et 300.

**c) Chilopodes**

*Lithobies* (Fig. 6, A)

Les effectifs de *Lithobies* en parcelle témoin présentent un maximum en mars et une diminution très marquée en hiver. Les abondances en sol brûlé restent généralement inférieures aux effectifs en « témoin ». Les CV en zone brûlée oscillent entre 200 et 300 (distribution très contagieuse) et sont toujours supérieurs aux CV de la zone témoin.

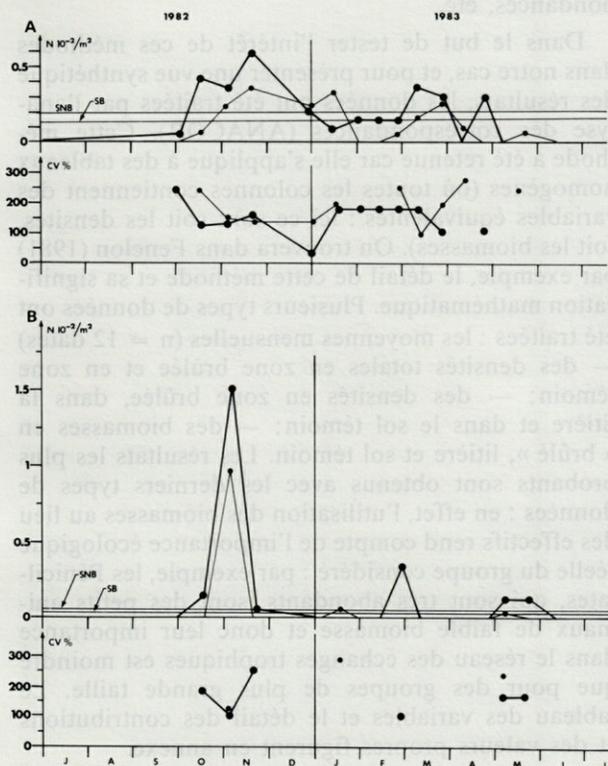


Fig. 7. — A, Symphytes, même légende que figure 3. B, Pauropodes, Même légende que figure 3.

A, Same legend as figure 3, Symphyla. B, Same legend as figure 3, Pauropoda.

*Géophiles* (Fig. 6, B)

Les *Géophiles* sont peu affectés par le feu, les variations d'effectifs et de biomasses sont voisines et ne présentent pas d'influence saisonnière marquée. De même, les courbes de CV sont comparables et voisines de 150.

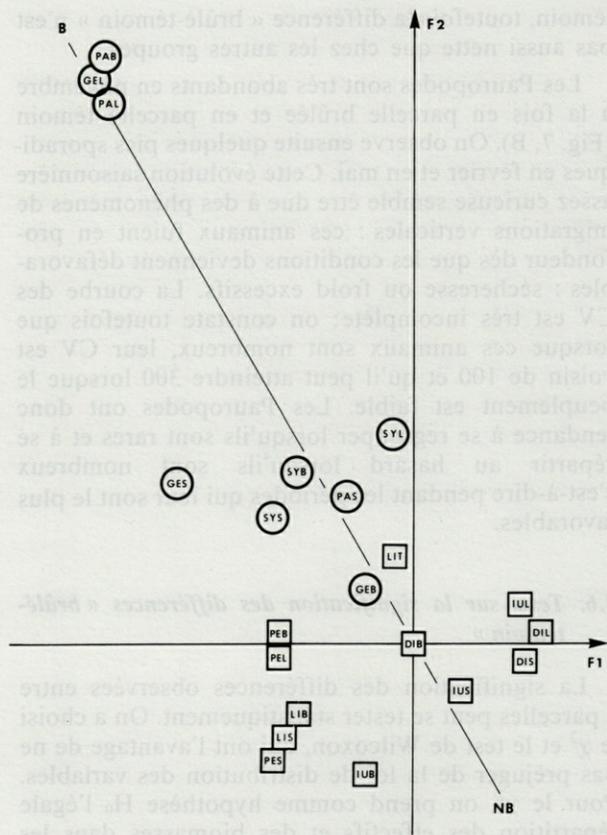


Fig. 8. — Analyse factorielle des correspondances des Myriapodes dans l'espace des stations, systèmes des axes F1 et F2. S : animaux récoltés en sol témoin, L : récoltés en litière témoin, B : récoltes en zone brûlée, DI : divers Cryptops et Glomérideres), IU : Iules, Ge : Géophiles, LI : Lithobies, PA : Pauropodes, PE : Pénicillates, SY : Symphytes. Les cercles indiquent les groupes qui perdent moins de 50 % de leur biomasse en sol brûlé et les carrés signalent les taxons qui perdent plus de 50 % de leur biomasse en zone brûlée.

Correspondence analysis of the Myriopoda in the space of the plots, F1 et F2 axis system. S : data from the control plot, data from control litter layer, B : data from burnt plot, DI : Cryptopsidae and Glomeridae, IU : Iulidae, GE : Geophilidae, LI : Lithobiidae, PA : Pauropoda, PE : Penicillata, SY : Symphyla. Circles indicate groups which loss less than 50 % of their biomass in burnt soil, squares indicate groups lossing more than 50 % of their biomass in burnt plot.

**d) Symphytes et Pauropodes (Fig. 7 A et B)**

Les Symphytes disparaissent complètement en été (Fig. 7, A) période pendant laquelle ils s'enfoncent dans le sol. Pendant le reste de l'année, leurs effectifs sont assez élevés en automne et au printemps avec une légère baisse en hiver. Les fluctuations dans la zone brûlée sont comparables mais les abondances restent toutefois légèrement inférieures.

Les coefficients de variation oscillent autour de 200 en sol brûlé et entre 100 et 200 en subéraie

témoin, toutefois la différence « brûlé-témoin » n'est pas aussi nette que chez les autres groupes.

Les Pauropodes sont très abondants en novembre à la fois en parcelle brûlée et en parcelle témoin (Fig. 7, B). On observe ensuite quelques pics sporadiques en février et en mai. Cette évolution saisonnière assez curieuse semble être due à des phénomènes de migrations verticales : ces animaux fuient en profondeur dès que les conditions deviennent défavorables : sécheresse ou froid excessifs. La courbe des CV est très incomplète; on constate toutefois que lorsque ces animaux sont nombreux, leur CV est voisin de 100 et qu'il peut atteindre 300 lorsque le peuplement est faible. Les Pauropodes ont donc tendance à se regrouper lorsqu'ils sont rares et à se répartir au hasard lorsqu'ils sont nombreux c'est-à-dire pendant les périodes qui leur sont le plus favorables.

#### 4.6. Tests sur la signification des différences « brûlé-témoin »

La signification des différences observées entre 2 parcelles peut se tester statistiquement. On a choisi le  $\chi^2$  et le test de Wilcoxon, qui ont l'avantage de ne pas préjuger de la loi de distribution des variables. Pour le  $\chi^2$ , on prend comme hypothèse  $H_0$  l'égale répartition des effectifs et des biomasses dans les deux stations, soit

$$H_0 = \frac{B + NB}{2}$$

avec B et NB respectivement l'effectif ou la biomasse en parcelle brûlée et témoin (Tabl. II).

On calcule à chaque date de prélèvement le  $\chi^2$  partiel  $(H - B)^2/H$ .

Le  $\chi^2$  est égal à la somme des  $\chi^2$  successifs; on le compare aux valeurs d'une table de  $\chi^2$ , au degré de liberté  $n - 1$  (avec  $n = 19$  séries de prélèvements).

Le test de Wilcoxon est un test non paramétrique, c'est-à-dire qu'il ne suppose aucune condition sur des paramètres statistiques. On calcule les différences  $D = B - NB$  affectées de leurs signes. Leurs valeurs absolues sont rangées par ordre croissant (soit  $n$  rangs, le nombre de séries observées). Ces rangs sont ensuite dotés du signe de la différence  $D$ , puis on effectue la somme des rangs positifs d'une part et des rangs négatifs d'autre part. On compare ces 2 sommes aux valeurs lues dans une table de Wilcoxon pour  $n$  échantillons. Les 2 séries de données sont d'autant plus proches que les sommes de rangs positifs et négatifs sont voisines.

D'après le test du  $\chi^2$ , les différences entre les zones brûlées et témoins sont significatives au seuil de 99 % pour tous les groupes à la fois pour les effectifs et les biomasses.

D'après le test de Wilcoxon, les différences sont :

- significatives à 99 % pour les Myriapodes totaux, les Iules et les Lithobies (effectifs et biomasses);

- significatives à 95 % pour les Symphyles et enfin pour les Géophiles, on a une forte probabilité pour que ces différences soient aléatoires.

Les résultats contradictoires obtenus par ces 2 tests s'expliquent par le fait que le test du  $\chi^2$  prend en compte des différences toujours positives (le  $\chi^2$  se calcule sur le carré d'une différence) alors que le test de Wilcoxon permet de distinguer le signe des différences. Ce dernier test est donc plus précis pour les données étudiées. Les conclusions statistiques sont conformes aux résultats discutés au § 4.4.

#### 4.7. Analyse factorielle des correspondances

Les analyses multivariées ont la réputation de synthétiser des grands tableaux de données. Il existe différentes méthodes : analyses hiérarchiques, analyse en composantes principales, analyse des correspondances, etc.

Dans le but de tester l'intérêt de ces méthodes dans notre cas, et pour présenter une vue synthétique des résultats, les données ont été traitées par l'analyse des correspondances (ANACOR). Cette méthode a été retenue car elle s'applique à des tableaux homogènes (où toutes les colonnes contiennent des variables équivalentes : ici ce sont soit les densités, soit les biomasses). On trouvera dans Felon (1981) par exemple, le détail de cette méthode et sa signification mathématique. Plusieurs types de données ont été traitées : les moyennes mensuelles ( $n = 12$  dates) — des densités totales en zone brûlée et en zone témoin; — des densités en zone brûlée, dans la litière et dans le sol témoin; — des biomasses en « brûlé », litière et sol témoin. Les résultats les plus probants sont obtenus avec les derniers types de données : en effet, l'utilisation des biomasses au lieu des effectifs rend compte de l'importance écologique réelle du groupe considéré : par exemple, les Pénicillates, qui sont très abondants, sont des petits animaux de faible biomasse et donc leur importance dans le réseau des échanges trophiques est moindre que pour des groupes de plus grande taille. Le tableau des variables et le détail des contributions et des valeurs propres figurent en annexe.

On a simplement représenté la répartition des objets dans le plan des axes factoriels 1 et 2 (Fig. 8) (le lecteur intéressé peut consulter les contributions des autres axes en annexe). La signification de cette analyse est double : elle a une composante saisonnière car les colonnes représentent les mois et interviennent dans les calculs, et une composante quantitative. Les plus grandes inerties (ou variance) sont dues aux Géophiles, aux « Divers » (*Cryptopsidae* et Gloméridés) et aux Iules. Ce sont des animaux qui s'opposent : les Géophiles habitent le sol brûlé alors que les Iules et les Divers, au contraire, sont des litiéricoles sensibles aux effets du feu. Entre ces deux extrêmes, on peut tracer une diagonale au

long de laquelle les animaux se répartissent selon leur sensibilité au feu (Fig. 8 : du pôle non brûlé NB au pôle brûlé B). On trouve vers le pôle NB les Iules, les « Divers », les Lithobies et les Pénicillates qui, rappelons-le, perdent plus de 50 % de leur biomasse en zone brûlée.

A l'opposé, on trouve les groupes les moins sensibles au feu et les plus humicoles : Géophiles, Symphytes et Pauropodes. On remarque que la communauté litiéricole spécialisée se regroupe dans un nuage beaucoup plus homogène que les humicoles; c'est-à-dire que les affinités inter-taxonomiques sont plus marquées chez les litiéricoles. Par contre le nuage des humicoles est beaucoup plus dispersé. Un phénomène très comparable a été observé par Athias-Binche (1981a) chez des Acariens. La faune litiéricole spécialisée est inféodée à un système d'activité biologique intense et elle est rapidement touchée par toute dégradation. Les faunes plus tolérantes se rencontrent au contraire dans des biotopes plus divers car leurs exigences sont moindres.

L'axe 1 a en outre une composante « Biomasse » : les plus importantes (Iules, Divers) se situent vers la partie positive. La composante temporelle est relativement faible, toutefois on remarque que les groupes litiéricoles sont aussi moins bien représentés en hiver alors que les groupes humicoles ont des variations saisonnières moins marquées.

En résumé, les groupes les plus sensibles aux effets du feu et de forte biomasse se situent à droite de la figure. Les biomasses et la sensibilité au feu diminuent ensuite progressivement de droite à gauche et de haut en bas sur la figure 8. L'ANACOR a donc l'avantage de résumer les résultats en un diagramme synthétique, mais la signification de cette représentation ne peut être étudiée qu'après une analyse préalable des données. Ce type de méthode présente donc un intérêt certain, mais il doit être utilisé comme un outil et non pas comme une fin en soi.

## 5. CONCLUSIONS

De nombreux auteurs ont discuté des effets du feu à court et moyen terme en région méditerranéenne. Les conclusions sont parfois contradictoires. Pour les uns, le milieu est peu affecté et se régénère identique à lui-même, pour d'autres, il subit une modification profonde. C'est qu'en fait la cicatrization dépend de la structure de la végétation antérieure : une garrigue pyrophile se reconstitue rapidement (Trabaud, 1980), alors qu'un milieu forestier demande plusieurs décades pour se restaurer. La présente étude montre que les modifications en subéraie sont profondes : le milieu, et particulièrement le sous-système sol (dont dépend en fait toute

la végétation), est gravement perturbé et l'écosystème perd temporairement son caractère forestier. Bien que les Chênes-liège repartent de leurs couronnes, le sous-bois, la litière et le sol fonctionnent comme une pelouse ou un maquis bas.

Le cycle du carbone et celui de l'azote sont dégradés; le milieu acquiert un caractère xérique par diminution du couvert végétal et disparition de la litière. L'érosion et le battage par les pluies, souvent violentes en zone méditerranéenne, accentuent la dégradation du sol. Ces profondes modifications entraînent des bouleversements dans les biocénoses et notamment au niveau du sol.

On observe une diminution brutale à la fois des biomasses et des effectifs et une disparition totale de la faune litiéricole. Or, c'est surtout cette fraction qui a un rôle essentiel dans les échanges énergétiques du sol et dans l'évolution de l'humus. La biomasse est particulièrement affectée car la faune litiéricole est composée en majorité de formes de grandes tailles. La faune qui subsiste en subéraie brûlée est constituée de formes graciles ou de petite taille capables de coloniser les couches profondes du sol. Ce peuplement est aussi caractérisé par un déficit de décomposeurs : les Géophiles qui dominent la biomasse en zone brûlée sont en effet des prédateurs. Un an après le feu, ces altérations sont toujours visibles. Le fonctionnement de l'écosystème ne retrouvera ses modalités antérieures qu'au bout de plusieurs années, à condition que le milieu ne subisse pas d'autres incendies. En effet, non seulement la litière doit se reconstituer, ce qui est rendu plus difficile sur un sol soumis à l'érosion, mais encore elle doit être formée de feuilles en couche continue (et non de brindilles d'épineux comme en maquis) pour être colonisée par les microorganismes et une faune édaphique pionnière qui contribueront à la constitution d'une couche de fermentation, strate essentielle de la pédogenèse de surface.

## BIBLIOGRAPHIE

- ATHIAS F., 1975. Données complémentaires sur l'abondance et la distribution verticale des microarthropodes de la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). *Bull. Mus. natl. Hist. nat.*, 3<sup>e</sup> sér., **308** (écol. gén.) : 1-28.
- ATHIAS-BINCHE F., 1981a. Contribution à la connaissance des Uropodides libres (Arachnides : Anactinotriches) de quelques écosystèmes forestiers européens. Thèse d'Etat, Paris VI, 308 p.
- ATHIAS-BINCHE F., 1981b. Différents types de structure des peuplements d'Uropodides édaphiques de trois écosystèmes forestiers (Arachnides : Anactinotriches). *Acta Oecologica, Oecol. gene.*, **2** (2) : 153-169.
- ATHIAS-BINCHE F., 1982. Ecologie des Uropodides édaphiques (Arachnides : Parasitifformes) de trois écosystèmes forestiers. 3. Abondances et biomasses des microarthropodes du sol, facteurs du milieu, abondance et distribution spatiale des Uropodides. *Vie Milieu*, **32** (1) : 47-60.

- ATHIAS-BINCHE F. & SAULNIER L., 1986. Modalité de cicatrisation des écosystèmes méditerranéens après incendie : cas de certains Arthropodes du sol. 1. Introduction, stations d'étude. *Vie Milieu*, **36** (2) : 117-124.
- BACHELIER G., 1978. La faune des sols, son écologie et son action. O.R.S.T.O.M., Paris, 391 p.
- BROLEMANN H.W., 1930. Eléments d'une faune des Myriapodes de France. Chilopodes. Toulouse, Imprimerie toulousaine : 405 pp.
- BROLEMANN H.W., 1935. Faune de France, 29 : Diplopedes Chilognathes. I. Paris, P. Lechevalier : 368 p.
- CANCELA DA FONSECA J.P., 1966. L'outil statistique en biologie du sol. III Indices d'intérêt écologique. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **3** (3) : 381-407.
- DEMANGE J.M., 1981. Les Mille-pattes. Paris, Boubée : 284 p.
- EASON E.H., 1979. The effect of the environment on the number of trunk-segments in the Geophilomorpha with special reference to *G. carpophagus*, Leach. in : Myriapod biology. M. Camatini (Ed.) Academic Press. New-York London : 233-240.
- FENELON J.P., 1981. Qu'est-ce que l'analyse des données ? Lefonen, Paris : 311 p.
- GEOFFROY J.J., 1979. Les peuplements de Chilopodes et de Diplopedes d'une chênaie-charmaie. Thèse 3<sup>e</sup> cycle, Univ. Paris VI : 179 p.
- GEOFFROY J.J., 1981. Etude d'un écosystème forestier mixte. V : Traits généraux du peuplement de Diplopedes édaphiques. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **18** (3) : 357-372.
- HEALY M.J.R., 1962. Some basic statistical technics in soil biology. In Progress in Soil Zoology. P.W. Murphy (Ed.), Butterworths, London : 3-9.
- HEALEY I.N., 1971. Apterigotes, Pauropods and Symphylans. In : Methods of study in quantitative soil ecology. Phillipson, J. (ed.), Oxford, Blackwell : 209-232.
- SACCHI C.F. & TESTARD P., 1971. Ecologie générale. Organismes et milieu. Doin, Paris, 480 p.
- SAHLI F., 1969. Contribution à l'étude du développement post-embryonnaire des Diplopedes Iulides. *Ann. Univ. Sarav.*, **7** (1) : 154 p.
- SAULNIER L., 1983. Conséquences du feu sur les Myriapodes édaphiques d'une subéraie des Albères. Mémoire ENITA/Labo. Arago, 46 pp.
- TRABAUD L., 1980. Impact biologique et écologique des feux des végétation sur l'organisation, la structure et l'évolution de la végétation des zones de garrigues du bas Languedoc. Thèse, Montpellier : 265 p.

