

ISSN 0240-8759

Vie et Milieu

Life and Environment

Vol. 38 n° 3/4 - Sept.-Déc. 1988

Périodique d'écologie - Publication trimestrielle

VIE ET MILIEU

Life and Environment

PÉRIODIQUE D'ÉCOLOGIE GÉNÉRALE
JOURNAL OF GENERAL ECOLOGY

LABORATOIRE ARAGO — UNIVERSITÉ P. et M. CURIE

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

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

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

Vie et Milieu publishes contributions in the fields of Ecology, Biology and Systematics with emphasis on marine, lagoonar 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 (Brest), C. COMBES (Perpignan), C. DELAMARE DEBOUTTEVILLE (Paris), P. DRACH (Paris), C. DUBOUL-RAZAVET (Perpignan), J. FOREST (Paris), L. FOULQUIER (Cadarach), R.N. GIBSON (Oban-Argyll), C. HEIP (Gent), R. HESSLER (La Jolla), A. IVANOFF (Paris), G. JACQUES (Banyuls-sur-Mer), W. KÜHNELT (Vienne), M. KUNST (Prague), R. LABAT (Toulouse), M. LAMOTTE (Paris), L. LAUBIER (Paris), P. LUBET (Caen), R. MARGALEF (Barcelone), R.C. NEWELL (Plymouth), M. PAVANS de CECATTY (Lyon), J.M. PERÈS (Marseille), J. POCHON (Paris), S. POULET (Roscoff), P. REY (Toulouse), H. SAINT-GIRONS (Paris), M. VACHON (Paris).

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

ABONNEMENTS/SUBSCRIPTIONS 1988

	FRANCE	AUTRES PAYS
Un an (4 numéros) / <i>Annual subscription (4 issues)</i>	550 F	700 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

PEUT-ON ESTIMER LE NOMBRE TOTAL D'ESPECES D'UN PEUPEMENT MACROBENTHIQUE ? Application aux peuplements de substrat meuble de la Manche

*Is it possible to estimate the total species number of a macrobenthic community ?
Application to several soft-bottom communities from the English Channel*

F. GENTIL et J.-C. DAUVIN

Université P. et M. Curie et L.P. 4601-CNRS
Station Biologique, 29211 Roscoff, France

COURBES AIRE-ESPECES
MACROZOOBENTHOS
MANCHE

RÉSUMÉ — A partir des données acquises en plusieurs stations de suivi sur des peuplements macrozoobenthiques sublittoraux de sédiments meubles en Manche, la relation entre le nombre cumulé d'espèces et les surfaces échantillonnées est discutée. Il apparaît que l'aire minimale d'échantillonnage habituellement admise ne peut pas être déterminée malgré un nombre important de prélèvements. Nous préconisons la construction d'une courbe cumulative aire-espèces utile en excluant les espèces rares dont la fréquence de capture est inférieure à 10 %. Un lissage de la courbe d'après les probabilités de capture des espèces assure l'objectivité d'une courbe unique. Le nombre total d'espèces dans chaque peuplement est estimé par extrapolation à partir des données issues de suivis temporels. Il illustre la forte diversité spécifique des peuplements macrobenthiques en Manche qui hébergent un grand nombre d'espèces « rares ».

SPECIES-AREA CURVES
MACROZOOBENTHOS
ENGLISH CHANNEL

ABSTRACT — The relationship between macrozoobenthic species number and sampling area is considered from soft-bottom subtidal communities in English Channel. The analysis of the cumulative species-area curve as used by previous workers to define the minimal sampling area is not convincing; large data demonstrate high species diversity with many rare species. Helpful estimation is obtained by exclusion of the rarer species and by construction of a corrected species-area curve. Extrapolations are made in order to predict total number of species present on each community.

INTRODUCTION

La notion habituellement utilisée pour définir l'aire minimale d'échantillonnage d'un peuplement correspond à l'idée selon laquelle un peuplement comporte - au moment de l'étude - un nombre fini d'espèces que l'on peut estimer entièrement en prélevant une surface relativement réduite par rapport à celle du peuplement.

Plusieurs études menées sur les aspects quantitatifs de peuplements sublittoraux de sédiments meubles en Manche (Dauvin, 1984; Gentil *et al.*, 1986) permettent de discuter la relation aire-espèces

selon différents critères : construction de la courbe aire-espèces, définition et valeur de l'aire minimale à un temps donné ou au cours d'un suivi, estimation du nombre total d'espèces d'un peuplement.

MATERIEL ET METHODES

1. Sites d'étude et échantillonnage

Trois stations ont été étudiées régulièrement pendant plusieurs années consécutives; leurs repérages ont été effectués grâce à un positionnement par

alignements ou par système de radionavigation « DECCA », sans mouillage du navire :

- Baie de Morlaix, sables fins peu envasés à *Abra alba* - *Hyalinoecia bilineata* de la Pierre Noire (PN) par 17 m de profondeur (Dauvin, 1984);
- Baie de Morlaix, vases sableuses à *Abra alba* - *Melinna palmata* de la Rivière de Morlaix (RM) par 10 m de profondeur (Dauvin, 1984);
- Baie de Seine, sables fins envasés à *Abra alba* - *Pectinaria koreni* proches de l'estuaire de la Seine (A) par 10 m de profondeur (Station A : Gentil *et al.*, 1986).

Chaque série d'échantillonnage correspond à 10 prélèvements unitaires effectués au hasard avec une benne Smith-Mc Intyre dont la surface d'échantillonnage est de 0,1 m². Un tamis à ouvertures circulaires de 1 mm de diamètre a été utilisé.

D'autre part, une série de 32 échantillons avec la même benne a été effectuée en octobre 1984 à la station PN avec un tamisage sur mailles circulaires de 2 mm.

Pour tous ces travaux, chaque échantillon est traité séparément avec des déterminations jusqu'au niveau spécifique dans la quasi-totalité des cas.

2. Courbes aire-espèces

Les courbes aire-espèces en coordonnées arithmétiques et semi-logarithmiques ont été construites selon les méthodes classiques (Gounot, 1969) utilisées par ex. par Holme (1953), Ursin (1960) pour des peuplements macrobenthiques. Une technique de lissage à partir des probabilités de capture des espèces sur l'ensemble des prélèvements (Hawkins & Hartnoll, 1980) a été appliquée aux constructions des courbes permettant de juger de la forme d'une courbe unique et objective.

RESULTATS ET DISCUSSION

1. Construction et interprétation de la courbe aire-espèces

La forme des courbes cumulatives (fig. 1 A) dépend de l'ordre de cumul des 32 échantillons que l'on peut par ex. ranger selon l'ordre de récolte (courbe a), le nombre décroissant (b) ou croissant (c) d'espèces par échantillon. Aucune de ces 3 courbes ne tend vers l'horizontale malgré la surface totale échantillonnée (3,2 m²).

La courbe lissée (d) constituée à partir de la méthode probabiliste (Hawkins & Hartnoll, 1980) ne montre pas non plus de palier.

La surface échantillonnée ne permet donc pas de recenser le nombre total d'espèces présentes dans le peuplement, ni de définir l'aire minimale générale-

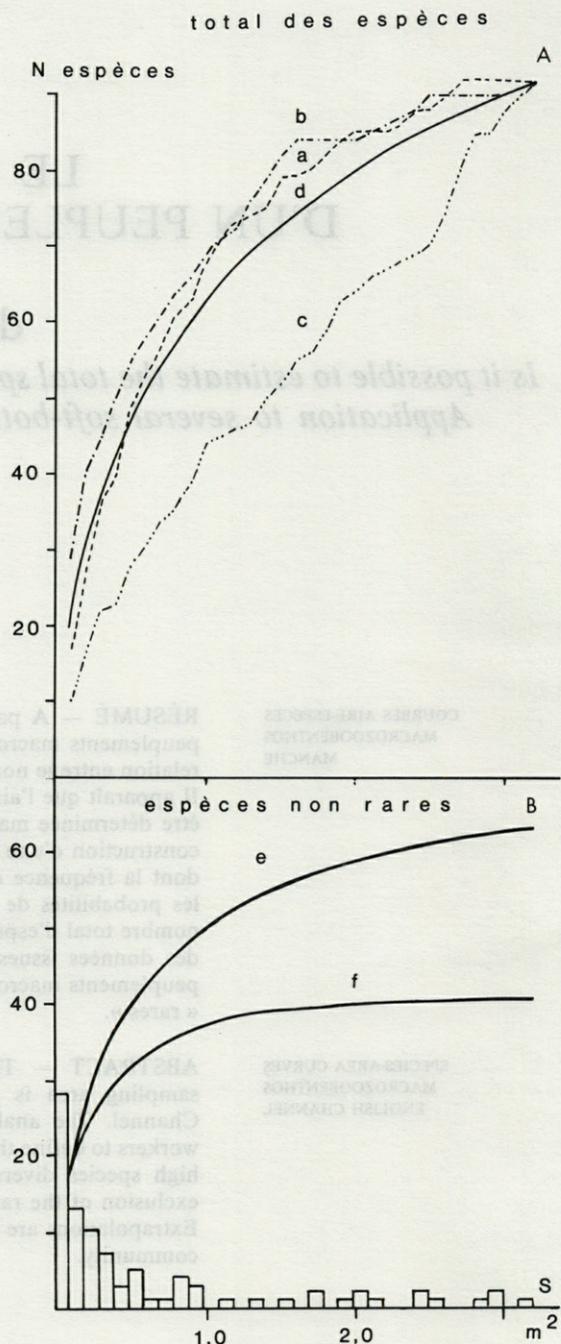


Fig. 1. — A, PN. Courbes cumulatives aire-espèces construites selon : a, l'ordre chronologique des prélèvements ; b, le nombre décroissant d'espèces dans chaque prélèvement ; c, le nombre croissant ; d, la méthode des probabilités de Hawkins & Hartnoll, 1980. B, PN. Histogramme de fréquence des espèces et courbes cumulatives aire-espèces non rares : e, espèces présentes plus d'une fois et f espèces présentes plus de 3 fois au cours des 32 échantillons.

A, station PN : cumulative species-area curves constructed according to : a, chronological sampling order, b, the decreasing species number in the samples, c, the increasing species number and d, the Hawkins & Hartnoll (1980) probability method. B, PN : species frequencies histogram and cumulative common species-area : species collected more than e, one time, f, three times during the sampling.

ment admise au sens des phytosociologues (Gounot, 1969). Dans le cas des peuplements prospectés l'effort d'échantillonnage serait par conséquent trop important pour aboutir à l'estimation de la richesse spécifique totale du peuplement. L'étude de l'évolution temporelle d'un peuplement exige, après la sélection d'une station représentative, une estimation de l'effort d'échantillonnage à reproduire tout au long du suivi temporel en considérant 3 conditions fondamentales :

- 1) fournir une information suffisante sur la probabilité de capture des espèces; la qualité d'estimation de la fréquence des espèces s'améliore avec l'accroissement du nombre de prélèvements pour une surface unitaire d'échantillonnage adaptée à la récolte des organismes étudiés;
- 2) permettre d'estimer avec une précision acceptable les densités du peuplement et des principales espèces (recherche de l'aire minimale quantitative non développée ici);
- 3) demeurer compatible avec les possibilités pratiques de dépouillement. 1) et 2) sont antagonistes de 3) qui est l'élément limitant pour le choix.

L'histogramme des fréquences des espèces (fig. 1B) montre que sur les 91 espèces récoltées en 32 coups de benne, 28 espèces (30,8 %) n'ont été recueillies qu'une seule fois et 51 (56 %) moins de 4 fois (fréquence inférieure à 10 %). Les courbes aire-espèces construites sans ces espèces rares (figure 1B) marquent alors une inflexion d'autant plus nette que l'on considère les espèces les plus fréquentes (Tabl. I). Ainsi on ajoute seulement 1 espèce lorsque l'on double l'effort d'échantillonnage entre 1,6 et 3,2 m² (courbe f de la figure 1B).

La recherche de l'aire minimale consiste, une fois les espèces les plus fréquentes récoltées, à poursuivre l'effort d'échantillonnage pour capturer des espèces essentiellement rares. Y a-t-il avantage à considérer ces espèces pour délimiter l'aire minimale ? Il faut noter que la plupart des méthodes d'analyse de données impose une simplification de la matrice de départ par élimination des espèces les moins fréquentes (Legendre & Legendre, 1979; Dauvin & Ibanez, 1986).

Tabl. I. — Accroissement du nombre d'espèces en fonction de l'augmentation de l'aire d'échantillonnage : station PN, 32 prélèvements de 0,1 m² en octobre 1984.

Relationship between species number and sampling area : PN station, 32 × 0.1 m² in October 1984.

Accroissement de la surface d'échantillonnage	Accroissement du nombre d'espèces et pourcentage (%)		
	courbe totale (ensemble des espèces)	courbe sans les espèces récoltées une seule fois	courbe sans les espèces récoltées moins de 4 fois
0,5 à 1,0 m ²	16,0 (17,6)	10,7 (17,0)	5,3 (13,3)
1,5 à 2,0 m ²	7,3 (8,0)	3,3 (5,2)	0,8 (2,0)
2,5 à 3,0 m ²	4,3 (4,7)	1,4 (2,2)	0,2 (0,5)
Nombre total d'espèces (3,2 m ²)	91	63	40

2. Importance et signification des espèces rares

Considérons la station PN (Baie de Morlaix) suivie depuis plusieurs années en répétant régulièrement le même effort d'échantillonnage (séries de 1m² correspondant à 10 échantillons de 0,1 m²).

Le nombre d'espèces cumulées à l'intérieur de chaque série de 1m² montre des variations saisonnières habituelles en climat tempéré (Buchanan *et al.*, 1978; Bachelet, 1981; Dauvin, 1984;...). Dans chaque série, la quantité d'espèces récoltées une seule fois suit globalement l'évolution temporelle de la richesse spécifique totale (fig. 2). La proportion

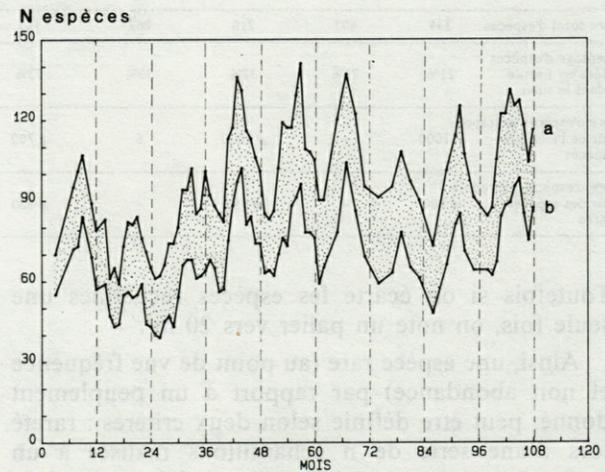


Fig. 2. — PN. Evolution de la richesse spécifique (avril 1977 à janvier 1986) : a, total des espèces et b, espèces récoltées plus d'une fois dans chaque série de 10 échantillons.

PN. Species richness changes during the survey (April 1977 - January 1986) : a, all the species and b, species collected more than one time in each 10 samples series.

d'espèces rares reste relativement constante avec des valeurs plus fortes durant l'été, en parallèle avec les augmentations de densité. Celles-ci peuvent être dûes à :

- des juvéniles d'espèces du peuplement habituellement dispersées à l'état adulte;
- l'établissement transitoire de juvéniles d'espèces d'autres peuplements;
- des migrations d'espèces (essentiellement des Crustacés).

D'autre part, on peut examiner les espèces récoltées une seule fois au cours de l'ensemble du suivi (fréquence de $(1/N) \times 100$ avec N nombre de séries de 1m²); elles sont en nombre élevé par rapport au total des espèces recueillies (histogramme des fréquences : fig.3). Cette proportion notable a pu être également observée en d'autres stations de suivi en Manche (Tabl. II). Si on établit la relation aire-espèces en cumulant toutes les espèces nouvellement rencontrées au cours du suivi PN (fig.3 : 52 séries de 1 m²), on obtient une courbe d'allure croissante.

Tabl. II. — Nombre total d'espèces recueillies durant les suivis PN, RM et A et nombre probable d'espèces sur la surface totale des peuplements estimé à partir de la relation semi-logarithmique aire-espèces.

Total species number collected during PN, RM and A surveys and extrapolated species number from the total area of each community (estimation from the relation between area logarithm and species number).

	Baie de Morlaix				Baie de Seine
	PN		RM		Station A
Superficie totale (km ²)	2,5		1,0		400
Période du suivi	1977-1982	1977-1985	1977-1982	1977-1986	1981-1983
Nombre de séries	52	71	25	42	18
Surface échantillonnée (en m ²)	52	71	25	42	18
Nombre total d'espèces	334	403	216	262	165
Pourcentage d'espèces récoltées en 1 seule série dans le suivi	21%	21%	32%	30%	23%
Nombre d'espèces extrapolé à partir de l'ensemble des espèces	# 1000	-	# 1000	6	# 700
Nombre d'espèces extrapolé à partir des espèces non-rares	# 480	-	# 380	-	# 320

Toutefois si on écarte les espèces recueillies une seule fois, on note un palier vers 20 m².

Ainsi, une espèce rare (au point de vue fréquence et non abondance) par rapport à un peuplement donné, peut être définie selon deux critères : rareté lors d'une série de n échantillons réalisés à un moment donné et rareté lors d'un suivi temporel de N séries régulièrement répétées. A partir de quelle limite considère-t-on une espèce comme « rare » ? Il paraît intéressant de choisir soit une fréquence de capture inférieure à 10 % des prélèvements, soit à l'extrême une seule récolte pour la série ou le suivi considéré.

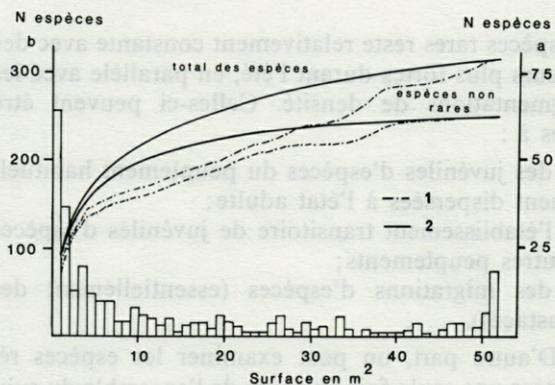


Fig. 3. — Suivi de 52 séries à PN : a, histogramme de fréquence des espèces et b, courbes aire-espèces pour le total des espèces et pour les espèces présentes plus d'une fois. 1 : ordre chronologique et 2, courbes des probabilités de capture.

PN survey (52 series) : a, species frequencies histogram and b, cumulative species-area curves considering all the species and the common species. 1 : chronological order and 2, probability curves.

Tabl. III. — Caractérisation des catégories d'espèces rares selon leur fréquence d'échantillonnage : F (pour une série de n échantillons) ou F' (pour un suivi de N séries).

Characterization of rare species types according to their sampling frequency : F (considering a series of n samples) or F' (considering a survey of N series).

	$F = 1/n$ ou $F < n/10$	$F > 1/n$ ou $F \geq n/10$
$F' = 1/N$ ou $F' < N/10$	type A : rares et accidentelles	type B : rares et sporadiques
$F' > 1/N$ ou $F' \geq N/10$	type C : rares et fidèles	type D : "non-rares"

Plusieurs types d'espèces rares peuvent être distinguées en examinant simultanément leur fréquence au cours d'une série et d'un suivi (Tabl. III).

Ainsi la figure 1 montre l'importance des espèces A et C tandis que la figure 2 illustre celle des espèces A et B. Il est possible d'écarter de la construction de courbes aire-espèces les espèces accidentelles (type A) et sporadiques (type B) dont la présence (ou l'absence) ne représente pas un élément significatif de décision pour définir l'effort minimum d'échantillonnage ou pour analyser le fonctionnement dynamique du système.

Ceci équivaut à ne plus envisager l'établissement d'une courbe aire-espèces avec l'obtention de la quasi-totalité des espèces du peuplement. Nous proposons de considérer à la fois la série ponctuelle et le suivi temporel afin de distinguer à l'intérieur du groupe des espèces rares, les espèces les plus négligeables et d'établir une *courbe aire-espèces utile*, en excluant les espèces rares.

3. Estimation du nombre total d'espèces

Hawkins & Hartnoll (1980) reprenant notamment les travaux d'Holme (1953), Ursin (1960), utilisent la relation linéaire entre le logarithme de la surface échantillonnée et le nombre cumulé d'espèces récoltées pour prédire le nombre maximum d'espèces que l'on peut espérer recenser sur la totalité de la surface du peuplement considéré homogène.

Procédant comme Hawkins & Hartnoll (1980) à partir des données issues des suivis (PN, RM et A), l'extrapolation des droites (fig. 4) permet d'estimer le nombre théorique maximum des espèces existant sur les surfaces occupées par chaque peuplement (tabl. II); la même extrapolation est effectuée sur les droites construites à partir des espèces récoltées plus d'une fois dans chaque suivi.

Il paraît raisonnable de situer le chiffre réel du nombre total d'espèces entre la valeur obtenue avec

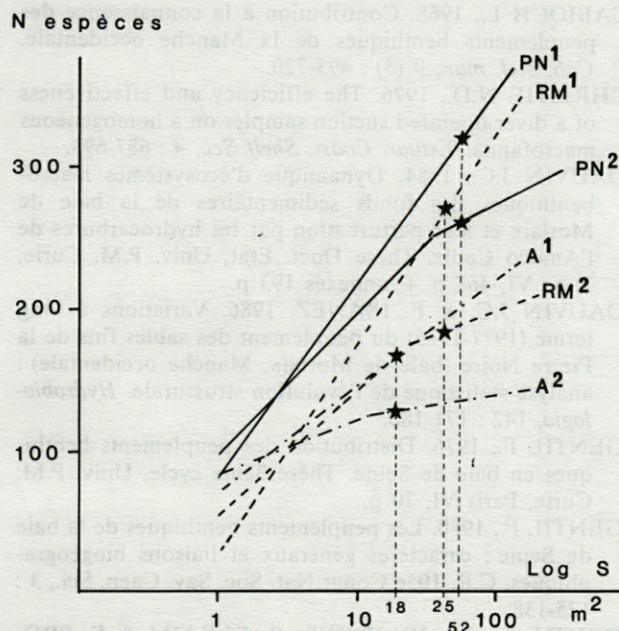


Fig. 4. — Relation entre le logarithme de la surface échantillonnée et le nombre cumulé d'espèces récoltées au cours des suivis : PN (Pierre Noire); RM (Rivière de Morlaix) et A (Baie de Seine). 1, total des espèces et 2, avec les espèces présentes plus d'une fois. Les étoiles indiquent la surface maximum échantillonnée pour chaque suivi.

Relationship between the logarithm of the sampling area and cumulative species number during the surveys : PN (Pierre Noire); RM (Rivière de Morlaix) and A (Baie de Seine). 1, all the species and 2, with the species present more than one time. The stars show the maximum sampling area for each survey.

l'ensemble des espèces et celle obtenue avec les espèces non-rares. Le nombre d'espèces rares est élevé (plus de 50 % des espèces récoltées) et entraîne certainement une surévaluation du nombre total d'espèces en raison des faibles surfaces échantillonnées par rapport à la superficie totale de chaque peuplement.

Ces résultats présentent une estimation plausible de la richesse spécifique des peuplements de macrofaune étudiés, et compatible avec les ordres de grandeur connus pour la Manche (inventaires de la Faune marine de Roscoff). Il apparaît que le peuplement de la Baie de Seine, même plus étendu, possède un nombre d'espèces moindre que les peuplements équivalents de la Baie de Morlaix. Ceci est en accord avec les données biogéographiques déjà acquises sur le gradient faunistique d'appauvrissement en Manche (Holme, 1966; Cabioch, 1968; Gentil 1976 et 1980).

Un suivi effectué sur plusieurs années intègre automatiquement une certaine évolution temporelle de la richesse spécifique en liaison avec l'établissement ou la disparition d'espèces. Cette dérive en fonction du temps n'est pas un obstacle à l'application de cette méthode; en effet, si l'on se réfère au

suiti PN (Dauvin, 1984), on observe qu'elle est essentiellement liée aux variations pluriannuelles de la densité des espèces caractéristiques du peuplement. Il pourrait en être autrement si les conditions de milieu au sein du peuplement changeaient notablement, le faisant évoluer vers un autre peuplement aux caractéristiques faunistiques différentes.

4. Comparaison de courbes aire-espèces

Il est possible en prenant l'exemple de plusieurs stations d'un peuplement analogue en Manche (baies de Morlaix et de Seine), de comparer les courbes aire-espèces constituées à partir d'un même effort d'échantillonnage (même échantillonneur, même surface cumulée), à un moment donné. Il suffit de ramener le cumul absolu des espèces en pourcentage par rapport au nombre total d'espèces récoltées (fig. 5, gauche). Cette manière permet ainsi de comparer les formes des courbes sans tenir compte des richesses spécifiques propres à chaque unité de peuplement (ou à chaque période d'échantillonnage). Si l'on élimine les espèces récoltées une seule fois au cours de la série, on obtient une allure des courbes plus satisfaisantes pour la détermination d'un palier (fig. 5, droite).

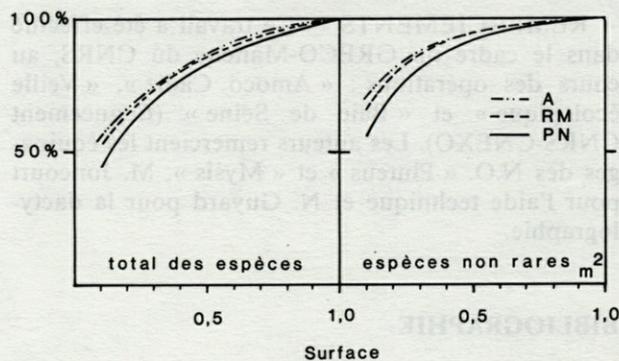


Fig. 5. — Comparaison des courbes lissées aire-espèces pour trois stations (PN : Pierre Noire; RM : Rivière de Morlaix et A : Baie de Seine).

Comparison between cumulative smoothed species-area curves for three stations (PN : Pierre Noire; RM : Rivière de Morlaix and A : Baie de Seine).

CONCLUSIONS

La détermination de l'effort d'échantillonnage pour l'étude du macrozoobenthos des sédiments meubles constitue une phase préalable à toute étude de suivi temporel. Cet effort devra en effet être conservé identique tout au long du suivi afin de ne pas y introduire une variabilité supplémentaire.

En Manche, les peuplements de sables fins envasés de la communauté à *Abra alba* ne permettent pas par leur diversité élevée, de suivre les procédés

habituels de recherche de l'aire minimale d'échantillonnage.

Après lissage de la courbe assurant l'objectivité indispensable (Hawkins & Hartnoll, 1980), nous préconisons comme d'autres auteurs (Christie, 1976) d'écartier les espèces les plus rares permettant ainsi la construction d'une *courbe aire-espèces utile* plus facile à interpréter. Cette sélection se fera sur le critère de constance des espèces au cours d'un échantillonnage ponctuel et devra être analysée *a posteriori* avec les échantillons du suivi.

La détermination de l'*aire minimale utile* devra toujours être recherchée en accord avec les objectifs envisagés et les possibilités pratiques de dépouillement.

L'utilisation de l'*aire minimale utile* et l'estimation du nombre total d'espèces vivant dans le peuplement sont deux problèmes distincts que l'on peut parfois confondre dans certains cas d'appauvrissement faunistique (milieux estuariens, zone des marées, ...). La diversité de la macrofaune benthique en Manche est trop élevée pour confondre ces deux points. Ceci montre que les peuplements de cette région caractérisée par un régime mégatidal et de faibles variations climatiques accueillent une quantité importante d'espèces peu abondantes et dispersées, apparaissant rarement dans les échantillons.

REMERCIEMENTS — Ce travail a été effectué dans le cadre du GRECO-Manche du CNRS, au cours des opérations : « Amoco Cadiz », « Veille écologique » et « Baie de Seine » (financement CNRS-CNEXO). Les auteurs remercient les équipages des N.O. « Pluteus » et « Mysis », M. Joncourt pour l'aide technique et N. Guyard pour la dactylographie.

BIBLIOGRAPHIE

- BACHELET G., 1981. Données préliminaires sur l'organisation trophique d'un peuplement benthique marin. *Vie Milieu*, 31 (3/4) : 205-213.
- BUCHANAN J.B., H. SHEADER & P.F. KINGSTON, 1978. Sources of variability in the benthic macrofauna off the south Northumberland coast, 1971-1976. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 58 (1) : 191-209.
- CABIOCH L., 1968. Contribution à la connaissance des peuplements benthiques de la Manche occidentale. *Cah. biol. mar.*, 9 (5) : 493-720.
- CHRISTIE N.D., 1976. The efficiency and effectiveness of a diver-operated suction sampler on a homogeneous macrofauna. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 4 : 687-693.
- DAUVIN J.C., 1984. Dynamique d'écosystèmes macrobenthiques des fonds sédimentaires de la baie de Morlaix et leur perturbation par les hydrocarbures de l'Amoco Cadiz. Thèse Doct. Etat, Univ. P.M. Curie, Paris VI, 468 p + annexes 193 p.
- DAUVIN J.C. & F. IBANEZ, 1986. Variations à long terme (1977-1985) du peuplement des sables fins de la Pierre Noire (baie de Morlaix, Manche occidentale) : analyse statistique de l'évolution structurale. *Hydrobiologia*, 142 : 171-186.
- GENTIL F., 1976. Distribution des peuplements benthiques en baie de Seine. Thèse 3ème cycle, Univ. P.M. Curie, Paris VI, 70 p.
- GENTIL F., 1980. Les peuplements benthiques de la baie de Seine : caractères généraux et liaisons biogéographiques. C.R. 105e Congr. Nat. Soc. Sav. Caen, Sci., 3 : 125-138.
- GENTIL F., J.P. IRLINGER, B. ELKAIM & F. PRO-NIEWSKI, 1986. Premières données sur la dynamique du peuplement macrobenthique des sables fins envasés à *Abra alba* de la baie de Seine orientale. IFREMER, Actes colloques, 4 : 409-420.
- GOUNOT M., 1969. Méthodes d'étude quantitative de la végétation. Masson et Cie, Paris, 314 p.
- HAWKINS S.J. & R.G. HARTNOLL, 1980. A study of the small-scale relationship between species number and area on a rocky shore. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 10 : 210-214.
- HOLME N.A., 1953. The biomass of the bottom fauna in the English Channel off Plymouth. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 32 : 1-49.
- HOLME N.A., 1966. The bottom fauna of the English Channel. II. Part II. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 46 : 401-493.
- LEGENDRE L. & P. LEGENDRE, 1979. Ecologie numérique. 1. Le traitement multiple des données écologiques. Masson, Paris et les Presses de l'Université du Québec, 197 p.
- URSIN E., 1960. A quantitative investigation of the echinoderm fauna of the central North Sea. *Meddelelser fra Danmarks Fiskeri-og. Havund.*, n.s., 2 (24) : 1 - 204.

Reçu le 20 octobre 1987; received October 20, 1987

Accepté le 1 décembre 1987; accepted December 1, 1987.

MEIO- AND NEMATOFAUNA FROM RASA BAY (NORTH ADRIATIC SEA, YUGOSLAVIA)

J. VIDA KOVIC

Center for Marine Research Rovinj,
Institute « Rudjer Boskovic » Zagreb,
G. Paliage 5, 52 210 Rovinj, Yugoslavia

MEIOBENTHOS
NEMATODES
ECOLOGY
MEDITERRANEAN
ADRIATIQUE

RÉSUMÉ - La densité et la composition spécifique des Nématodes libres marins ont été étudiées en relation avec les caractéristiques granulométriques du sédiment de trois stations échantillonnées à trois périodes de l'année dans la Baie de Rasa (Yougoslavie). Les densités de Nématodes et de Copépodes sont significativement plus fortes à la station 3 du large qu'aux stations côtières 1 et 2. L'analyse de la diversité spécifique confirme une similarité de ces deux peuplements par rapport au peuplement du large. En revanche, l'analyse factorielle des correspondances des groupes trophiques et de la structure des peuplements montre que les stations 3 et 2 ont des affinités plus fortes par rapport à la station côtière 1.

MEIOBENTHOS
NEMATODES
ECOLOGY
MEDITERRANEAN
ADRIATIC

ABSTRACT - Density and Nematode species composition were investigated in relation to granulometric composition of sediment at three stations in Rasa Bay (Yugoslavia) during one year. Nematode and copepod densities were higher at station 3 than at stations 1 and 2. Diversity indices showed that stations 1 and 2 had significantly lower species diversity than station 3. But trophic and correspondence analysis showed the great affinity between stations 2 and 3 in contrasts to station 1.

INTRODUCTION

Sea bottom meiofauna and especially nematode associations from the Northern Adriatic Sea are known from few studies (Marcotte and Coull, 1974; Ceccherelli and Cevidalli, 1981; Vidakovic, 1983, 1984a, 1984b; Vrizer, 1979, 1983, 1984). First data on nematoda species composition according to sediment granulometry and systematic work are due to Daday (1901), Greeff (1869) and Micoletzky (1922-24). More recent data on the sediment nematofauna from the Northern Adriatic Sea are available from Vidakovic and Zavodnik (1984) and from Zavodnik and Vidakovic (1985). The work of Ott (1967), Zavodnik (1965) and Wieser (1959) relates to nematoda from algae.

In this paper, meiofauna density and nematoda species composition are investigated in three stations from Rasa Bay at different periods of the year in order to identify the key species of sublittoral muds in the Mediterranean.

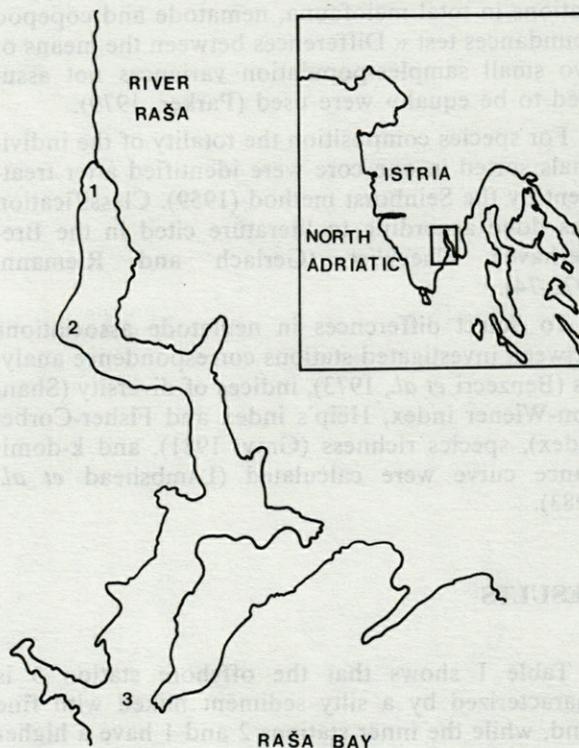


Fig. 1. — Three investigated stations in the Rasa Bay situated at the eastern coast of the Istrian peninsula (North Adriatic, Yugoslavia).

MATERIAL AND METHODS

Rasa Bay is situated on the eastern coast of the Istrian peninsula (Fig. 1). Its depth increases from the mouth of the river Rasa towards the open sea to a maximum of 44 meters. The bay is well protected from storms. A number of freshwater springs enter the bay, but the freshwater inflow does not influence the salinity at the sea bottom. The area is loaded by deposits from the river Rasa originating from fine coal deposits, and other wastes from the surrounding land.

Station RASA-3 is situated at the entrance of the Rasa Bay, at a depth of 42 m. The sediment is sandy-silt, brown in colour with a high amount of organic detritus. RASA-2 station is located in a small cove where shellfish (mainly mussels) are reared. The sediment is clayey-silt rich in organic detritus. The average depth is 17 m. Station RASA-1 is situated near the mouth of the river Rasa, the sediment is clayey-silt, the average depth 8 m.

Sediment samples were taken three times (August, September and October, 1984) at each station with a 0.1 m² van Veen grab. From the grab samples, four subsamples were taken by plastic hand corer of inner diameter 3.5 cm. Only the topmost five cm of sediment was taken for counting the meiofauna. Sediment samples were treated by elutriation method and sieved through a 100 µm sieve. Abundances were expressed on a 10 cm² basis. Additional sediment samples were taken for granulometric analysis (Folk and Ward, 1957).

To assess the differences between the investigated stations in total meiofauna, nematode and copepod abundances test « Differences between the means of two small samples-population variances not assumed to be equal » were used (Parker, 1979).

For species composition the totality of the individuals sorted in one core were identified after treatment by the Seinhorst method (1959). Classification was done according to literature cited in the Bremerhaven Checklist (Gerlach and Riemann, 1973-74).

To detect differences in nematode associations between investigated stations correspondence analysis (Benzecri *et al.*, 1973), indices of diversity (Shannon-Wiener index, Heip's index and Fisher-Corbet index), species richness (Gray, 1981), and k-dominance curve were calculated (Lambshead *et al.*, 1983).

RESULTS

Table I shows that the offshore station 3 is characterized by a silty sediment mixed with fine sand, while the inner stations 2 and 1 have a higher

Table I. — Granulometric composition of sediment from three investigated stations at Rasa Bay (by courtesy of M. Juracic). M = median (µm); Mz = mean size (µm); So = sorting coefficient; Sk = asymmetry (∅); K = kurtosis (∅).

Variable	1	2	3
M	5.50	4.30	12.70
Mz	5.50	4.10	13.20
S _o	1.34	1.31	2.62
S _k	0.029	0.071	-0.052
K	1.072	1.080	0.880
% of clay	13.00	20.00	15.00
% of silt	84.30	79.60	64.00
% of sand	0.70	0.40	21.00

Table II. — Mean meiofauna abundances at three investigated stations. Number of individuals per 10 cm²; $\bar{x} \pm S.D.$; p = 0.05 % of total meiofauna; n = 13, 12, 12.

Stations	1	2	3
Group			
Nematoda	259 ± 60 (93)	362 ± 50 (67)	753 ± 93 (68)
Copepoda	8 ± 4 (3)	118 ± 42 (22)	237 ± 54 (22)
Kinorhyncha	0.42 ± 0.3 (0.1)	23 ± 11 (4)	48 ± 12 (4)
Archiannelida	4 ± 4 (1)	13 ± 7 (3)	25 ± 8 (2)
Polychaeta	4 ± 2 (1)	11 ± 5 (2)	23 ± 8 (2)
Varia	4 ± 2 (1)	13 ± 6 (2)	21 ± 5 (2)
<i>Total</i>	279 ± 67	540 ± 101	1 107 ± 140

silt content. Sediments from all three investigated stations contain a great amount of organic detritus derived from sea weeds and land vegetation.

Mean of three replicates of meiofauna abundances are presented in Table II. The highest abundances for all meiofaunal taxa were recorded at station 3, and the lowest abundance were recorded for the station 1. Significant differences in total meiofauna and copepod abundance exist between investigated stations at 0.05 significance level. Nematodes abundances were significantly different between station 3 and the other two stations, but not between stations 2 and 1. On the contrary, copepod abundance were significantly lower at station 1 in comparison to the station 2.

In total, 2 257 individuals of nematodes were examined; they belong to 18 families, 51 genera and 70 species (Table III).

In station 1, 31 species were found. The dominant species in all three samples (A, S and O) was a Cyatholaimid: *Marilynia complexa* (39.8%). *Setosabatieria hilarula*, *Marilynia bellula*, *Siphonolaimus elongatus* and *Sabatieria pulchra* comprised 28 % of total nematode fauna. The Shannon-Wiener index of diversity varied from 2.89 (August) to 3.30 (October), the Fisher-Corbet index varied from 5.12 (August) to 5.87 (September). The highest species richness was recorded in September.

Stations	1		2		3	
Species	\bar{x}	D %	\bar{x}	D %	\bar{x}	D %
<i>Marilynia complexa</i> Mc	97	39.8	—	—	4	1.8
<i>Setosabatieria hilarula</i> Sh	21	8.6	—	—	7	2.9
<i>Marilynia bellula</i> Mb	19	7.8	—	—	3	1.4
<i>Siphonolaimus elongatus</i> Se	14	5.7	1	0.7	0.3	0.1
<i>Sabatieria pulchra</i>	14	5.7	2	0.8	—	—
<i>Dorylaimopsis mediterranea</i>	12	4.9	126	46.2	58	24.7
<i>Thalassoalaimus brevicaudatus</i> Tb	11	4.5	1	0.3	—	—
<i>Siphonolaimus weismanni</i>	8	3.4	—	—	—	—
<i>Daptonema conicum</i>	7	2.9	—	—	5	1.9
<i>Aponema torosus</i>	7	2.9	—	—	0.6	0.3
<i>Astomonema otti</i> Ao	5	2.0	—	—	3	0.9
<i>Sphaerolaimus macrocirculus</i>	4	1.6	3	0.9	2	0.7
<i>Terschellingia longicaudata</i>	2	0.8	2	0.7	—	—
<i>Sabatieria proabyssalis</i> Sp	5	2.0	11	4.1	2.8	—
<i>Campylaimus</i> sp.	3	1.3	—	—	—	—
<i>Sphaerolaimus</i> sp.	2	0.8	2	0.7	—	—
<i>Theristus</i> sp. 4	2	0.8	—	—	—	—
<i>Paraodontophora</i> sp.	2	0.8	5	1.8	3	1.3
<i>Daptonema normandicum</i>	2	0.8	4	1.6	8	3.6
<i>Paramesacanthion hirsutum</i>	—	—	—	—	5	1.9
<i>Prochromadorella neopolitana</i>	1	0.4	—	—	—	—
<i>Sphaerolaimus glaphyrus</i>	1	0.4	0.7	0.2	2	0.9
<i>Microlaimus undulatus</i>	1	0.4	—	—	—	—
<i>Sphaerolaimus dispar</i> Sd	1	0.4	4	1.5	12	5.1
<i>Cherionchus</i> sp.	0.7	0.3	—	—	—	—
<i>Theristus</i> sp. 3	0.7	0.3	1	0.4	—	—
<i>Hopperia</i> sp.	0.3	0.1	19	7.1	2	0.7
<i>Halichoanolaimus dolichurus</i> Hd	0.3	0.1	0.3	0.1	2	0.9
<i>Metacyatholaimus</i> sp.	0.3	0.1	0.7	0.2	10	4.4
<i>Desmodora</i> sp.	0.3	0.1	0.7	0.2	—	—
<i>Halalaimus alatus</i>	0.3	0.1	2	0.6	3	1.4
<i>Quadricoma</i> sp.	0.3	0.1	1	0.4	—	—
<i>Ptycholaimellus ponticus</i> Pp	—	—	14	5.2	12	5.1
<i>Euchromadora striata</i>	—	—	10	3.7	3	1.3
<i>Longicyatholaimus longicaudatus</i>	—	—	4	1.5	3	0.9
<i>Thalassoalaimus mediterraneus</i>	—	—	3	1.2	0.3	0.1
<i>Paralinhomoeus</i> sp.	—	—	2	0.9	—	—
<i>Spilophorella euxina</i> Se	—	—	2	0.6	10	4.1
<i>Laimella filipjevi</i>	—	—	2	0.6	1	0.6
<i>Belbolla</i> sp.	—	—	1	0.5	2	0.9
<i>Halalaimus monstrocaudatus</i>	—	—	1	0.4	—	—
<i>Metalinhomoeus setosus</i>	—	—	0.7	0.2	3	1.1
<i>Cyartonema</i> sp.	—	—	0.7	0.2	0.3	0.1
<i>Oxyonchus</i> sp.	—	—	0.7	0.2	—	—
<i>Viscosia glabra</i>	—	—	0.7	0.2	0.7	0.2
<i>Mesacanthion diplochma</i> Md	—	—	1	0.4	10	4.1
<i>Synodontium</i> sp.	—	—	0.3	0.1	3	0.9
<i>Rhabdodemia mediterranea</i>	—	—	—	—	7	2.9
<i>Polygastrophora</i> sp.	—	—	—	—	6	2.7
<i>Actinonema pachydermatum</i> Ap	—	—	—	—	5	2.3
<i>Sphaerolaimus ostreae</i>	—	—	—	—	4	1.9
<i>Pomponema multipapillatum</i>	—	—	—	—	4	1.7
<i>Oncholaimus</i> sp.	—	—	—	—	4	1.7
<i>Halichoanolaimus</i> sp. 2	—	—	—	—	3	1.3
<i>Nuada pachydermatum</i>	—	—	—	—	3	0.9
<i>Metoncholaimus scanicus</i> Ms	—	—	—	—	2	0.8
<i>Steineria aegyptica</i>	—	—	—	—	2	0.8
<i>Terschellingia communis</i> Tc	—	—	—	—	2	0.8
<i>Didelta scutelata</i>	—	—	—	—	2	0.8
<i>Anticoma acuminata</i> Aa	—	—	—	—	1	0.4
<i>Oxystomina elongata</i>	—	—	—	—	0.7	0.3
<i>Pselionema</i> sp.	—	—	—	—	0.7	0.3
<i>Calyptonema</i> sp.	—	—	—	—	0.3	0.1
<i>Odontophora</i> sp.	—	—	—	—	0.3	0.1
<i>Richtersia</i> sp.	—	—	—	—	0.3	0.1
<i>Sabatieria granifer</i>	—	—	39	14.6	3	1.3
<i>Nematoda indet.</i>	—	—	—	—	1	0.6
Number of individuals	244	99.7	268	99.0	236	99.0
Number of species	31		34		52	
H' (Shannon-Wiener index)	3.08		2.85		4.16	
J (Heip's index)	0.70		0.63		0.81	
Fischer-Corbet index	5.46		5.82		10.81	
SR (Species richness)	3.60		3.82		6.05	

Table III. — Species composition from three investigated stations in Rasa Bay (North Adriatic Sea) (\bar{x} mean number of three month samples, D % dominance).

In station 2, 34 species were recorded. The dominant species, *Dorylaimopsis mediterranea*, comprised 46% of the total nematode fauna. Two species, belonging to the Comesomatidae, comprised 26% of the nematode community: *Sabatieria granifer* and *Hopperia* sp. The Shannon-Wiener index varied from 3.11 (September) to 2.59 (August). The Fisher-Corbet index varied from 6.22 (August) to 5.37 (October). The highest species richness was recorded in August.

In station 3, 52 species were recorded. *Dorylaimopsis mediterranea* is the dominant species (25%). *Sphaerolaimus dispar*, *Ptycholaimellus ponticus*, *Metacatholaimus* sp., *Spilophorella euxina*, *Mesacanthion diplochma* and *Daptonema normanicum* comprised 26% of all nematoda. The Shannon-Wiener index varied from 3.59 (August) to 4.62 (October). The Fisher-Corbet index varied from 9.93 (September) to 11.97 (October). The highest species richness was recorded in October.

Dominant species from the investigated area belong to the Chromadorida, e.g. Comesomatidae and Cyatholaimidae. Second in dominance were the Monhysterida with 11 species (station 1 and 2) respectively 13 species (station 3). Araeolaimida, Desmoscolecida and Desmodorida shared from 0.14 to 2.70% of total nematoda (Table IV). Relatively high abundances of *Siphonolaimus elongatus* and *Sabatieria pulchra* were recorded from inner station 1, but only a few individuals from station 2 and 3.

Table IV. — The number of orders, families and species recorded in sediment at Rasa Bay stations.

Stations	1	2	3
ARAEOLAIMIDA			
family	1	1	1
species	2	2	3
MONHYSTERIDA			
family	4	4	4
species	11	11	13
DESMODORIDA			
family	1	1	3
species	3	1	3
CHROMADORIDA			
family	5	4	5
species	11	11	18
ENOPLIDA			
family	1	4	6
species	2	8	13

The k-dominance curve shows that no differences in nematode species diversity exist between station 1 and 2, but species diversity from station 3 is higher (Fig. 2A).

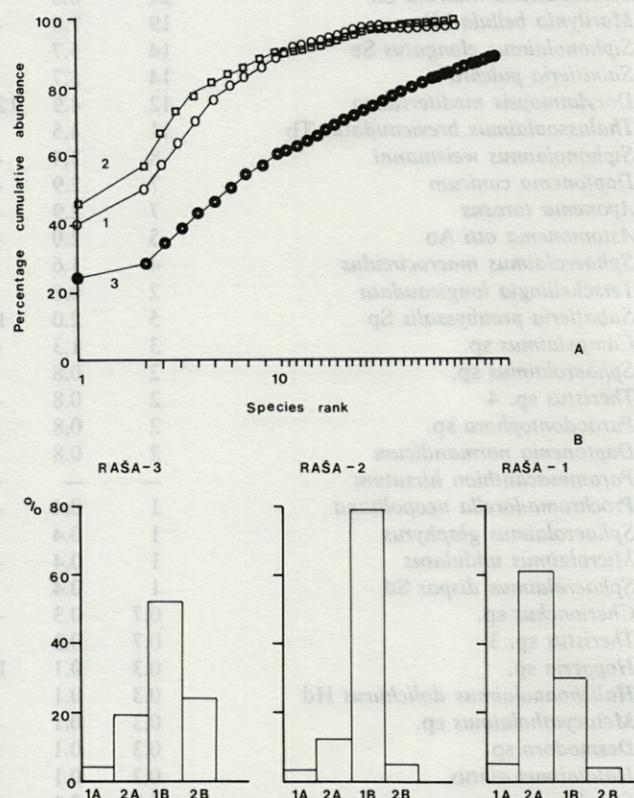


Fig. 2. — A, k-dominance curve for nematode association at three stations (RASA 3, RASA-2 and RASA-1); B, relative abundance of nematode feeding group and sandy-silt (RASA-3) and clayey-silt (RASA-2 and RASA-1) sediment.

Following Wieser (1953) and Boucher (1973) nematodes were divided into 4 feeding groups (Fig. 2B). Station 1 is characterized by dominance of epistratum feeders (2A) (61%). Second in dominance are non-selective deposit feeders (1B) (30%). Selective deposit feeders (1A) and omnivores (2B) comprised only 9%. Stations 2 and 3 are dominated by non-selective deposit feeders (1B) (80% and 52% respectively). For station 2, epistratum feeders (2A) (12%) are second in dominance, and for station 3 omnivores (2B) (24%) are second in dominance.