Reçu le 15 juillet 1985; received July 15, 1985

Accepté le 6 septembre 1985; accepted September 6, 1985

## ANNEXE

## ANACOR

Num	Iter	Val propre	Pourcent	Cumul
2	1	0,40358460	39.488	39.488
3	1	0,24786174	24.251	63.739
4	2	0,15189999	14.861	78.601
5	1	0,11985463	11.727	90.328
6	1	0,04981098	4.874	95.202
7	2	0,02531405	2,477	97,678
8	2	0,01914946	1.874	99.552
9	2	0,00427229	0.418	99.970
10	4	0,0001502	0.015	99.985
11	1	0,00010251	0.010	99.995
12	1	0,00005548	0.005	100,000

Tableau des valeurs propres

	II	QLT	POID	INR	#F	COR	CTR	2#F	COR	CTR	3#F	COR	CTR
1	IULB	235	3	12	- 332	27	1	- 773	143	7	- 414	41	3
2	IULL	985	336	159	616	783	316	242	121	79	- 6	0	0
3	IULS	981	296	96	209	132	32	- 300	274	108	- 192	111	72
4	LITB	649	23	44	- 751	286	32	- 492	123	23	- 609	189	56
5	LITL	735	66	38	- 166	48	5	- 516	457	71	- 314	171	43
6	LITS	971	140	155	- 827	607	238	- 598	318	203	- 133	16	17
7	PENB	658	4	6	- 803	442	6	- 55	2	0	- 556	212	8
8	PENL	248	11	35	- 850	223	20	- 86	2	0	- 127	5	1
9	PENS	617	14	28	- 883	388	28	- 673	226	26	- 74	3	1
10	GEOB	878	54	59	- 342	106	16	- 289	75	18	- 856	661	262
11	GEOL	980	6	154	-2 050	171	67	-3 334	451	287	-1 469	88	91
12	GEOS	990	45	208	-1 467	452	238	- 976	200	171	1 227	316	442
13	SYMB	729	1	5	- 787	129	2	1 010	213	4	- 564	66	2
14	SYML	757	0	1	- 86	2	0	1 237	428	1	-1 081	327	1
15	SYMS	858	2	5	- 949	373	5	- 710	208	5	- 541	121	4
16	PAUB	978	1	18	-1 987	148	7	3 403	434	33	-1 720	111	14
17	PAUL	971	1	23	-1 879	142	8	3 311	441	42	-1 638	108	17
18	PAUS	541	1	2	- 445	63	0	846	227	2	- 600	115	1
19	DIVB	0	0	0	0	0	0	0	0	0	- 0	0	0
20	DIVL	82	28	186	679	69	32	88	1	1	- 185	5	6
21	DIVS	168	17	41	563	132	14	- 33	0	0	244	25	7

1#F, 2#F, 1#F coordonnées de l'objet sur les axes 1 à 3

COR : (Corrélation) Contribution relative de l'axe à l'inertie de l'objet.

QLT : Qualité de la représentation de l'objet dans l'espace réduit = somme des COR pour l'ensemble des facteurs extraits.

CTR : Contribution de chaque objet à l'inertie du facteur considéré.

INR : Inertie dans le nuage : distance au centre de gravité pondérée par le poids.

POID : Masse statistique de l'objet.

# STRUCTURE ET ÉVOLUTION DU PEUPLEMENT D'*EUPHYDRYAS AURINIA* ROTTEMBURG (LEPIDOPTERA) DANS LE SUD-OUEST EUROPÉEN

*Structure and evolution of the Euphydryas aurinia Rott.  
population (Lepidoptera) in the south-west of Europe*

Robert MAZEL

Université de Perpignan — Taxonomie expérimentale  
avenue de Villeneuve, 66000 Perpignan

LEPIDOPTERA  
*EUPHYDRYAS AURINIA*  
PLANTE-HÔTE  
ECOTYPE TROPHIQUE  
HYBRIDATION  
EVOLUTION

**RÉSUMÉ.** — Le peuplement du Nymphalide paléarctique *Euphydryas aurinia* Rott., très polymorphe et divisé en un grand nombre de sous-espèces, est étudié du point de vue biologique et évolutif. Des critères morphométriques permettent de séparer des ensembles de populations dont les larves consomment la même plante et qui correspondent sensiblement aux sous-espèces géographiques. L'intervention expérimentale des plantes-hôtes entre ces entités entraîne diverses perturbations des cycles biologiques et révèle l'existence d'un contrôle génétique complexe de la spécificité trophique. Les croisements entre sous-espèces produisent différents degrés d'« hybrid breakdown » mais aucune stérilité absolue n'a été mise en évidence. L'hybridation pluritaxonomique souligne l'importance des rapports gènes-cytoplasme dans ces phénomènes. Sur le terrain, l'analyse morphométrique oppose l'intergradation primaire, par passage d'une plante-hôte à une autre, à l'intergradation secondaire qui s'effectue avec échanges orientés de gènes dans les zones de contact. L'expérimentation concorde avec ces observations. L'adaptation trophique et l'isolement sont enfin considérés dans une perspective évolutive.

LEPIDOPTERA  
*EUPHYDRYAS AURINIA*  
HOSTPLANT  
TROPIC ECOTYPE  
HYBRIDATION  
EVOLUTION

**ABSTRACT.** — The paelearctic checkerspot butterfly *Euphydryas aurinia* is highly polytypic and has been divided into numerous subspecific entities by taxonomists. The present study considers the populations biology and evolutionary aspects of the problem. Thanks to morphometry, it is possible to define entities which coincide with sets of populations characterized by foodplants and distribution areas. These entities may be thus considered as subspecies, both morphologically and biologically. An absolute foodplant specificity is observed in each set of populations; forced foodplant changes result in various perturbations which in many cases are fatal. This specificity is genetically determined in a complex way. Crosses between different subspecies produce various grades of hybrid breakdown; sterility of crosses, in all tested cases, is neither total nor absent. Some intermedian populations have been observed in areas where a contact was to be expected. Morphometric methods allow to disclose gene exchanges and the genesis of a secondary intergradation zone. It is otherwise possible to obtain individuals similar to those found in the contact zone by crossing the two parent subspecies. Although the fact that *E. aurinia* represents only one single species must be considered undoubted, the internal diversity which has been demonstrated raises questions about the definition of a species. Finally the relationships between adaptation, which selects trophic ecotypes, and evolution are discussed.

Il y a plus de douze ans, E. Mayr écrivait : « En dépit de l'énorme littérature sur ce que l'on nomme les races d'hôtes, nous sommes encore loin de comprendre ce phénomène et ses implications évolutives » (1974).

En dehors de toute appréciation sur la valeur des travaux effectués, cette réflexion situe effectivement les bases de la recherche de nombreux lépidoptéristes durant les dernières décennies.

Différentes directions complémentaires ont ainsi été tracées : distribution des plantes de ponte (Wicklund, 1975); reconnaissance des plantes nourricières par les chenilles (Dethier, 1959; Chew, 1975, 1980); éthologie et déterminisme chimique (Schoonhoven, 1969; Erikson et Fenny, 1974; Dethier, 1980); etc. L'équipe californienne constituée autour de P.R. Ehrlich explore, avec un éclairage essentiellement écologique, l'ensemble de ces questions chez le Nymphalide néarctique *Euphydryas editha* Bsdv. (Ehrlich, White, Singer, Mc Kennie, Gilbert, 1975) et en dégage une interprétation évolutive originale.

Avec des moyens beaucoup plus modestes, fondés sur les données de terrain et appuyés par l'élevage et l'hybridation expérimentale, nous avons abordé l'étude des populations d'*Euphydryas aurinia* Rott. dans le sud-ouest de l'Europe (Mazel, 1982a, 1984).

Ce matériel biologique, complété par les espèces et genres voisins, nous permet de proposer quelques éléments de réponse aux questions que pose l'évolution des Insectes phytophages.

## I. — MÉTHODES

### 1. Analyse de la variation du peuplement

Elle utilise classiquement la comparaison des caractères morphologiques et les critères biométriques.

#### A. Morphologie larvaire

Le deuxième segment abdominal des chenilles parvenues à leur dernier stade (Fig. 1) dépourvu de tout appendice, reflète le graphisme propre aux différentes sous-espèces. L'extension des macules claires dorsales et stigmatales oppose deux formes ornementales : celle du type, hétéromorphe, à grandes taches latérales, et celle des sous-espèces méditerranéennes, *beckeri* et *provincialis*, caractérisées par un semis presque uniforme de ponctuations claires.

Les pattes thoraciques habituellement noires ne sont jaunes, à notre connaissance, que dans le groupe de *provincialis*. Ce caractère est récessif dans les croisements.

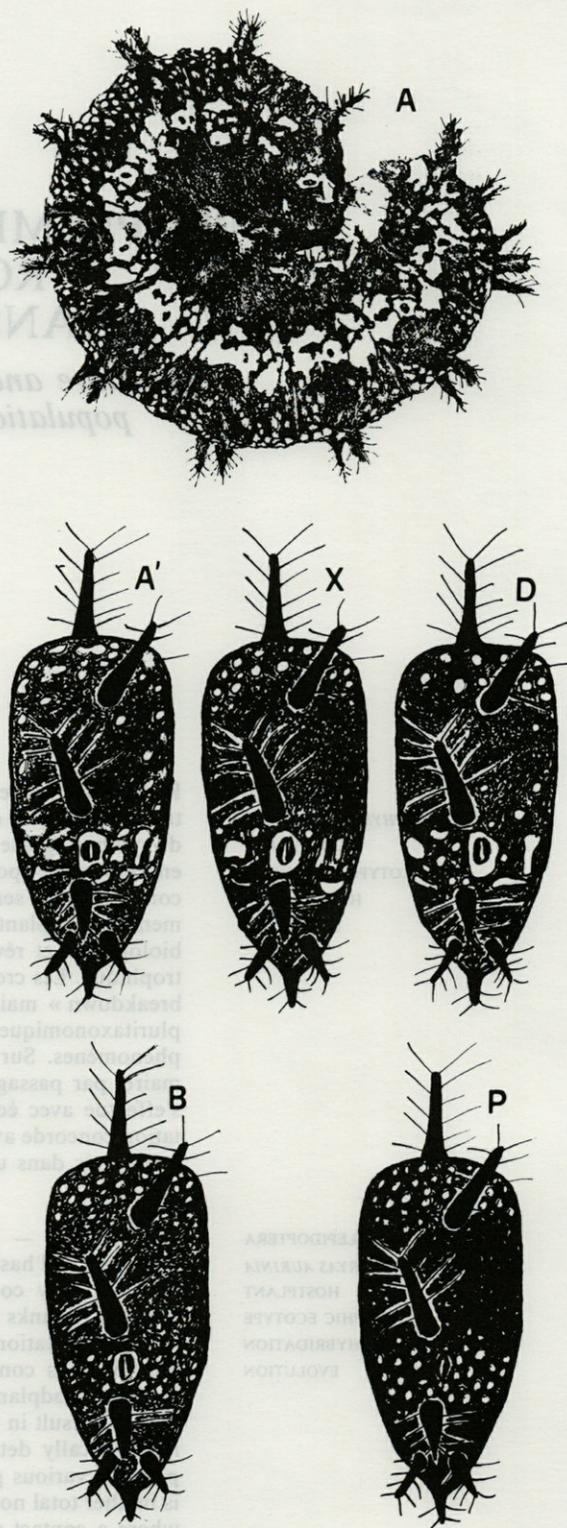


Fig. 1. — Chenilles d'*E. aurinia*. Ornementation générale et détail du deuxième segment abdominal. A, A' : *E. aurinia aurinia*; X : *E. a. xeraurinia*; D : *E. a. pyrenes-debilis*; B : *E. a. beckeri*; P : *E. a. provincialis*. (A : Photo. A. Lerouge; dessin R. Barrière).

*E. aurinia* caterpillars. General ornamentation and detailed view of the second abdominal segment.

**B. Morphologie imaginale**

Graphisme et chromatisme alaires (Fig. 2) demeurent le fondement des séparations subsécifiques originelles. La recombinaison de ces caractères, chez les hybrides expérimentaux, permet de mieux définir leur réalité car ils se manifestent clairement dans le jeu des dominances et récessivités.

**C. Critères morphométriques**

La variation de la largeur de la bande antemarginale de l'aile postérieure, relativement à la dimension de cette même aile, fournit un rapport « d/D » (Fig. 3) (Mazel 1982b) d'utilisation facile, bien visualisé par les histogrammes (Fig. 4) ou les figures diagrammatiques (Fig. 5).

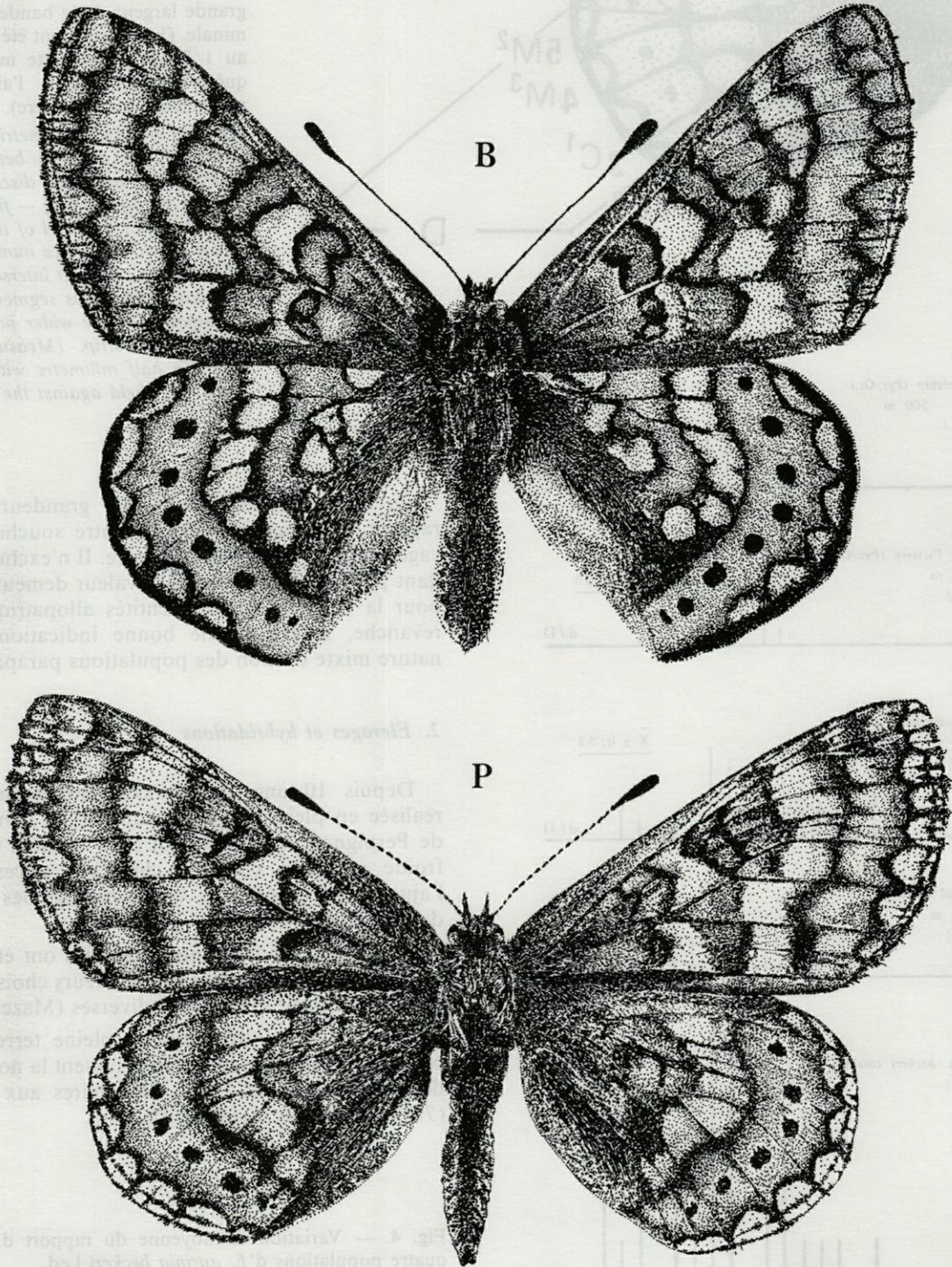


Fig. 2. — B : *E. aurinia beckeri* Led.; P : *E. aurinia provincialis* Bsdv. (Photo. A. Lerouge; dessin S. Agbalo).

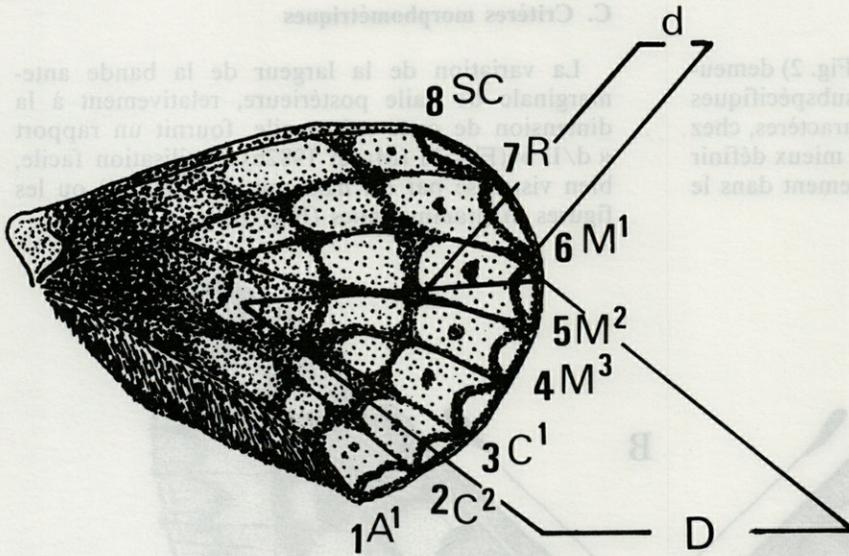
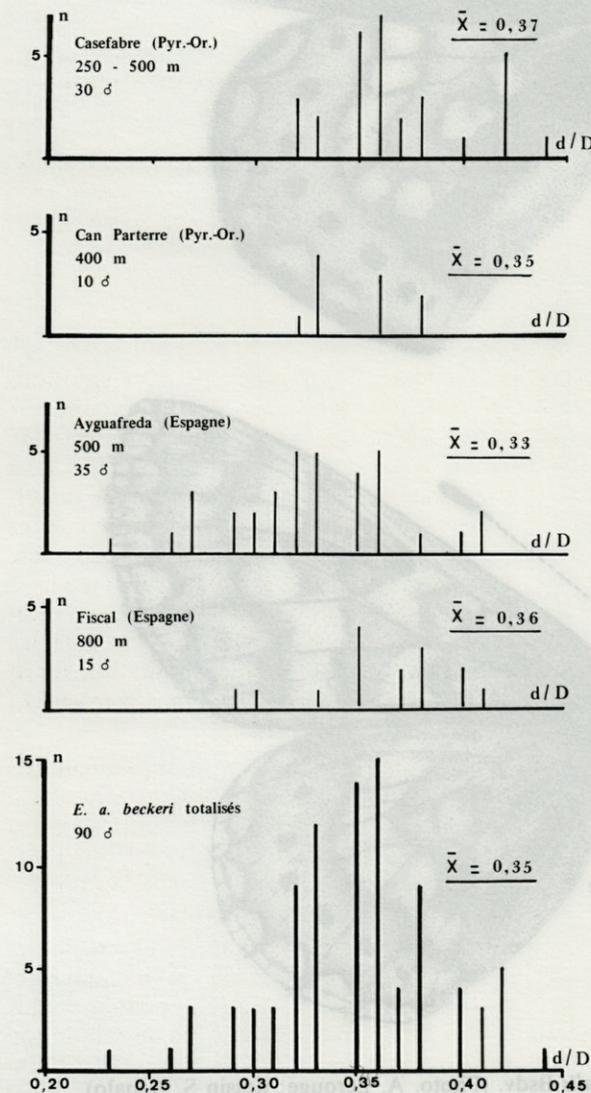


Fig. 3 — Mesure du critère morphométrique « d/D ». D : distance entre le centre de la petite macule discale claire et la limite de l'aile, franges non comprises, au niveau du sommet du chevron sub-terminal de l'espace 5. d : largeur de la bande rouge selon son intersection avec la ligne D précédente. Ce segment correspond habituellement à la plus grande largeur de la bande ante-terminale. (Les relevés ont été effectués au 1/2 mm sur règle mince plaquée contre l'aile à l'aide d'un mouvement à crémaillère).