The spatial and temporal distribution of nematodes in Rasa Bay sediments was investigated on nine samples by correspondence analysis. Samples were labeled as RASA-1 (A,S,O), RASA-2 (A,S,O) and RASA-3 (A,S,O). Representation of the data according to the two first axis (66% of inertia), shows three different groups of samples and species associated with differences in the granulometric composition of the sediment at stations 1, 2 and 3 (Fig. 3A). According to computed data, axis I is determined by the opposition of nematodes associations of station 1 and two other stations. That axis is determined by high abundance of 8 species (characterized by high values of their relative contribution to the axis I): (Mc) *Marilynia complexa*; (Tb)

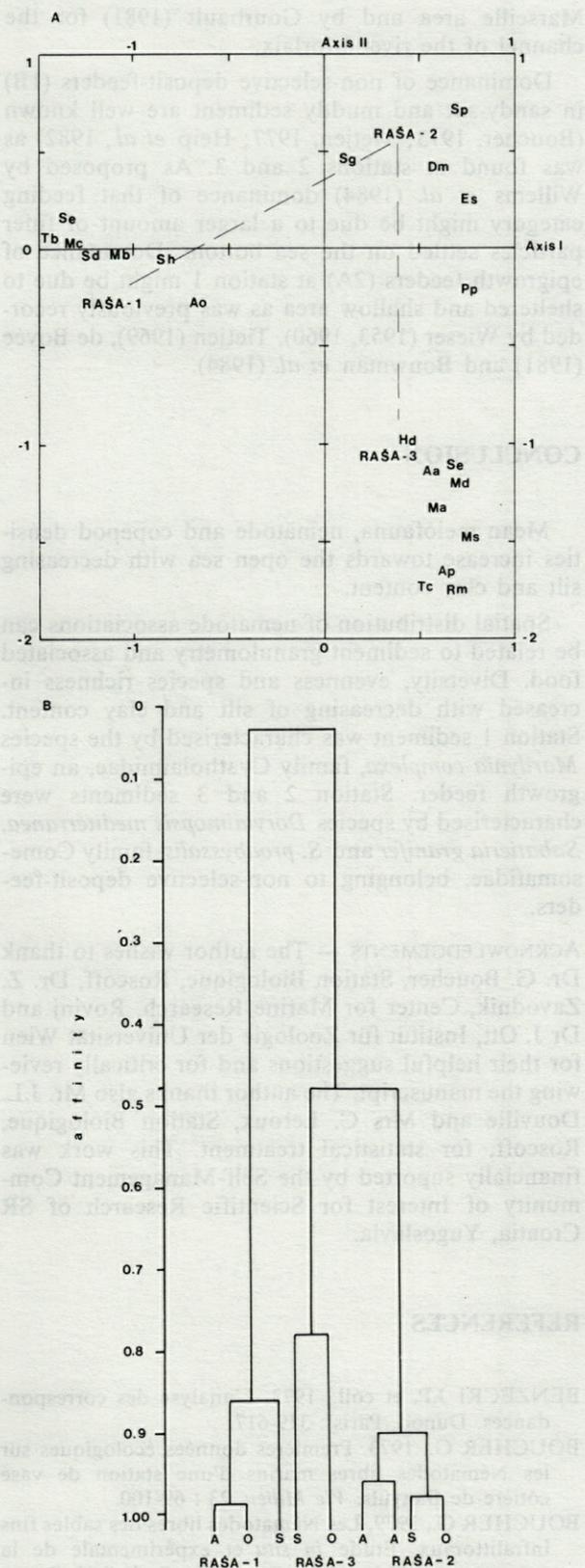


Fig. 3. — A, distribution of stations and species according to the two first axis of a correspondence analysis; B, hierarchical classification of sample month (August, September and October) and stations (1, 2 and 3).

Thalassolaimus brevicaudatus, (Mb) *Marilynia belula*, (Sd) *Sphaerolaimus dispar*, (Sh) *Setosabatieria hilarula*, (Ao) *Astomonema otti*, (Se) *Siphonolaimus elongatus* and (Dm) *Dorylaimopsis mediterranea* present whatever the station.

Axis II is determined by differences in station 3 (mainly October and September sample) and in station 2 (mainly August sample). The axis is determined by nine species only present or more abundant in station 3 : (Rm) *Rhabdodemanina mediterranea*, (Ap) *Actinonema pachydermatum*, (Ms) *Metoncholaimus scanicus*, (Se) *Spilophorella euxina*, (Tc) *Terschellingia communis*, (Ma) *Metacyatholaimus* sp., (Md) *Mesacanthion diplochma*, (Hd) *Halichoanolaimus dolichurus* and (Aa) *Anticoma acuminata*.

Five species characterize station 2 : (Sp) *Sabatieria proabyssalis*, (Es) *Euchromadora striata*, (Sg) *S. granifer*, (Pp) *Ptycholaimellus ponticus* and (Dm) *Dorylaimopsis mediterranea*.

The results of a hierarchical classification in the samples show that station 1 has few affinity with stations 2 and 3 (Fig. 3B). But affinity between stations 2 and 3 are relatively higher since their August samples are very similar. The high percentage of clay and silt at station 1 is not the only reason for the quite different nematoda associations. In regard to epigrowth feeders dominance, it seems that food availability is also a factor determining nematoda distribution.

DISCUSSION

Mean meiofauna abundances and nematode species composition from sandy-silt and clayey-silt sediments in the Rasa Bay are determined by relatively high percentages of silt and clay associated with food availability. Usually, sediment of that type is characterised by muddwelling meiofauna because the high clay and silt content hinder the movements of interstitial fauna (McIntyre, 1969; Gray, 1981).

The highest mean meiofauna abundance was found at station 3 as previously recorded in silty-sand and sandy-silt sediments (McIntyre, 1969). The densities are in the same range as was found for open Mediterranean Sea sediments (Soyer, 1985). Significantly lower meiofauna, nematode and copepod abundances were recorded for station 1 and 2. Very often low abundances are also related to a different degree of pollution as was recorded for « self » polluted muddy sediment from Kerguelen (de Bovée, 1975), as for heavy polluted coastal zone from the Marseille region (Keller, 1985). The mean meiofauna densities found by Marcotte and Coull (1974), and by Vrizer (1984) at three investigated areas in the polluted Gulf of Trieste are slightly higher than in the Rasa Bay at station 1 and 2. That low meiofauna abundance, especially copepod

abundance, might be due to granulometric composition of sediment.

At station 1, the nematode associations were different from the stations 2 and 3. High dominance of species *Marilynia complexa*, family Cyatholaimidae, was recorded. The species is characteristic for silty-sand and very fine sand as was noted by Lorenzen (1974) and Juario (1975). Warwick (1971), Boucher (1973) and Vitiello (1974) recorded numerous *Marilynia complexa* in fine deposits. It seems that this species, regarded as eurytopic, tolerates fine deposits with a large amount of organic detritus because of their feeding nature, as was also recorded for one station in the Limski canal (Vidaković, 1987). The presence of species as *Siphonolaimus elongatus*, *S. weismanni* and *Astomonema otti* at station 1 and 2 in higher abundance demonstrated that the sediment was to some extent reduced (Ott *et al.*, 1982). The Comesomatidae species especially abundant in fine deposits (Jensen, 1981; Heip *et al.*, 1982), dominated in stations 2 and 3. Dominant and codominant species of that family (*Dorylaimopsis mediterranea*, *Sabatieria granifer*, *S. proabyssalis* and *Setosabatieria hilarula*) were recorded in different terrigenous muds from the Mediterranean Sea by Schuurmans Stekhoven (1950), Boucher (1973), Vitiello (1974, 1976) and Keller (1985). The occurrence of different species of the genera *Dorylaimopsis* and *Sabatieria* in fine deposits of the North Sea, as noted by Boucher (1979) and Jensen (1981) indicates marked patterns of parallel assemblages with the Mediterranean Sea. Such compositions need to take into account the taxonomic uncertainty occurring on the status of the different *Sabatieria* species. A recent revision of the Comesomatidae (Platt, 1985) synonymizes *Sabatieria proabyssalis* with *S. ornata* and *abyssalis* which are two different species typical respectively for North Sea and Mediterranean sublittoral muds or silty-sand. *S. proabyssalis* is closer to *S. abyssalis* than to *ornata*. The other hypothesis is that all three species are the same.

In the Northern Adriatic Sea, *Sabatieria pulchra* was recorded at stations 1 and 2 in the Rasa Bay and in the polluted Venice Lagoon sediment (Vidaković, unpublished data).

Indices of diversity as measured for species richness and species evenness usually serve for comparing two or more nematode associations (Gray, 1981). For correct interpretation Lamshead *et al.* (1983) proposed computing k-dominance curve before using indices of diversity. Computed k-dominance curve show that nematode associations from station 1 and 2 have a similar low diversity, compared to station 3.

Correspondence analysis shows marked spatial differentiation in nematode associations in relation with sediment granulometry and associated food. Similar grouping was found by Keller (1986) for the

Marseille area and by Gourbault (1981) for the channel of the river Morlaix.

Dominance of non-selective deposit-feeders (1B) in sandy-silt and muddy sediment are well known (Boucher, 1973; Tietjen, 1977; Heip *et al.*, 1982) as was found at stations 2 and 3. As proposed by Willems *et al.* (1984) dominance of that feeding category might be due to a larger amount of finer particles settled on the sea bottom. Dominance of epigrowth feeders (2A) at station 1 might be due to sheltered and shallow area as was previously recorded by Wieser (1953, 1960), Tietjen (1969), de Bovée (1981) and Bouwman *et al.* (1984).

CONCLUSION

Mean meiofauna, nematode and copepod densities increase towards the open sea with decreasing silt and clay content.

Spatial distribution of nematode associations can be related to sediment granulometry and associated food. Diversity, evenness and species richness increased with decreasing of silt and clay content. Station 1 sediment was characterised by the species *Marilynia complexa*, family Cyatholaimidae, an epigrowth feeder. Station 2 and 3 sediments were characterised by species *Dorylaimopsis mediterranea*, *Sabatieria granifer* and *S. proabyssalis*, family Comesomatidae, belonging to non-selective deposit-feeders.

ACKNOWLEDGEMENTS — The author wishes to thank Dr. G. Boucher, Station Biologique, Roscoff, Dr. Z. Zavodnik, Center for Marine Research, Rovinj and Dr J. Ott, Institut für Zoologie der Universität Wien for their helpful suggestions and for critically reviewing the manuscript. The author thanks also Mr. J.L. Douville and Mrs C. Leroux, Station Biologique, Roscoff, for statistical treatment. This work was financially supported by the Self-Management Community of Interest for Scientific Research of SR Croatia, Yugoslavia.

REFERENCES

- BENZECRI J.P. et coll., 1973. L'analyse des correspondances. Dunod, Paris : 319-617.
- BOUCHER G., 1973. Premières données écologiques sur les Nématodes libres marins d'une station de vase côtière de Banyuls. *Vie Milieu*, 23 : 69-100.
- BOUCHER G., 1979. Les Nématodes libres des sables fins infralittoraux. Etude *in situ* et expérimentale de la communauté. Thèse Doct. Etat Univ. Paris-Sud, Orsay, 236p.
- BOUWMAN L.A., K. ROMEIJN and W. ADMIRAAL, 1984. On the ecology of meiofauna in an organically polluted estuarine mudflat. *Est. Coast. Shelf Sci.*, 19 : 633-653.

- BOVEE F. De, 1975. La nématofaune des vases auto-pollués des Iles Kerguelen (Terres Australes et Antarctiques françaises). *Cah. Biol. Mar.*, 16(5) : 711-720.
- BOVEE F. De, 1981. Ecologie et dynamique des Nématodes d'une vase sublittorale (Banyuls-sur-Mer). Thèse Doct. Etat, Univ. P. et M. Curie, Paris.
- CECCHERELLI V.U. and F.CEVIDALLI., 1981. Preliminary observations on the meiobenthos of the « Sacca di Scarvadari » (Po Delta) with particular reference to Nematodes and Copepods. *Quad. Lab. Tecnol. Pesca*, Ancona, 3 (1 suppl.) : 265-285.
- DADAY E., von, 1901. Freilebende Nematoden aus dem Quarnero. *Term. Füzetek*, 24.
- FOLK R.L. and W.C. WARD, 1957. Brazos river bar : a study in the significance of a grain size parameters. *J. Sediment. Petrol.*, 27 : 3-16.
- GERLACH S.A. and F. RIEMANN, 1973/74. The Bremerhaven checklist of aquatic nematodes. *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh.*, Supp. 4 : 1-404, 405-736.
- GOURBAULT N., 1981. Les peuplements de Nématodes du chenal de la Baie de Morlaix (premières données). *Cah. Biol. Mar.*, 22 : 65-82.
- GRAY J.S., 1981. The ecology of marine sediments. An introduction to the structure and function of benthic communities. Cambridge Studies in Modern Biology 2. Cambridge Univ. Press : 1-185.
- GREEF R., 1869. Untersuchungen über einige merkwürdige Tiergruppen des Arthropoden- und Wurmtypus. *Arch. Gesch. Naturwiss.* : 35.
- HEIP C., M. VINCX, N. SMOL and G. VRANKEN, 1982. The Systematics and Ecology of Free-living Marine Nematodes. *Helminthol. Abstracts*, 51(1) : 1-31.
- JENSEN P., 1981. Species, distribution and a microhabitat theorie for marine mud dwelling Comesomatidae (Nematoda) in european waters. *Cah. Biol. Mar.*, 22 : 231-241.
- JUARIO J.V., 1975. Nematode species composition and seasonal fluctuation of a sublittoral community in the German Bight. *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh.*, 15 : 283-337.
- KELLER M., 1985. Distribution quantitative de la méiofaune dans l'aire d'épandage de l'égout de Marseille. *Mar. Biol.*, 89(3) : 293-302.
- KELLER M., 1986. Structure des peuplements méiobenthiques dans le secteur pollué par le rejet en mer de l'égout de Marseille. *Ann. Inst. Oceanograph.*, 62(1) : 13-36.
- LAMBSHEAD P.J.D., H.M. PLATT and K.M. SHAW, 1983. The detection of differences among assemblages of marine benthic species based on an assessment of dominance and diversity. *J. Nat. Hist.*, 17 : 859-874.
- LORENZEN S., 1974. The nematode fauna of the sublittoral region of the German Bight, especially in the Titanium Waste disposal area near Helgoland. *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh.*, 14 : 305-327.
- MARCOTTE B.M. and B.C. COULL, 1974. Pollution, diversity and meiobenthic communities in the North Adriatic (Bay of Piran, Yugoslavia). *Vie Milieu*, 24 : 281-300.
- McINTYRE A.D., 1969. Ecology of marine meiobenthos. *Biol. Rev.*, 44 : 245-290.
- MICOLETZKY H., 1922-24. Neue freilebende Nematoden aus Suez. Sitzgsber. *Akad. Wiss. Wien. Math.-naturwiss. Kl. Abt.* : 131-133.
- OTT J., 1967. Vertikalverteilung von Nematoden in Beständen nordadriatischer Sargassacean. *Helgol. wiss. Meeresunters.*, 15 : 412-428.
- OTT J., G. RIEGER, R. RIEGER and F. ENDERS, 1982. New mouthless interstitial worms from the sulfide system : Symbiosis with procaryotes. *Mar. Ecol.*, 3(4) : 313-333.
- PARKER R.E., 1979. Introductory statistics for biology. Sec.ed. The Institute of Biology Studies in Biology, 43 : 1-122.
- PLATT H.M., 1985. The freelifing marine Nematode genus *Sabatieria* (Nematoda : Comesomatidae). Taxonomic revision and pictorial keys. *Zool. J. Linn. Soc.*, 83 : 27-78.
- SCHUURMANS STEKHOVEN J.H., 1950. Freelifing marine Nemas of the Mediterranean. I. The Bay of Villefranche. *Inst. Royal Sci. Nat. Biol.*, 37 : 1-220.
- SEINHORST J.W., 1959. A rapid method for the transfer of Nematodes from fviyksative to anhydrous glycerine. *Nematologica*, 4 : 67-69.
- SOYER J., 1985. Mediterranean sea meiobenthos. In : Mediterranean marine ecosystems. Ed. Moraitou-Apostolopoulou and Kiortsis. *Pl. Publ. Corp.*, 85-108.
- TIETJEN J.H., 1969. The ecology of shallow water meiofauna in two New England estuaries. *Oecologia* (Berl.), 2 : 251-291.
- TIETJEN J.H., 1977. Population distribution and structure of the free-living Nematodes of Long Island sound. *Mar. Biol.*, 43 : 123-136.
- VIDAKOVIC J., 1983. The influence of raw domestic sewage on density and distribution of meiofauna. *Mar. Poll. Bull.*, 14 : 84-88.
- VIDAKOVIC J., 1984a. Sea bottom meiofauna in the area of Rovinj (the Northern Adriatic Sea, Yugoslavia). *Thalassia Jugosl.*, 20 : 1-11.
- VIDAKOVIC J., 1984b. Meiofauna of silty sediments in the coastal area of the North Adriatic, with special reference to sampling methods. *Hydrobiologia*, 118 : 67-72.
- VIDAKOVIC J. and D. ZAVODNIK, 1984. Benthos off the Po river mouth-subject to stress conditions ? 7e Journ. Etud. Poll. C.I.E.S.M., 205-209.
- VITIELLO P., 1974. Peuplements de Nématodes marins des fonds envasés de Provence. I. - Sédiments vaseux de mode calme et vasés terrigènes côtiers. *Ann. Inst. Oceanogr.*, Paris, 50 : 145-172.
- VITIELLO P., 1976. Peuplements de Nématodes marins des fonds envasés de Provence. II - Fonds détritiques envasés et vases bathyales. *Ann. Inst. Oceanogr.*, Paris, 52 : 203-311.
- VRISER B., 1979. Modifikacije meiofavne v umetno poluiranem lagunarnem ekosistemu. *Biol. Vestn.* (Ljubljana), 27 : 75-86.
- VRISER B., 1983. The effects of organic pollution on mud meiofauna community (Bay of Koper, North Adriatic). *Mar. Poll. Bull.*, (in press).
- VRISER B., 1984. The structure and abundance of meiofauna in the inner parts of Piran, Strunjan and Koper Bays (Gulf of Trieste, North Adriatic). *Biol. Vestn.* (Ljubljana), 32 : 121-136.
- WARWICK R.M., 1971. Nematode associations in the Exe estuary. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 51 : 439-454.
- WIESER W., 1953. Die Beziehung zwischen Mundhöhlengestalt, Ernährungsweise und Vorkommen bei freilebenden marinen Nematoden. Eine ökologisch-morphologische Studie. *Ark. Zool.*, 4 : 439-484.
- WIESER W., 1959. Zur Okologie der Fauna mariner Algen mit besondere Berücksichtigung des Mittelmeeres. *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, 44 : 137-180.

WIESER W., 1960. Benthic studies in Buzzards Bay. *Limnol. Oceanogr.* 5, 121-137.

WILLEMS K.A., M. VINCKX, D. CLAEYS, C. VANSOMAEEL and C. HEIP, 1982. The meiobenthos in a sublittoral sandbank in the North Sea. *J.mar.biol.Ass.U.K.*, 62 : 535-548.

ZAVODNIK D., 1965. Sur l'étude des peuplements du système phytal. In : Méthodes quantitatives d'étude du benthos et échelle dimensionnelle des benthodes. *Comm. int. Explor. sci. Mer Medit.*, 19-21.

ZAVODNIK D. and J. VIDA KOVIC, 1985. Report on bottom fauna in two Northern Adriatic areas presumed to be influenced by inputs. *Fish. Rep./FAO Rapp. Pêches*, 352 suppl., 263-279.

Reçu le 16 juin 1987; received June 16, 1987.
 Accepté le 11 février 1988; accepted February 11, 1988.

SCHEURMANS STEKHOVEN I.H. 1950. Freshwater marine faunas of the Mediterranean I. The Bay of Villefranche. *Ann. Roy. Soc. Belg.* 37 : 1-129.

SEINHORST W. 1959. A rapid method for the transfer of Nematodes from freshwater to saltwater. *Nematologica* 4 : 67-69.

SOYER J. 1982. Méditerranéen sea meiobenthos. In: *Mediterranean marine ecosystems*. Ed. Monaco-Agoratopoulou and Kioras. P. 103-108.

TETLEN A.H. 1969. The ecology of shallow water meiobenthos in two New England estuaries. *Geological (Bull.)* 7 : 251-291.

TRITEN I.H. 1977. Population distribution and structure of the free-living Nematodes of Long Island sound. *Mar. Biol.* 43 : 123-136.

VIDA KOVIC J. 1983. The influence of raw domestic sewage on density and distribution of meiobenthos. *Mar. Poll. Bull.* 14 : 84-88.

VIDA KOVIC J. 1984a. Sea bottom meiobenthos in the area of Rovinj (the Northern Adriatic Sea, Yugoslavia). *Thalass. Jugosl.* 20 : 1-11.

VIDA KOVIC J. 1984b. Meiobenthos of silt sediments in the coastal area of the North Adriatic with special reference to sampling methods. *Hydrobiologia* 118 : 67-72.

VIDA KOVIC J. and D. ZAVODNIK. 1984. Benthos off the Po river mouth-subject to stress conditions. *Journal of the Ecological Society of the United Kingdom* 73(1) : 205-209.

VITIELLO P. 1974. Peuplements de Nématodes marins des fonds envasés de Provence. I - Sédiments vaseux de mode calme et vases terrigènes côtiers. *Ann. Inst. Océanogr. Paris* 20 : 145-172.

VITIELLO P. 1976. Peuplements de Nématodes marins des fonds envasés de Provence. II - Fonds détrempés envasés et vases bathyales. *Ann. Inst. Océanogr. Paris* 22 : 303-311.

VRISER B. 1978. Modifikacije meiobiotne y gornjopoljskom lagunarnom ekosistemu. *Biol. Vestn. (Ljublj.)* 27 : 75-80.

VRISER B. 1983. The effect of organic pollution on mud meiobenthos community (Bay of Koper, North Adriatic). *Mar. Poll. Bull.* (in press).

VRISER B. 1984. The structure and abundance of meiobenthos in the inner parts of Piran, Strunjan and Koper Bays (Gulf of Trieste, North Adriatic). *Biol. Vestn. (Ljubljana)* 33 : 121-128.

WARWICK R.M. 1971. Nematode associations in the Eric estuary. *J. mar. Biol. Ass. U.K.* 51 : 437-454.

WIESER W. 1953. Die Beziehung zwischen blühenblühen, Ernährungswesen und Vorkommen bei freilebenden marinen Nematoden. Eine ökologische-morphologische Studie. *Arch. Zool.* 4 : 439-484.

WIESER W. 1959. Zur Ökologie der freien marinen Arten mit besonderer Berücksichtigung des Mittelmeeres. *Int. Rev. ges. Hydrobiol.* 44 : 137-180.

DADAY E. von. 1901. *Fauna des Nematoden aus dem Östlichen Bosnien*. 24.

FOUL R.L. and W.C. WARD. 1957. Benthic fauna: a study in the significance of a grain size parameter. *J. Sediment. Geol.* 21 : 2-16.

GERLACH S.A. and E. RIEMANN. 1974. The benthic meiobenthos of aquatic nematodes. *Vierteljahrsschrift der Naturforschenden Gesellschaft in Zürich* 118 : 405-438.

GOURBAULT M. 1981. Les peuplements de Nématodes du littoral de la Baie de Nîmes (Provence-départ). *Car. Biol. Mar.* 22 : 65-82.

GRAY J.S. 1981. The ecology of marine sediments: An introduction to the structure and function of benthic communities. Cambridge Studies in Modern Biology 2. Cambridge Univ. Press : 1-185.

GRÖFF R. 1969. Untersuchungen über einige meiotypische Tiergruppen der Amphipoden- und Wartypten. *Arch. Zool.* 40 : 1-11.

HEIP C., M. VINCKX, N. SMOL and G. VRANKEN. 1982. The systematics and ecology of free-living Marine Nematodes. *Limnol. Oceanogr.* 27(1) : 1-31.

JENSEN E. 1981. Species, distribution and a microhabitat theory for marine mud dwelling Comamonadidae (Nematoda) in an open water. *Car. Biol. Mar.* 22 : 251-261.

LIARLO J.V. 1975. Nematode species composition and seasonal fluctuation of a sublittoral community in the German Bight. *Arch. Zool.* 46 : 271-277.

KELLER M. 1985. Distribution quantitative de la méiofaune dans l'aire d'épandage de l'épave de Marseille. *Mar. Biol.* 83(2) : 297-302.

KELLER M. 1986. Structure des peuplements méiofauniques dans le secteur pollué par le pétrole en mer de l'épave de Marseille. *Ann. Inst. Océanogr.* 32(1) : 1-38.

LARSHED P.L.D., H.M. BLATT and K.M. SHAW. 1983. The detection of differences among assemblages of marine benthic species based on an assessment of dominance and diversity. *J. Mar. Biol.* 13 : 859-874.

LÖRÉNSEN S. 1974. The nematode fauna of the sublittoral region of the German Bight, especially in the Humber-Waste disposal area near Helgoland. *Arch. Zool.* 45 : 305-327.

MARCOFFE R.M. and B.C. COULL. 1974. Pollution diversity and meiobenthic communities in the North Adriatic (Bay of Piran, Yugoslavia). *Int. J. Mar. Biol.* 24 : 281-300.

MINTYRE A.D. 1969. Ecology of marine meiobenthos. *Biol. Rev.* 44 : 245-290.

MIKOLETZKY H. 1923-24. Neue freilebende Nematoden aus Südrussland. *Arch. Zool.* 4 : 131-137.

OTT J. 1967. Versteinerung von Nematoden in Bindungen norddeutscher Seigebirgsregion. *Abhandl. Naturh. Mus. Bonn* 13 : 413-428.