Measure of the morphometric « d/D » criterium. D : distance between the centre of the small light discal macula and the tip of the wing — fringes not included — at the level of the sub-terminal chevron of space number 5. d : width of the red strip intersecting the previous D line. This segment usually corresponds to the wider part of the anteterminal strip. (Measurements were taken in half millimetre with a thin, small ruler held against the wing).



La recombinaison exacte des grandeurs de ce rapport, dans les croisements entre souches d'élevage, traduit l'intérêt de ce critère. Il n'exclut cependant pas la convergence et sa valeur demeure faible pour la comparaison des entités allopatriques. En revanche, il donne une bonne indication sur la nature mixte ou non des populations parapatriques.

## 2. Elevages et hybridations

Depuis 10 ans, toute l'expérimentation a été réalisée en plein air, sur le campus de l'Université de Perpignan, avec l'appoint d'un élément de serre froide et d'une chambre climatisée nécessaire à l'ajustement de certains cycles biologiques ou des dates d'émergence.

Seuls les accouplements spontanés ont été effectués par mise en présence des géniteurs choisis, dans des enceintes de dimensions diverses (Mazel, 1984).

Des cultures entretenues en pleine terre ou en pots et des rameaux coupés fournissent la nourriture des chenilles et les fleurs nécessaires aux imagos (*Thymus vulgaris*, *Scabiosa* sp., etc).

Fig. 4. — Variation et moyenne du rapport d/D chez quatre populations d'*E. aurinia beckeri* Led. Variation and average d/D ratio in four populations of *E. aurinia beckeri* Led.

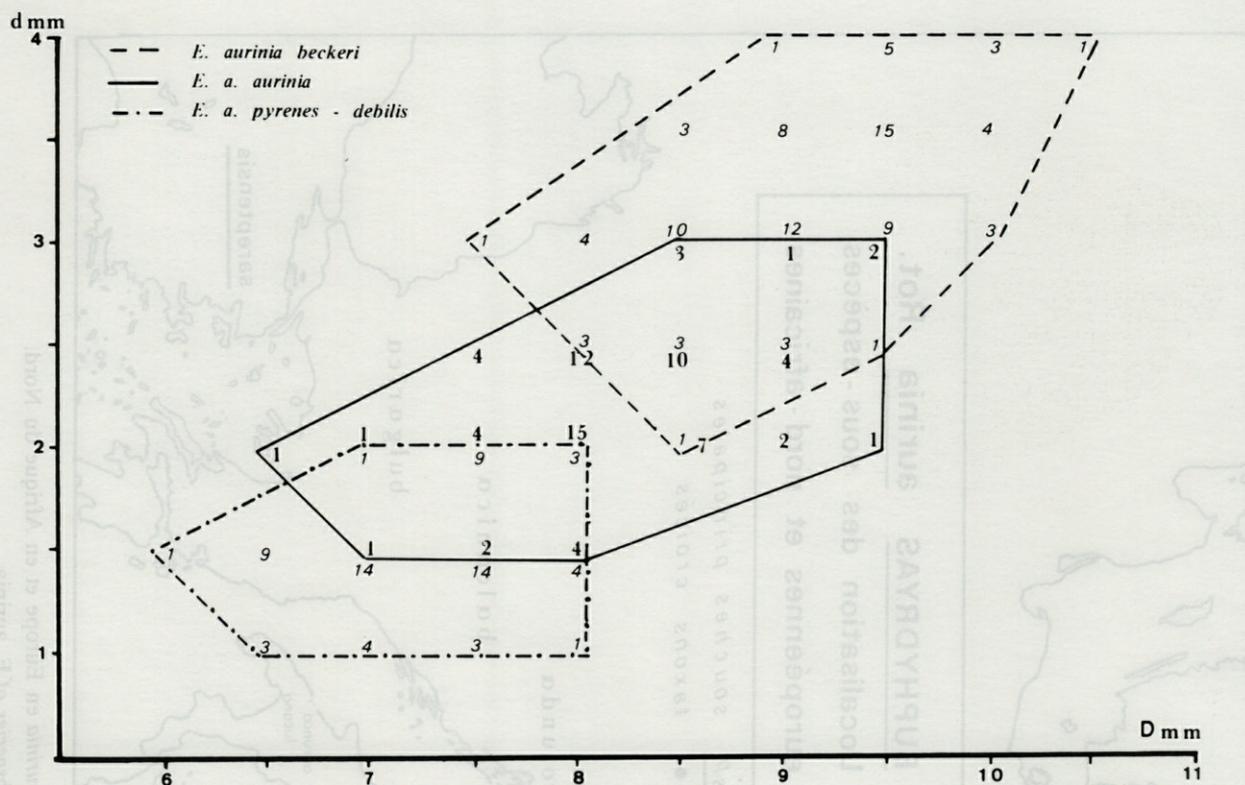


Fig. 5. — Distribution des fréquences de D et d chez trois sous-espèces d'*E. aurinia*. Pour plus de clarté, seule l'enveloppe des points sera généralement utilisée dans les figures.

Distribution of the frequencies of d and D in three subspecies of *E. aurinia*. For purposes of clarity, only the outward limit of the points will generally be used in the figures.

## II. — GÉONÉMIE ET VARIATION DU PEUPLEMENT

### 1. Variation biogéographique

Considérée dans son ensemble, l'entité paléarctique typique que constitue *E. aurinia* s'étend de l'Océan Atlantique au Pacifique, depuis le bord de la mer en Irlande à 2 500 m d'altitude dans les Pyrénées, les Alpes, le Caucase, etc.

A. Seitz (1907) et L.G. Higgins (1930) en ont particulièrement souligné la forte variabilité morphologique. Ainsi, quelques 25 taxons se répartissent sur le seul secteur géographique étudié ici... (Fig. 6). Il n'est donc pas surprenant que certaines dissensions se manifestent entre les interprétations des auteurs et A. Spuler (1908), R. Verity (1952), W. Forster et T. Wohlfhart (1955), W.L. Manley et H.G. Allcard (1970), etc, érigent telles ou telles formes en espèces distinctes. Notre propos n'étant pas de nature taxonomique, nous considérerons à priori et pour plus de clarté dans la présente étude, tous les taxons comme sous-espèces.

Cependant, si un fort polymorphisme se mani-

festé à l'échelle géographique du peuplement, nous marquons beaucoup de réserves en ce qui concerne d'éventuels changements se produisant à court terme dans les phénotypes d'une population. Cette idée a été introduite par Ford et Ford (1930) et citée depuis à toute occasion. De fait, les résultats donnés par ces auteurs demeurent assez ténus, dans le domaine concerné ici, et il est audacieux de les généraliser à un peuplement précisément aussi divers que celui d'*E. aurinia*. Il est en effet fort possible que les observations se rapportent à une population d'origine mixte, relativement instable, comme le montrera plus loin l'analyse du peuplement.

En revanche, ces remarques ne s'appliquent pas aux grandes variations d'importance numérique ou d'extension des colonies (Robbins, 1972), soulignées encore chez *E. aurinia castillana* (Templado, 1975) et dans des populations d'autres *Euphydryas* (Singer et Ehrlich, 1979; Ehrlich et coll., 1980).

La combinaison des variations individuelles et géographiques désigne donc *E. aurinia* comme sujet privilégié des études de spéciation, peut-être plus encore que les *Euphydryas* néarctiques du fait de son élevage relativement aisé.

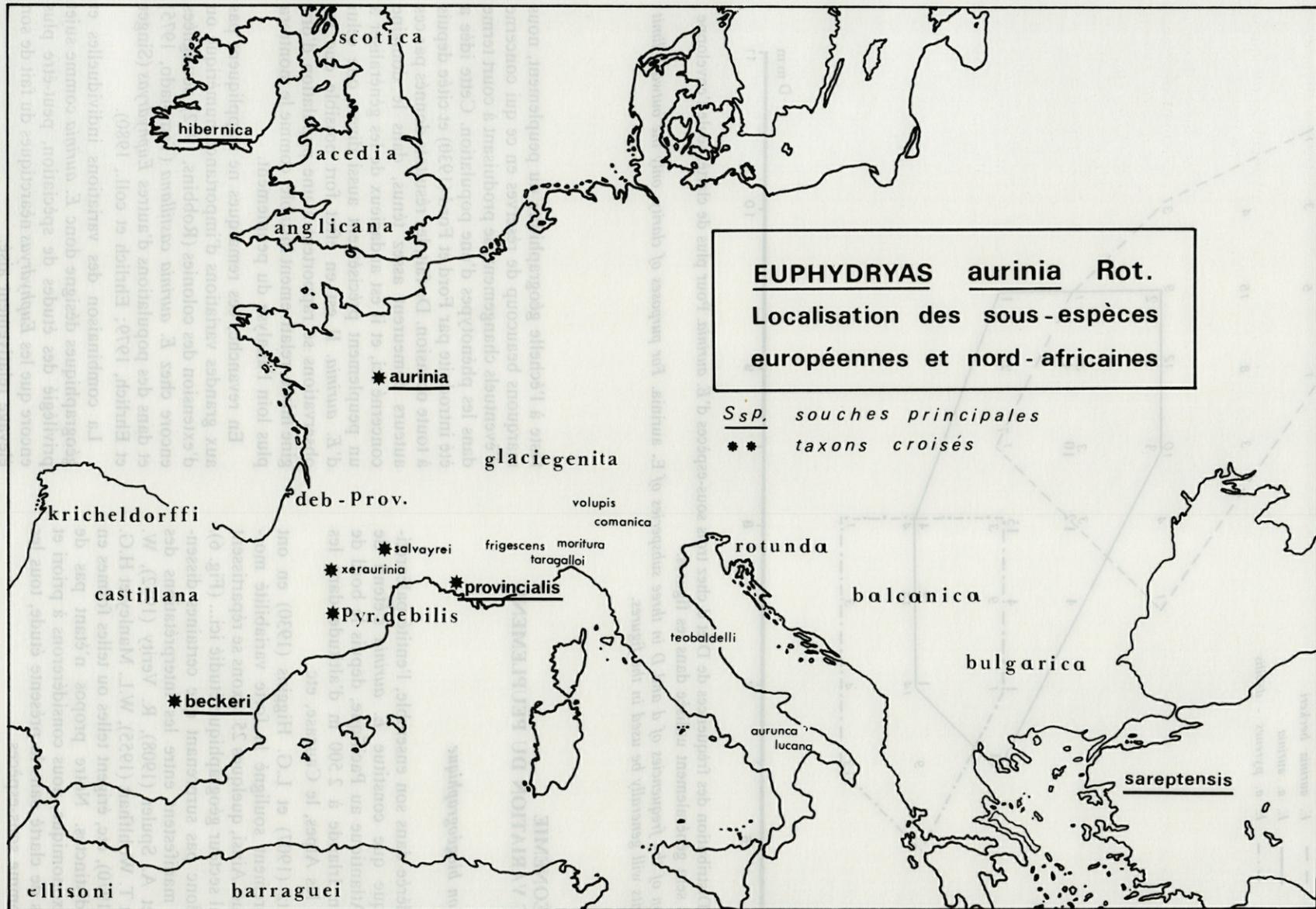


Fig. 6. — Localisation géographique des sous-espèces d'*E. aurinia* en Europe et en Afrique du Nord.  
 Geographic localization of the European and North-African subspecies of *E. aurinia*.

## 2. Variation trophique

En conditions naturelles, les populations d'*E. aurinia* se révèlent presque toutes monophages alors que coexistent dans leur biotope plusieurs plantes-hôtes potentielles, certaines utilisées contradictoirement par d'autres populations. En première approximation, une bonne concordance s'établit entre les distinctions taxonomiques subsécifiques et cette sélectivité trophique de sorte que les principales sous-espèces étudiées s'identifient à des écotypes trophiques selon le système suivant :

- *E. aurinia aurinia* Rottemburg : *Succisa pratensis*
- *E. aurinia xeraurinia* Mazel : *Scabiosa columbaria* (*Knautia arvensis*);
- *E. aurinia hibernica* Birchall : *Succisa pratensis*;
- *E. aurinia provincialis* Boisduval : *Cephalaria leucantha*;
- *E. aurinia salvayrei* Mazel : *Cephalaria leucantha*;
- *E. aurinia frigescens* Verity... — ? ;
- *E. aurinia beckeri* Lederer : *Lonicera etrusca* (et autres *Lonicera*);
- *E. aurinia glaciegenita* Verity : *Gentiana kochiana*;
- *E. aurinia pyrenes-debilis* Verity : *Gentiana alpina* (*Gentiana kochiana*);
- etc.

Seules les larves de *xeraurinia* paraissent consommer simultanément deux végétaux de genres différents, quoiqu'encore très proches, *Scabiosa columbaria* et *Knautia arvensis*, comme nous l'avons observé près de Salvezines (Aude) et à Lalbenque (Lot). En revanche, *Cephalaria leucantha* n'est pas utilisée alors qu'elle abonde dans ces localités et qu'elle nourrit seule *salvayrei* dans l'Aveyron, la Lozère, etc., c'est-à-dire à quelques dizaines de kilomètres du Lot.

Près de Toulouse, quelques populations morphologiquement très hétérogènes sont établies sur *Scabiosa atropurpurea*, seule Scabieuse disponible dans le biotope.

En Espagne, *Lonicera etrusca*, *implexa*, *hispanica* et *periclymenum* sont exploités par les différentes populations de *beckeri* et *castillana* Obth (Templado, 1975). Tous ces végétaux appartiennent à la section *caprifolium* du genre *Lonicera* (Willkomm et Lange, 1870).

Dans les Pyrénées-Orientales, l'Ariège et l'Andorre, *pyrenes-debilis* colonise les pelouses rases à *Gentiana alpina* mais en limites d'aires et en conditions ponctuelles favorables, *G. kochiana* se trouve également consommée (Port de Pailhères en Ariège à 2 000 m).

Il ne paraît pas nécessaire de multiplier les exemples pour établir la réalité de la spécificité trophique observée sur le terrain à l'échelle des populations, même si certaines plantes nourricières

nous demeurent inconnues ou incertaines, telles celles de *frigescens* ou des sous-espèces italiennes et nord-africaines.

Dans l'ensemble de son peuplement, *E. aurinia* se montre donc apte à utiliser des ressources variées mais l'apparente polyphagie qui en résulte naît en réalité de l'énumération des plantes-hôtes de peuplements monophages ou très faiblement oligophages. Cette situation est assez proche de celle décrite chez *E. editha* (White et Singer, 1974) mais se distingue par une spécificité trophique plus accusée qui transcende la population et s'impose à un palier schématiquement sub-spécifique.

Ce sont surtout les implications génétiques que supposent de telles particularités nutritionnelles que nous avons testées expérimentalement.

## III. — DONNÉES EXPÉRIMENTALES

### 1. Hybridation

L'expérimentation a porté sur des populations différentes issues des sous-espèces *aurinia* Rottemburg, *xeraurinia* Mazel, *salvayrei* Mazel, *provincialis* Boisduval, *beckeri* Lederer et *pyrenes-debilis* Verity (Fig. 6). Le protocole initial visait à contrôler le degré d'interfertilité de ces sous-espèces.

Quelques centaines de croisements, correspondant à une cinquantaine de combinaisons, ont été effectués aux niveaux F1, F2 et par retour aux souches parentales. Nous nous bornerons à citer ici quelques résultats (Mazel 1984).

1. Les croisements réciproques ( $\text{♀}1/\text{♂}2$  et  $\text{♀}2/\text{♂}1$ ) ne fournissent pas des résultats symétriques, morphologiquement et quantitativement. Les combinaisons de retro-croisement montrent l'importance de la synergie génome-cytoplasme dans le développement de l'œuf, comme le soulignait G. Cousin chez les Gryllidae (1967 et ante). Les résultats des recombinaisons cyto-géniques obtenues s'accordent avec les croisements effectués chez les Nymphalides américains du genre *Phyciodes* (Oliver 1980) et complètent l'analyse de ces phénomènes au niveau bitaxonomique (Oliver 1979).

2. Des hybridations complexes, « pluritaxonomiques » révèlent d'autres aspects des régulations cyto-géniques.

Les histogrammes et diagrammes, fournis par l'utilisation du rapport « d/D », font apparaître l'homogénéité spectaculaire des combinaisons triples, (Fig. 7), plus marquée que chez les F1 bitaxonomiques.

Les « hybrides doubles », recombinant des F1 issues de quatre souches parentales taxonomiquement distinctes, montrent une sélectivité phénotypique également étroite (Fig. 8a), d'un type très voisin

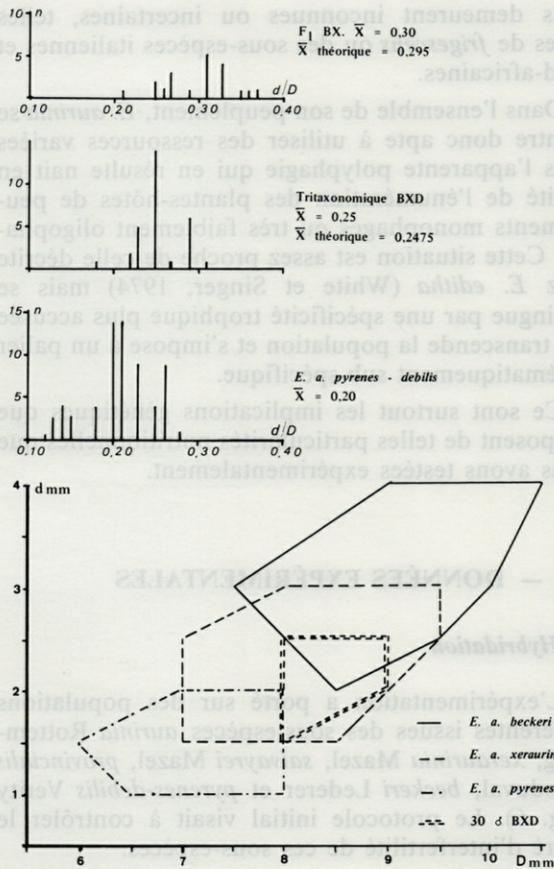


Fig. 7. — Hybride tritaxonomique BXD et ses formes parentales. La position de l'aire hybride semble traduire logiquement la combinaison réalisée. Sa faible extension est en accord avec l'homogénéité de l'habitus que présentent les Papillons obtenus et on peut penser qu'elle exprime une variabilité réduite à un petit nombre de combinaisons géniques.

*Hybrid tritaxonomic BXD and its parental forms. The place of the hybrid area seems to express logically the combination achieved. Its small extension is in agreement with the homogeneity of the habitus presented by the butterflies obtained and justifies the idea that it is the expression of a liability to vary in a restricted manner to a small number of genic combinations.*

du précédent, beaucoup plus proche des combinaisons bitaxonomiques F1 que F2. Le nombre d'individus obtenus est généralement grand, très supérieur à celui des F2 traditionnelles.

Ces faits évoquent la « revalorisation sexuelle » définie par C. Puisségur (1964) et reprise précisément à propos de l'hybridation plurispécifique réalisée dans les genres *Chrysocarabus* et *Chrysotribax* chez les *Carabidae* (Puisségur, 1983).

Les combinaisons multiples, additives, de la forme ♀ 1-2/♂3, puis ♀ 1-2-3/♂4, ..., outre les difficultés liées au délai d'obtention, semblent génétiquement plus fragiles. La figure 8b exprime une

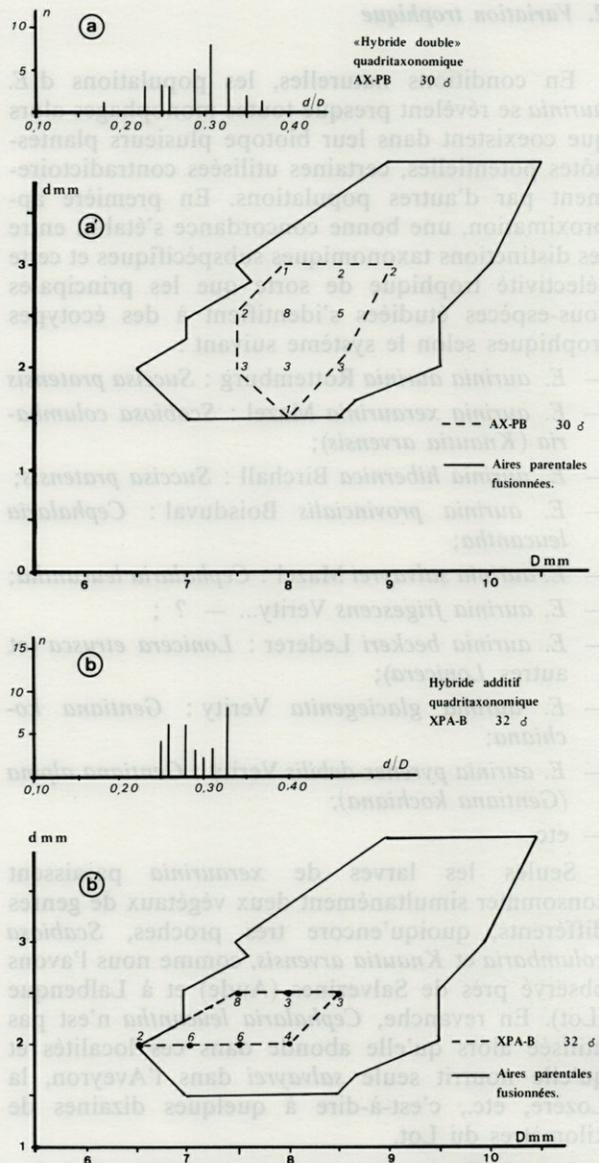


Fig. 8. — Combinaisons quadraxonomiques. a - a', « hybride double » AX-PB. - a - Le caractère unimodal de l'histogramme évoque une F<sub>1</sub>. - a' - La faible extension du diagramme hybride indique la réalisation d'un nombre restreint de phénotypes. b - b', hybride additif XPA-B. - b, L'histogramme atypique traduit un groupement très sélectif des valeurs de d/D. - b' - La variation minimale (0,5 mm) de la largeur de la bande subterminale des ailes postérieures (d) s'oppose au nombre considérable de combinaisons génétiquement possibles.

*Quadraxonomic combinations. a - a' : « double hybrid » AX-PB. - a - The unimodal histogram reminds one of an F<sub>1</sub>. - a' - The small extension of the hybrid diagram shows that a restricted number of phenotypes have been achieved. b - b' : additional hybrid XPA-B. - b - The atypical histogram expresses a very selective grouping of the values of d/D. - b' - The minimal variation of the width (0,5 mm) of the subterminal strip of the back-wings (d) is in opposition with the very great number of genetically possible combinations.*

sélection morphologique très différente des précédentes, pour une combinaison quadritaxonomique de ce type.

Deux femelles du croisement ♀ DAX/♂ B (♀ *pyrenes-debilis/aurinia/xeraurinia*/♂ *beckeri*) ont produit une descendance de 450 individus environ (216 imagos et plus de 200 chenilles retirées des élevages). Dans le croisement réciproque, 2 ♀ *beckeri* fécondées par des mâles DAX ont donné deux pontes : l'une n'a pas éclos, l'autre n'a fourni que 16♂ et 8♀.

Ces quelques données traduisent à la fois, nous semble-t-il, la fragilité et l'ampleur des possibilités de régulation que les génomes mobilisent dans la structuration d'un individu viable. En ce sens, l'hybridation pluritaxonomique pourrait offrir une approche nouvelle des mécanismes en cause...

3. Les croisements bitaxonomiques, classiques, réalisés entre les cinq taxons de référence font apparaître des aptitudes à l'hybridation très diverses.

Les mâles *beckeri* restent souvent indifférents à la présence des femelles des autres taxons à tel point que les croisements ♀ *aurinia* ou ♀ *xeraurinia*/♂ *beckeri* s'obtiennent avec beaucoup de difficultés. A l'inverse, les femelles *beckeri* sont très attractives pour tous les mâles. Dans tous les autres cas, les copulations spontanées se déroulent sans particularité notable.

Les disparités structurales, en particulier les tailles variant presque du simple au double et les ornementsations très dissemblables entre *beckeri* et *pyrenes-debilis*, ne constituent pas un obstacle aux croisements. En revanche, *aurinia* et *xeraurinia*, morphologiquement très proches, ont une descendance nulle ou réduite à quelques individus dès la F1. Il en va de même pour la plupart des combinaisons entre *xeraurinia* et *pyrenes-debilis* (ces résultats, liés au trophisme larvaire, seront repris plus loin).

Les croisements qui impliquent *beckeri* fournissent des hybrides de première génération le plus souvent nombreux, robustes (hétérosis), et bien marqués par la dissymétrie qui oppose les deux F1 réciproques.

Dans tous les cas, les produits F2 (F1 par F1) atteignent une taille inférieure à celle de l'hybride de première génération correspondant (Fig. 9), certains allant jusqu'à présenter un aspect chétif et ne vivant que quelques jours. Le nombre d'individus est également réduit, presque nul pour la F2 *beckeri/xeraurinia* alors que les imagos F1 sont au contraire abondants pour cette même combinaison. En moyenne, nous obtenons pour les croisements qui ont produit les 2 générations d'hybrides,

- en F1 : 40,64 imagos pour une ponte;
- en F2 : 16 imagos pour une ponte.

En conclusion, aucune barrière génétique d'in-

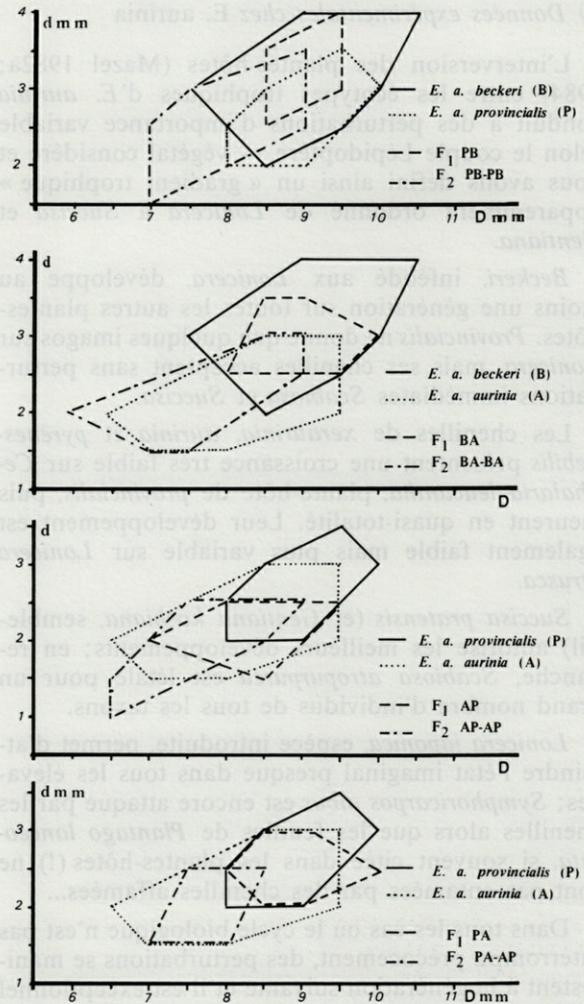


Fig. 9 — Morphométrie comparée des deux générations d'hybrides, F<sub>1</sub> et F<sub>2</sub>, dans quelques croisements expérimentaux.

Comparative morphometry of two generations of hybrids, F<sub>1</sub> and F<sub>2</sub>, in some experimental cross-breedings.

terstérilité absolue n'a été mise en évidence pour les taxons situés dans la partie étudiée du territoire qu'occupe *E. aurinia*. En revanche, de fortes restrictions de fécondité se manifestent lors des croisements expérimentaux, de manière différente selon les couples de taxons considérés : pas de copulation, pas de ponte ou ponte réduite, pas d'éclosion des œufs mais surtout mortalité des chenilles de sorte que ces troubles apparaissent généralement indissociables du trophisme larvaire.

## 2. Facteurs trophiques

### A. Spécificité trophique

Pour plus de clarté, les résultats obtenus avec *E. aurinia* seront présentés indépendamment des très abondantes données générales ayant trait à ce sujet.

a) *Données expérimentales chez E. aurinia*

L'intervention des plantes-hôtes (Mazel 1982a; 1984) entre les écotypes trophiques d'*E. aurinia* conduit à des perturbations d'importance variable selon le couple Lépidoptère — végétal considéré et nous avons défini ainsi un « gradient trophique » apparemment ordonné de *Lonicera* à *Succisa* et *Gentiana*.

*Beckeri*, inféodé aux *Lonicera*, développe au moins une génération sur toutes les autres plantes-hôtes. *Provincialis* ne donne que quelques imagos sur *Lonicera*, mais ses chenilles acceptent sans perturbations immédiates *Scabiosa* et *Succisa*.

Les chenilles de *xeraurinia*, *aurinia* et *pyrenes-debilis* présentent une croissance très faible sur *Cephalaria leucantha*, plante-hôte de *provincialis*, puis meurent en quasi-totalité. Leur développement est également faible mais plus variable sur *Lonicera etrusca*.

*Succisa pratensis* (et *Gentiana kochiana*, semble-t-il) autorise les meilleurs développements; en revanche, *Scabiosa atropurpurea* est létale pour un grand nombre d'individus de tous les taxons.

*Lonicera japonica*, espèce introduite, permet d'atteindre l'état imaginal presque dans tous les élevages; *Symphoricarpos albus* est encore attaqué par les chenilles alors que les feuilles de *Plantago lanceolata*, si souvent citée dans les plantes-hôtes (!) ne sont pas entamées par des chenilles affamées...

Dans tous les cas où le cycle biologique n'est pas interrompu précocement, des perturbations se manifestent à la génération suivante et il est exceptionnel d'obtenir en nombre des imagos de deuxième génération. Cependant la variation individuelle demeure très grande dans ces phénomènes pour la plupart des taxons.

Enfin, il convient de souligner que la consommation du végétal porteur de la ponte, dès l'éclosion des œufs, et le comportement grégaire des jeunes chenilles, font que la discrimination du végétal nourricier incombe à l'imago femelle lors de l'oviposition. Les choix expérimentaux paraissent plus ou moins affinés selon que les plantes proposées existent ou non dans le biotope d'origine des Papillons testés et ils varient encore selon les taxons.

Les préférences s'accordent très généralement avec le gradient trophique qui conditionne la vie larvaire mais toutes les femelles pondent uniquement sur *Succisa pratensis* chaque fois que ce végétal est introduit dans la volière d'expérimentation. L'attraction créée par ce végétal apparaît ainsi ou plus intense ou qualitativement plus efficace que celle de toutes les autres plantes-hôtes.

De manière générale, l'expérimentation vérifie donc les données de terrain et confirme l'existence d'une monophagie propre aux différentes sous-espèces mais, simultanément, elle fait apparaître une

diversité adaptative importante et très inégale entre les taxons et entre les individus.

b) *Données générales*

D'un point de vue botanique, les Caprifoliacées, Dipsacacées et Gentianacées constituent 3 familles proches, généralement regroupées dans le même phylum évolutif (Chadefaud et Emberger, 1960). Il est donc très probable que des parentés chimiques déterminent le choix des plantes-hôtes par *E. aurinia*, à l'image des modèles relationnels établis entre Crucifères et Papilionidae (Ehrlich et Raven, 1964); etc.

Très généralement, les allélochimiques interviennent dans la reconnaissance de l'hôte et la phagostimulation; d'après Bowers (1981), ce processus pourrait être lié à la présence de glucosides irridoides chez les plantes-hôtes des *Euphydryas* américains. Ces mêmes substances sont citées en particulier chez *Lonicera involucrata* qui nourrit les chenilles d'*E. gillettii* dans les Montagnes Rocheuses (Williams et Coll., 1984).

Par ailleurs, R. Hegnauer (1964-1966) souligne l'abondance et la diversité des hétérosides (glucosides) chez les Caprifoliacées, les Dipsacacées et les Gentianacées, familles qui renferment toutes les plantes nourricières d'*E. aurinia* et de la quasi-totalité des autres *Euphydryas* eurasiatiques.

Comme chez les Piérides, des hétérosides se trouvent donc très vraisemblablement à la base de la sélection des plantes-hôtes par les *Euphydryas*.

La diversité de ces substances chez les *Lonicera*, combinées de surcroît à des composés phénoliques et accompagnées de saponines, pourrait expliquer une part des comportements trophiques observés en expérience chez *E. aurinia*.

Les choix restrictifs feraient intervenir une certaine synergie chimique propre au végétal (Chew, 1980), surtout étudiée en agronomie et notamment chez les Pucerons (Herbach, 1985).

La phénologie des végétaux, la richesse des feuilles en protéines et la production saisonnière de résine interviennent simultanément dans la sélection des plantes-hôtes par *E. chalcona* en Californie (Mooney et coll. 1980; Williams et coll., 1983).

Au Colorado, d'autres facteurs écologiques expliquent qu'*E. editha* soit monophage sur *Castilleja linariifolia* (Scrofulariacées). En revanche le Papillon semble se développer, dans le Nevada, uniquement sur *C. chromosa* alors que *C. linariifolia* est également abondante (Holdren et Ehrlich 1982). Les raisons de ce second choix n'ont pas été étudiées mais le rapprochement avec le comportement nutritionnel d'*E. aurinia salvayrei* et *xeraurinia* paraît intéressant à souligner quelles que soient les causes.

L'ensemble de ces données n'est pas transposable directement à *E. aurinia* mais fournit la base pro-

bable des mécanismes comportementaux qui demeurent à préciser chez les *Euphydryas* paléarctiques.

### B. Trophisme et hybridation

Dans les croisements bitaxonomiques, l'une des 2 plantes-hôtes parentales est classiquement « dominante » dans le développement des chenilles hybrides, soit de manière absolue, soit relativement (Mazel 1984). Des résultats analogues ont été obtenus par le croisement de Nymphalides du genre *Phyciodes*, relativement proches de nos *Melitaea* (Oliver 1982).

Il n'apparaît pas de concordances exactes avec les potentialités de développement offertes par les différentes plantes-hôtes à l'ensemble des taxons. Ainsi les hybrides F1 et F2 du croisement *beckeri/provincialis* ne vivent que sur *Lonicera* alors que *Cephalaria*, nourricière naturelle de *provincialis*, assure seule le développement des 2 parents. En revanche, diverses combinaisons de rétro-croisement entre *beckeri* et *provincialis* ont donné une descendance d'importance sensiblement égale sur les 2 plantes.

Ces faits semblent relever d'un déterminisme polygénique et pluri-allélique. L'exclusion, chez l'hybride, de l'une des 2 plantes-hôtes parentales, pourrait traduire une dominance allélique limitée à un ou quelques loci. Ce phénomène indiquerait alors une similitude génétique étroite entre des taxons tels que *beckeri* et *provincialis* ou *aurinia* et *xeraurinia* (dominance « absolue » de *Succisa* sur *Scabiosa*...).

Le comportement trophique des combinaisons pluritaxonomiques est illustré dans le tableau suivant par la proportion d'imagos obtenus par l'élevage des chenilles hybrides sur les 4 plantes-hôtes parentales.

*Lonicera* et *Succisa* semblent s'opposer. Lorsque la solution *Lonicera* prévaut, un nombre relativement important d'individus se développe aussi sur *Cephalaria*; inversement la prédominance de *Succisa* s'accompagne d'un assez bon résultat sur *Scabiosa*.

Ces observations confirmeraient donc les affinités *beckeri* — *provincialis* et *aurinia* — *xeraurinia* de même que l'exclusion d'un végétal par l'autre, dans chaque ensemble, lors des croisements simples.

La proportion d'individus produits par les couples *Lonicera* — *Cephalaria* et *Succisa* — *Scabiosa* s'inverse pour certaines combinaisons réciproques mais il ne nous est pas possible, actuellement, de déterminer la loi qui régit ce mécanisme.

L'ensemble traduit clairement l'importance des gènes de régulation (Oliver, 1979) et les effets de leur réarrangement dans le génome car le matériel génétique de base est ici le même dans toutes les combinaisons.

Très peu de données sur ces questions sont disponibles pour *E. editha*, mais il semble qu'aucune restriction de fertilité n'intervienne dans les croisements des écotypes trophiques de cette espèce (*Singer in litteris*).

## IV. — ANALYSE DU PEUPLEMENT

Dans les régions montagneuses, le gradient altitudinal impose un certain étagement qui facilite l'interprétation des formes rencontrées; en revanche, les facteurs trophiques semblent régir plus directement les rapports entre populations de basse altitude. Ces deux aspects seront étudiés successivement.