FLUID FLOW INTO THE GUT OF OCTOPUS

M.J. WELLS and J. WELLS

Zoology Laboratory, University of Cambridge, Cambridge, U.K. and Laboratoire Arago, Université P. et M. Curie, UA CNRS 117, F-66650 Banyuls-sur-Mer

CEPHALOPODES
DIGESTION
QUANTITE D'EAU
CONTROLE NERVEUX

RESUME — A jeun, *Octopus vulgaris* avale continuellement un peu d'eau de mer, environ 1.4 ml kg⁻¹h⁻¹. Cette eau contribue probablement à débarasser la glande digestive et ses appendices de leurs déchets. Si le jabot est dilaté par un repas, la quantité d'eau avalée augmente jusqu'à plus de 20 ml kg⁻¹h⁻¹. Le même résultat est obtenu si de l'eau de mer est injectée dans le jabot. Cette augmentation n'est pas constatée lorsque les connections entre le jabot et les glandes salivaires postérieures sont supprimées.

CEPHALOPODS
DIGESTION
DRINKING
NERVOUS CONTROL

ABSTRACT — Fasting *Octopus vulgaris* swallow water continuously at a rate of 1.4 ml kg⁻¹h⁻¹. This uptake, which presumably helps to flush out wastes produced from the digestive gland and digestive gland appendages, is very greatly increased, to more than 20 ml kg⁻¹h⁻¹, if the crop is expanded, by the presence of a meal, or even by seawater injected into the crop. This increase is prevented by severance of the connectives linking the crop to the posterior salivary glands.

INTRODUCTION

Best (1981, see also Best & Wells, 1984) showed that cellulose or chopped crab meat placed in the crop of octopuses caused the crop to fill with a clear fluid if the gut was ligated downstream of the crop.

The experiments run by Best did not prove that the accumulation of fluid in the crop constituted a part of the normal digestive process, because the « meals » that she placed in the crop (through an incision behind the head) were abnormal in composition. In the natural course of events crabs are seized, poisoned and dismembered. The muscle attachments are weakened or dissolved by proteolytic enzymes secreted by the posterior salivary glands, so that the octopus is able to suck or rasp out the flesh, which is swallowed without the exoskeleton (Nixon, 1984). So the food that would normally be found in the crop would already contain saliva, and products of salivary digestion not present in cellulose or chopped crab « meals ».

In the investigation reported below, we first established that fluid is indeed added to « normal » meals placed in the crop, and then went on to examine the nature of the necessary stimulus and the pathway through which this controls drinking.

MATERIAL AND METHODS

1. Animals

Experiments were made at the Laboratoire Arago, Banyuls-sur-Mer, France, during the summers of 1985 and 1986. The subjects were *Octopus vulgaris* of from 300 to 1 250 g, mostly males, collected by trawling, or by SCUBA divers. The animals were kept in individual tanks and fed on crabs until it was evident that each was undamaged and feeding regularly. Thereafter treatment depended upon the experiments in question as is detailed below.

2. Anatomy

Isgrove (1909) described the anatomy of *Eledone* and this has commonly been used as the standard description of octopus anatomy. *Octopus* differs in detail. The crop, notably, lies free in the blood sinus around the digestive gland in *Octopus*, while it is stuck firmly to the floor of this cavity in *Eledone*. One effect of this is to conceal the existence of connexions between the crop and the posterior salivary glands in *Eledone*. In *Octopus* these are readily seen. Each connexion includes a blood vessel

with muscular walls and several small bundles of nerve fibres. There is no duct (Tait, 1986 and fig. 1A).

In addition to the connexions forward to the posterior salivary glands, there is a group of nerves and blood vessels joining the crop to the dorsal aorta (Fig. 1 A). There are extensive networks of nerves in the anterior and posterior oesophagus, described by Alexandrowicz (1928) and Young (1967). Young (1965) has shown that secretion by the posterior salivary glands is controlled from the superior buccal lobe of the brain, via nerves that run along the salivary glands' duct.

A further feature of the gut that has been noted is the existence of a one-way valve or sphincter at the point where the anterior oesophagus joins the crop (Andrews & Tansey, 1983). The crop will readily deflate backwards down the posterior oesophagus, but its contents do not leak forwards through the anterior oesophagus. Examination of

sections cut through this region shows no signs of a valve, but a thick muscular coat that evidently contracts when the anterior oesophagus is cut.

3. Surgery

Operations were carried out under 2.5% ethanol anaesthesia. A cut was made along the midline of the abdomen, behind the head. After cutting through the mantle wall into the dorsal mantle space the gut could be seen through the connective tissue surrounding the gut, aorta and digestive gland. A small cut allowed the insertion of a glass hook to fish out the posterior section of the oesophagus and/ or the crop. It was then possible to sever the oesophagus in front of, or behind the crop, inject meals, and cut the connexions between the crop and salivary glands, as required, before sewing up the slits in the connective tissue and mantle muscle.

Recovery from the anaesthetic was hastened by passing fresh seawater over the gills. Animals began to ventilate normally after a few minutes of this treatment and could then be returned to their aquaria. The duration of experiments was timed from this moment.

The following operations were carried out (B1-D3 refer to parts of Fig. 1, where the operations are illustrated in a series of diagrams showing the anterior part of the gut from the buccal mass to the stomach).

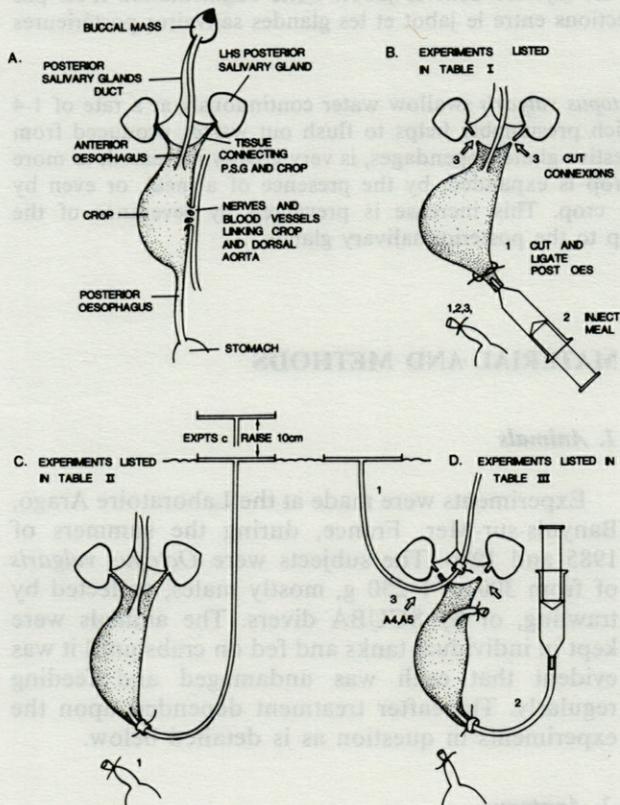


Fig. 1. — A, diagram showing the anterior part of the gut and other structures mentioned in the text; B, operations carried out in order: 1, to ligate and sever the oesophagus posterior to the crop; 2, to inject a partially digested meal and 3, to sever the connexions between the crop and the posterior salivary glands; C, the operation carried out to cannulate the posterior oesophagus, so that the crop drains into a reservoir floating on the surface of the animals aquarium; D, operations carried out: 1, to cannulate the oesophagus anterior to the crop; 2, to cannulate the posterior oesophagus joining this to a syringe outside the animal; 3, to cut the crop to salivary gland connexions.

B 1. Ligation and severance of the oesophagus posterior to the crop.

B 2. Ligation and severance of the oesophagus posterior to the crop, following injection of a partially digested crab meal (see Results, section 2, below) into the crop through the posterior section of the oesophagus.

B 3. As in 2, but with the connexions linking the crop to the posterior salivary glands cut.

C 1. Cannulation and severance of the posterior oesophagus. The cannula is led out of the octopus to a reservoir (a plastic petrie dish) floating on the surface of the animal's aquarium.

D 1. Cannulation and severance of the oesophagus anterior to the crop, so that fluid swallowed is led to a floating reservoir before it reaches the crop.

D 2. Cannulation of both the anterior and posterior sections of the oesophagus, the latter connected to a syringe outside the animal, that could be used to inject seawater into the crop.

D 3. In a subsequent operation following D 1 or D 2, the crop to salivary gland connexions are cut.

RESULTS

1. Fluid uptake in the absence of a meal

3 octopuses had the posterior oesophagus ligated and severed (as in Fig. 1B,1) without the injection of a meal. The animals were killed by decapitation 6 hours after recovery from the anaesthetic. The sphincter at the entrance to the crop contracts tightly in these circumstances and there is no forward loss of fluid. The crop can be dissected out and its fluid contents drained into a collecting vessel that is weighed before and afterwards. The results are summarised in Table I, a. Fluid accumulated in the crop at a rate of 1 - 3 ml kg⁻¹h⁻¹. 4 similar experiments are described in Best (1981). She starved animals in the 200 - 500 g range for 4 days before ligating the posterior oesophagus. After 6 h their crops contained 5 - 12 (average 9) ml of clear fluid, just over 4 ml kg⁻¹h⁻¹. No fluid was added to meals placed in the crops of 14 animals with both the anterior and the posterior sections of the oesophagus ligated and cut (Wells & Wells, in preparation); the crop is a storage organ and does not itself secrete fluid (Boucaud-Camou & Boucher-Rodoni, 1983).

2. Predigested meals and fluid uptake

Donor animals were fed crabs and killed 2 - 3 hours later. Their crops, distended with crab flesh and fluid were removed, emptied and the contents homogenised and drawn into a series of 10 ml syringes, kept on ice until needed an hour or two later. Recipients, starved for 4 days, were operated upon as described in B 2 and B 3 above, with the partially digested meal injected into the empty crop via the posterior oesophagus, which was then ligated and cut (Fig. 1 B, 2,3). Details of meal weights and animal weights are given in Table I. Meals ranged from 0.9 to 1.5 % of the body weight; in general the animals were given meals proportionate to their weight.

As with the controls (results section 1, above) the animals were sacrificed after 6 hours. The contents of each crop was weighed as before and the weight of the injected meal deducted. Fluid added during the 6 hours since « feeding » is shown in Table I, b and c. The average uptake for the 5 animals with the crop to salivary gland connexions intact was 6.27 ml kg⁻¹h⁻¹, more than twice that averaged by the three control animals listed in Table Ia, and one and a half times that recorded by Best (1981) in 4 similar experiments. It appears that the presence of partially digested food in the gut can stimulate drinking.

In 4 similar experiments animals having the crop to salivary gland connexions cut averaged only 3.1 ml fluid uptake per kg h⁻¹ (Table I c).

Table I. — Fluid uptake assessed from crop contents 6 h after ligation and severance of the posterior oesophagus, as in Fig. 1 B.

Animal	wt (g)	meal wt (g)	Fluid uptake ml Kg ⁻¹ h ⁻¹
a) Unfed animals			
Z 15	605	-	3.04
Z 18	710	-	0.92
Z 20	1256	-	0.95
b) Animals with predigested meals placed in the crop			
Z 6	420	4.70	6.23
Z 7	300	4.60	4.83
Z 11	699	8.63	8.36
Z 12	734	7.09	6.10
Z 13	876	8.14	5.83
c) Animals having predigested meals in the crop, after severance of the crop to salivary gland connections			
Z 16	876	10.72	6.07
Z 17	559	7.93	3.21
Z 22	675	9.04	1.44
Z 23	894	11.14	1.85

Table II. — Fluid collected in floating reservoirs from animals with the posterior oesophagus cannulated and severed, as in Fig. 1 C. Fluid collected ml kg⁻¹h⁻¹. The results with animals having seawater added in c) follow immediately on those obtained with the same individuals in a) and b); fluid injected to stimulate uptake has been deducted in each case. In the last column figures in brackets show totals found after adding fluid remaining in the crop at the end of each experiment.

	wt (g)	max in 1 h.	min in 1 h.	mean over 3 - 8 (usually 6) h
a) Animals starved for 4 days before experiment				
Z 24	640	9.45	4.39	6.56
Z 28	575	5.65	Nil	3.22
Z 29	573	4.01	0.99	2.00
Z 32	1091	6.48	1.16	3.65
Z 33	1285	5.06	2.01	3.65
b) Animals fed 1 day before experiment				
Z 26	712	2.28	0.58	1.38
Z 46	1347	1.75	0.14	0.90
Z 66	420	2.14	0.17	1.29
Z 68	758	5.21	1.58	2.97
c) Animals with 15 or 30 ml of seawater added to the crop under 10 cm pressure				
Z 28	575 (15 ml)	30.59	8.00	15.25 (22.85)
Z 46	1347 (15 ml)	33.74	12.55	20.14 (23.52)
Z 66	420 (30 ml)	32.57	Nil	3.69 (13.17)
Z 68	758 (30 ml)	10.75	0.13	3.04 (10.72)

3. Floating reservoir experiments

If the posterior oesophagus is blocked, as in all the foregoing experiments, pressure can build up in the crop, and the further uptake of fluid may be slowed or stalled by this. To avoid this possibility, experiments were made in which the posterior oesophagus was cut and tied around a cannula (2 mm internal diameter « Portex » tubing). The other end of the cannula was glued into a hole in the centre of a plastic Petrie dish, floating on the surface of the animal's aquarium (Fig. 1C). Fluid was removed from the dish every 30 minutes.

The amount of fluid imbibed under these conditions is shown in Table II. The quantity varied from hour to hour, but this was almost certainly the result of contractions by the crop rather than changes in the rate of drinking; direct observation showed that fluid was added to the reservoir intermittently and often quite rapidly rather than steadily. Over six hours (three hours in two cases) the flow averaged 3.82 ml kg⁻¹h⁻¹ for 5 octopuses starved for 4 days before operation, and 1.64 ml kg⁻¹h⁻¹ for 4 fed on the previous day.

In addition to these experiments, 3 animals had the anterior oesophagus cannulated (Fig. 1 D). These animals, fed 1 or 2 days before the test, swallowed 5.45, 7.09 and 20.14 ml kg⁻¹h⁻¹ (Table III).

4. The effect of inflating the crop

A dramatic increase in fluid uptake can be induced by flooding the crop with 15 or 30 ml of

Table III. — Fluid collected in floating reservoirs with the anterior oesophagus cannulated and the posterior oesophagus ligated and severed, or cannulated and severed, as in Fig. 1 D; animals fed 1 or 2 days before experiment. Fluid collected in ml kg⁻¹h⁻¹.

Animal	wt (g)	max h ⁻¹	min h ⁻¹	mean over 3 - 4 hr
A 3	570	7.72	3.19	5.45
A 4	900	24.0	15.0	20.14
15 ml SW added to the crop				
		29.33	18.78	22.33
Crop to salivary glands connectives cut				
		17.78	8.06	16.30
A 5	755	9.59	1.68	7.09
15 ml SW added to the crop				
		40.79	24.90	34.51
Crop to salivary gland connectives cut				
		29.13	7.31	15.33
next day				
		7.22	5.76	6.67

seawater, introduced down the cannula by raising the reservoir to 10 cm above the tank water surface and leaving it at this elevated level. Fig. 2 shows the details of one such experiment, and Table IIc summarises 4 others. The results with the elevated

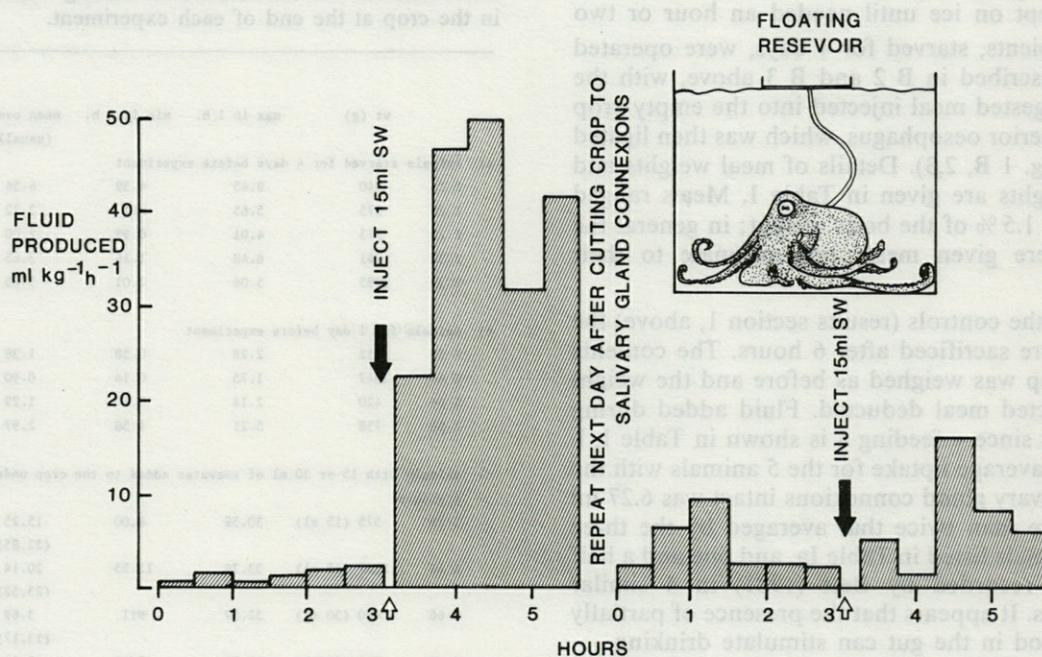


Fig. 2. — The results of a floating reservoir experiment, with the oesophagus cannulated downstream of the crop. Operation type C in Fig. 1. On the second day the experiment was repeated after a second operation in which the crop to salivary gland connexions were cut, as in Fig. 1 B3.

reservoir were variable, 3 out of the 5 animals produced substantial (8.0 to 50.0 ml $\text{kg}^{-1}\text{h}^{-1}$) flows, while 2 others were unable to push fluid up against the 10 cm pressure. The crops of these two, however, contained 54 and 66 ml of fluid when the animals were killed and if this is added (less 30 ml of water injected to induce drinking) the volumes of fluid swallowed (11 - 13 ml $\text{kg}^{-1}\text{h}^{-1}$) approach the volumes produced by the 3 individuals with more muscular crops.

Similar experiments were run with 2 out of 3 animals having the anterior oesophagus cannulated. Both increased fluid uptake when 15 ml of seawater was injected through a second cannula to the crop (Fig. 1 D). In one case the increase was 5-fold, from 7.0 to 34.51 ml $\text{kg}^{-1}\text{h}^{-1}$. In the other the increase was modest, from 20.14 to 22.33 ml $\text{kg}^{-1}\text{h}^{-1}$, but this octopus was swallowing an unusually large quantity of fluid during the « control » phase of the experiment (Table III).

As with the injected meals experiments (section 2, above) severing the connexions between the crop and the posterior salivary glands appears to eliminate the response to inflation of the crop. When 3 animals, already tested before and after inflation of the crop with seawater in floating reservoir experiments, had the experiment repeated after a second operation in which the connectives were cut (Fig. 2, Table III) fluid uptake fell to pre-inflation levels, despite the presence of fluid distending the crop.

DISCUSSION

The results summarised in Table I, II and III above show that there is normally a flow of fluid into the gut of *Octopus*. In unfed animals this ranges from 1 to 7 (exceptionally 20) ml $\text{kg}^{-1}\text{h}^{-1}$. If the crop is inflated, whether by a partially digested meal, or by seawater alone, fluid uptake rises. If the inflow is not limited by back pressure, the rate of drinking can rise to levels as high as 50 ml $\text{kg}^{-1}\text{h}^{-1}$, 10 x the unstimulated flow. Since seawater alone can trigger drinking (as can inappropriate « meals » of cellulose or undigested crab flesh, Best & Wells, 1983) the effective stimulus must be expansion of the crop rather than the presence of any product of salivary digestion. There must be stretch receptors in the wall of the crop.

The proportion of saliva in the fluid imbibed is not known. Best (1981) used API enzyme tests (API Laboratory Products, Farnborough, UK) to show that the clear fluid accumulating in the crop after ligation of the posterior oesophagus included saliva, and our own tests (Azocoll, Calbiochem-Behring Crop. La Jolla, California) have confirmed this; but none of these experiments was quantitative. It seems very unlikely that the salivary glands, which weigh

less than 3 g in a 1 kg *Octopus*, could produce the quantities of fluid observed, and we assume *pro tem* that the bulk of the fluid being swallowed is seawater.

Why does the animal drink so much? At the present time we can only speculate about this. Possible contributory causes are the needs of the digestive system, the need to regulate body fluid content, and the flushing through of toxic wastes produced by the digestive gland. Digestion requires considerable volumes of fluid because liquid and particulate matter must be sorted by ciliary action in the caecum and a suspension of fine particles cycled through the intricately branching channels of the digestive gland by peristalsis of the digestive gland ducts. The maintenance of blood hypotonicity (Schipp & Hervert, 1981) in an animal with a large permeable surface implies active uptake of water and/or excretion of excess salts. We do not at present know how hypotonicity is achieved, but work is in progress (Wells & Wells, in prep.) indicates that more fluid is swallowed than is passed out through the rectum. Thirdly there is likely to be a requirement for fluid to flush out indigestible pieces of cuticle and scales and the products of the digestive gland, which is not only concerned in absorption, but is also an active excretory organ (Boucaud-Camou & Boucher-Rodoni, 1983).

The quantity of fluid taken through the mouth may be affected by any or all of these requirements. The present work identifies only one of the possibly several factors that determine how much an *Octopus* drinks; the degree of distension of the crop. This would plainly be related to the digestive process in the normal course of events. When the animal seizes and dismembers a crab, there is considerable external digestion by enzymes originating in the posterior salivary glands. Muscle attachments are broken down and the animal swallows flesh with only a few fragments of cuticle (Nixon, 1984). Evidently this initial intake does not include enough fluid to enable the gut to operate normally since more is added afterwards. The additional uptake is triggered by signals from the stretched crop, relayed through nerves in the tissue strips linking the crop to the posterior salivary glands. We do not know far these nerves run. But large nervous tracts link the posterior salivary glands directly to the buccal lobe in the supraoesophageal part of the brain (Young, 1965) and it seems likely that at least some of the nerves from stretch receptors in the crop pass through the base of the posterior salivary glands and thence to the brain, where they stimulate drinking.

REFERENCES

- ALEXANDROWICZ, J.S., 1928. Note sur l'innervation du tube digestif des Céphalopodes. *Arch. Zool. exp. gén.*, 67 : 69-90.

- ANDREWS P.L.R. & TANSEY E.M., 1983. The digestive tract of *Octopus vulgaris*: the anatomy, physiology and pharmacology of the upper tract. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 63 : 109-134.
- BEST E.M.H., 1981. Aspects of the digestive system and its control in *Octopus vulgaris*. Ph. D. Thesis, Univ. Cambridge, U.K.
- BEST E.M.H. & WELLS M.J., 1983. The control of digestion in *Octopus*, I : The anticipatory response and the effects of severing the nerves to the gut. *Vie Milieu*, 33 : 135-142.
- BEST E.M.H. & WELLS M.J., 1984. The control of digestion in *Octopus*, II : The role of internal stimuli. *Vie Milieu*, 34 : 1-7.
- BOUCAUD-CAMOU E. & BOUCHER-RODONI R., 1983. Feeding and Digestion in Cephalopods. In *The Mollusca*, vol. 5, ch. 3, Ed. A.S.M. Saleuddin and K.M. Wilbur, Academic Press, New York : 149-187.
- ISGROVE A., 1909. *Eledone*. Liverpool. *Mar. Biol. Ctte. Memoirs*, 18 : 1-105.
- NIXON M., 1984. Is there external digestion by *Octopus*? *J. Zool. Lond.*, 202 : 441-447.
- SCHIPP R. & HEVERT F., 1981. Ultrafiltration in the branchial heart appendage of dibranchiate cephalopods : a comparative ultrastructural and physiological study. *J. exp. Biol.*, 92 : 23-35.
- TAIT R.W., 1986. Aspects physiologiques de la sénescence post-reproductive chez *Octopus vulgaris*. Ph. D. Thesis, Univ. Paris VI.
- WELLS M.J. & WELLS J., 1989. The control of enzymes secretion by the digestive gland of *Octopus* (in press)
- YOUNG J.Z., 1965. The nervous pathways for poisoning, eating and learning in *Octopus*. *J. exp. Biol.*, 43 : 581-593.
- YOUNG J.Z., 1967. The visceral nerves of *Octopus*. *Phil. trans. Roy. Soc. B. Lond.*, 253 : 1-22.

Reçu le 18 novembre 1987; received November 18, 1987
 Accepté le 2 février 1988; accepted February 2, 1988

REFERENCES

ALEXANDROWICZ I.S., 1958. Note sur l'innervation du tube digestif des Céphalopodes. *Arch. Zool. exp. appl.*, 67 : 69-90.

DISCUSSION

The results summarised in Table I, II and III above show that there is normally a flow of fluid into the gut of *Octopus*. In unstarved animals this ranges from 1 to 7 (exceptionally 20) ml kg⁻¹ h⁻¹. If the crop is inflated, whether by a partially digested meal, or by seawater alone, fluid uptake rises. If the inflow is not limited by back pressure, the rate of drinking can rise to levels as high as 30 ml kg⁻¹ h⁻¹. 10 x the unstimulated flow. Since seawater alone can trigger drinking (as can inappropriate « meals » of cellulose or undigested crab flesh, Best & Wells, 1983) the effective stimulus must be expansion of the crop rather than the presence of any product of salivary digestion. There must be stretch receptors in the wall of the crop.