### 1. Les peuplements orophiles

#### A. *E. aurinia pyrenes-debilis* Verity et les populations des Pyrénées

La carte de la partie orientale des Pyrénées (Fig. 10) situe 3 formes d'*E. aurinia* morphologiquement et biologiquement distinctes :

- *E. aurinia pyrenes-debilis* inféodé aux Gentianes à partir de 2 000 m et au-dessus, petit, chargé de noir mais bien contrasté avec des teintes vives jaune et orangé-rouge;
- une forme montagnarde présentant le même type d'ornementation mais moins assombri, de plus grande taille et vivant sur *Succisa pratensis* peu en-dessous de 2 000 m;

	<i>Lonicera</i>	<i>Cephalaria</i>	<i>Scabiosa</i>	<i>Succisa</i>
♀ B/♂ XPA	273 (72 %)	Non testée	Non testée	106 (28 %)
♀ XPA/♂ B	104 (21 %) — 27 % —	30 (6 %)	65 (13 %) — 73 % —	297 (60 %)
♀ PB/♂ AX	235 (66 %) — 91 % —	90 (25 %)	13 (4 %) — 9 % —	17 (5 %)
♀ AX/♂ PB	77 (22 %) — 38 % —	56 (16 %)	79 (23 %) — 62 % —	133 (39 %)
♀ PA/♂ XB	17 (8 %) — 19 % —	22 (11 %)	73 (35 %) — 81 % —	97 (46 %)
♀ XB/♂ PA	5 (6 %)	Non testée	Non testée	85 (94 %)
♀ PX/♂ AB	122 (61 %)	46 (23 %)	Non testée	33 (16 %)
♀ AB/♂ PX	74 (26 %)	117 (40 %)	Non testée	98 (34 %)

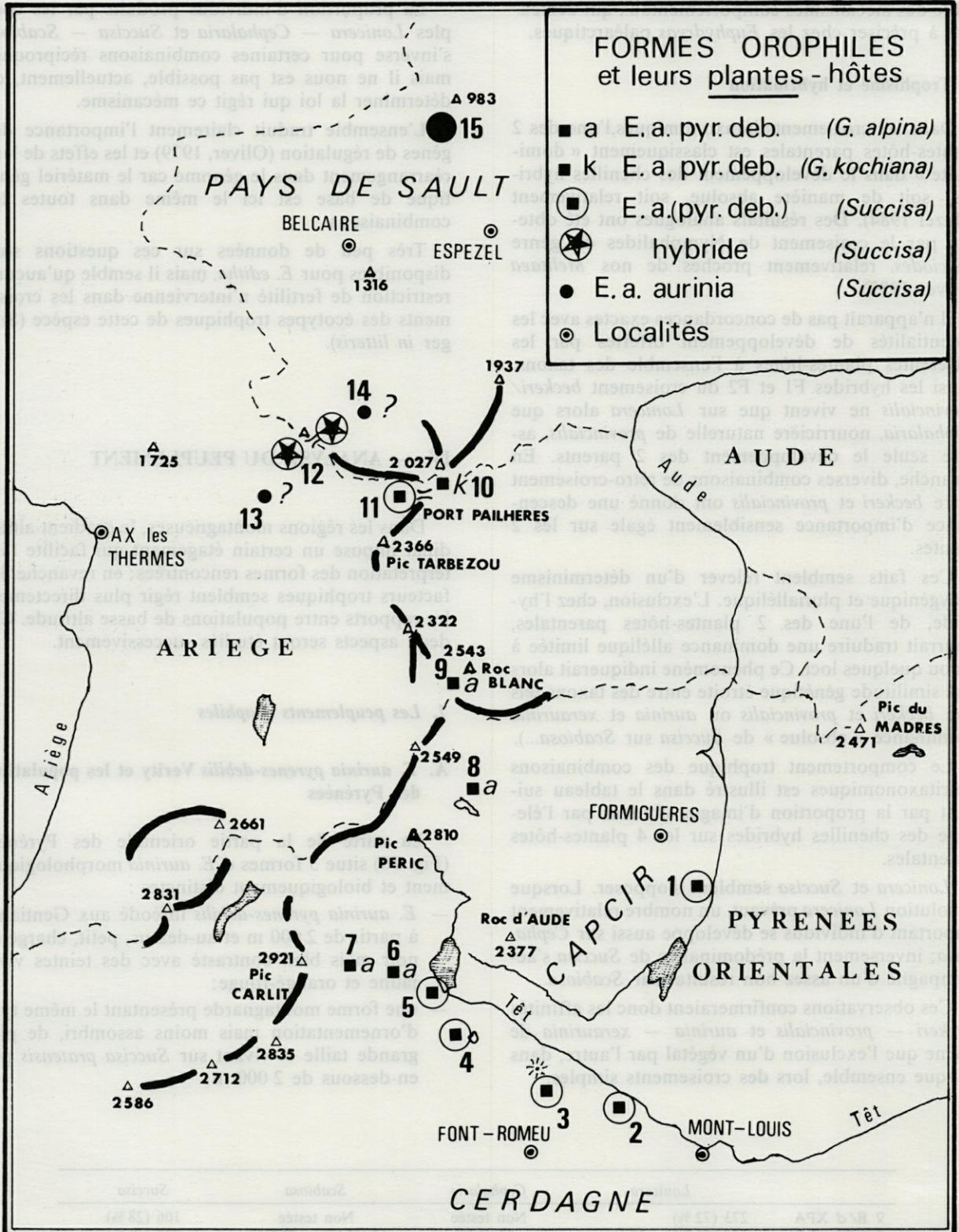


Fig. 10. — Peuplement orophile de la partie orientale des Pyrénées. *Mountain populations of the eastern part of the Pyrenees.*

Localités. Places :

1 — Matemale; 2 — Pla de Barrès; 3 — Belvédère 2 000; 4 — Etang de Pradeilles; 5 — Les Bouillouses; 6 — Etang des Dougues; 7 — Etang Soubirans; 8 — Etangs de Camporels; 9 — Roc Blanc; 10 — Port de Pailhères, versant est; 11 — Port de Pailhères, versant ouest; 12 — Col du Pradel (2 stations); 13 — Le Poujal; 14 — Forêt de la Fajolle (Individus isolés); 15 — Tout le Pays de Sault.

— *E. aurinia aurinia*, d'envergure à peine supérieure au précédent mais de coloration plus terne, plus nettement fauve et moins contrastée, localisé plus au nord à altitude voisine de 1 000 m, se développant aussi sur *Succisa*.

En outre, la population du Col du Pradel, vers 1 600 m, présente des caractères composites.

L'utilisation du rapport morphométrique  $d/D$  permet l'interprétation de cet étagement de populations et la lecture des figures 11a et b est à peu près immédiate.

La population du Col du Pradel (Fig. 11b) correspond à une intergradation secondaire, *sensu* Mayr, et démontre que le peuplement orophile n'est pas une simple extension de la sous-espèce nominative *E. aurinia aurinia* occupant le niveau altitudinal immédiatement inférieur.

En revanche, la similitude est à peu près totale entre la forme montagnarde, située vers 1 600-2 000 m, et *pyrenes-debilis* au-delà de 2 000 m (Fig. 11a). Les différences morphologiques observées entre ces 2 taxons demeurent essentiellement quantitatives et semblent directement liées, pour la taille et le mélanisme au moins, au gradient altitudinal. Le

transfert de la ponte, de *Succisa* à *Gentiana*, représente donc l'acte éthologique initiateur de la conquête du biotope altitudinal extrême, il constitue la voie de l'intergradation primaire.

#### B. *E. aurinia frigescens* Verity et le peuplement du sud-ouest alpin

C. Oberthur (1922) réunissait sous le nom de *debilis* les *aurinia* orophiles des Pyrénées-Orientales et des Alpes occidentales françaises (... et d'autres de la forêt de Rennes en Bretagne...) en soulignant une certaine analogie générale entre ces 2 peuplements.

De fait, les diagrammes des valeurs de  $d/D$ , pour un échantillon des Cols de Vars et du Lautaret, sont superposables à ceux qui caractérisent *pyrenes-debilis*. Par contre, l'ornementation alaire générale se distingue de celle de *pyrenes-debilis* par sa forte tendance homochrome et par l'effacement des dessins du revers, caractères qui appartiennent à la souche *provincialis*. Or, une ponte obtenue d'une femelle du Col de Vars a donné des chenilles très peu maculées de blanc et à pattes thoraciques jaune,

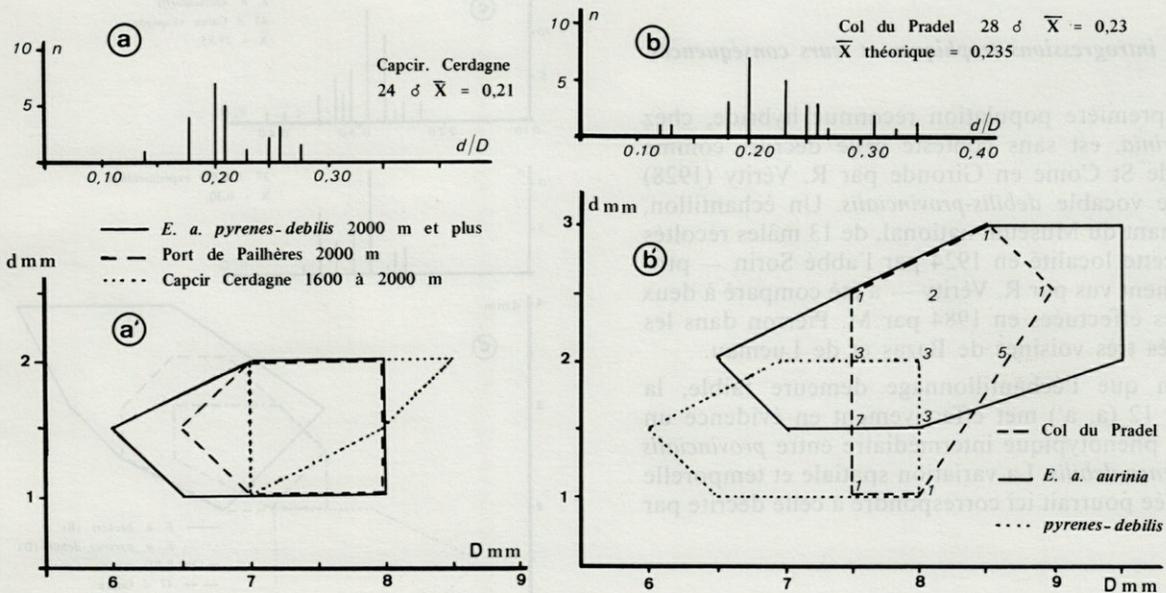


Fig. 11. — Analyse morphométrique des populations montagnardes d'*E. aurinia*. a) Peuplement établi sur *Succisa pratensis* en Cerdagne et Capcir. a') Analogies avec le peuplement du Port de Pailhères et *E.a. pyrenes-debilis* typique vivant sur *Gentiana alpina* à altitude plus élevée. b) Échantillon provenant du col du Pradel (Aude), 1 600 m. Moyenne exactement égale à la valeur théorique donnée par les moyennes parentales. Le mode est celui de *pyrenes-debilis* mais l'étalement de l'histogramme traduit l'accentuation de la variabilité. Sur le diagramme b', position intermédiaire et transversale caractéristique de l'aire hybride.

*Morphometric analysis of the mountain populations of E. aurinia. a) Population feeding on Succisa pratensis in Cerdagne and Capcir. a') Similarities with the population of Port de Pailhères and the typical E.a. pyrenes-debilis living on Gentiana alpina in higher places. b) A sample from the Col du Pradel (Aude) alt. 1 600 m. An average equaling exactly the theoretical value given by parental averages. The maximum frequency is that of pyrenes-debilis but the great extension of the histogram shows a greater liability to vary. On the b' diagram intermediary and transverse position characteristic of the hybrid area.*

autres particularités que nous ne connaissons que chez *provincialis*. Il est donc vraisemblable que *frigescens* constitue une entité dérivant de *provincialis* par intergradation primaire, au même titre que *comacina* Turati au nord de l'Italie.

Le peuplement orophile proviendrait donc ici directement de la souche établie à basse altitude, structure très différente de celle observée dans la partie orientale des Pyrénées où se réalise une véritable stratification altitudinale d'au moins 3 souches distinctes avec *beckeri* sur les collines basses, *aurinia* sur les versants humides de moyenne altitude et les formes orophiles vers 1 600-2 000 m et au-dessus. La relative convergence observée entre *frigescens* et *pyrenes-debilis* semblerait donc tributaire des analogies climatiques imposées par le relief.

De toute manière, l'usage d'une seule unité taxonomique *debilis* Obth appliquée indistinctement aux populations des Alpes et des Pyrénées, comme le font L.G. Higgins et N.D. Riley (1970), doit être abandonné.

Un matériel insuffisant ne nous permet pas actuellement de préciser les rapports qui s'établissent entre *frigescens* et *glaciegenita* au-delà du col du Lautaret vers le nord. Enfin le statut de *glaciegenita* lui-même reste à établir, à partir notamment des travaux effectués par Gerber (1972).

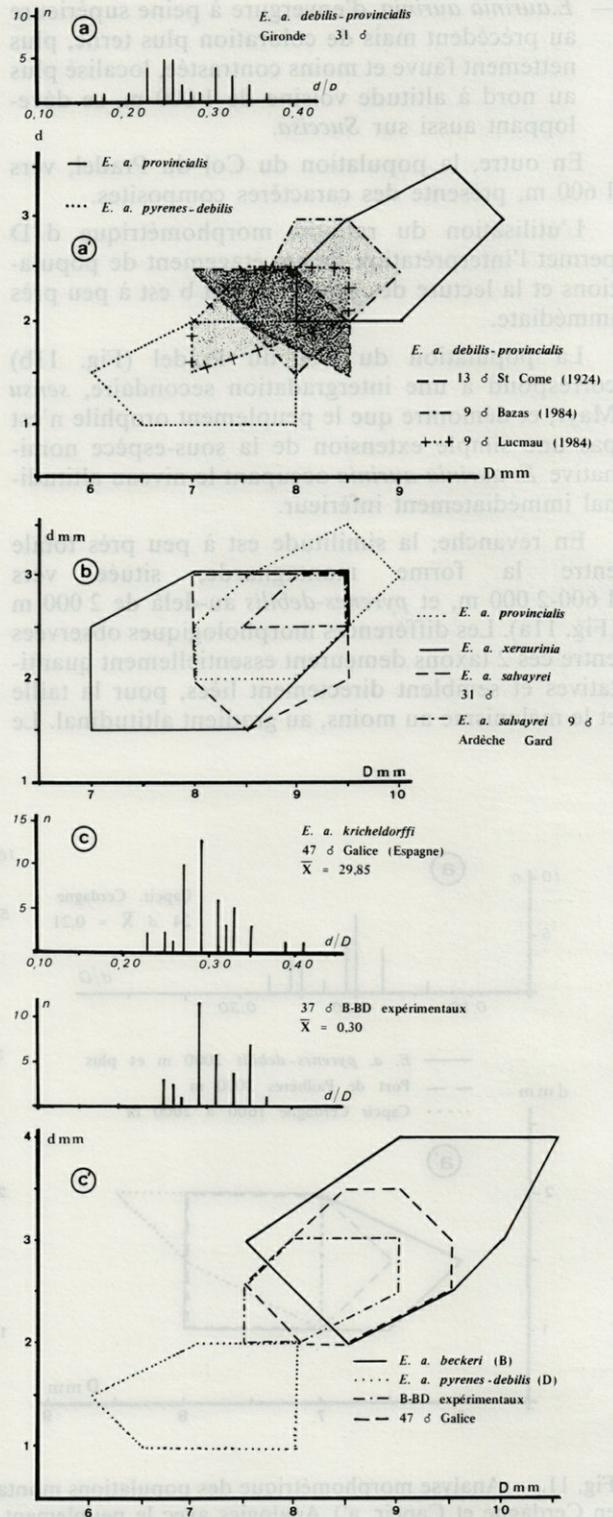
2. Les introgressions trophiques et leurs conséquences.

La première population reconnue hybride, chez *E. aurinia*, est sans conteste celle décrite, comme telle, de St Come en Gironde par R. Vérité (1928) sous le vocable *debilis-provincialis*. Un échantillon, provenant du Muséum national, de 13 mâles récoltés dans cette localité en 1924 par l'abbé Sorin — probablement vus par R. Vérité — a été comparé à deux récoltes effectuées en 1984 par M. Pierron dans les localités très voisines de Bazas et de Lucmau.

Bien que l'échantillonnage demeure faible, la Figure 12 (a, a') met effectivement en évidence un aspect phénotypique intermédiaire entre *provincialis* et *pyrenes-debilis*. La variation spatiale et temporelle observée pourrait ici correspondre à celle décrite par

Fig. 12. — Intergradations secondaires. a - a') Comparaison biométrique de trois échantillons de *debilisprovincialis* Verity, de Gironde, aux populations de *provincialis* et de *pyrenes-debilis*. on remarquera l'étalement accusé de l'histogramme. Interprétation dans le texte. b) Variation géographique du rapport d/D dans le peuplement de *salvayrei* par comparaison à *provincialis* et *xeraurinia*. c - c') Analogies morphométriques entre le peuplement du nord-ouest espagnol et le croisement expérimental B-BD (♀ *beckeri* / ♂ F<sub>1</sub> *beckeri* — *pyrenes-debilis*).

Secondary intergradations. a - a') Biometric comparison of the three samples of *debilis-provincialis* from Gironde with



the populations of *provincialis* and of *pyrenes-debilis*. Note the very wide extension of the histogram (Interpreted in the text). b) Geographical variations of the d/D ratio in the population of *salvayrei* as compared to *provincialis* and *xeraurinia*. c - c') Morphometric similarities between the population of North-West Spain and the experimental B-BD cross-breeding (♀ *beckeri* / ♂ F<sub>1</sub> *beckeri*-*pyrenes-debilis*).

Ford et Ford (1930), et elle reste dans une norme globale comprise entre les caractéristiques morphométriques des deux parents présumés.

En toute rigueur cependant, les simples critères utilisés ne font que renforcer la diagnose de R. Verity en suggérant que cette population est le résultat d'une intergradation comparable à celle du Col du Pradel, mais en quelque sorte « fossile », car les populations mères ne sont pas présentes en Gironde. Une étude appuyée sur des critères moins labiles et sujets à convergence que la morphologie alaire, l'électrophorèse par exemple, permettrait peut-être de le prouver.

Dans les 2 cas cependant, le peuplement « hybride » paraît étroitement localisé, vraisemblablement du fait du relief aux Pyrénées ou en rapport avec son caractère relictuel en Gironde. Dans les 2 cas encore, les chenilles consomment *Succisa pratensis*, la plante-hôte la plus facilement acceptée par toutes les sous-espèces.

Les rapports qui s'établissent entre d'autres populations ne sont pas aussi simples et se particularisent par une dynamique propre.

#### A. *E. aurinia salvayrei* Mazel

R. Gaillard avait indiqué l'origine mixte des *aurinia* du Gard qu'il rapportait au croisement *aurinia-provincialis* (1954). La distinction de la sous-espèce *xeraurinia* nous a conduit à reconnaître l'importance biologique considérable de la forme hybride, et nous l'avons nommée *salvayrei* (Mazel 1982a). Elle s'étend essentiellement sur la région des Grands Causses de l'Aveyron et du Nord de l'Hérault au sud de la Lozère, puis vers l'Ardèche et le Gard. Le Rhône semble marquer sa limite actuelle vis-à-vis de *provincialis* qui peuple tout le sud-est de la France.

La figure 12b exprime la nature composite du peuplement, confirmée par l'obtention des hybrides expérimentaux correspondants (Mazel, 1977). En outre, existe une certaine prédominance des caractères de *xeraurinia* vers l'ouest et de *provincialis* vers l'est. En fait, une certaine diversification d'origine adaptative ou paléogéographique s'observe sur le terrain mais son importance biologique demeure faible en comparaison des phénomènes trophiques impliqués dans l'hybridation.

Les chenilles de *xeraurinia* se développent sur *Scabiosa columbaria* (et *Knautia arvensis*) et leur croissance est quasi-nulle sur *Cephalaria leucantha* qu'elles ne consomment d'ailleurs pas dans la nature.

Les exigences trophiques sont inverses pour *provincialis*, inféodé à *Cephalaria*, mais la consommation expérimentale de *Scabiosa* laisse subsister un nombre important d'individus dont le développement et la fertilité imaginale demeurent apparemment normaux.

L'hybride naturel *E. aurinia salvayrei* vit sur *Cephalaria leucantha*, plante qui assure aussi la réalisation complète du cycle biologique pour les hybrides expérimentaux entre *provincialis* et *xeraurinia*, alors que *Scabiosa columbaria* ne permet l'obtention que d'un nombre réduit d'imagos aussi bien pour *salvayrei* que pour le croisement expérimental.

Il est donc probable qu'une série d'allèles trophiques conduise à la « dominance » de *Cephalaria* alors qu'il paraissait logique d'attendre un développement préférentiel sur *Scabiosa* qu'acceptent les 2 parents.

L'expérimentation a montré que ces phénomènes sont généraux et *Cephalaria* « domine » encore *Succisa* dans l'hybridation *provincialis-aurinia*, etc.

— Quelle est l'incidence de ces contraintes trophiques sur le terrain ?

— Quelles que soient les modalités de la rencontre des populations de *xeraurinia* et de *provincialis*, seules les pontes déposées sur *Cephalaria* conduiront à l'imago hybride.

En admettant la réciprocité des croisements spontanés initiaux, l'efficacité théorique serait alors de 50 %. Il en résulte de plus que la progression de l'hybridation ne peut se réaliser que du côté du peuplement dont la plante-hôte convient à l'hybride : nous avons nommé « introgression trophique » un tel processus. Il se distingue de la « stasipatric speciation » (Key, 1968) du fait que les hybrides demeurent féconds avec les deux parents.

Dans le cas de *salvayrei*, la pression de sélection doit être telle que la ponte ne s'effectue plus, dans un délai bref, que sur *Cephalaria*. L'ensemble du mécanisme aboutit ainsi à une introgression des caractères *xeraurinia* chez *provincialis*. Il semble, de manière un peu idéalisée, que le Rhône arrête actuellement cette progression ou la freine fortement...

#### B. Peuplement du nord-ouest de l'Espagne

E.H. Fernandez Vidal a fait appel à notre concours pour une étude des *aurinia* du nord-ouest de l'Espagne, plus particulièrement de la Galice, où il a reconnu une forme hybride de grande extension géographique résultant de l'intergradation secondaire entre *E. aurinia beckeri* et la souche montagnarde apparentée à *pyrenes-debilis*.

Les caractères des populations sont intermédiaires, combinant les rouges à tendance homochrome de *beckeri* et les teintes vives et contrastées jaune, orange, blanc et noir de l'*aurinia* d'altitude. Il en résulte une ornementation riche, très colorée (Manley et Allcard 1970, pl. 9, fig. 11 et 12) bien conforme à la description de *kricheldorffi* Collier (1933).

D'un point de vue biologique plus général, l'abondant matériel récolté par notre collègue espa-

gnol apparaît très proche des hybrides expérimentaux produits entre *beckeri* et *pyrenes-debilis*, plus précisément des combinaisons ♀ *beckeri* / ♂ *pyrenes-debilis* (F1 BD) et ♀ *beckeri* / ♂ F1 BD. Les données morphométriques concordent avec cet habitus (Fig. 12c,c').

Enfin, conformément à l'expérimentation réalisée avec *beckeri*, la plante-hôte reconnue est un *Lonicera*, *L. periclymenum* L., ce qui implique une introgression trophique développée vers le sud dans le peuplement de *beckeri*. Ces observations s'accordent donc avec les faits relevés chez *salvayrei*. En outre, les caractères phénotypiques bien tranchés des souches qui entrent ici en relation devraient permettre, dans la poursuite ultérieure de l'étude, une meilleure compréhension des mécanismes d'introgression.

### 3. L'organisation générale du peuplement d'*E. aurinia*

Au terme d'une première partie essentiellement analytique, le vaste territoire occupé par l'espèce se résout en une mosaïque de peuplements d'importance géographique très variable, situés conventionnellement à un niveau taxonomique subsppécifique. En effet, la concordance qui s'observe très généralement entre caractères morphologiques et plante-hôte permet de rapporter les populations aux différentes sous-espèces décrites.

En limite d'aires cependant, les unités ainsi définies montrent des transitions que l'analyse morphométrique permet d'attribuer à 2 mécanismes :

- une intergradation primaire liée à la conquête d'une nouvelle plante-hôte pour un taxon donné;
- une intergradation secondaire, généralement accompagnée de phénomènes trophiques plus complexes, résultant d'un contact biogéographique établi entre 2 taxons précédemment isolés.

Dans tous les cas, la dynamique du peuplement relève fondamentalement du contrôle génétique trophique qui s'exprime lors de l'oviposition et de la nutrition larvaire. Les restrictions du développement qui en résultent pourraient être traduites, d'un point de vue écologique, par le terme de « quasi-species trophiques » appliqué aux taxons d'*E. aurinia*.

Un tel système pose de nombreuses questions dans les domaines de l'écologie et de l'évolution.

## V. — ASPECTS ÉCOLOGIQUES ET ÉVOLUTIFS

Il semble qu'*E. aurinia* illustre pleinement les propos de J. Blondel (1979) quand cet auteur écrit : « Un fractionnement délibéré entre biogéographie, écologie et évolution n'a plus beaucoup de raison

d'être, car ces trois sciences synthétiques convergent désormais vers une même problématique d'ensemble qui est la compréhension des lois sous jacentes à l'édification des communautés à un instant donné de temps et en un lieu précis de l'espace ». Dans cette optique, nous tenterons de projeter l'évolution de l'espèce dans le prolongement direct des faits écologiques.

### 1. Écologie et spéciation

#### A. Différenciation des écotypes

La genèse des formes orophiles fournit un premier schéma simple.

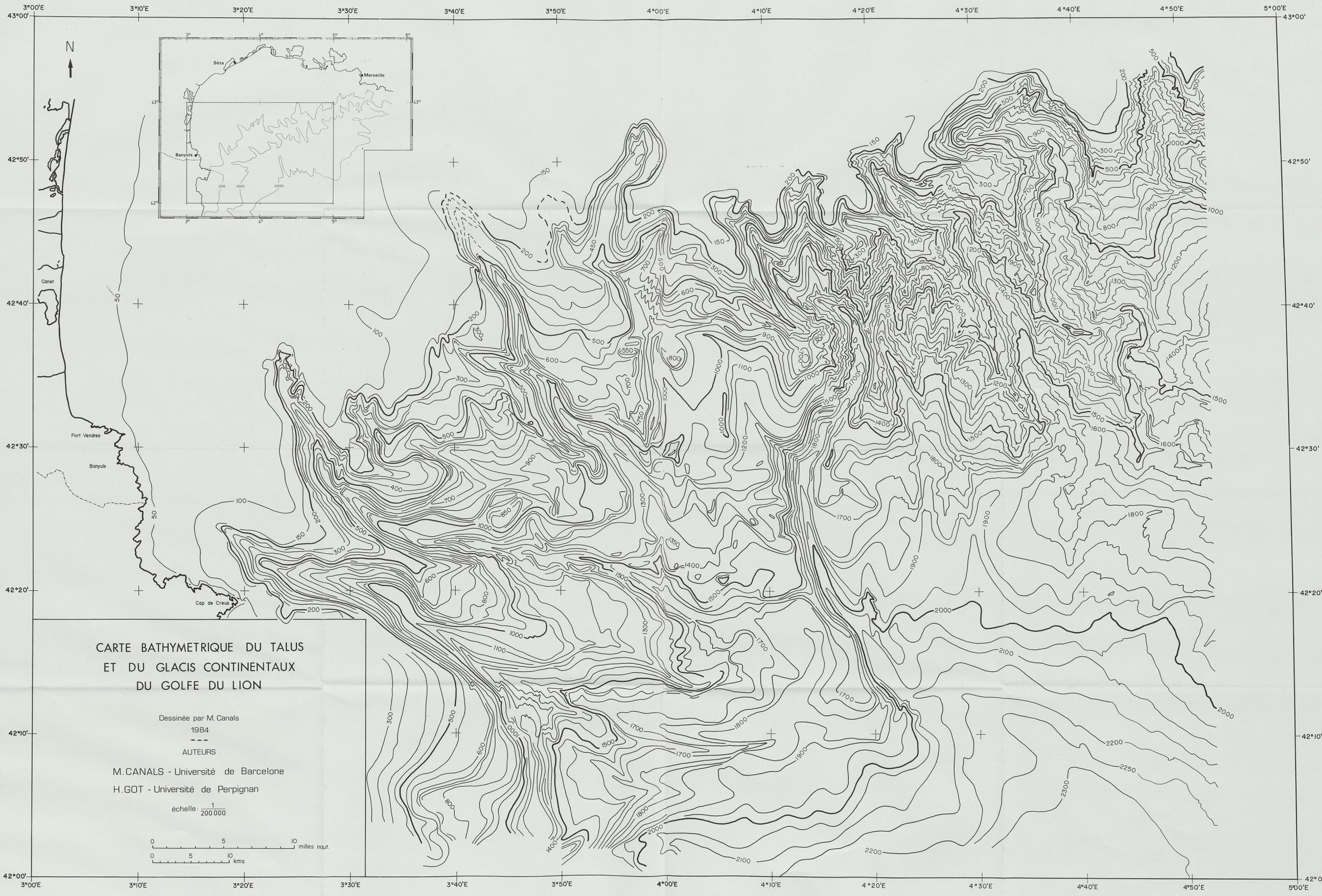
Dans la partie orientale des Pyrénées, *Succisa pratensis* dépasse 2 000 m et atteint la base des pelouses subalpines où elle voisine avec *Gentiana kochiana* (Port de Pailhères), plus rarement avec *Gentiana alpina* (Lacs du Carlit). L'étagement altitudinal permet ainsi à la forme montagnarde de produire *pyrenes-debilis*, écotype d'altitude exploitant les vastes étendues à *Gentiana alpina* des Pyrénées-Orientales, après relais éventuel sur *G. kochiana* tel qu'il s'observe au Port de Pailhères.

Le contrôle génétique des caractères de l'écotype est en tout cas précis car le type morphologique d'altitude est maintenu chez des imagos obtenus après 2 ans d'élevage à Perpignan, sur *Succisa* ou *Lonicera*. Un élevage *ab ovo*, d'un an, a montré le même comportement pour *frigescens* du sud-ouest alpin.

A plus basse altitude, *E. aurinia aurinia* et *aurinia xeraurinia*, morphologiquement très proches, peuvent être regardés comme formes trophiques vicariantes; *xeraurinia* vivant sur *Scabiosa columbaria* en milieu relativement sec alors qu'*aurinia* colonise *Succisa pratensis* en biotopes humides. En fait, les 2 plantes cohabitent fréquemment et le peuplement du Lépidoptère paraît continu, plus abondant au niveau des *Succises*.

L'étude expérimentale fournit alors les résultats suivants :

- pour les deux écotypes, la ponte s'effectue préférentiellement sur *Succisa*;
- l'écotype sur *Scabiosa*, *xeraurinia*, est très peu affecté par l'élevage sur *Succisa*; en revanche l'écotype sur *Succisa*, c'est-à-dire *aurinia*, ne donne qu'un contingent réduit ou nul d'imagos par élevage sur *Scabiosa*;
- plus de 20 essais de croisement entre les 2 écotypes, dans les 2 sens et à partir de populations diverses, ont donné les résultats les plus faibles, souvent nuls, enregistrés pour l'ensemble des croisements F1 effectués chez *E. aurinia*;
- à l'exception d'un seul élevage, toutes les chenilles hybrides de première génération sont mortes sur *Scabiosa*.



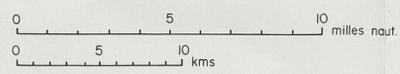
CARTE BATHYMETRIQUE DU TALUS  
ET DU GLACIS CONTINENTAUX  
DU GOLFE DU LION

Dessinée par M. Canals  
1984

AUTEURS

M. CANALS - Université de Barcelone  
H. GOT - Université de Perpignan

échelle:  $\frac{1}{200\,000}$



En accord avec la géonémie actuelle des sous-espèces d'*E. aurinia*, ces faits plaident donc en faveur de la genèse de l'écotype sur *Succisa* à partir des populations de *xeraurinia* établies sur *Scabiosa*. La Fig. 13 exprime cette conception.

Conformément aux données expérimentales, la polarisation du flux génétique dans le sens de l'écotype sur *Succisa* doit être entretenue par la non réciprocity du choix des plantes de ponte, le jeu du filtre écologique lié à la valeur trophique différentielle des deux plantes-hôtes pour l'état larvaire, le désavantage qui affecte l'hybride, etc.

Dans l'ensemble du phénomène, deux temps peuvent être distingués : migration primaire permettant le passage initial d'un biotope à l'autre par changement de plante-hôte, une migration secondaire assurant la conquête d'un biotope nouveau par l'écotype adapté.

Cette adaptabilité semble alors permettre l'exploitation par l'espèce de la plante-hôte favorisée par les paramètres climatiques du moment. Il s'en suit encore une genèse diffuse intéressant simultanément, mais indépendamment, plusieurs populations et les modifications du tapis végétal, induites par les variations climatiques, pourraient ainsi conduire au remplacement rapide d'une souche par une autre...

**B. Les intergradations secondaires**

A la fois complémentaires, et en partie opposées au processus précédent, elles conduisent à un nouvel équilibre du pool génétique réalisé chez l'hybride et à la reconquête, par l'introggression trophique, d'une plante-hôte offrant des potentialités évolutives nouvelles au génome du taxon introgressif. L'interferti-

lité entretenue entre les deux taxons doit conférer une grande vitesse à la progression de l'hybridation qui, dans une certaine mesure, contredit E. Mayr quand celui-ci affirme qu'il n'existe pas de barrière plus formidable, pour une sous-espèce, qu'une autre sous-espèce (1974).

**C. Stratégie évolutive**

A l'échelle de la population, l'interfertilité subs-spécifique exclut la sympatrie entre écotypes. Ceux-ci étant monophages, un biotope donné ne peut être occupé que par l'un d'entre-eux qui n'exploite donc que l'une des plantes-hôtes potentielles de ce biotope.

Pour l'ensemble de l'espèce, s'instaure en revanche une polyphagie allopatrique globale permettant l'occupation de tous les biotopes favorables du fait de la diversification des écotypes trophiques dérivant les uns des autres. Cependant, la persistance d'une certaine fertilité interpopulationnelle, en dépit de l'accroissement du polymorphisme, concilie cohérence spécifique et souplesse adaptative.

**2. Hypothèse évolutive**

La dimension temporelle échappant à nos investigations, la perspective évolutive ne peut être obtenue que par confrontation des différents degrés de spéciation atteints par des entités spécifiques affines.

Chez les *Melitaeinae* paléarctiques dans leur ensemble, et plus encore à l'intérieur des genres ou des sous-genres, les espèces présentent des affinités telles que leur séparation demeure parfois délicate;

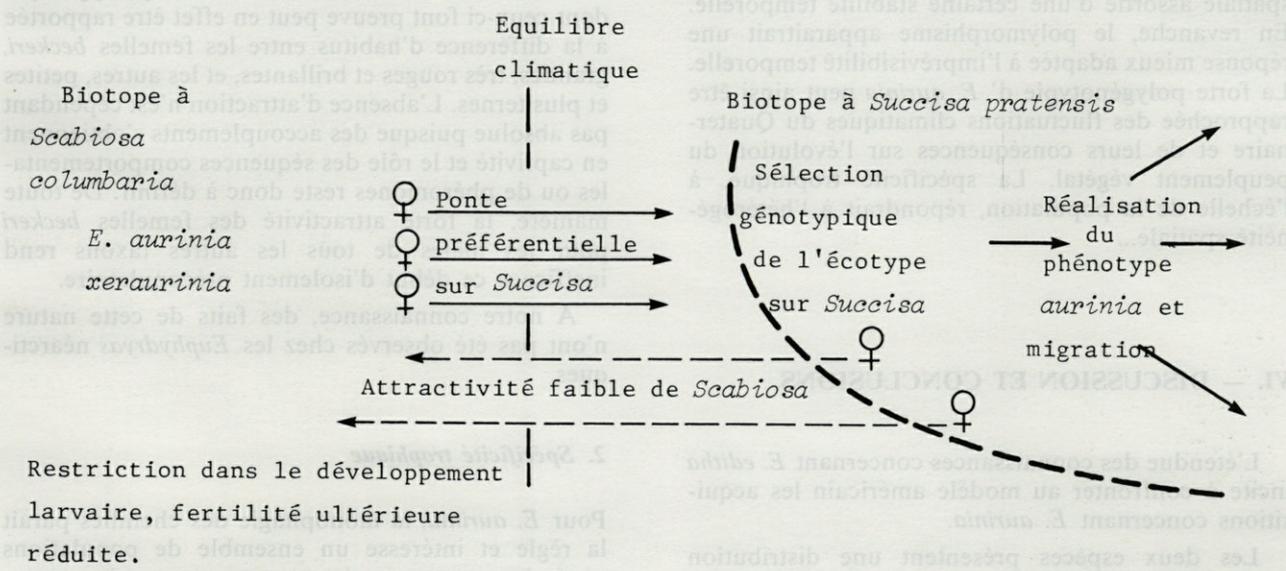


Fig. 13. — Mécanisme de l'intergradation primaire de *E. aurinia xeraurinia* à *E. aurinia aurinia*.  
 Mechanism of the primary intergradation from *E. aurinia xeraurinia* to *E. aurinia aurinia*.

il en va de même chez les *Euphydryas* néarctiques (Murphy et Ehrlich 1983).

De plus, les plantes-hôtes appartiennent au même phylum évolutif, celui qui concerne aussi les sous-espèces d'*E. aurinia* (Mazel 1982a).

On pourrait donc imaginer qu'un processus évolutif a séparé ces espèces les unes des autres à partir de peuplements polytypiques comparables à celui que présente *E. aurinia* actuellement. Les théories gradualistes, néo-darwiniennes, rendent compte classiquement d'une telle évolution en attribuant un rôle décisif à l'isolement...

En appliquant les concepts écologiques aux produits de cette évolution, diverses considérations peuvent être alors dégagées.

Contrairement au dispositif adopté au niveau intra-spécifique, l'occupation sympatrique des niches trophiques des biotopes devient possible à l'échelle supra-spécifique, par le recoupement territorial des populations issues des radiations évolutives affectant les espèces sœurs. Ainsi, *E. desfontainii* Godart, espèce d'abord considérée comme forme d'*E. aurinia beckeri* Lederer en Espagne, se développe sur *Cephalaria leucantha* et cohabite, en Catalogne espagnole, avec *beckeri* inféodé aux *Lonicera*. Dans le Fenouillèdes, à la limite de l'Aude et des Pyrénées-Orientales, *E. desfontainii* est sympatrique avec *E. aurinia xeraurinia* Mazel vivant sur *Scabiosa columbaria*. Il est remarquable que *Cephalaria* soit aussi plante-hôte d'*E. aurinia*, mais pour des sous-espèces allopatriques avec les précédentes, telles *salvayrei* ou *provincialis*. En outre, plusieurs espèces de Méritées fréquentent encore les biotopes occupés par *E. aurinia* et *desfontainii*.

Suivant M. Lamotte et J. Générumont (1983), la plurispécificité serait liée à une forte hétérogénéité spatiale assortie d'une certaine stabilité temporelle. En revanche, le polymorphisme apparaîtrait une réponse mieux adaptée à l'imprévisibilité temporelle. La forte polygénotypie d'*E. aurinia* peut ainsi être rapprochée des fluctuations climatiques du Quaternaire et de leurs conséquences sur l'évolution du peuplement végétal. La spécificité trophique, à l'échelle de la population, répondrait à l'hétérogénéité spatiale...

## VI. — DISCUSSION ET CONCLUSIONS

L'étendue des connaissances concernant *E. editha* incite à confronter au modèle américain les acquisitions concernant *E. aurinia*.

Les deux espèces présentent une distribution géographique à l'échelle de leurs continents respectifs, *E. aurinia* peuplant la majeure partie de l'Europe et *E. editha* couvrant une aire étendue en

Amérique du Nord. De ce fait, les populations se trouvent soumises à des pressions de sélection très diverses et pouvant par conséquent se correspondre d'un continent à l'autre; on peut donc considérer a priori que les deux processus évolutifs ne sont pas fondamentalement distincts ni soumis à des pressions écologiques de nature différente. Bien au contraire, il paraît logique d'admettre que 2 espèces rangées dans le même genre (Brussard et coll., 1985), ou dans 2 genres voisins (Higgins, 1978), ayant le même cycle de développement, des exigences trophiques parallèles, etc., subissent aussi les mêmes mécanismes évolutifs fondamentaux selon la même séquence.