The proportion of saliva in the fluid imbibed is not known. Best (1981) used API enzyme tests (API Laboratory Products, Farmborough, UK) to show that the clear fluid accumulating in the crop after digestion of the posterior oesophagus included saliva, and our own tests (Azocol, Calbiochem-Behring Corp., La Jolla, California) have confirmed this; but none of these experiments was quantitative. It seems very unlikely that the salivary glands, which weigh

VARIATIONS GENETIQUES DANS UNE POPULATION LAGUNAIRE DE L'ISOPODE *IDOTEA BALTICA* (PALLAS)

Période de quatre années

*Genetic variations in a lagoon population of the isopod *Idotea baltica* (Pallas) in a four years period*

M. CERVELLI⁽¹⁾ et G. FAVA⁽²⁾

(1) CNR, Istituto di Biologia del Mare, I-30122 Venezia

(2) Università, Dipartimento di Biologia, I-35121 Padova

ISOPODES
GENETIQUE ECOLOGIQUE
ALLOZYMES
POLYMORPHISME CHROMATIQUE
POPULATION LAGUNAIRE

RÉSUMÉ — Le polymorphisme biochimique et chromatique a été étudié durant quatre ans dans une population lagunaire d'*Idotea baltica*. Trois prélèvements par an ont donné lieu à des analyses et à l'établissement du sex-ratio, à la fin de l'hiver, du printemps et de l'été. L'électrophorèse sur gel d'amidon permet de détecter les variations génétiques de 14 systèmes d'enzymes avec un total de 21 loci. 12 d'entre eux (57,1 %) sont polymorphiques à 11 % et 9 (42,9 %) à 95 %. Le nombre moyen d'allèles par locus est de 2,5 et la moyenne d'hétérozygotie observée atteint 0,191. La fréquence des allèles est stable dans le temps sauf pour 2 loci, dans lesquels des variations irrégulières ont été décelées. Le polymorphisme chromatique est caractérisé par de grandes fluctuations. Le phénotype *uniformis* montre un cycle saisonnier chez les femelles.

ISOPODS
ECOLOGICAL GENETICS
ALLOZYMES
COLOUR POLYMORPHISM
LAGOON POPULATION

ABSTRACT — Biochemical and colour polymorphisms have been studied through four years, in a lagoon population of *Idotea baltica*. Three samples each year were analysed and sex ratio scored : late winter, late spring and late summer. Starch gel electrophoresis was used to detect genetic variation in 13 enzyme systems for a total of 20 loci. Twelve of them were polymorphic at 99 % level, and eight at 95 %. The average number of alleles per locus was 2.35, and the average observed heterozygosity reached the value of 0.192. Allele frequencies were proved to be stable over time in all but two loci, in which only irregular variations were detected. Colour polymorphism was characterized by wider fluctuations. The *uniformis* phenotype showed a seasonal cycle in females.

INTRODUCTION

Les caractéristiques biologiques de l'Isopode *Idotea baltica* sont particulièrement favorables à des recherches de génétique écologique dans les milieux marin et saumâtre, en particulier pour étudier le rôle des différents paramètres de l'environnement dans les processus microévolutifs. Il s'agit d'une espèce cosmopolite dont on a clairement identifié 4 sous-espèces (Tinturier-Hamelin, 1963a), bien que des populations apparemment intermédiaires aient été signalées (Kouwenberg et Pinkster, 1984).

Cet organisme a été étudié tant au point de vue écologique (Jonsson et Matthiesen, 1971; Salemaa

1979a; Kouwenberg et Pinkster, 1984, 1985), que physiologique (Strong et Daborn, 1979, 1980). Les premières recherches sur la génétique du polychromatisme ont été conduites par Tinturier-Hamelin (1963a, 1963b) qui a aussi mis en évidence une différenciation entre les sous-espèces. Les fréquences relatives des phénotypes dans plusieurs populations de la mer Baltique ont montré des variations saisonnières et spatiales considérables qui suggèrent une signification adaptative de ce polymorphisme par mimétisme (Salemaa, 1978; 1979b).

La distribution de cette espèce le long de la côte occidentale de l'Adriatique du nord est presque continue du delta du Pô jusqu'à Trieste. *I. baltica* s'adapte à des conditions de salinité très différentes.

Il existe un peuplement marin associé à la végétation qui couvre les fonds vaseux, mais aussi des populations permanentes en milieu saumâtre; *I. baltica* est présente dans les lagunes de Scardovari (delta du Pô), de Venise et de Grado-Marano (Fava, 1982; Dalla Venezia & Fava, 1973).

Des recherches préliminaires sur la variabilité enzymatique ont été conduites par Cervelli et Fava (1980). Bulnheim et Fava (1982) ont mis en évidence les différences entre les populations de la mer Adriatique et de la mer Baltique.

Le but de ce travail est de vérifier, dans une station de la lagune de Venise et pendant une période de 4 ans, s'il existe des fluctuations saisonnières de gènes particuliers ou de la structure génétique de la population, en analysant 2 catégories de gènes : ceux qui contrôlent le polychromatisme, en raison de leur rôle adaptatif éventuel, et les alloenzymes qui permettent d'accéder à un grand nombre de gènes.

La connaissance des caractéristiques de cette population facilitera la comparaison des populations de l'Adriatique du nord qui ne peuvent être, pour des raisons pratiques, échantillonnées aussi régulièrement.

MATERIEL ET METHODES

Station lagunaire

Les échantillons ont été récoltés dans la localité S. Spirito près de la ligne de séparation du bassin lagunaire nord et du bassin central. Il s'agit donc d'une zone où les échanges avec la mer sont très lents. La hauteur moyenne de l'eau est de 1 m environ; le fond est sablo-vaseux avec une couverture, presque totale pendant l'été et très réduite pendant l'hiver, de *Ulva* sp. et de *Gracilaria* sp. moins abondante. Les salinités et températures sont mesurées pendant 1 an avec un salinomètre Electronic Instrument Ltd. modèle MC5 (Fig. 1).

Les animaux adultes des 2 sexes ont été récoltés dans des Algues ramassées au filet sur le fond.

Polychromatisme

Les différents phénotypes sont identifiés et comptés immédiatement après la capture, pour éviter les variations d'intensité de couleur, dues à l'intensité de la lumière ou la coloration du substrat.

Polymorphisme enzymatique

Les animaux vivants ou congelés (- 70°C) sont homogénéisés dans un volume équivalent de 0,05 M Tris-HCl pH 6,8, 0,05 mM NADP, 1 mM EDTA.

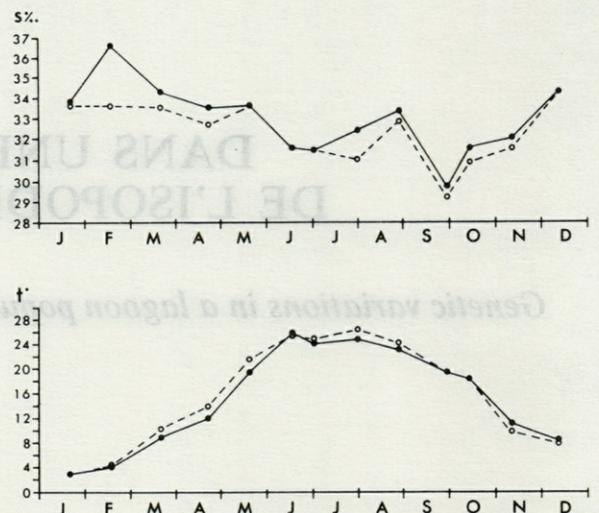


Fig. 1. — Variations de salinité et température à la station étudiée ●—● marée haute; ○—○, marée basse.

Salinity and temperature variations in the sampling station. ●—● high tide; ○—○ low tide.

Après centrifugation (5 min à 10 000 g) le surnageant est déposé sur un papier Whatman n° 3 (6 x 6 mm), qui sera inséré dans un gel horizontal à 11,5% d'amidon et soumis à l'électrophorèse. Les résultats obtenus dans ces conditions sont identiques pour les animaux vivants ou congelés, sauf pour les enzymes ICD et ALP.

Le tableau IA résume les méthodes appliquées aux 13 systèmes étudiés. Préparation des solutions de coloration des différentes enzymes selon Shaw et Prasad (1970) et Harris et Hopkinson (1976) avec de légères modifications. Coloration des enzymes : utilisation d'un tampon de Tris 100 mM, pH ajusté avec addition de HCl, parfois, dilution 1 : 1.

RESULTATS

Une partie des données publiées précédemment a été incluse.

1. Observations écologiques

Nous n'avons pas échantillonné la population naturelle d'une façon quantitative, pour en étudier en détail l'écologie, cependant les quelques observations suivantes peuvent être faites. En premier lieu, la taille de la population montre des fluctuations saisonnières d'une année à l'autre, avec un minimum pendant l'hiver. La distribution des tailles montre un cycle caractéristique : en février-mars, les individus très petits et les femelles ovigères sont très rares. Au début de l'été ils deviennent assez fréquents. Les individus de grande taille sont nombreux au début de l'été et disparaissent vers la fin de l'été.

Tabl. I. — A, résumé des méthodes. Pour chaque locus le nombre des allèles observés est indiqué. V/A, voltz et milliampères. A, coloration (agar). M, molarité du tampon. Tampons. C : (pH 7,0) - Electrode, Tris 135 mM + Ac. citrique 43 mM + EDTA, 1,2 mM - Gel, dilution 1/15. C* : addition au gel de NADP 0,1 mM. B : (pH 9,1) - Electrode et gel, Tris 87 mM + Ac. borique 8,7 mM. BI : addition de EDTA 1,2 mM. BII : (pH 8,7) - Electrode, Tris 248 mM + Ac. borique 162 mM + EDTA 2,7 mM - Gel, dilution 1/10/. B, nombre et pourcentage de mâles et de femelles échantillonnés. Le test G teste l'écart au rapport 1 :1. * = P<0,05; ** = P<0,01.

A, summary of the methods. For each locus, the number of alleles is given in parenthesis. V/A, volts and milliamperes. A, agar overlay. M, buffer molarity. Buffers : C : (pH 7.0) - Electrode, Tris 135 mM + citric ac. 43 mM + EDTA 1.2 mM - Gel, dilution 1/15. C* : addition to the gel of NADP 0.1 mM. B : (pH 9.1) - Electrode and Gel, Tris 87 mM + boric ac. 8.7 mM. BI : addition of EDTA 1.2 mM. BII : (pH 8.7) - Electrode, Tris 248 mM + boric ac. 162 mM + EDTA 2.7 mM - Gel, dilution 1/10/. B, numbers and percentages of sampled males and females. A G-test was applied to test the deviations for 1 :1 ratio (* P<0,05, ** P<0,01).

Enzyme		Locus(n. des allèles)	Electrophorèse		Coloration		
			Tampon	Temps	V/A	pH	M
Aldolase	ALD (3)		C	3h	150/40	8,0 A	0,1
Amino-peptidase	AP-1 (1), AP-2 (1), AP-3 (1), AP-4 (1), AP-5 (1)		B	4½h	350/15	7,2 A	0,1
Arginine ph. kinase	APK (2)		BI, BII	4h	250/35	7,2 A	0,1
Enz. malique	ME (2)		BI, BII	4h	250/35	8,6	0,1
Glyceraldéhyde 3 ph. deshydrogenase	GAPDH (2)		C*	3½h	150/40	7,2	0,05
Glucose 6 ph. des.	Gd-1 (1), Gd-2 (3)		BI, BII	4h	250/35	7,2	0,05
Glucose ph. isomerase	GPI (5)		C*	3½h	150/40	8,0 A	0,1
Gluconate 6 ph. des.	PGD (4)		C*	3½h	150/40	7,2	0,05
Glutamate oxaloacétate transaminase	GOT (3)		C*	3½h	150/40	8,0 A	0,1
Isocitrate des.	ICD (5)		C	3h	150/40	7,2	0,05
Malate des.	MDH-1 (1), MDH-2 (2)		C	3h	150/40	8,6	0,1
Phosphatase alcaline	ALP-1 (1), ALP-2 (4)		B	4½h	350/15	8,6	0,05
Phosphoglucomutase	PGM (6)		C*	3½h	150/40	7,2	0,05

Echantillon	Mâles (%)	Femelles (%)	Total	Test G
1978 III	69 (39,65)	105 (60,35)	174	**
V	98 (45,37)	118 (54,63)	216	n.s.
IX	141 (55,29)	114 (44,71)	255	n.s.
1979 II	134 (57,75)	98 (42,25)	232	*
VI	144 (58,77)	101 (41,23)	245	**
IX	91 (41,17)	130 (58,83)	221	**
1980 II	101 (61,22)	64 (38,78)	165	**
VI	109 (43,77)	140 (56,23)	249	*
IX	137 (44,05)	174 (55,95)	311	*
1981 III	137 (45,51)	164 (54,49)	301	n.s.
VI	175 (60,34)	115 (39,66)	290	**
IX	135 (61,93)	83 (38,07)	218	**
TOTAL	1471 (51,13)	1406 (48,87)	2877	n.s.

La reproduction pourrait donc avoir lieu pendant toute l'année avec un maximum dans les mois chauds. La distribution spatiale n'est pas homogène : la densité de population est bien plus élevée dans la masse d'Algue rouge *Gracilaria* sp. que dans les Algues vertes du genre *Ulva*.

Pour chaque échantillon, le pourcentage des femelles a été estimé (Tabl. IB) et montre un déséquilibre généralement significatif du sex ratio avec tantôt un excès de mâles, tantôt un excès de femelles (Test G, Sokal et Rohlf, 1981). Les jeunes dont le sexe n'est pas immédiatement visible, n'ont pas été pris en considération. L'hétérogénéité de la population est hautement significative (P<0,01).

2. Polychromatisme

La diversité phénotypique dans la lagune de Venise est réduite par rapport aux populations de la Mer Baltique (Bulnheim & Fava, 1982), puisque quelques-uns des phénotypes rares sont absents (Tabl. II). Les fréquences ont été calculées séparément pour les 2 sexes.

Tabl. II. — Distribution des phénotypes polychromatiques Distribution of chromatic phenotypes.

		1978			1979			1980			1981		
		III	V	IX	II	V	IX	II	VI	IX	III	VI	IX
<i>uniformis</i>	m	46	73	99	79	96	64	76	97	87	75	115	93
	f	48	71	73	43	58	84	29	59	90	74	59	46
	tot	94	144	172	122	154	148	105	156	177	149	174	139
<i>bilineata</i>	m	14	19	34	45	39	16	17	35	43	46	50	25
	f	37	33	24	33	32	20	25	34	56	50	36	24
	tot	51	52	58	78	71	36	42	69	99	96	86	49
<i>lineata</i>	m	3	-	4	-	1	4	2	2	3	4	2	3
	f	-	-	-	-	1	-	-	1	3	3	1	1
	tot	3	-	4	-	1	5	2	3	6	7	3	4
<i>maculata</i>	m	1	3	3	3	3	3	5	2	2	7	4	5
	f	3	-	2	1	5	5	2	3	2	5	4	4
	tot	4	3	5	4	8	8	7	5	4	12	8	9
<i>albafusca</i>	m	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	f	3	1	3	1	-	4	3	3	1	6	1	-
	tot	3	1	3	1	-	4	3	3	1	6	1	-
<i>bilin-lin</i>	m	5	3	1	7	5	4	1	4	2	4	-	2
	f	3	2	-	1	1	-	-	-	1	6	3	1
	tot	8	5	1	8	6	4	1	4	3	10	11	6
<i>alb-bilin</i>	m	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	f	10	11	11	18	5	16	5	7	21	20	11	6
	tot	10	11	11	18	5	16	5	7	21	20	11	6
Autres	m	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	4	7
	f	1	-	1	1	-	-	-	2	-	-	-	1
	tot	1	-	1	1	-	-	-	2	-	1	4	8
Totaux	174	216	255	232	245	221	165	249	311	301	290	218	

Les fréquences totales (mâles et femelles) des phénotypes *uniformis* et *bilineata* ne sont pas homogènes pendant la période considérée (test G, P<0,01), mais il n'existe pas de fluctuations saisonnières régulières; chez les femelles (Fig. 2) la fréquence du phénotype *uniformis* augmente à la fin de l'été, et la différence est significative (1978 et 1979, test G, P<0,01). Celle du phénotype *bilineata* est maximale à la fin de l'hiver (à l'exception de 1981).

Même en tenant compte du fait que les mâles ne montrent jamais un certain nombre de phénotypes

rare, qui sont liés au sexe, la fréquence du phénotype *uniformis* est toujours plus élevée chez les mâles (test des signes, $P < 0,0005$), celle du phénotype *bilineata* chez les femelles (11 échantillons sur 12, $P < 0,006$).

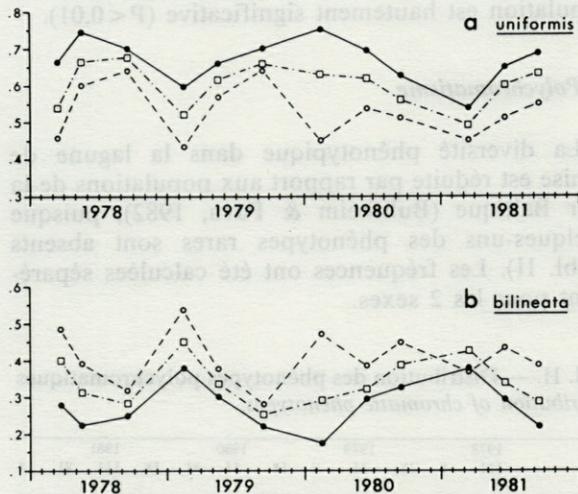


Fig. 2. — Fluctuation des phénotypes *uniformis* (a) et *bilineata* (b) ●—●, mm; ○—○, ff; □—□, totale.

Fluctuation of *uniformis* (a) and *bilineata* (b) phenotypes.

3. Polymorphisme enzymatique

Gènes non variables. Sur 20 loci étudiés pendant une année, au moins 8 n'ont présenté aucune variation électrophorétique : 5 loci des aminopeptidases (*Ap-1*, *Ap-2*, *Ap-3*, *Ap-4*, *Ap-5*) et 1 locus de phosphatase alcaline (*ALP-1*), glucose 6-phosphate déshydrogénase (*Gd-1*) et déshydrogénase malique (*MDH-1*).

Gènes variables. Les fréquences alléliques des 10 gènes polymorphes sont données dans le tableau III ainsi que les hétérozygoties observées et attendues selon la distribution de Hardy-Weinberg. L'homogénéité entre les échantillons (stabilité temporelle) et l'écart entre hétérozygotie attendue et observée ont été analysés par le test G.

Pour les gènes suivants, les fréquences alléliques sont temporellement stables : *APK*, *ALP-2*, *GAPDH*, *GOT*, *GPI*, *ME*, *PGD* et *PGM* (l'un des échantillons a montré un excès, 2 autres un manque d'hétérozygotes).

Pour les 3 enzymes suivants, les fréquences ne sont pas homogènes, mais l'instabilité temporelle n'a montré aucune fluctuation régulière : *ALD* ($P < 0,01$) où l'on a trouvé un manque significatif d'hétérozygotes pour 4 échantillons, *Gd-2* ($P < 0,01$) avec un excès d'hétérozygotes dans deux échantillons, et *ICD* ($P < 0,05$) qui a montré un manque d'hétérozygotes en hiver.

4. Variabilité génétique

Dans le tableau III sont indiquées les hétérozygoties moyennes, attendues et observées, calculées soit à partir des gènes monomorphes (8) soit à partir des gènes variables. Ces derniers n'étant pas les mêmes pour tous les échantillons, on ne peut pas analyser la stabilité temporelle des hétérozygoties moyennes. Cependant, il faut remarquer que la différence entre hétérozygotie attendue et observée est toujours faible.

Considérant individuellement les loci variables, on a essayé par le test G l'homogénéité temporelle. L'hétérozygotie observée (H_o) diffère significativement entre échantillons pour : *ALD*, *Gd-2* et *PGM*; l'hétérozygotie attendue (H_e) diffère pour *ALD* et *ICD*. Mais les variations ne montrent aucune régularité. On peut donc suggérer qu'il s'agit d'un phénomène aléatoire.

L'échantillon 5/79, qui comprend 20 gènes, donne la meilleure estimation de la variabilité génétique de *I. baltica* de la lagune de Venise ($H_o = 0,172$; $H_e = 0,184$). Le nombre moyen d'allèles est 2,35 avec un écart type 1,531.

Enfin, il faut signaler qu'on n'a trouvé aucune corrélation entre phénotypes chromatiques et polymorphisme enzymatique.

DISCUSSION

Pour les populations de la Mer Baltique, Salemaa (1978, 1979a) a trouvé que le rapport entre les sexes (femelles/mâles) est toujours supérieur à 1, avec un maximum pendant l'été. Un comportement similaire a été signalé dans le système lagunaire de Bages-Sigean par Kouwenberg et Pinkster (1985), qui suggèrent que la détermination du sexe pourrait dépendre de la température, comme chez les Gammarides (Bulnheim 1972, 1978).

La population vénitienne de *Idotea baltica* ne suit pas ce comportement. Bien que les variations saisonnières de la température soient importantes et régulières, les variations des fréquences des 2 sexes sont aléatoires, le pourcentage de femelles récoltées au total ne différant pas de 50 % (Tabl. IB). Les hypothèses suivantes peuvent expliquer cette différence :

- 1) la température ne modifie pas la détermination du sexe chez les animaux de Venise en raison d'une différenciation au niveau génétique;
- 2) le sexe est modifié également par d'autres facteurs saisonniers du milieu, différents entre localités;
- 3) les méthodes d'échantillonnage diffèrent : les jeunes n'ont pas été pris en considération pour la population de Venise.

La salinité pourrait être un facteur qui modifie le rapport entre les sexes dans des conditions extrêmes : Dalla Venezia et Fava (1973) constatent une survie plus élevée pour les femelles, à faible salinité. Mais cette variable du milieu ne semble pas efficace dans notre station où ses fluctuations sont faibles.

Les polychromatismes à base génétique sont communs chez plusieurs Crustacés, les Isopodes en particulier. Les gènes qui contrôlent les variations de la couleur forment fréquemment des systèmes coadaptés à valeur adaptative.

Chez *Sphaeroma serratum* les fréquences géniques sont temporellement stables (Bocquet et Teissier, 1960), mais très différenciées entre populations géographiques dont les compositions phénotypiques reflètent une probable adaptation aux conditions sélectives locales (Teissier, 1969; Bocquet *et al.*, 1973, 1975). Les facteurs de cette stabilité ne sont pas connus avec certitude, bien qu'ils soient vraisemblablement liés aux caractéristiques biotiques et physiologiques du milieu.

Pour d'autres espèces, on a montré un effet sélectif direct de la température. Des fluctuations saisonnières ont été trouvées chez l'espèce *S. rugicauda*. Chez cette espèce, le phénotype « jaune », probablement presque létale à l'état homozygote, est maintenu dans les populations grâce à son avantage sélectif dans certaines conditions de température et de salinité (West, 1964; Bishop, 1969; Heath, 1974).

Un effet de la température sur les valeurs sélectives des différents génotypes a été démontré par Battaglia et Lazzaretto (1967) pour le polychromatisme du Copépode *Tisbe reticulata*. Chez un autre Copépode, qui présente un polychromatisme d'origine génétique, *T. clodiensis*, un effet de la température a été mis en évidence dans des populations expérimentales (Fava, 1973). Mais les fréquences phénotypiques, bien que différenciées géographiquement, sont temporellement stables dans les populations naturelles, où la sélectivité du milieu est le résultat de l'interaction de plusieurs facteurs (Fava, 1986).

Le polychromatisme de *I. baltica* montre une remarquable variation spatiale et saisonnière dans la mer Baltique. Salemaa (1978, 1979b) suggère que la signification adaptative la plus probable serait liée au mimétisme susceptible de diminuer, pour certains phénotypes, l'intensité de prédation exercée par les Poissons. Il suggère aussi que la variabilité phénotypique est corrélée à l'hétérogénéité du microhabitat. En outre, cet auteur signale que les différents phénotypes peuvent réaliser une sélection active du microhabitat, particulièrement chez les femelles (Salemaa, 1986).

Notre étude, dans une station de la lagune de Venise montre : 1) qu'il existe des variations saisonnières de la fréquence des deux phénotypes polychromatiques majeurs, *uniformis*, et *bilineata*,

chez les femelles; 2) qu'il existe une différence significative des fréquences de ces phénotypes entre mâles et femelles. Ces résultats suggèrent la présence d'un phénomène adaptatif.

Comme chez *T. reticulata* et *S. rugicauda*, on peut émettre l'hypothèse selon laquelle il existe un effet sélectif de la température, les fluctuations phénotypiques chez les femelles pouvant être corrélées avec cette variable. Les adultes de février-mars survivent à l'hiver lorsque la température est au-dessous de 10°C; ceux des échantillons de septembre passent l'été avec des températures au-dessus de 24°C, en général.

Mais plusieurs facteurs du milieu ont des fluctuations saisonnières. Pour *T. clodiensis* ils semblent masquer l'effet sélectif de la température, mais chez *I. baltica*, ils pourraient agir en parallèle aux variations de la température. L'Algue *Ulva* sp., rare en hiver, devenant de plus en plus abondante en été, formant de grandes masses uniformément vertes qui couvrent les fonds, on ne peut exclure que les variations des fréquences des deux phénotypes majeurs soient dues à l'avantage du mimétisme suggéré par Salemaa (1978). Il est vraisemblable que les femelles *uniformis* possèdent, par rapport aux *bilineata*, un camouflage plus efficace pendant l'été lorsqu'elles peuvent se confondre avec le substrat uniforme dû aux Algues vertes.

Les variations de salinité ne semblent pas jouer un rôle important, étant relativement faibles et irrégulières d'une année à l'autre.