Dans une perspective évolutive gradualiste, l'accentuation du polymorphisme, la spécialisation nutritionnelle et des restrictions dans la fécondité interpopulationnelle semblent indiquer qu'*E. aurinia* se situe à un niveau d'évolution plus avancé que celui d'*E. editha*. Une certaine complémentarité, très fructueuse pour la compréhension des processus en cause, pourrait ainsi se dégager du rapprochement des caractéristiques des deux espèces.

Une analyse plus précise devient alors nécessaire dans les trois domaines essentiels de divergence :

- le polymorphisme intraspécifique;
- la spécificité trophique;
- la fertilité interpopulationnelle.

### 1. Polymorphisme

En dehors des faits d'adaptation liés aux contraintes climatiques, altitudinales, etc., la diversification morphologique ne révèle de conséquence évolutive importante que dans le comportement des mâles *beckeri*. L'amorce d'isolement prézygotique dont ceux-ci font preuve peut en effet être rapportée à la différence d'habitus entre les femelles *beckeri*, grandes, très rouges et brillantes, et les autres, petites et plus ternes. L'absence d'attraction n'est cependant pas absolue puisque des accouplements s'obtiennent en captivité et le rôle des séquences comportementales ou de phéromones reste donc à définir. De toute manière, la forte attractivité des femelles *beckeri* pour les mâles de tous les autres taxons rend inefficace ce début d'isolement précopulatoire.

A notre connaissance, des faits de cette nature n'ont pas été observés chez les *Euphydryas* néarctiques.

### 2. Spécificité trophique

Pour *E. aurinia*, la monophagie des chenilles paraît la règle et intéresse un ensemble de populations généralement regroupées en une sous-espèce caractérisée par une morphologie parfois très distincte.

Pour *E. editha*, l'oligophagie paraît plus fréquente

et les choix trophiques géographiquement plus dispersés (White et Singer, 1974).

Les études réalisées chez *E. Chalcedona* montrent l'importance des facteurs écologiques qui conditionnent la nutrition des chenilles (Ehrlich et Murphy 1981; Williams et coll., 1983). Des pressions de sélection de même type semblent induire la réponse adaptative d'*E. editha* dans le Colorado et conduire à une « monophagie écologique » (Gilbert, 1977 in Holdren et Ehrlich 1982).

M.C. Singer (1983) met en évidence des degrés de spécialisation dans le choix des plantes de ponte par les femelles d'*E. editha* d'une population oligophage de Californie. Il distingue ainsi des individus « généraliste » et « spécialistes » (Wiklund, 1981) pondant, respectivement, sans choix d'une plante-hôte privilégiée ou, inversement, sur une seule espèce. Un tel processus n'a pas été étudié chez *E. aurinia* mais la monophagie observée sur le terrain semble exclure le comportement « généraliste ». Il est alors tentant de rapporter le passage de l'oligophagie à la monophagie à une sélection des « spécialistes », point de vue cependant difficilement conciliable avec l'attraction privilégiée qu'exerce *Succisa* sur les femelles de tous les taxons d'*E. aurinia*.

Quelque soit le mécanisme en cause, cette spécialisation trophique conduit-elle par l'isolement physiologique, et secondairement géographique, à l'isolement génétique ? En d'autres termes, représente-t-elle le pas initial du processus gradualiste de spéciation néodarwinienne ? L'interfertilité ou l'interstérilité entre écotypes trophiques apporte des éléments de réponse à considérer.

### 3. L'interfertilité populationnelle et les intergradations secondaires

Notre propos n'est pas de prendre parti ici dans le débat pour l'intérêt pratique du critère d'isolement reproductif (Shapiro, 1983), ou contre (Ehrlich et Murphy, 1983), mais d'examiner les faits établis en ce domaine.

Chez *E. editha*, aucune restriction de fertilité ne semble avoir été mise en évidence.

Chez *E. aurinia*, ce phénomène revêt des aspects différents en expérience et sur le terrain.

#### A. Expérimentation

Dans les élevages, la mortalité induite par la substitution des plantes nourricières des chenilles traduit la réalité d'une ségrégation génotypique. Le fort « hybrid breakdown » qui se manifeste dans les croisements de divers écotypes trophiques vient renforcer cette interprétation.

En première analyse, il paraît donc logique de rapporter les incompatibilités observées dans les

croisements à la divergence induite par les adaptations trophiques. Cette affirmation ne doit être posée qu'avec beaucoup de réserves car elle s'applique certainement à un ensemble complexe de mécanismes et à des degrés différents d'évolution. Ainsi B. Tabashnik (1983) montre qu'aucune modification génétique, expérimentalement appréciable, n'est nécessaire à *Colias philodice eriphyle* pour se développer sur *Medicago sativa*, l'Alfa cultivé...

En fait, qu'il s'agisse de combinaisons d'allèles trophiques ou de manifestations d'un pouvoir régulateur variable (Oliver 1979), les données expérimentales demeurent favorables à une interprétation évolutive gradualiste. Cependant, ni la proximité géographique, ni la ressemblance morphologique ne permettent de prévoir la compatibilité des génomes des populations croisées, tant chez les *Phyciodes* (Oliver, 1980; 1982) que chez *E. aurinia*.

#### B. Terrain

Dans le modèle de la spéciation allopatrique de Fisher — Ford — Dobzhansky, il est classique d'envisager, au cours de la phase de rencontre, deux éventualités opposées : ou bien les taxons séparés divergent, se construisent des barrières précopulatoires et déplacent leurs écologies respectives sous l'influence des forces sélectives; ou bien ces taxons fusionnent en éliminant leurs divergences (Wallace, 1974). Ici, c'est la deuxième éventualité qui est de toute évidence réalisée car aucune interstérilité n'apparaît dans le peuplement et les intergradations secondaires décrites montrent au contraire qu'une solution viable est toujours trouvée en conditions naturelles. Même si l'expérimentation révèle une certaine réduction de fécondité interpopulationnelle, la cohérence spécifique est maintenue et les exigences trophiques font figure d'épiphénomènes liés à une adaptation écologique opportuniste.

Pour l'ensemble du peuplement d'*E. aurinia*, force est de reconnaître que l'adaptation trophique qui se manifeste sur le terrain n'a pas plus de signification évolutive que le polymorphisme structural.

Ainsi nous avons établi que *beckeri*, typiquement méditerranéen, de 45 mm environ d'envergure, brillamment coloré dans les teintes rouges, se développe sur *Lonicera* (Caprifoliacées) donne des hybrides expérimentaux F1, F2 et de retrocroisement avec *pyrenes-debilis* de 35 mm d'envergure, sombre, localisé entre 2 000 et 2 500 m d'altitude dans la partie orientale des Pyrénées où ses chenilles vivent sur *Gentiana alpina* (Gentianacées).

Sur le terrain, *E. aurinia kricheldorffi* du nord-ouest de l'Espagne correspond au même croisement avec la souche originelle d'où dérive *pyrenes-debilis*...

Avec des caractères morphologiques et biologiques beaucoup plus tranchés que n'en présentent

*E. editha bayensis*, de la baie de San Francisco, et *E. editha gunnisonensis* du Colorado, après un isolement (Vérité, 1925) certainement très supérieur à « 7 000 générations », les sous-espèces d'*E. aurinia* réalisent le « test » révélé par P.R. Ehrlich et D.D. Murphy (1983) : elles se rencontrent... Et se croisent aussi bien sur le terrain qu'en laboratoire, mais rien, hors de l'expérience, ne nous permettait de prévoir ce dernier résultat.

Si les énormes disparités morphologiques, biologiques et écologiques qui opposent *beckeri* et *pyrenes-debilis* n'entravent pas leur compatibilité génétique, en revanche *aurinia aurinia* et *aurinia xeraurinia*, presque indistincts morphologiquement et vivant sur 2 végétaux encore classés au sein du genre *Scabiosa* il y a quelques dizaines d'années, révèlent des incompatibilités sévères dans la seule mise en commun des génomes à la génération F1. De même, les espèces « Type A » et « Type B » séparées expérimentalement au sein de *Phyciodes tharos* par C.G. Oliver (1980) acceptent le même *Aster* comme plante nourricière. Six espèces jumelles ont été reconnues dans le complexe d'*Acraea admatha* Hew. (Pierre 1980)...

Il semble donc que l'incompatibilité génétique, c'est-à-dire la rupture de la cohérence du génome, soit indépendante du degré d'adaptation. Le sens des croisements suffisant à perturber radicalement les résultats de l'hybridation, l'incompatibilité des génomes paraît un phénomène qualitatif qui résulterait de la mutation de quelques gènes critiques créant un déséquilibre cyto-génique dans la combinaison réalisée.

L'inertie génétique, qui maintient la cohérence spécifique en préservant l'interfertilité des populations, n'est pas rompue par la divergence adaptative et l'isolement (Ehrlich et White, 1980); quelle que soit son ancienneté, l'adaptation ne prend de valeur évolutive que si elle touche certains gènes privilégiés.

Par l'ensemble de ses caractères, le complexe intra-spécifique d'*E. aurinia* semble donc susceptible de fournir un modèle des stades de la pré-spéciation, domaine dans lequel des nouveautés peuvent encore être apportées à la théorie néo-darwinienne de la spéciation.

REMERCIEMENTS. — Nous assurons de toute notre gratitude M.H. Descimon qui s'est chargé de la mise à jour de notre documentation et de la révision de la présente publication.

## BIBLIOGRAPHIE

- BLONDEL J., 1979. Biogéographie et Ecologie. Masson. Paris, 173 p.
- BOWERS M.D., 1981. Unpalatability as a defense strategy of western checkerspot Butterflies (*Euphydryas*). *Evolution*, **35** : 367-375.
- BAUSSARD P.F., P.R. EHRLICH, D.D. MURPHY, B.A. WILCOX and J. WRIGHT. Genetic distances and the taxonomy of checkerspot Butterflies. *J. Kansas entomol. Soc.*, **58** (3) : 403-412.
- CHADEFAUD M. et L. EMBERGER, 1960. Traité de botanique systématique. Tome II. Les végétaux vasculaires, (1) : 615-753; (2) : 754-844. Masson. Paris.
- CHEW F.S., 1975. Coevolution of Pierid Butterflies and their Cruciferous food-plants. I. *Oecologia* (Berl.), **20** : 117-127.
- CHEW F.S., 1980. Foodplant preferences of Pieris caterpillars. *Oecologia* (Berl.), **46** : 347-353.
- COLLIER W.A., 1933. Beschreibung einiger neuer Argynnidien. *Ent. Rdsch.*, **50** : 54-55.
- COUSIN G., 1967. Considérations sur la notion d'espèce à propos des échanges géniques dans un cercle Syngame de Gryllides cosmopolites. *Ann. Soc. ent. Fr. (N.S.)*, **3** (3) : 527-565.
- DETHIER V.G., 1959. — Foodplant distribution and density and larval dispersal as factors affecting insect populations. *Canad. entomol.*, **91** : 581-596.
- DETHIER V.G., 1980. — Evolution of receptor sensitivity to secondary plant substances with special reference to deterrents. *Amer. Natur.*, **115** : 45-66.
- EHRLICH P.R. et D.D. MURPHY, 1981. — The population biology of Checkerspot Butterflies (*Euphydryas*). *Biol. Zbl.*, **100** : 613-629.
- EHRLICH P.R. et D.D. MURPHY, 1983. — Butterflies and Biospecies. *J. Res. Lepid.*, **21** (4) : 219-225 (1982).
- EHRLICH P.R., D.D. MURPHY, M.C. SINGER, C.B. SHERWOOD, R.R. WHITE and I.L. BROWN, 1980. Extinction, reduction, stability and increase: the responses of checkerspot Butterfly populations to the California drought. *Oecologia* (Berl.), **46** : 101-105.
- EHRLICH P.R. and P.H. RAVEN, 1964. Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution*, **18** : 586-608.
- EHRLICH P.R. and P.H. RAVEN, 1969. Differentiation of populations. *Science*, **165** : 1228-1232.
- EHRLICH P.R. and R.R. WHITE, 1980. Colorado checkerspot Butterflies: isolation, neutrality and the biospecies. *Amer. Naturalist.*, **115** (3) : 328-341.
- EHRLICH P.R., R.R. WHITE, M.C. SINGER, S.W. McKECHNIE, L.E. GILBERT, 1975. — Checkerspot Butterflies: a historical perspective. *Science*, **188** : 221-228.
- ERIKSON J.M. and P. FEENY, 1974. Sinigrin: a chemical barrier to the black Swallowtail Butterfly: *Papilio polyxenes*. *Ecology*, **55** : 103-111.
- FORD M.D. and E.B. FORD, 1930. Fluctuations in numbers and its influence on variation in *Melitaea aurinia* Rott. *Trans. Roy. Ent. Soc. London.*, **78** : 345-351.
- FORSTER W. et T.A. WOHLFAHRT, 1955 (1976). Die Schmetterlinge Mitteleuropas Diurna: 62; Franckl'sche verlagshandlung — Stuttgart.
- FURON R., 1972. Eléments de paléoclimatologie. Vuibert. Paris, 216 p.
- GAILLARD R., 1954. Gryptocères et Rhopalocères du Gard. *Revue fr. Lepid.*, **14** : 154-164.
- GERBER H., 1972. Speziation und Biologie von *E. aurinia aurinia* und *E. aurinia debilis* F. *glacieggenita*. *Mit. Ent. Gesel. Basel. N.F.*, **22** : 73-87.

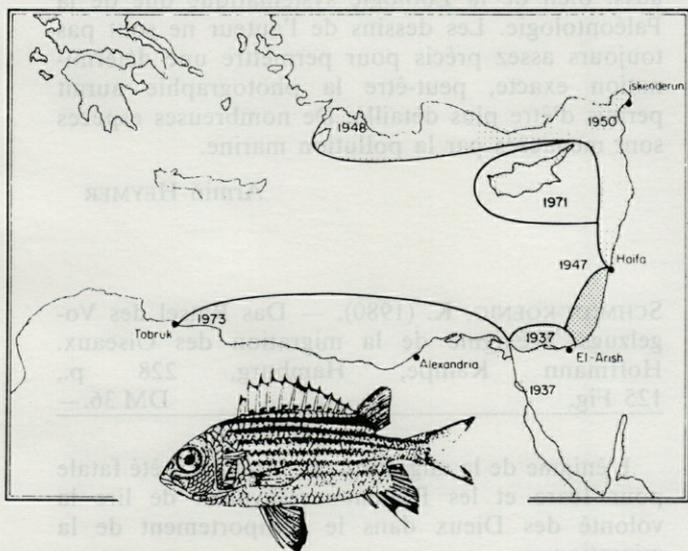
- HEGNAUER R., 1964. Chemotaxonomie der Pflanzen. Birkhauser Verlag. Basel. Caprifolicées, 3 : 365-373; Gentianacées (1966), 4 : 23-31, Dipsacacées, 4 : 176-192.
- HERBACH E., 1985. Rôle des sémiocimiques dans les relations pucerons-plantes. II. Les substances allélochimiques. *Agronomie*, 5 (4) : 375-384.
- HIGGINS L.G., 1950. A descriptive catalogue of the Palearctic *Euphydryas*. *Trans. R. ent. Soc. Lond.*, 101 (12) : 437-489.
- HIGGINS L.G., 1978. A revision of the genus *Euphydryas* Scudder. *Ent. Gaz.*, 29 : 109-115.
- HIGGINS L.G. et N.D. RILEY, 1971 (1970). Guide des papillons d'Europe. Rhopalocères Delachaux et Niestlé. Paris 414 p.
- HOLDREN C.E. et P.R. EHRLICH, 1982. Ecological determinants of food plant choice in the Checkerspot Butterfly *E. editha* in Colorado. *Oecologia* (Berl.), 52 : 417-423.
- HORN D.J. et R.D. MITCHELL, 1977. Analysis of ecological systems. Ohio State Univ. Press.
- KEY K.H., 1968. The concept of stasipatric speciation. *Syst. Zool.*, 17 (1) : 14-22.
- LAMOTTE M. et J. GENERMONT, 1983. Variation intraspécifique ou plurispécificité, deux stratégies de réponse à l'hétérogénéité du milieu. Coll. int. C.N.R.S., n° 330 : 295-301.
- MANLEY W.B.L. et H.G. ALLCARD, 1970. A field guide to the Butterflies and Burnets of Spain. Clasesy Hampton; 191 p., 40 pl.
- MAYR E., 1974. Populations, espèces et évolution. Hermann. Paris, 496 p.
- MAZEL R., 1977. Première contribution expérimentale à la connaissance taxonomique et phylétique de *E. aurinia* Rott. *Entomops*, 44 : 103-112.
- MAZEL R., 1982a. Exigences trophiques et évolution dans les genres *Euphydryas* et *Melitaea lato sensu*. *Ann. Soc. ent. Fr.*, N.S., 18 (2) : 211-227.
- MAZEL R., 1982b. — Intérêts biogéographiques et phylétiques de deux sous-espèces nouvelles d'*E. aurinia* Rott. (Seconde contribution). *Alexandria*, 12 (7) : 303-316.
- MAZEL R., 1984. Trophisme, hybridation et spéciation chez *E. aurinia* Rott. Thèse. Université de Perpignan. 335 p.
- MOONEY H.A., P.R. EHRLICH, D.E. LINCOLN et K.S. WILLIAMS, 1980. Environnemental controls of the seasonality of a drought deciduous shrub, *Diplacus aurantiacus* and its predator, the Checkerspot Butterfly *E. chalcona*. *Oecologia* (Berl.), 45 : 143-146.
- MURPHY D.D. et P.R. EHRLICH, 1983. A note on the biosystematics of the *Euphydryas* of central Utah. *Bull. Utha Lepido. Soc.*, 3 (3).
- OBERTHUR C., 1922. Etudes de Lépidoptérologie comparée. Oberthur, Rennes. XX (1<sup>re</sup> série), 402 p. (46-60).
- OLIVER C.G., 1979. Genetic differentiation and hybrid viability within and between some lepidoptera species. *Am. Nat.*, 114 (5) : 681-694.
- OLIVER C.G., 1980. Phenotypic differentiation and hybrid breakdown within *Phyciodes « tharos »* in the northeastern United States. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 73 : 715-721.
- OLIVER C.G., 1982. Experimental hybridization between *Phyciodes tharos* and *P. phaon*. *J. Lep. Soc.*, 36 (2) : 121-131.
- PIERRE J., 1980. Le complexe ultraspécifique d'*Acraea admatha* Hew., reconnaissance de six espèces jumelles, description de nouveaux taxons. *Ann. Soc. ent. Fr.*, N.S., 15 (4) (1979) : 719-737.
- PUISSEGUR C., 1964. Recherches sur la génétique des Carabes. *Vie Milieu*, suppl. 18, Masson et Cie, 288 p., 8 pl.
- PUISSEGUR C., 1982. Mise à l'épreuve génétique, stérilité et fertilité d'hybrides quinquespécifiques de *Chrysocarus* Thoms. *C.R. Hebd. Séanc. Acad. Sc. Paris.*, 295 (III) : 779-782.
- ROBINS E.J., 1972. Population dynamics of the marsh fritillary butterfly *E. aurinia*. Thesis, Imperial College, London.
- SCHOONHOVEN L.M., 1969. Gustation and foodplant selection in some Lepidopterous larvae. *Ent. exp. Appl.*, 12 : 255-564.
- SEITZ A. (1907), 1911. Les macrolépidoptères du globe. Première partie. Diurnes paléarctiques. Stuttgart, 380 p. (213-215).
- SHAPIRO A.M., 1983. Taxonomic uncertainty, the Biological Species Concept and the nearctic Butterflies : a reappraisal after twenty years. *J. Res. Lep.*, 21 (4) 1982 : 212-218.
- SINGER M.C., 1983. Determinants of multiple host use by a phytophagous insect population. *Evolution*, 37 (2) : 389-403.
- SINGER M.C. et P.R. EHRLICH, 1979. Population dynamics of the Checkerspot Butterfly *E. editha*. *Fortschr. Zool.*, 25 (2/3) : 53-60.
- SPULER A., 1908. Die Schmetterlinge Europas. Stuttgart, I Band, 385 p. (21-22).
- TABASHNIK B.E., 1983. Host range evolution : the shift from native legume hosts to alfalfa by the Butterfly, *Colias philodice eriphyle*. *Evolution*, 37 : 150-162.
- WALLAGE B. 1974. Génétique des populations. Masson, Paris, 226 p.
- WHITE R.R. et M.C. SINGER, 1974. Geographical distribution of host plant choice in *E. editha*. *J. Lep. Soc.*, 28 (2) : 103-107.
- WICKLUND C., 1975. The evolutionary relationship between adult oviposition preferences and larval host plant range in *Papilio machaon* L. *Oecologia* (Berl.), 18 : 185-197.
- WICKLUND C., 1981. Generalist/specialist oviposition behavior in *Papilio machaon* and functional aspects of the hierarchy of oviposition preferences. *Oikos*, 36 : 163-170.
- WILLIAMS K.S., D.E. LINCOLN et P.R. EHRLICH, 1983. The coevolution of *E. chalcona* Butterflies and their larval host-plants. II. *Oecologia* (Berl.), 56 : 330-335.
- WILKOMM M. et J. LANGE, 1870. Prodrômus florae hispanicae. Stuttgartiae, Vol. II, 680 p. (331-334).



## ANALYSES D'OUVRAGES BOOK REVIEWS

POR, F.D.(1978). — Lessepsian Migration. The Influx of Red Sea Biota into the Mediterranean by Way of the Suez Canal. Springer Vlg Berlin New York, 228 p., 47 Figs. DM 64.—

La construction du Canal de Suez, voie de communication artificielle entre deux biotopes marins différents, la Mer Rouge et la Méditerranée, représente sans aucun doute l'une des expériences zoogéographiques les plus importantes. On suppose que déjà à l'époque de la Téthys, il existait un Golfe qui se prolongeait vers le sud jusqu'à la Mer Rouge. Au Miocène supérieur, il y a 5 à 7 Millions d'années environ, il existait une alternance d'inondations et d'assèchements de la Méditerranée; les reliques de la Téthys subsistent le long de la côte ouest-africaine. Au Pliocène inférieur, on assiste, selon Por, à une première invasion indo-pacifique en Mer Rouge avec une ouverture simultanée de la faille intercontinentale du Riftgraben et un repeuplement de la Méditerranée par les éléments tropicaux. Por décrit en détail les événements historiques et les fluctuations pendant le Pléistocène. Un chapitre spécial est consacré à la construction et l'hydrographie du Canal de Suez. Le phénomène le plus frappant est l'immigration presque unilatérale depuis la Mer Rouge vers la Méditerranée, appelée « migration lessepsienne » par Por.



Avance graduelle de *Holocentrus ruber* en Méditerranée, selon Por (1978).

Steinitz et d'autres ont avancé, il y a plus de 50 ans, que cette immigration est favorisée par les courants d'eau qui, presque toute l'année, circulent du Lac Timsah vers le nord, mais plus récemment, Briggs (1974) — Marine Zoogeography, a supposé que ce mouvement unilatéral de la faune puisse s'expliquer surtout par le fait que les espèces indo-pacifiques sont plus compétitives et plus dominantes que les espèces méditerranéennes.

Quoiqu'il en soit, ce livre donne un aperçu excellent des faits actuels et s'appuie sur une étude approfondie de la bibliographie existante.

Armin HERMER

KIENER, A. (1986). — Au fil de l'eau... en pays méditerranéen. 307 p. dont 116 plantes, 24 p. photos h.t., couverture quadrichromie 235 F.

Dans ce travail d'actualité, particulièrement documenté, l'auteur a essayé de réaliser la triple synthèse :

- de l'écologie des milieux
- de la biologie des populations ichtyologiques (eaux douces et milieux saumâtres)
- des principaux problèmes piscicoles qui se posent aux chercheurs, aux aménageurs et aux gestionnaires dans le cadre de la nouvelle loi sur la Pêche entrée en vigueur le 1<sup>er</sup> juillet 1985. Sont notamment analysés les aspects halieutiques des treize départements constituant les trois régions économiques de Marseille, Montpellier et Corse, avec l'étude des nombreux problèmes relatifs au tourisme et à la pêche, à l'aquaculture, aux recherches hydro-biologiques, aux empoisonnements, aux pollutions, aux impacts des extractions de matériaux et des usines électriques... sans oublier les importants aspects des débits réservés étayés sur des cas concrets.

Ouvrage de vulgarisation scientifique qui, sur le plan de l'écologie, des sciences naturelles et de la pêche doit intéresser autant les élèves des grandes classes que les universitaires, les chercheurs, les naturalistes, les pêcheurs et les touristes en Midi Méditerranéen (Corse comprise).

FOREST, J. (1984). — Révision du genre *Aniculus*.  
Decapoda diogenidae *Crustaceana*, suppl. V 8,  
91 p. E.J. Brill Leiden Ed.

Les *Aniculus* sont les Pagures Diogenidae d'assez grande taille qui vivent en eau peu profonde dans les régions coralliennes de l'Indo-Pacifique.

Remarquables par leurs couleurs vives et la striation annulaire de leurs appendices thoraciques qui est à l'origine de leur nom, ils ont été d'abord désignés comme *Pagurus aniculus* il y a maintenant 2 siècles. Trois espèces seulement étaient connues jusqu'en 1982, alors que le genre en compte maintenant 8 dont 3 nouvelles décrites dans le présent mémoire.

Après un rappel sur la famille et une clé des genres de Diogenidae, la monographie des *Aniculus* comporte successivement :

- une diagnose et une définition du genre,
- une clé dichotomique des espèces fondées sur les caractères morphologiques,
- une clé des espèces utilisant la coloration des animaux,
- une étude de chacune des 8 espèces comportant l'indication des synonymes, l'énumération des échantillons observés et la description de l'espèce avec ses variations,
- des données sur l'écologie et la distribution géographique du genre,
- un appendice présentant les premières données sur les glaucothoés (stades post-larvaires) des *Aniculus*,
- une bibliographie réunissant plus de 100 références.

Précisons enfin qu'une illustration de qualité accompagne chaque description. L'écusson céphalo-thoracique et 2 appendices caractéristiques au minimum sont figurés pour chaque espèce ainsi que pour quelques glaucothoés. Une carte permet de localiser toutes les stations connues des huit espèces d'*Aniculus*.

Claude BOUTIN

Coastal Wetlands, ouvrage collectif sous la direction de Harold H. Prince et Frank M. D'Itri; Lewis Publishers Inc., Michigan; diffusé par John Wiley & Sons LTD U.S.A.; 1985; relié, 286 pages.

Ce livre réunit 16 contributions présentées au 1<sup>er</sup> « Colloque sur les zones humides des Grands Lacs », qui s'est tenu à East Lansing (Michigan, U.S.A.), du 5 au 7 novembre 1984. Les auteurs, universitaires ou chercheurs, appartiennent tous à diverses institutions des Etats-Unis ou du Canada. Le thème principal de ce colloque était l'étude des

variations naturelles ou provoquées du niveau de l'eau et de leurs effets sur les zones humides qui bordent les Grands Lacs. Neuf des communications publiées se rattachent directement à ce thème et traitent des conséquences des fluctuations du niveau de l'eau sur l'étendue des zones marécageuses, sur leur flore et leur faune. Certains travaux portent sur les cycles de la végétation, d'autres sur les fluctuations des populations de Poissons, d'autres encore sur l'écologie des Oiseaux limicoles; sont également étudiés les flux de matières nutritives et le fonctionnement des cycles du carbone, de l'azote et du phosphore dans les zones marécageuses et l'importance de ces transformations et de leurs variations en liaison avec celles du niveau de l'eau. Sept autres articles rendent compte de recherches contribuant à une meilleure connaissance des zones humides des Grands Lacs et à l'aménagement de ces terres.

Un livre qui sera utile en conséquence à tous ceux qui, Ecologistes ou Aménageurs, s'intéressent aux écosystèmes particuliers que représentent les zones humides situées en bordure des lacs ou des étangs, à l'avifaune, à la pisciculture, ou à la limnologie en général.

Claude BOUTIN

NORDSIECK, F. (1982). — Die europäischen Meeresgehäuseschnecken. Les Prosobranches marins de l'Europe. Gustav Fischer Stuttgart, New York, 539 p.; 2 035 Fig. DM 224.—

Cette importante monographie sur les Prosobranches, Gastéropodes marins de l'Europe, comble une lacune dans la bibliographie malacologique. Les diagnoses précises sont fournies pour un nombre très impressionnant de formes et tiennent compte aussi bien de la Zoologie systématique que de la Paléontologie. Les dessins de l'auteur ne sont pas toujours assez précis pour permettre une détermination exacte, peut-être la photographie aurait permis d'être plus détaillé. De nombreuses espèces sont menacées par la pollution marine.

Armin HEYMER

SCHMIDT-KOENIG, K. (1980). — Das Rätsel des Vogelzugs. L'énigme de la migration des Oiseaux. Hoffmann Kampe, Hamburg, 228 p., 125 Fig. DM 36.—

L'énigme de la migration des Oiseaux a été fatale pour Icare et les Romains essayaient de lire la volonté des Dieux dans le comportement de la migration.

Jour pour jour et année par année, de nombreux

animaux effectuent des migrations sur notre planète, dont les causes et les buts sont souvent différents. Les Oiseaux sont les mieux étudiés. Leurs fantastiques mouvements migratoires à travers le monde sont des phénomènes biologiques fascinants. Aujourd'hui encore, de nombreux cas énigmatiques persistent.

Ce livre, divisé en 6 grands chapitres, nous informe d'abord de quelques performances importantes de migrations, élucidées grâce au travail de baguage des Oiseaux durant de longues années. Quelques espèces sont simplement des migrants partiels et ne voyagent que sur quelques kilomètres, d'autres par contre effectuent des parcours sur des milliers de kilomètres, entre les deux pôles, comme par exemple *Sterna macrura*.

Les moyens de travail et de détection sont traités *in extenso*, aussi bien l'observation des mouvements de migration avec les jumelles que le radar moderne. Les nombreuses expériences *in natura* sur les différentes populations d'Oiseaux sont décrites et la problématique de la recherche a surtout été axée sur la détermination des lieux de reproduction et des lieux d'hibernation. D'une manière complémentaire, les expériences en laboratoire ont permis de déceler les différentes performances d'orientation d'après les astres, le champ magnétique terrestre et la perception de l'ultrason.

De plus, grand nombre d'expériences ont été effectuées avec les Pigeons Voyageurs, chez lesquels le soleil, le champ magnétique terrestre et la perception olfactive semblent jouer un rôle important pour les performances de retour au gîte. L'auteur présente dans le dernier chapitre un certain nombre d'hypothèses et des théories sur la problématique de la navigation des Oiseaux et il discute l'état actuel des recherches dans ce domaine. Un accent particulier est donné à la *Vektornavigation*, c'est-à-dire la capacité de trouver un but, basée sur l'information sur deux composantes, qui sont la direction et la distance. Cette *navigation vectorielle* ne semble performante que dans des limites restreintes, mais on suppose que les jeunes *Cuculus canorus* l'utilisent

lors de leur première migration automnale pour trouver leurs régions d'hibernation équatoriale en l'absence de toute aide parentale ! ?

Les recherches sur les migrations d'Oiseaux sont d'une très grande actualité pour la compréhension du fonctionnement de notre univers et un symposium récent (Papi + Wallraff, 1982) — Avian Navigation, Springer 380 p., en apporte la preuve.

Armin HEYMER

Résultats des campagnes MUSORSTOM, I et II. — Philippines (1976, 1980). Tome 2. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle*, Sér. A, Zool, Tome 133, 525 p., 2 cartes, 126 Figs., 37 pl. photo, 1985. Editions du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.

Ce volume, édité avec le concours de l'Institut français de Recherche scientifique pour le développement en coopération (ORSTOM), regroupe quatorze contributions, précédées d'un compte-rendu de la Campagne MUSORSTOM II (1980) et d'une liste des stations par J. Forest. Ces résultats représentent l'exploitation du matériel récolté aux Philippines pendant les campagnes du N.O. *Vauban* (Mars, 1976) et du N.O. *Coriolis* (1980) auquel sont jointes les récoltes de la même région et d'Indonésie réalisées à bord de l'*Albatros* (1908-1910) et celles des campagnes franco-indonésiennes *Corindon*; enfin s'ajoutent des collections de l'Indo-Ouest-Pacifique (Madagascar et Nouvelle-Calédonie).

Le tome réunit deux articles consacrés aux Poissons, six aux Crustacés Décapodes, des chapitres relatifs aux Crustacés Mysidacés, Stomatopodes et Asco-thoraciques, deux contributions abordant les Mollusques Gastéropodes et se termine par l'étude des Brachiopodes et Bryozoaires. Un total de 350 taxons sont identifiés dont 53 nouveaux. Signalons l'abondance et la qualité de l'illustration.

Nicole COINEAU

lors de leur première migration automnale pour trouver leurs régions d'hivernation équatoriale en l'absence de toute aide parentale ?

Les recherches sur les migrations d'Oiseaux sont d'une très grande actualité pour la compréhension du fonctionnement de notre univers et un symposium récent (Papi + Wallraff, 1982) - Avian Navigation, Springer, 380 p., en apporte la preuve.

Armin HAYMER

Résultats des campagnes MUSORSTOM I et II - Philippines (1976, 1980). Tome 2. Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, Sér. A, Zool. Tome 133, 325 p., 2 cartes, 126 Figs., 37 pl. photo, 1985. Éditions du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.

Ce volume, édité avec le concours de l'Institut français de Recherche scientifique pour le développement en coopération (ORSTOM), regroupe deux contributions, précédées d'un compte-rendu de la Campagne MUSORSTOM II (1980) et d'une liste des stations par J. Forest. Ces résultats représentent l'exploitation du matériel récolté aux Philippines pendant les campagnes de N.O. Corwin (Mar, 1976) et du N.O. Corwin (1980) auquel sont jointes les récoltes de la même région et d'Indonésie réalisées à bord de l'Albatros (1908-1910) et celles des campagnes franco-indonésiennes Corwin; enfin s'ajoutent des collections de l'Indo-Ouest-Pacifique (Madagascar et Nouvelle-Calédonie).

Le tome réunit deux articles consacrés aux Poissons, six aux Crustacés Décapodes, des chapitres relatifs aux Crustacés Mysidacés, Stomatopodes et Acarothoraciques, deux contributions abordant les Mollusques Gastéropodes et se terminant par l'étude des Brachiopodes et Bryozoaires. Un total de 320 taxons sont identifiés dont 53 nouveaux. Signaux l'abondance et la qualité de l'illustration.

Nicole COINEAU

animaux effectuent des migrations sur notre planète, dont les causes et les buts sont souvent différents. Les Oiseaux sont les mieux étudiés. Leurs fantasmatiques mouvements migratoires à travers le monde sont des phénomènes biologiques fascinants. Aujourd'hui encore, de nombreux cas énigmatiques persistent.

Ce livre, divisé en 6 grands chapitres, nous informe d'abord de quelques performances importantes de migrations, étudiées grâce au travail de baguage des Oiseaux durant de longues années. Quelques espèces sont simplement des migrants partiels et ne voyagent que sur quelques kilomètres, d'autres par contre effectuent des parcours sur des milliers de kilomètres, entre les deux pôles, comme par exemple *Sterna macrura*.

Les moyens de travail et de détection sont traités en détail, aussi bien l'observation des mouvements de migration avec les jumelles que le radar moderne. Les nombreuses expériences réalisées sur les différentes populations d'Oiseaux sont décrites et la problématique de la recherche a surtout été axée sur la détermination des lieux de reproduction et des lieux d'hivernation. D'une manière complémentaire, les expériences en laboratoire ont permis de déceler les différentes performances d'orientation d'après les astres, le champ magnétique terrestre et la perception de l'ultrason.

De plus, grand nombre d'expériences ont été effectuées avec les Pigeons Voyageurs, chez lesquels le soleil, le champ magnétique terrestre et la perception olfactive semblent jouer un rôle important pour les performances de retour au site. L'auteur présente dans le dernier chapitre un certain nombre d'hypothèses et des théories sur la problématique de la navigation des Oiseaux et il discute l'état actuel des recherches dans ce domaine. Un accent particulier est donné à la festination, c'est-à-dire la capacité de trouver un but, basée sur l'information sur deux composantes, qui sont la direction et la distance. Cette navigation vectorielle ne semble performante que dans des limites restreintes, mais on suppose que les jeunes *Columba* enroulent l'ultrason

Directeur gérant de la publication : J. SOYER

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

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

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

Printed in France

Dépôt légal : 4<sup>e</sup> trimestre 1986

Commission paritaire n° 22217

Imprimerie Louis-Jean, 05002 GAP cédex — Dépôt légal n° 636 — Décembre 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  $17 \times 24,35$  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  $17 \times 24,35$  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 (3)

## SOMMAIRE — CONTENTS

La morphologie de la pente continentale du Golfe du Lion : une résultante structuro-sédimentaire. <i>Morphology of the continental slope of the Gulf of Lion : a structural and sedimentary result.</i> M. CANALS et H. GOT	153
Quelques aspects méthodologiques spécifiques des études biologiques sur les particules de la microcouche de surface. <i>Some methodological aspects specifically linked to biological studies of surface microlayer particles.</i> P. LABORDE, T. MIMURA, J.-C. ROMANO et Y. DE SOUZA-LIMA	165
Rhynchoteuthion larvae from New Zealand coastal waters (Cephalopoda : Ommastrephidae). E. C. FORCH	177
Polychètes d'une pelouse à <i>Cymodocea nodosa</i> (Ucria) Aschers du golfe de Salerno (Mer Tyrrhénienne). <i>Polychaetes of a Cymodocea nodosa (Ucria) Aschers meadow in the Gulf of Salerno (Tyrrhenian Sea).</i> A. GIANGRANDE et M.C. GAMBI	185
Modalités de la cicatrization des écosystèmes méditerranéens après incendie : cas de certains Arthropodes du sol. 2. Les Myriapodes édaphiques. <i>Regeneration patterns of Mediterranean ecosystems after fire : the case of some soil arthropods. 2. Myriapoda.</i> L. SAULNIER et F. ATHIAS-BINCHE	191
Structure et évolution du peuplement d' <i>Euphydryas aurinia</i> Rottemburg (Lepidoptera) dans le Sud-Ouest Européen. <i>Structure and evolution of the Euphydryas aurinia Rottemburg population (Lepidoptera) in the South-West of Europe.</i> R. MAZEL	205
Analyses d'ouvrages / <i>Book reviews.</i>	227