La différence des fréquences phénotypiques entre mâles et femelles, autant que l'absence de fluctuations saisonnières chez les mâles, montre que la signification adaptative du polychromatisme n'est pas la même dans les deux sexes. D'autres résultats sont en accord avec nos observations. Salemaa (1986) a montré que les phénotypes peuvent aboutir à une sélection active du microhabitat qui maximise l'avantage du camouflage chez les femelles seulement. Dalla Venezia et Fava (1973) ont trouvé que, aux salinités très réduites, il existe une mortalité différentielle entre les sexes et, chez les mâles, le phénotype *uniformis* semble le moins résistant. Mais ces observations ne suffisent pas, à notre avis, pour avancer des hypothèses suffisamment fondées sur les facteurs qui déterminent cette adaptation différentielle.

Les variations des fréquences des loci enzymatiques montrent, en général, une stabilité temporelle plus grande que celle des gènes responsables du polychromatisme. Ce comportement se vérifie pour les gènes qui possèdent une hétérozygotie réduite comme *APK*, *GOT*, *GPI* et *PGD*, mais aussi pour d'autres gènes qui montrent une hétérozygotie plus élevée, comme *ALP-2*, *GAPDG*, *ME* et *PGM*.

Pour 2 loci, *ALD* et *Gd-2*, des variations significatives, mais irrégulières ont été observées. Pour un 3e locus, *ICD*, l'allèle 3 pourrait avoir des fluctua-

Tabl. III. — Polymorphisme enzymatique. Pour chaque échantillon est indiquée la signification de la différence He-Ho (test G : *P<0,05, **P<0,01, - n.s.). Les astérisques près de He et Ho indiquent la signification pour l'hétérogénéité temporelle.

Enzyme	Date	1978	15.5	11.9	1979	31.5	5.9	1980	12.6	8.9	1981	18.3	8.6	11.9
APK														
Allèle	1					0,015	0,013	0,025						
	2					0,985	0,986	0,975						
N						166	185	122						
He						0,030	0,027	0,048						
Ho						0,030	0,027	0,049						
ALD														
Allèle	1					0,189	0,182	0,448		0,313	0,115	0,132	0,176	
	2					0,811	0,818	0,552		0,687	0,865	0,853	0,814	
	3					0	0	0		0	0,020	0,015	0,009	
N						66	121	86		132	100	167	153	
He	**					0,307	0,297	0,494		0,430	0,238	0,254	0,307	
Ho	**					0,258	0,198	0,337		0,356	0,130	0,281	0,203	
ALP-2														
Allèle	1			0,186	0,176	0,193								
	2			0,364	0,349	0,370								
	3			0,441	0,446	0,416								
	4			0,008	0,029	0,021								
N				59	139	166								
He				0,638	0,647	0,652								
Ho				0,644	0,712	0,651								
GAPDH														
Allèle	1	0,360	0,394	0,387	0,401	0,368	0,365	0,410	0,347	0,326	0,276	0,362	0,326	
	2	0,640	0,606	0,613	0,599	0,632	0,635	0,590	0,653	0,674	0,724	0,638	0,674	
N		86	141	133	147	159	185	106	163	167	116	210	172	
He		0,461	0,477	0,475	0,480	0,465	0,463	0,484	0,453	0,439	0,399	0,461	0,425	
Ho		0,558	0,475	0,504	0,463	0,409	0,459	0,500	0,399	0,485	0,431	0,476	0,465	
Gd-2														
Allèle	1		0,419	0,397	0,411	0,394	0,378	0,422	0,381	0,327	0,407	0,352		
	2		0,367	0,375	0,403	0,451	0,502	0,414	0,387	0,417	0,417	0,402		
	3		0,214	0,228	0,186	0,155	0,120	0,164	0,232	0,256	0,176	0,246		
N			154	160	140	164	184	122	159	168	210	199		
He			0,644	0,650	0,634	0,618	0,590	0,624	0,651	0,654	0,630	0,652		
Ho	**		0,669	0,794	0,571	0,622	0,598	0,582	0,635	0,720	0,695	0,648		
GOT														
Allèle	1		0,004	0,007	0,003	0,009		0						
	2		0,983	0,989	0,972	0,979		1						
	3		0,013	0,004	0,025	0,012		0						
N			120	140	160	166		70						
He			0,033	0,021	0,055	0,041		0						
Ho			0,042	0,021	0,056	0,042		0						
GPI														
Allèle	1	0,008	0	0,007	0,006	0,003	0	0,005		0,003				
	2	0,026	0,009	0,010	0,012	0,009	0,006	0,015		0,003				
	3	0,940	0,962	0,957	0,959	0,967	0,973	0,960		0,967				
	4	0,026	0,022	0,004	0,022	0,015	0,012	0,015		0,027				
	5	0	0,006	0,021	0	0,006	0,009	0,005		0				
N		58	160	140	160	166	165	100		168				
He		0,116	0,073	0,083	0,079	0,065	0,053	0,078		0,064				
Ho		0,086	0,062	0,086	0,081	0,054	0,054	0,080		0,065				

tions saisonnières avec un minimum en hiver; malheureusement l'analyse concerne un cycle annuel seulement, et ne permet pas d'exclure la possibilité qu'il s'agisse de variations aléatoires. L'absence de fluctuations saisonnières, ou régulières, se vérifie aussi pour les hétérozygoties attendues et observées.

On peut donc conclure que aucun des polymorphismes enzymatiques analysés pendant 4 ans ne

montre des variations saisonnières qui pourraient suggérer des effets sélectifs des paramètres chimiques, physiques ou biotiques du milieu subissant des fluctuations saisonnières importantes, comme la température ou la diversité biologique. La salinité, dans la station considérée, ne semble pas varier d'une façon significative pour un organisme, comme *I. baltica* qui supporte une euryhalinité très élevée, et qui semble douée de mécanismes physiologiques d'adaptation (Fava, 1982).

Enzyme polymorphism. The significance of He - Ho deviation is given for each sample (G-test : * P<0,05, ** P<0,01, - n.s.). Asterisks beside He and Ho give the probability for temporal heterogeneity.

Enzyme	Date	1978			1979			1980			1981		
		13.3	15.5	11.9	12.2	31.5	5.9	26.2	12.6	8.9	18.3	8.6	11.9
ICD													
Allèle	1			0,005	0,011	0							
	2			0	0,042	0,003							
	3			0,091	0,130	0,160							
	4			0,894	0,801	0,785							
	5			0,010	0,015	0,051							
N			99	131	156								
He *			0,192	0,339	0,355								
Ho			0,192	0,252	0,282								
				*	-								
MDH-2													
Allèle	1				0,012	0,007	0	0					
	2				0,988	0,993	1	1					
N				81	145	104	103						
He				0,024	0,014	0	0						
Ho				0,025	0,014	0	0						
				-	-	-	-						
ME													
Allèle	1		0,746	0,723	0,765	0,712	0,753	0,758	0,750	0,703	0,726		
	2		0,254	0,277	0,235	0,288	0,247	0,242	0,250	0,297	0,274		
N		134	139	147	165	188	122	162	59	164			
He		0,379	0,400	0,359	0,410	0,372	0,367	0,375	0,417	0,398			
Ho		0,343	0,352	0,306	0,430	0,335	0,369	0,339	0,390	0,402			
			-	-	-	-	-	-	-	-			
PGD													
Allèle	1	0,029	0,025	0,022	0,037	0,021	0,026	0,036		0,024			
	2	0,938	0,937	0,955	0,922	0,954	0,942	0,943		0,934			
	3	0,008	0	0,011	0,012	0,003	0,017	0,004		0,018			
	4	0,025	0,038	0,011	0,028	0,021	0,014	0,016		0,024			
N	121	159	178	160	163	173	122		168				
He	0,119	0,120	0,087	0,148	0,089	0,111	0,110		0,125				
Ho	0,107	0,126	0,090	0,156	0,092	0,104	0,107		0,125				
			-	-	-	-	-		-				
PGM													
Allèle	1	0,004	0,019	0,011	0,003	0,003	0,006	0	0,013	0,012	0,007	0,013	0,006
	2	0,112	0,113	0,108	0,094	0,079	0,065	0,115	0,082	0,104	0,100	0,132	0,070
	3	0,483	0,437	0,497	0,503	0,482	0,528	0,520	0,538	0,458	0,533	0,458	0,485
	4	0,292	0,327	0,292	0,291	0,335	0,314	0,270	0,281	0,327	0,309	0,317	0,340
	5	0,087	0,091	0,089	0,094	0,082	0,073	0,078	0,074	0,074	0,041	0,061	0,073
	6	0,021	0,013	0,002	0,016	0,018	0,014	0,016	0,013	0,024	0,010	0,018	0,026
N	120	159	180	160	164	178	122	181	168	209	189	172	
He	0,661	0,680	0,648	0,645	0,642	0,612	0,641	0,623	0,666	0,608	0,667	0,637	
Ho **	0,700	0,667	0,739	0,625	0,561	0,545	0,656	0,608	0,655	0,541	0,651	0,674	
			*	-	*	-	-	-	-	*	-	-	

He		0,113	0,160	0,188	0,189	0,184	0,149	0,158	0,175	0,186	0,175	0,169	0,124
s		0,218	0,251	0,261	0,254	0,247	0,224	0,241	0,268	0,257	0,249	0,270	0,226
Ho		0,121	0,159	0,201	0,180	0,172	0,136	0,149	0,165	0,186	0,169	0,171	0,122
s		0,242	0,250	0,289	0,248	0,234	0,211	0,229	0,256	0,262	0,253	0,269	0,234
n		12	15	17	18	20	17	18	12	15	13	12	11

Les populations géographiques de *I. baltica* étudiées jusqu'à présent ont montré une grande homogénéité dans la mer Baltique et une différenciation significative entre la Baltique et l'Adriatique (Bulnheim & Fava, 1982). L'existence d'une différenciation géographique des polymorphismes biochimiques a été aussi signalée, pour les Crustacés marins, chez plusieurs Amphipodes : *Gammarus zaddachi* et *G. salinus* (Bulnheim & Scholl, 1981, *G. salinus* et *G. oceanicus* (Siegismund, 1985), *Megalorchestia cali-*

forniana (McDonald, 1985); et chez les Copépodes *Tigriopus californicus* (Burton & Feldman, 1981) et *Labidocera aestiva* (Bucklin & Marcus, 1985).

Trois seulement de ces études (Bulnheim et Scholl, Burton et Feldman, McDonald) portent sur la variation temporelle et aboutissent comme chez *Idotea*, à une substantielle stabilité. Bien que la sélection ait été suggérée comme l'un des facteurs responsables de la diversification géographique,

aucun auteur n'a trouvé de corrélations évidentes avec les variables du milieu.

Un comportement différent a été signalé pour l'Isopode *Sphaeroma rugicauda* : le locus de la PGI a montré des fluctuations saisonnières vraisemblablement liées à un effet sélectif de la température (Edwards et Heath, 1983a,b).

Bien que les présentes données n'aient montré aucune corrélation entre polymorphismes biochimiques et variables du milieu, il faut signaler que des études préliminaires dans des stations lagunaires internes caractérisées par une salinité très réduite et fortement variable (Fava et Cervelli, 1985), semblent indiquer la présence d'ensembles différents de fréquences alléliques pour quelques gènes enzymatiques.

On peut suggérer l'hypothèse selon laquelle cette espèce est douée d'une structure génétique qui confère une flexibilité individuelle élevée. Elle pourrait donc se modifier seulement en présence de variations importantes du milieu.

Des recherches sont en cours pour vérifier cette possibilité. Les résultats qui viennent d'être exposés peuvent constituer une base utile de comparaison pour étudier l'ampleur de la différenciation génétique des populations qui occupent des milieux semblables, et les rapports existant entre la structure génétique des populations naturelles et les caractéristiques des différents milieux d'origine.

Enfin, l'hétérozygotie moyenne attendue et observée et le nombre d'allèles par locus, calculés pour 20 gènes, montrent que cette espèce possède une variabilité génétique relativement élevée si on la compare aux valeurs rapportées pour 126 espèces de Crustacés par Nevo *et al.* (1984). Ces auteurs suggèrent que, en général, la diversité génétique est plus élevée pour les espèces « living in boarder environmental spectra ». Mais cette interprétation adaptative pour *I. baltica* ne semble pas convaincante, et en particulier, si l'on considère les résultats préliminaires obtenus pour *Sphaeroma serratum* provenant de la même station (Cervelli et Fava, 1982). Cette espèce et *I. baltica* possèdent une flexibilité écologique similaire, mais l'hétérozygotie calculée pour *S. serratum* est dix fois plus petite.

REMERCIEMENTS — Nous remercions très vivement les référés dont les nombreuses suggestions ont été très utiles à la mise en forme définitive du manuscrit.

BIBLIOGRAPHIE

- BATTAGLIA B. and I. LAZZARETTO, 1967. Effect of temperature on the selective value of genotypes of the copepod *Tisbe reticulata*. *Nature*, 215 : 999-1001.
- BISHOP J.A., 1969. Changes in the genetic constitution of a population of *Sphaeroma rugicauda* (Crustacea : Isopoda). *Evolution*, 23 : 589-601.
- BOCQUET Ch., R. LEJUEZ et M. REZIG, 1973. Génétique des populations de *Sphaeroma serratum* (F.). X. Etude des populations de la Loire-Atlantique (Baie de Bourgneuf). *Cah. Biol. Mar.*, 14 : 229-240.
- BOCQUET Ch., R. LEJUEZ et M. REZIG, 1975. Génétique des populations de *Sphaeroma serratum* (F.). XII. Etude des populations de la côte vendéenne. *Cah. Biol. Mar.*, 16 : 187-200.
- BOCQUET Ch. et G. TEISSIER, 1960. Génétique des populations de *Sphaeroma serratum* (F.). I. Stabilité du polychromatisme local. *Cah. Biol. Mar.*, 1 : 103-111.
- BUCKLIN A. and N.H. MARCUS, 1985. Genetic differentiation of populations of the planktonic copepod *Lebidocera aestiva*. *Mar. Biol.*, 84 : 219-224.
- BULNHEIM H.P., 1972. On the sex determining factors in some euryaline *Gammarus* species. In : 5th European Marine Biology Symposium. Ed. B. Battaglia. Piccin, Padova.
- BULNHEIM H.P., 1978. Interaction between genetic, external and parasitic factors in sex determination of the crustacean amphipod *Gammarus duebeni*. *Helgoländer wiss. Meeresunters.*, 31 : 1-33.
- BULNHEIM H.P. and G. FAVA, 1982. Colour polymorphism and genetic variation in *Idotea baltica* populations from the Adriatic Sea and Baltic Sea. *Genetica*, 59 : 177-190.
- BULNHEIM H.P. and A. SCHOLL, 1981. Genetic variation between geographic populations of the amphipods *Gammarus zaddachi* and *G. salinus*. *Mar. Biol.*, 64 : 105-115.
- BURTON R.S. and M.W. FELDMAN, 1981. Population genetics of *Tigriopus californicus*. II. Differentiation among neighboring populations. *Evolution*, 35 : 1192-1205.
- CERVELLI M. and G. FAVA, 1980. Variabilità genetica in *Idotea baltica* (Isopoda, Valvifera) della laguna di Venezia. *Mem. Biol. Marina e Oceanogr.*, 10 (Suppl.) : 381-382.
- CERVELLI M. and G. FAVA, 1982. Variabilità genetica in the specie di isopodi della laguna di Venezia. *Naturalista sicil.* S. IV, VI (Suppl.), 1 : 142-143.
- DALLA VENEZIA L. and G. FAVA, 1973. Osservazioni sulla tolleranza delle variazioni di salinità in *Idotea baltica b.* della laguna di Venezia. *Atti Ist. veneto Sci.*, 132 : 87-101.
- EDWARDS J.P. and D.J. HEATH, 1983a. Dynamics of an enzyme polymorphism in the isopod *Sphaeroma rugicauda* (Leach). I. Temporal variation in genotype frequencies. *Heredity*, 51 : 467-476.
- EDWARDS J.P. and D.J. HEATH, 1983b. Dynamics of an enzyme polymorphism in the isopod *Sphaeroma rugicauda* (Leach). II. Sexual, gametic and fecundity selection. *Heredity*, 51 : 477-486.
- FAVA G., 1973. Effetti selettivi della temperatura in *Tisbe clodiensis* (Copepoda, Harpacticoida). *Accad. Naz. Lincei R.*, 53 : 23-27.
- FAVA G., 1982. Resistenza a shock da bassa salinità in alcune popolazioni adriatiche di *Idotea baltica basteri* (Isopoda, Valvifera). *Atti Ist. veneto Sci.*, 140 : 25-39.
- FAVA G., 1986. Genetic differentiation in experimental populations of the copepod *Tisbe clodiensis* from two adriatic lagoons. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 97 : 51-61.

- FAVA G. et M. CERVELLI, 1985. Etude électrophorétique sur les variations des fréquences alléliques chez quelques populations lagunaires de l'isopode *Idotea baltica basteri*. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, 29(5) : 289-290.
- HARRIS H. and D.A. HOPKINSON, 1976. Handbook of enzyme electrophoresis in human genetics. North-Holland, Amsterdam.
- HEATH D.J., 1974. Seasonal changes in frequency of the « yellow » morph of the isopod *Sphaeroma rugicauda*. *Heredity*, 32 : 299-307.
- JONSSON A.M. and A.S. MATTHIESEN, 1971. On the ecology of young *Idotea* in the Baltic. In : Ed. D.J. Crisp, 4th European Marine Biology Symposium. Cambridge : 71-88.
- KOUWENBERG J. and S. PINKSTER, 1984. Population dynamics of three brackish water isopod species (Crustacea) in the lagoon system of Bages-Sigean (France). I. General aspects and distribution, *Vie Milieu*, 34 : 229-240.
- KOUWENBERG J. and S. PINKSTER, 1985. Population dynamics of three brackish water isopod species (Crustacea) in the lagoon system of Bages-Sigean (France). II. Life cycles, sexual activity and fecundity. *Vie Milieu*, 35 : 79-92.
- MCDONALD J.H., 1985. Size-related and geographic variation of two enzyme loci in *Megalorchestia californiana* (Amphipoda : Talitridae). *Heredity*, 54 : 359-366.
- NEVO E., A. BEILES and R. BEN-SHLOMO, 1984. The evolutionary significance of genetic diversity : Ecological, Demographic and Life history correlates. In : Ed. G.S. Mani, Evolutionary dynamics of genetic diversity. Lecture Notes in Biomathematics, vol. 53, Springer Verlag, Berlin.
- SALEMAA H., 1978. Geographic variability in the colour polymorphism of *Idotea baltica* (Isopoda) in the northern Baltic. *Hereditas*, 88 : 165-182.
- SALEMAA H., 1979a. Ecology of *Idotea* spp. (Isopoda) in the northern Baltic. *Ophelia*, 18 : 133-150.
- SALEMAA H., 1979b. Seasonal variability in the colour polymorphism of *Idotea baltica* (Isopoda) in the northern Baltic. *Hereditas*, 90 : 51-57.
- SALEMAA H., 1986. Ecological and genetic adaptations of *Idotea* spp. (Isopoda, Crustacea). Academic dissertation. Helsinki.
- SHAW C.R. and R. PRASAD, 1970. Starch gel electrophoresis of enzymes. A compilation of recipes. *Biochemical genetics*, 4 : 297-320.
- SIEGISMUND H.R., 1985. Genetic studies of *Gammarus*. II. Geographical variation at polymorphic enzyme loci in *Gammarus salinus* and *Gammarus oceanicus*. *Hereditas*, 102 : 15-23.
- SOKAL R.R. and F.J. ROHLF, 1981. Biometry. Second ed. W.H. Freeman, San Francisco.
- STRONG K.W. and G.R. DABORN, 1979. Growth and energy utilisation of the intertidal isopod *Idotea baltica* (Pallas)(Crustacea : Isopoda). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 41 : 101-123.
- STRONG K.W. and G.R. DABORN, 1980. The influence of moulting on the ingestion rate of an Isopod crustacean. *Oikos*, 34 : 159-162.
- TEISSIER G., 1969. Génétique des populations de *Sphaeroma serratum*, Isopode littoral. *Pubbl. Staz. Zool. Napoli*, suppl. 37 : 135-145.
- TINTURIER-HAMELIN E., 1963a. Polychromatisme et détermination génétique du sexe chez l'espèce polytypique *Idotea baltica* (Pallas)(Isopode valvifère). *Cah. Biol. mar.*, 4 : 473-591.
- TINTURIER-HAMELIN E., 1963b. Définition et analyse génétique du phénotype *pseudolineata* de l'Isopode valvifère *Idotea baltica* (Pallas). *Crustaceana*, 5 : 133-137.
- WEST D.A., 1964. Polymorphism in the isopod, *Sphaeroma rugicauda*. *Evolution*, 18 : 671-684.

Reçu le 12 août 1987; received August 12, 1987
 Accepté le 28 avril 1988; accepted April 28, 1988

BRYOZOAIRES DU PATER NOSTER (Indonésie, Pacifique Ouest) *Bryozoa from Pater Noster (Indonesia, West Pacific)*

Z. LI *, S. POUYET** et L.DAVID **

* Centre des Sciences de la Terre,
Université Claude-Bernard Lyon I,
43 bld du 11 novembre, F-69622 Villeurbanne

** Centre de Paléontologie stratigraphique
et Paléoécologie, Université Claude-Bernard,
Lyon I, UA11 CNRS, 43 bld du 11 Novembre, F-69622 Villeurbanne

BRYOZOAIRES
PACIFIQUE OUEST
INDONESIE
PATER NOSTER
MILIEUX

RÉSUMÉ — Des Bryozoaires ont été trouvés dans sept prélèvements de sédiments actuels effectués sur la plate-forme du Pater Noster. Les Bryozoaires se développent essentiellement dans 3 milieux : - sur les tombants et rebords des îles, zone de haute énergie; - sur la plate-forme ouverte parcourue par des courants actifs; - dans des chenaux plus protégés. Chaque milieu est défini par une association de Bryozoaires de diversité spécifique et d'abondance variée, en fonction des facteurs physiques du milieu.

BRYOZOA
WEST PACIFIC
INDONESIA
PATER NOSTER
ENVIRONMENT

ABSTRACT — Some Bryozoa have been found in recent sediments collected on the Pater Noster platform. The Bryozoa are developed particularly in three environments : - on the slope and edge of islands; - on the wide platform where currents are active; - in sheltered channels. Each environment is defined by an association of Bryozoa where specific diversity and variable abundance are dependant of physical factors of the habitat.

INTRODUCTION

La plate-forme sous-marine du Pater Noster est située dans le détroit de Makassar qui sépare Kalimantan (Bornéo) à l'ouest, de Sulawesi (Célèbes) à l'est. Le détroit, de direction nord-sud, comprend, à l'ouest, la plate-forme du Pater Noster qui prolonge l'île de Kalimantan sous une profondeur d'eau inférieure à 60 m et, à l'est, les profonds sillons de Makassar dépassant 2 000 m.

Il faut souligner l'extrême homogénéité de cette plate-forme où la profondeur d'eau varie entre 30 et 60 m, sur une largeur maximale de 200 km et une longueur de 350 km. Il s'agit d'une mer épicontinentale mais franchement ouverte, balayée par des courants actifs nord-sud. L'influence du continent est mineure et, dans la partie centrale, il n'y a pratiquement aucun apport terrigène.

La zone étudiée est située dans la partie nord de la plate-forme, entre 2°35' et 2° de latitude sud : c'est la zone des petites îles du Pater Noster où des centaines de massifs récifaux sont à peine submergés à marée basse.

Les courants du détroit de Makassar vont du NNE vers le SSW et sont déviés vers le SE par l'escarpement du Pater Noster, une branche mineure longeant la côte à l'ouest. Sur la plate-forme ce sont aussi des courants N-S qui balayent les chenaux séparant les massifs récifaux; cependant, au printemps, s'installe une circulation cyclonique qui, à partir de la mer de Java, crée un courant S-N le long de la côte occidentale. On n'a donc pas d'effet de barrière mais des influences de haute énergie à la fois au nord et au sud ainsi que le long des chenaux.

Les eaux du détroit ont une température de surface comprise entre 26 et 29°. La salinité est normale (supérieure à 34 g/l) mais elle diminue sur la plate-forme à l'approche de la côte de Kalimantan et au cours de la saison hivernale par apports d'eau douce (31 à 32 g/l).

Une centaine de prélèvements ont été effectués par TOTAL-CFP (Compagnie Française des Pétroles), parmi lesquels 7 sont présentement étudiés pour leur faune de Bryozoaires. Leurs caractéristiques sont présentées dans le tableau I. La mission a été exécutée en 1981 avec un yacht « La Fortuna » et un LCT, barge de débarquement. Les prélèvements ont

Tabl. I. — Liste des Bryozoaires déterminés dans les prélèvements et leur répartition quantitative.
Bryozoan listing occurring in the localities and their quantitative distribution.

Milieux à Bryozoaires No des prélèvements espèces	abord des îles		plate-forme ouverte			chenaux	
	PN 23 10 m	PN 26 25 m	PN 62 50 m	PN 71 45 m	PN 72 45 m	PN 89 40 m	PN 91 20 m
CHEILOSTOMATA ANASCA							
<i>Caberea brevigaleata</i> C. & B., 1929			11	11	10		
<i>Canda retiformis</i> POURTALES, 1867		1	3	4	2		1
<i>Cellaria gracilis</i> BUSK, 1852		2	3	5			
* <i>Dacryonella trapezoides</i> C. & B., 1929						1	
* <i>Membrendoecium ovatum</i> C. & B., 1929						1	
<i>Poricellaria ratoniensis</i> (WATERS, 1887)	1				2		1
<i>Scrupocellaria scrupea</i> BUSK, 1851			1	2			
<i>S. securifera</i> BUSK, 1884			2				
<i>S. ulrichi</i> C. & B., 1929			5	10	2	1	
<i>Steginoporella magnilabris</i> BUSK, 1854			7	2		8	
* <i>Thalamoporella expansa</i> LEVINSEN, 1909			4	1			
* <i>T. granulata</i> LEVINSEN, 1909				1		1	
* <i>Velumella philippinensis</i> C. & B., 1929	1			1			
* <i>Vibracellina viator</i> C. & B., 1929			7	10	83		
CHEILOSTOMATA ASCOPHORA							
<i>Adeona arcuifera</i> C. & B., 1929	1		16				1
<i>Adeona</i> sp.			90				
<i>Adeonella gibbera</i> C. & B. 1929		4	3	1	4	11	
* <i>Buffonellaria oculifera</i> C. & B., 1929				2			
* <i>Codonellina anatina</i> (C. & B., 1927)		1					
<i>Conescharellina catella</i> C. & B., 1929					1		
<i>C. jucunda</i> C. & B., 1929					3		
<i>C. milleporacea</i> C. & B., 1929			2	4	19	2	
* <i>Gemellipora biavicularia</i> C. & B., 1929					2	1	
* <i>G. minutipora</i> C. & B., 1929					16		
<i>Haswellia australiensis</i> (HASWELL, 1880)			3		1	4	
<i>Celleporaria erectostris</i> (C. & B., 1929)					26		1
<i>Iodictyum projectum</i> HARMER, 1934		2					
<i>Margaretta tenuis</i> HARMER, 1957		17	94	4		11	
<i>M. fusiformis</i> (d'ORB., 1848)	2	11	5			4	1
<i>Petraliella elongata</i> C. & B., 1929					1		
<i>Hippopetraliella crassocirca</i> (C. & B., 1929)			2			1	
* <i>Cribrilaria radiata</i> (MOLL, 1803)	1						
* <i>Schizomavella ovoidea</i> C. & B., 1929			1				
<i>Sertella longifissa</i> HARMER, 1934		14	9		1	3	
<i>Sertella</i> sp.		28	23	35	30	22	9
* <i>Stylopoma distorta</i> C. & B., 1929					1		
<i>Trochosodon quincuncialis</i> C. & B., 1929					2		
CYCLOSTOMATA							
<i>Crisia</i> sp.				3	6	6	
<i>Diaperoecia radicata</i> (KIRKPATRICK, 1888)			2	2		3	
<i>Exidmonea atlantica</i> (FORBES, 1847)			5	1	1	2	4
<i>Stomatopora</i> sp.	1						1
Nombre de spécimens	7	80	298	99	213	82	19
Nombre d'espèces	6	9	22	18	20	17	8

* espèces encroûtantes

été réalisés soit directement par les plongeurs, soit à la benne Schipeck, au cône Berthois.

Pour plus de détails concernant la plate-forme du Pater Noster, ses caractéristiques physiographiques, sédimentologiques et biologiques, on se reportera à l'ouvrage de synthèse publié par Boichard *et al.* (1985).

ETUDE SYSTEMATIQUE

Les Bryozoaires ont été isolés dans les 7 prélèvements par tri direct sous la loupe binoculaire. La grande majorité des spécimens est de petite taille

qu'il s'agisse soit de formes érigées, brisées en menus fragments, soit de formes encroûtantes sur des Foraminifères, des débris de coquilles ou d'Algues, de minuscules galets. L'extrême fragmentation des colonies rend difficile leur détermination.

Le tableau I présente la liste des taxons de rang spécifique reconnus. Pour chacun est mentionné le caractère encroûtant ou érigé, le nombre de spécimens repérés par station. Ces données numériques n'ont pas de valeur statistique puisque les prélèvements ne sont pas quantitativement comparables.

Les principaux ouvrages consultés pour l'étude systématique sont ceux de Canu & Bassler (1929), Harmer (1926, 1934, 1957), Gordon (1984), Powell (1967).

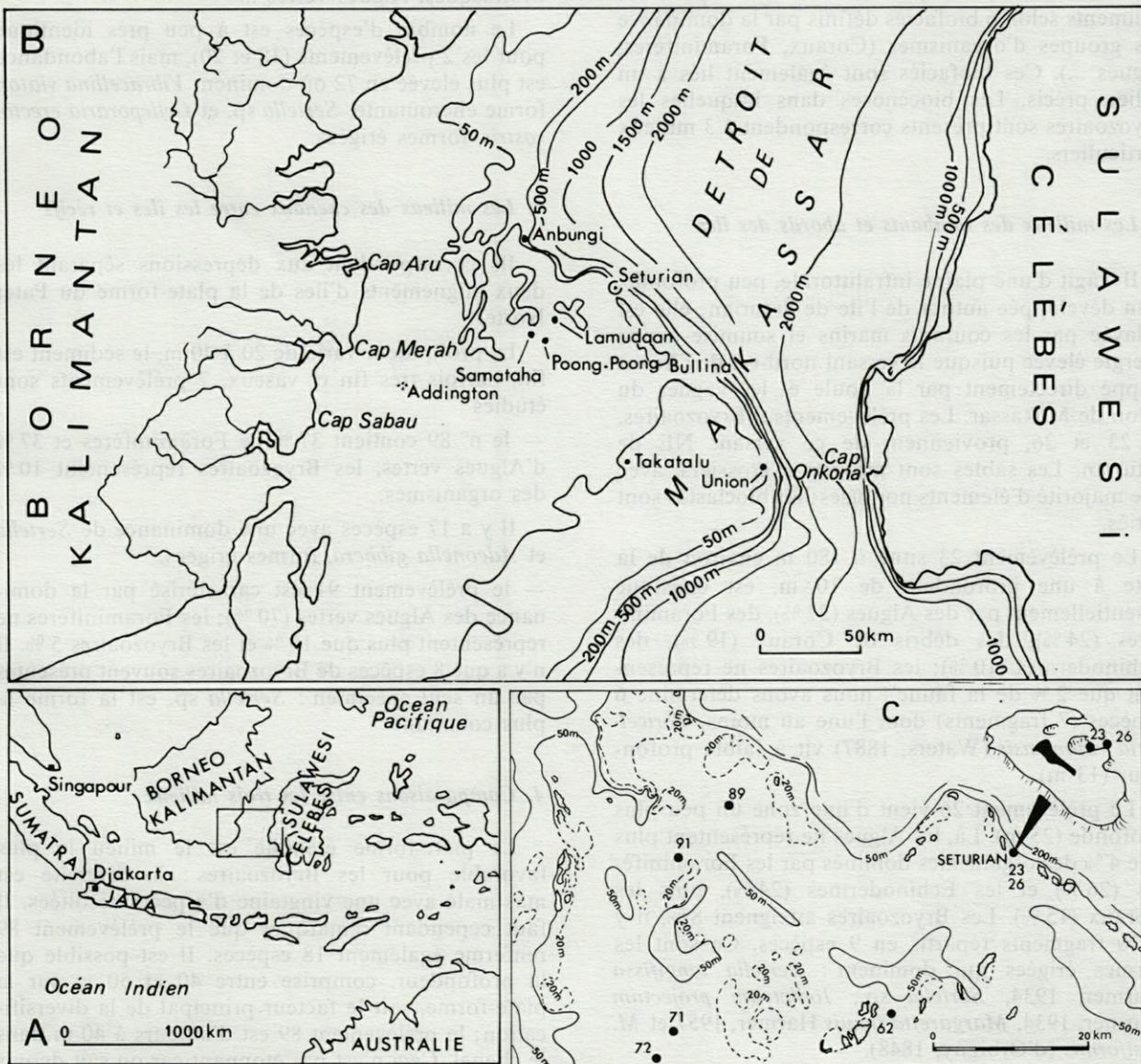


Fig. 1. — A, situation du détroit de Makassar; B, bathymétrie de la partie méridionale du détroit de Makassar; C, détail de la zone de Séturian avec localisation des prélèvements étudiés.

A, geographical map of Makassar strait; B, bathymetry of the southern part of Makassar strait; C, detailed map of the Seturian area showing location of studied sample localities.

ASSOCIATIONS A BRYOZOAIRE ET LEURS MILIEUX

Sur la plate-forme, entre et sur les massifs récifaux, les sédiments sont exclusivement des sables carbonatés. Les éléments constitutifs sont des organismes entiers ou sous forme de débris : Mollusques, Bivalves et Gastéropodes, Echinodermes, Bryozoaires, Coraux, Alcyonaires, Spongiaires, Algues vertes, Algues rouges, Foraminifères, etc ... Les organismes producteurs de carbonate constituent en moyenne plus de 90 % des éléments des sables; les autres éléments sont rares et en très faible proportion.

Dans l'ouvrage de synthèse sur le Pater Noster (Boichard *et al.*, 1985) les auteurs ont réparti les sédiments selon 6 biofaciès définis par la dominance des groupes d'organismes (Coraux, Foraminifères, Algues ...). Ces biofaciès sont également liés à un milieu précis. Les biocénoses dans lesquelles les Bryozoaires sont présents correspondent à 3 milieux particuliers.

1. Les milieux des tombants et abords des îles

Il s'agit d'une plaine infralittorale, peu profonde, bien développée autour de l'île de Seturian; elle est balayée par les courants marins et soumise à une énergie élevée puisque le versant nord-est de l'île est frappé directement par la houle et les vagues du sillon de Makassar. Les prélèvements à Bryozoaires, n° 23 et 26, proviennent de ce versant NE de Seturian. Les sables sont moyens à grossiers, avec une majorité d'éléments non-usés; les bioclastes sont variés.

Le prélèvement 23 situé à 180 m environ de la côte à une profondeur de 10 m, est constitué essentiellement par des Algues (27 %), des Foraminifères (24 %), des débris de Coraux (19 %), des Echinodermes (10 %); les Bryozoaires ne représentent que 2 % de la faune : nous avons déterminé 6 espèces (7 fragments) dont l'une au moins, *Poricellaria ratoniensis* (Waters, 1887) vit à faible profondeur (13 m).

Le prélèvement 26 vient d'une zone un peu plus profonde (25 m). Là, les Algues ne représentent plus que 4 % des organismes dominés par les Foraminifères (26 %) et les Echinodermes (24 %), puis les Coraux (15 %). Les Bryozoaires atteignent 8 %, il y a 80 fragments répartis en 9 espèces. Ce sont les formes érigées qui dominent : *Sertella longifissa* Harmer, 1934, *Sertella* sp., *Iodictyum projectum* Harmer, 1934, *Margaretta tenuis* Harmer, 1957 et *M. fusiformis* (d'Orbigny, 1848).

2. Les milieux de la plate-forme ouverte

Ils sont en dehors de l'influence des îles.

3 prélèvements appartiennent à ces milieux. Le n° 62 est situé à plus de 25 km au SSW de l'île de Seturian à une profondeur de 50 m; les sables sont assez grossiers, les Foraminifères représentent 46 % de la faune, les Bryozoaires 25 %; s'y ajoutent des Mollusques (6 %), des Echinodermes (3 %), des spicules de Spongiaires (7 %) et de rares Coraux.

Les Bryozoaires sont représentés par 22 espèces avec 2 espèces érigées prédominantes (*Adeona* sp., *Sertella* sp.).

Les 2 autres prélèvements, 71 et 72, sont situés à une dizaine de km au SW de l'île de Samataha à une profondeur de 45 m. Le sédiment est fin ou très fin. Les Foraminifères sont prédominants (56 et 59 %), viennent ensuite les Bryozoaires (8 et 16 %) les Mollusques, Algues vertes ...

Le nombre d'espèces est à peu près identique pour les 2 prélèvements (18 et 20), mais l'abondance est plus élevée en 72 où dominent *Vibracellina viator*, forme encroûtante, *Sertella* sp. et *Celleporaria erecto-rostris*, formes érigées.

3. Les milieux des chenaux entre les îles et récifs

Ils correspondent aux dépressions séparant les deux alignements d'îles de la plate-forme du Pater Noster.

La profondeur varie de 20 à 40 m, le sédiment est fin, parfois très fin et vaseux. 2 prélèvements sont étudiés :

— le n° 89 contient 37 % de Foraminifères et 37 % d'Algues vertes, les Bryozoaires représentent 10 % des organismes.

Il y a 17 espèces avec une dominance de *Sertella* et *Adeonella gibbera*, formes érigées.

— le prélèvement 91 est caractérisé par la dominance des Algues vertes (70 %); les Foraminifères ne représentent plus que 10 % et les Bryozoaires 5 %. Il n'y a que 8 espèces de Bryozoaires souvent présentes par un seul spécimen : *Sertella* sp. est la forme la plus commune.

4. Comparaisons entre les trois milieux

La plate-forme étendue est le milieu le plus favorable pour les Bryozoaires : la diversité est maximale avec une vingtaine d'espèces récoltées. Il faut cependant remarquer que le prélèvement 89 renferme également 18 espèces. Il est possible que la profondeur, comprise entre 40 et 50 m sur la plate-forme, soit le facteur principal de la diversification; le prélèvement 89 est d'ailleurs à 40 m dans le chenal. Ceci n'est pas étonnant car on sait depuis longtemps que, en domaine méditerranéen, les fonds coralligènes du circalittoral sont les plus riches.

En abondance ce sont encore les prélèvements de la plate-forme ouverte qui dominent largement : les

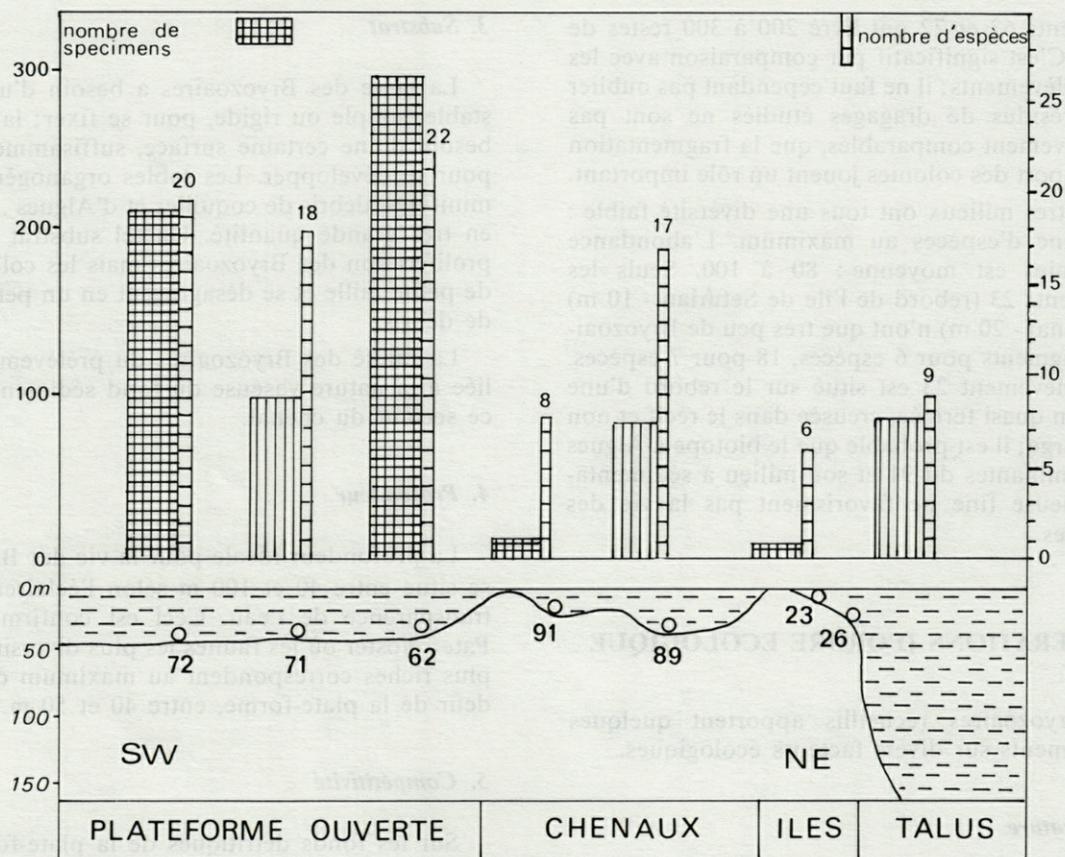


Fig. 2. — Profil schématique des prélèvements étudiés. Abondance et diversité des Bryozoaires.
Schematic profile of studied localities. Abundance and diversity of bryozoan species.

Tabl. II. — Position, profondeur et principaux caractères des prélèvements étudiés.
Location, depth and main features of studied samples.

Prélèvements	Localités	Profondeurs	Caractères généraux
PN 23	20°16'S 117°40'E	10 m	Sédiment fin à moyen, Foraminifères 24 %, Algues 27 %, débris de Coraux 19 %, Echinodermes 10 %, Bryozoaires 2 %
PN 26	20°16'S 117°40'E	25 m	Sédiment un peu plus gros que 23, Foraminifères 26 %, débris de Coraux 15 %, Echinodermes 24 %, Bryozoaires 8 %
PN 62	20°27'S 117°32'E	50 m	Sédiment moyen, Foraminifères 46 %, Bryozoaires 25 %
PN 71	20°28'S 117°16'E	45 m	Sédiment fin, Foraminifères 56 %, Bryozoaires 8 %
PN 72	20°30'S 117°15'E	45 m	Sédiment fin à très fin, Foraminifères 59 %, Bryozoaires 16 %
PN 89	20°13'S 117°20'E	40 m	Sédiment moyen, Foraminifères 37 %, Bryozoaires 10 %, Algues vertes 37 %
PN 91	20°17'S 117°16'E	20 m	Sédiment fin à vaseux, Algues vertes 70 %, Foraminifères 10 %, Bryozoaires 5 %

prélèvements 62 et 72 ont livré 200 à 300 restes de colonies. C'est significatif par comparaison avec les autres prélèvements; il ne faut cependant pas oublier que les résidus de dragages étudiés ne sont pas quantitativement comparables, que la fragmentation et le transport des colonies jouent un rôle important.

Les autres milieux ont tous une diversité faible : une dizaine d'espèces au maximum. L'abondance des colonies est moyenne : 80 à 100. Seuls les prélèvements 23 (rebord de l'île de Seturian - 10 m) et 19 (chenal - 20 m) n'ont que très peu de Bryozoaires : 7 fragments pour 6 espèces, 18 pour 7 espèces. Or le prélèvement 23 est situé sur le rebord d'une dépression quasi fermée, creusée dans le récif et non face au large; il est probable que le biotope à Algues vertes dominantes du 91 et son milieu à sédimentation argileuse fine ne favorisaient pas la vie des Bryozoaires.

CONSIDERATIONS D'ORDRE ECOLOGIQUE

Les Bryozoaires recueillis apportent quelques renseignements sur divers facteurs écologiques.

1. Température

La plate-forme du Pater Noster est située en zone équatoriale du Pacifique ouest. La température des eaux de surface oscille de 26 à 29°.

Bon nombre d'espèces sont indo-pacifiques et limitées à la zone intertropicale : *Canda retiformis*, *Velumella philippinensis*, *Haswellia australiensis*, *Iodictyum projectum*, *Margaretta fusiformis*.

2. Hydrodynamisme

La plate-forme du Pater Noster est balayée en permanence par des courants N-S ce qui est un facteur favorable pour le développement de la nourriture des suspensivores. Les vagues et tempêtes qui frappent le rebord oriental ne sont pas un facteur défavorable car les Bryozoaires trouvent toujours des niches abritées. L'hydrodynamisme n'est pas ici un facteur limitant la vie des Bryozoaires.

3. Substrat

La larve des Bryozoaires a besoin d'un support stable, souple ou rigide, pour se fixer; la colonie a besoin d'une certaine surface, suffisamment solide, pour se développer. Les sables organogènes (Foraminifères, débris de coquilles et d'Algues ...) existent en très grande quantité. Un tel substrat permet la prolifération des Bryozoaires mais les colonies sont de petite taille et se désagrègent en un petit nombre de débris.

La rareté des Bryozoaires du prélèvement 91 est liée à la nature vaseuse du fond sédimentaire dans ce secteur du chenal.

4. Profondeur

La profondeur idéale pour la vie des Bryozoaires se situe entre 40 et 100 m selon l'éclairement et la transparence de l'eau. Ceci est confirmé pour le Pater Noster où les faunes les plus diversifiées et les plus riches correspondent au maximum de profondeur de la plate-forme, entre 40 et 50 m.

5. Compétitivité

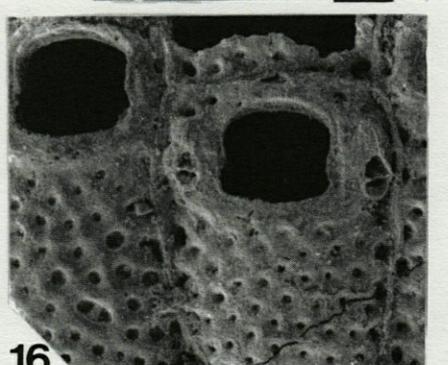
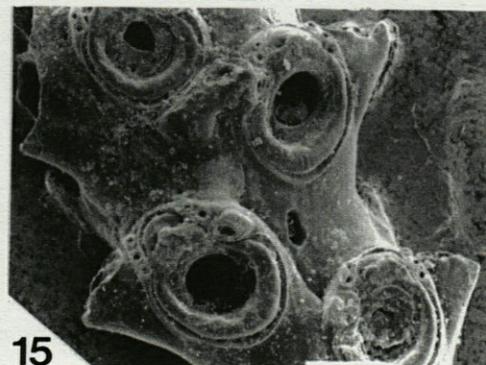
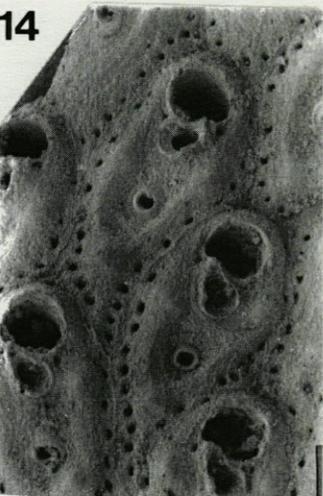
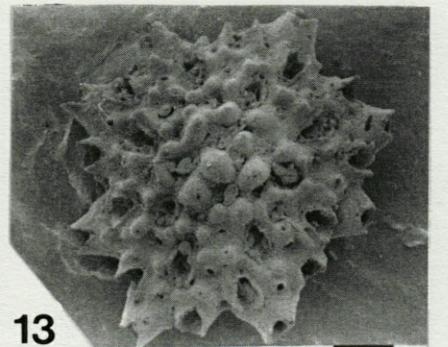
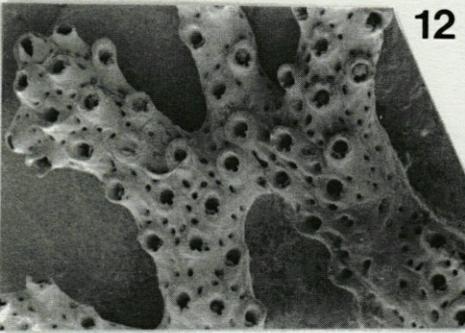
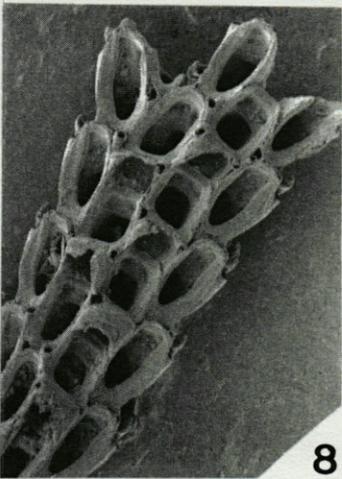
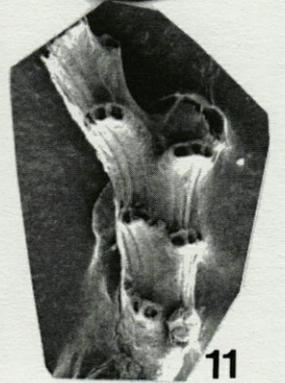
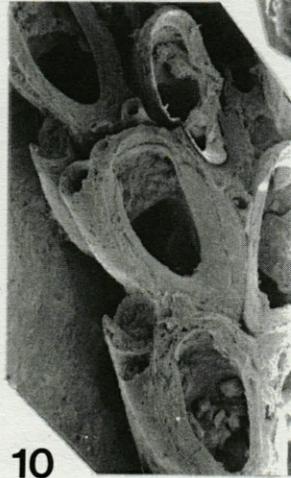
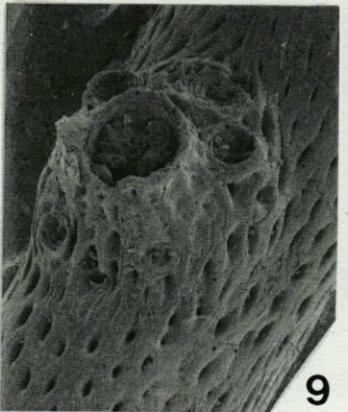
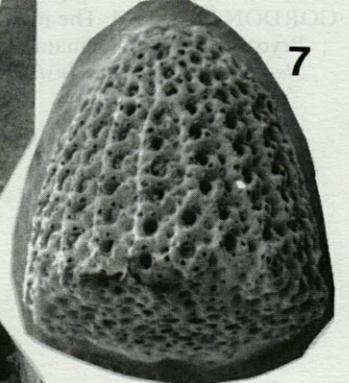
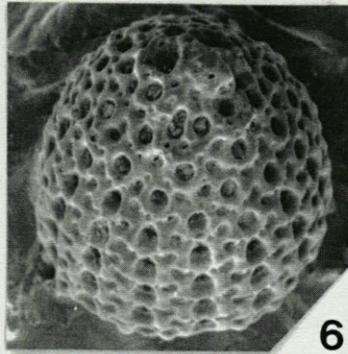
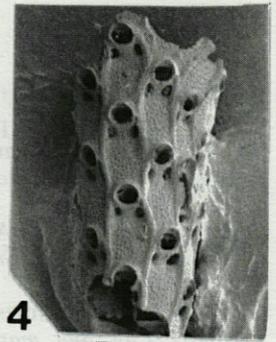
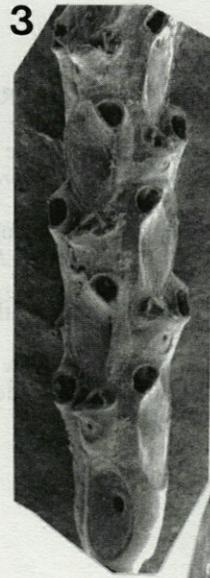
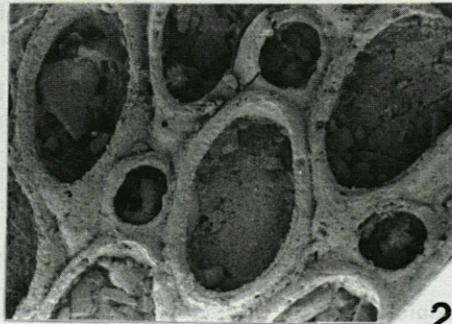
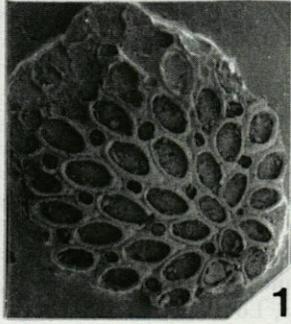
Sur les fonds détritiques de la plate-forme étendue, les Bryozoaires obtiennent de bons résultats dans la compétition pour l'occupation de l'espace, face aux autres épibiontes suspensivores. Sur le rebord des îles (Seturian : 23, 26), ils ne peuvent se développer que dans les creux des récifs, largement dominés par les Coraux. Sur le fond vaseux et la fin du chenal (91) la compétition avec les Algues est au bénéfice de ces dernières.

Un cas particulier est celui des minuscules colonies conescharelliniformes (genres *Conescharellina* et *Trochosodon*) qui sont flottantes, accrochées au fond par de fins filaments. Elles demandent des eaux calmes sur fond de sable fin. Abondantes dans le prélèvement 72, elles dénotent des zones abritées des courants sur la plate-forme ouverte donc une irrégularité du fond.

L'ensemble de la faune de Bryozoaires affirme bien son caractère de « faune des sables » tel que Cook l'a définie en 1965 (p. 452).

Pl. I. — 1, *Vibracellina viator* Canu et Bassler, 1929; PN62, PN71, PN72. x 50. 2, *Vibracellina viator* Canu et Bassler, 1929; PN62, PN71, PN72. x 200. 3, *Poricellaria ratoiensis* (Waters, 1887); PN23, PN72, PN91. x 60. 4, *Thalamoporella granulata* Levinsen, 1909; PN71, PN89. x 50. 5, *Cellaria gracilis* Busk, 1852; PN26, PN62, PN71. x 200. 6, *Conescharellina jucunda* Canu et Bassler, 1929; PN72. x 36. 7, *Conescharellina catella* Canu et Bassler, 1929; PN72. x 20. 8, *Caberea brevigaleata* Canu et Bassler, 1929; PN62, PN71, PN72. x 100. 9, *Margaretta tenuis* Harmer, 1957; PN26, PN62, PN71, PN89. x 200. 10, *Caberea brevigaleata* Canu et Bassler, 1929; PN62, PN71, PN72. x 200. 11, *Exidmonea atlantica* Auct.; PN62, PN71, PN72, PN89, PN91. x 20. 12, *Iodictyum projectum* Harmer, 1934; PN26. x 50. 13, *Trochosodon quincuncialis* Canu et Bassler, 1929; PN72. x 100. 14, *Adeonella gibbera* Canu et Bassler, 1929; PN26, PN62, PN71, PN72, PN89. x 50. 15, *Scrupocellaria scrupea* Busk, 1851; PN62, PN71. x 120. 16, *Hippopetraliella crassocirca* (Canu et Bassler, 1929); PN62, PN89. x 60.

Les photographies ont été réalisées avec le MEB du Centre de Microscopie électronique appliquée à la biologie-géologie de l'Université Claude Bernard de Lyon.



BIBLIOGRAPHIE

- BOICHARD R., P.F. BUROLLET, B. LAMBERT et J.M. VILLAIN, 1985. La plate-forme carbonatée du Pater Noster, Est de Kalimantan (Indonésie). Etude sédimentologique et écologique. *Notes et Mémoires*, Total (CFP), 20 : 1-101.
- CANU F. and R.S. BASSLER, 1929. Bryozoa of the Philippine Region. *Smiths. Inst. U.S. Nat. Mus.*, 100 (9) : 1-695.
- COOK P.L., 1965. Notes on some Polyzoa with conical zoaria. *Cah. Biol. mar.*, 6 : 435-454.
- GORDON D.P., 1984. The marine fauna of New Zealand. Bryozoa : Gymnolaemata from the Kermadec Ridge. *New Zealand Ocean. Inst.*, 91 : 1-144.

- HARMER S.F., 1926. The Polyzoa of the Siboga Expedition. Part II. Cheilostomata Anasca. *Siboga Exped.*, 28b : 181-501.
- HARMER S.F., 1934. The Polyzoa of the Siboga Expedition. Part III. Ascophora I, Family Reteporidae. *Siboga Exped.*, 28c : 503-641.
- HARMER S.F., 1957. The Polyzoa of the Siboga Expedition. Part IV. Cheilostomata Ascophora II. *Siboga Exped.*, 28d : 642-1147.
- POWELL N.A., 1967. Polyzoa (Bryozoa) - Ascophora - from the North New Zealand. « Discovery » Reports, Cambridge University Press, London, 34 : 199-394.

Reçu le 9 octobre 1987; received October 9, 1987

Accepté le 1er décembre 1987; accepted December 1st, 1987

TOLERANCE EXPERIMENTALE A LA SALINITE DE DEUX ESPECES DE TRICHODINES (CILIES, PERITRICHES, URCEOLARIIDAE) EPIBIONTES DE POISSONS DES LAGUNES DU SUD BENIN (*)

*Experimentation on the tolerance to salinity of two epibiotic species Trichodinids
(Ciliata, Peritricha, Urceolariidae) living on fish in South-Benin lagoons*

Y. MASLIN-LENY

UA CNRS 367, Laboratoire de Biologie Animale et Ecologie,
Université Lyon 1, 43 bl'd du 11 Novembre 1918,
F-69622 Villeurbanne cédex.
Adresse actuelle : Centre Universitaire de Tuléar,
B.P. 417, Tuléar, Madagascar

TOLERANCE
SALINITE
CILIES
POISSONS
LAGUNES TROPICALES

RÉSUMÉ — Nous avons étudié l'effet de l'augmentation brutale et progressive de la salinité sur l'occurrence de deux espèces de Trichodines : *Trichodina nigra* et *Tripartiella copiosa*, fixées sur les *Tilapia nilotica* (Pisces, Cichlidae) d'une pisciculture tropicale d'eau douce. La seconde espèce se montre plus résistante que la première. La comparaison avec leur répartition naturelle en fonction de la salinité, dans les lagunes du Sud Bénin, a permis de conclure que le seuil létal expérimental est largement supérieur aux salinités maximales des eaux où ces espèces sont naturellement présentes.

TOLERANCE
SALINITY
CILIATES
FISH
TROPICAL LAGOONS

ABSTRACT — We have studied the result of a sudden and of a gradual increase in salinity on the occurrence of two species of Trichodinid Ciliates : *Trichodina nigra* and *Tripartiella copiosa*, fastened to *Tilapia nilotica* (Pisces, Cichlidae) from a freshwater tropical pisciculture. The second species is more resistant than the first. The letal limit thus measured for each species is superior to the maximum salinities it encounters in natural conditions of South Benin lagoons

INTRODUCTION

Quelques travaux sur la tolérance à la salinité ont été menés sur les Invertébrés (Bayly, 1973; Geddes, 1975; Ramachandraraju, Mangapathirao, Ganti et Kalyana Sundaram, 1975; Wells et Threlfall, 1982; Zuim et Mendes, 1980), mais à ce jour, à notre connaissance, aucune expérience de ce type n'a été faite sur les Protozoaires.

L'étude de la répartition des Trichodines (Ciliés, Pérित्रiches, Urceolariidae) dans les lagunes du Bénin (Maslin-Leny, 1983) a permis de constater la présence permanente de deux espèces : *Trichodina nigra* (Lom, 1960) et *Tripartiella copiosa* (Lom, 1959) qui

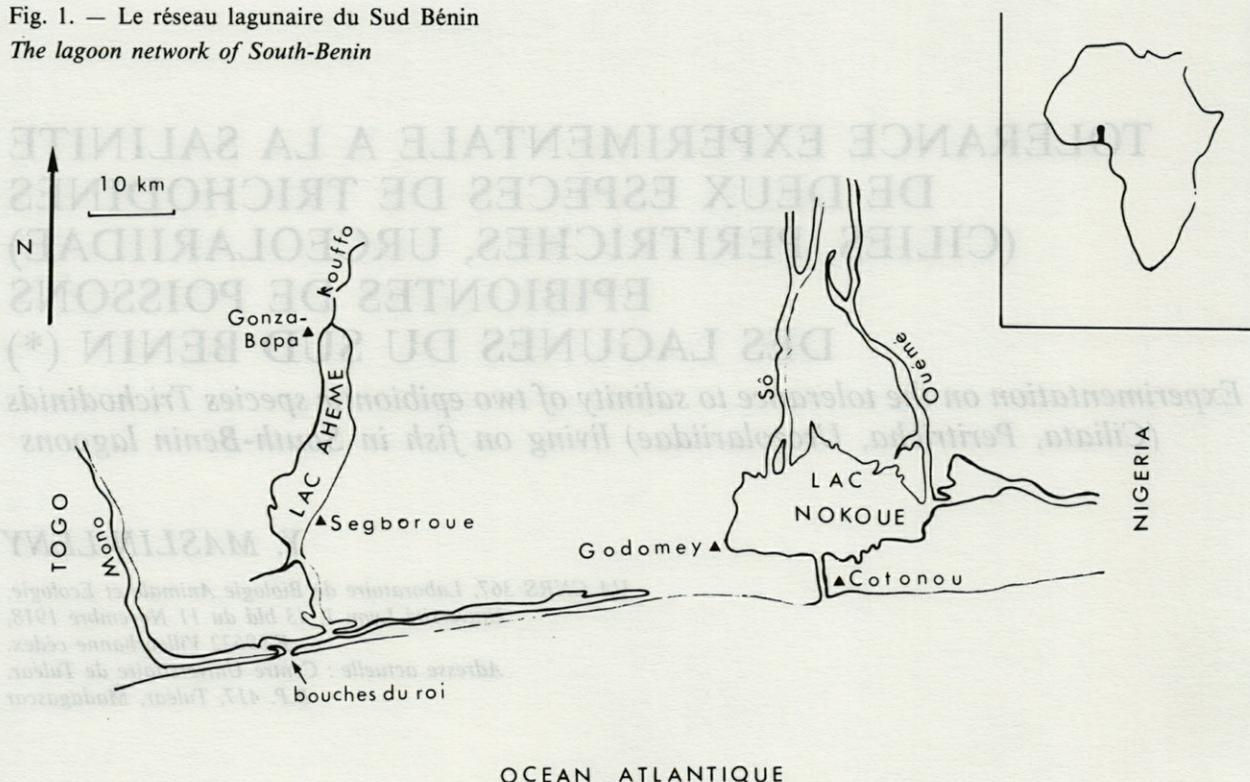
sont naturellement fixées sur des *Tilapia nilotica* (Pisces, Cichlidae) de la pisciculture de Godomey (Fig. 1).

L'ubiquité de la seconde espèce a été mise en évidence dans tout le réseau lagunaire béninois; à l'inverse, la première espèce ne s'observe que dans la pisciculture qui est caractérisée par une salinité toujours nulle tout au long de l'année et une conductivité faible ($600 \mu\text{mho cm}^{-1} \text{cm}^{-2}$).

Il nous a donc paru intéressant d'estimer les limites expérimentales de tolérance aux augmentations de salinité chez ces deux espèces de Protozoaires et de les comparer aux valeurs naturelles dans les lagunes.

(*) Travaux réalisés à l'Université Nationale du Bénin.

Fig. 1. — Le réseau lagunaire du Sud Bénin
The lagoon network of South-Benin



I. MATERIEL ET METHODES

Tous les Poissons sont des *Tilapia nilotica* de même taille (longueur standard de 7 cm). Nous avons vérifié leur infestation constante (100 % des cas sur un échantillon de 15 Poissons). De plus, les témoins utilisés dans ces expériences se sont toujours montrés infestés. Les 2 espèces de Trichodines sont toujours présentes simultanément.

L'expérimentation est réalisée avec une série de 8 aquariums contenant chacun 10 l d'un mélange d'eau avec des proportions croissantes d'eau de mer. L'eau prélevée dans la pisciculture et l'eau de mer servant au mélange sont filtrées au filet à phytoplancton (40 μ m de vide de maille).

Les aquariums sont maintenus pendant tout le temps de l'expérience dans les mêmes conditions d'éclairage naturel et de température (28°C). Chaque essai est effectué sur des lots de 3 Poissons par aquarium.

2 types d'essais sont pratiqués : essai aigu, essai progressif.

1. Essai aigu

Pour chaque valeur de salinité, 3 Poissons sont transférés directement d'un bac de salinité nulle (eau de la pisciculture) dans un bac contenant la dilution expérimentale (Tabl. IA). Le temps de séjour dans

Tabl. I. — Différents mélanges (eau de mer/eau de la station de Godomey) et salinités utilisées. A, pour la série d'essais aigus et la première série d'essais progressifs de tolérance des Trichodines; B, pour la seconde série d'essais progressifs de tolérance à la salinité des Trichodines.

The proportions of the sea water added to the freshwater from Godomey and the salinities of the mixture used in the tests on Trichodinids. A, acute tests and the first gradual tests; B, second gradual tests.

A	% d'eau de mer du mélange	Volume (l) d'eau de mer	Volume (l) d'eau de la station	Salinité (‰) finale du mélange
	2,5	0,25	9,75	0,9
	5,0	0,5	9,5	1,7
	10	1,0	9,0	3,5
	15	1,5	8,5	5,2
	20	2,0	8,0	7,0
	25	2,5	7,5	8,5
	30	3,0	7,0	10,5
	0	0	10	0
(témoin)				
B	% d'eau de mer du mélange	Volume (l) d'eau de mer	Volume (l) d'eau de la station	Salinité (‰) finale du mélange
	5	0,5	9,5	1,7
	10	1,0	9,0	3,5
	21	2,1	7,9	7,3
	29	2,9	7,1	10,1
	42	4,2	5,8	14,7
	60	6,0	4,0	21,0
	0	0	10	0

cette dilution est de 6 heures. L'expérience est faite au total sur 24 Poissons.

2. Essai progressif

Cette expérience consiste à transférer, toutes les heures, les Poissons d'un bac à un autre suivant un gradient de salinité croissante.

Dans un premier temps, nous avons utilisé le même gradient de salinité que pour l'essai aigu (à partir de 5 % d'eau de mer seulement, à cause du nombre d'aquariums disponibles); puis, à la vue des résultats, la gamme de salinité a été, dans une seconde expérience, prolongée jusqu'à 60 % d'eau de mer dans le mélange, correspondant à une salinité de 21 g/l, et ce, suivant une progression géométrique dont la raison (1,42) a été choisie de telle sorte que les paliers soient assez proches les uns des autres dans l'intervalle de 5 % à 60 % (Tabl. IB). Dans cette gamme, nous avons supprimé deux teneurs intermédiaires (7 % et 14 %) correspondant à des étapes de la première expérience où tous les Ciliés sont encore présents.

La valeur de 60 % (21 g/l) a été choisie car elle est largement supérieure à celle de la salinité maximale où ces Trichodines sont naturellement présentes dans les lagunes et qui atteint 8 g/l (Maslin-Leny, 1983).

Une série de Poissons sert à la fois de témoin, subissant le même nombre de transferts que les individus en expérience (ces individus témoins sont transférés d'un aquarium contenant l'eau de la station dans un autre rempli de la même eau). De cette façon, on élimine l'influence du facteur manipulation sur les résultats de l'essai.

Dans les 2 expériences progressives, les séries de témoins sont constituées chacune de 3 Poissons subissant 6 manipulations qui correspondent au plus grand nombre de transferts subis par les individus en expérimentation (6 Poissons au total pour chacune d'elle).

En fin d'expérimentation, chaque Poisson est plongé dans un cristalliseur contenant une solution de sulfate de nickel à 4 %, afin que les Ciliés, s'ils sont encore présents, se détachent de l'hôte (Chardez, 1979). Chaque cristalliseur est observé à la loupe et les résultats sont exprimés en présence (+) ou absence (0) du Protozoaire.

RESULTATS

Il convient d'abord de remarquer que les variations brutales ou progressives de salinité et les transferts que nous avons fait subir aux Poissons au cours de cette expérience n'ont pas affecté leur comportement, ni leur survie et que les Ciliés sont demeurés sur tous les témoins pendant toutes les manipulations.

A. Essai aigu (Tabl. IIA)

L'analyse de la figure 2 montre que les 2 espèces *Trichodina nigra* et *Tripartiella copiosa* ne réagissent pas de la même façon au cours de l'expérience.

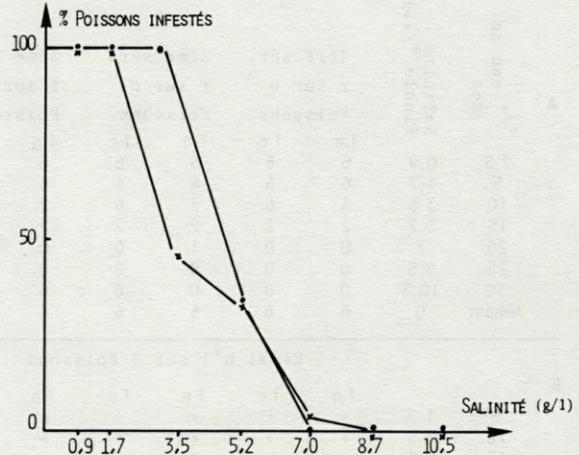


Fig. 2. — Essai aigu. Evolution du pourcentage de Poissons infestés par les *Trichodina nigra* (x-x) et les *Tripartiella copiosa* (●-●) en fonction de l'augmentation de la salinité du milieu.

Acute test. The influence of salinity on the numbers of the fish carrying *Trichodina nigra* (x-x) or *Tripartiella copiosa* (●-●).

En effet, en deçà de 1,7 g/l, les 2 espèces de Trichodines sont présentes dans 100 % des cas; au-là, *Trichodina nigra* tolère moins bien une augmentation de salinité que *Tripartiella copiosa*; puis les 2 espèces de Ciliés réagissent pratiquement de même façon jusqu'à disparaître des Poissons hôtes, à partir de 7,0 g/l pour *Tripartiella copiosa* et 8,7 g/l pour *Trichodina nigra*.

B. Essai progressif

a. Première expérience (Tabl. IIB)

Trichodina nigra

— La tolérance aux pourcentages d'eau de mer dans le mélange est totale jusqu'à 25 % (soit une salinité de 8,7 g/l incluse)

— Au-delà, *Trichodina nigra* disparaît totalement de la surface de l'hôte

Tripartiella copiosa

Cette espèce tolère dans tous les cas une salinité croissant jusqu'à 30 % d'eau de mer, c'est-à-dire 10,5 g/l (la plus forte concentration réalisée au cours de l'essai).

b. Seconde expérience (Tabl. IIC)

On constate que jusqu'à 29 % d'eau de mer (soit 10,1 g/l de salinité), les 2 espèces de Trichodines sont présentes dans tous les cas; au-delà, elles ont de nouveau des tolérances différentes.

TABLE II. — Résultats des essais de tolérance à la salinité de 2 espèces de Trichodines : *Trichodina nigra* (T.n.) et *Tripartiella copiosa* (T.c.); A, essais aigus (nombre de Poissons étudiés = 24); B, première série d'essais progressifs; C, seconde série d'essais progressifs (+ = présence de Ciliés sur le Poisson hôte, O = absence de Ciliés sur le Poisson hôte).

The results of the salinity tests on two species of Trichodinids : *Trichodina nigra* (T.n.) and *Tripartiella copiosa* (T.c.); A, acute tests (number of fish = 24); B, first gradual tests; C, second gradual tests (+ indicates that Ciliates are present on the fish, O indicates that no Ciliates are present on the fish).

A	% eau de mer	Salinité finale (‰)	1ère sér.		2ème sér.		3ème sér.		4ème sér.		% de Poissons infectés après les essais			
			r sur 6 Poissons		r sur 6 Poissons		r sur 6 Poissons		r sur 6 Poissons		r sur 24 Poissons		r sur 24 Poissons	
			T.n	T.c	T.n	T.c	T.n	T.c	T.n	T.c	T.n	T.c	T.n	T.c
2,5	0,9	6	6	6	6	6	6	6	6	24	24	100	100	
5	1,7	6	6	6	6	6	6	6	6	24	24	100	100	
10	3,5	3	6	3	6	2	6	3	6	11	24	45,8	100	
15	5,2	2	2	2	2	2	2	2	2	8	8	33,3	33,3	
20	7	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	4,2	0	
25	8,5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
30	10,5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
témoin	0	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	100	100	

B		T.n	T.c	Essai n°1 sur 3 Poissons				Essai n°2 sur 3 Poissons				r sur 6 Pois.		
				T.n	T.c	T.n	T.c	T.n	T.c	T.n	T.c	T.n	T.c	
5	1,7	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	6	6
10	3,5	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	6	6
15	5,2	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	6	6
20	7	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	6	6
25	8,7	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	6	6
30	10,5	0	+	0	+	0	+	0	+	0	+	0	6	6
0	0	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	6	6

C		T.n	T.c	Essai n°1 sur 3 Poissons				Essai n°2 sur 3 Poissons				r sur 6 Pois.		
				T.n	T.c	T.n	T.c	T.n	T.c	T.n	T.c	T.n	T.c	
5	1,7	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	6	6
10	3,5	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	6	6
21	7,3	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	6	6
29	10,1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	6	6
42	14,7	0	+	0	+	0	+	0	+	0	+	0	3	3
60	21	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	6	6

A 42 % d'eau de mer dans le mélange, soit une salinité de 14,7 g/l, *Trichodina nigra* disparaît totalement de la surface du Poisson hôte.

A cette teneur, *Tripartiella copiosa* est encore présente dans la moitié des cas; à 60 % d'eau de mer, soit une salinité de 21 g/l, elle disparaît totalement.

C. DISCUSSION ET CONCLUSION

Il apparaît une différence constante entre les 2 espèces de Trichodines que nous avons soumises aux variations de salinité, qu'elles soient brutales ou progressives.

Dans le cas d'une augmentation brusque de salinité, *Tripartiella copiosa* est plus résistante que *Trichodina nigra*, mais le seuil reste faible : entre 5,2 g/l et 8,7 g/l.

Si l'on compare la première série d'essais progressifs à la seconde, on peut conclure que le seuil de tolérance pour *Trichodina nigra* se situe vraisemblablement entre 10,1 g/l et 10,5 g/l; celui de *Tripartiella copiosa* est plus élevé : entre 10,5 g/l et 21 g/l.

Les résultats obtenus au cours de ces essais peuvent être mis en parallèle avec ce que nous avons observé dans la nature : *Trichodina nigra* n'a jamais été observée dans des lagunes à salinité variable au cours de l'année; l'expérience montre que c'est elle qui présente la tolérance à la salinité la plus faible. Nous avons rencontré *Tripartiella copiosa* dans les eaux à salinité variable du réseau lagunaire béninois; sa tolérance est plus grande.

On constate cependant que chaque espèce dispose, en ce qui concerne le seuil léthal, d'une certaine marge de sécurité par rapport aux valeurs des paramètres relevés dans son habitat : uniquement récoltée en eau douce, *Trichodina nigra* tolère le passage brusque à une légère salinité et le passage progressif jusqu'à 8-10 g/l; nous n'avons jamais observé *Tripartiella copiosa* au-delà de 8 g/l (Maslin-Leny, 1983) et pourtant, si elle meurt lors d'un passage brusque à une teneur de 5 g/l, elle paraît supporter le passage progressif jusqu'à plus de 10 g/l.

On rencontre en écophysiologie des phénomènes du même ordre en ce qui concerne la température (Pattée, Lascombe et Delolme, 1973). Ces bonnes corrélations viennent donc confirmer l'hypothèse

selon laquelle la salinité jouerait un rôle dans la distribution de ces Trichodines, sans exclure l'intervention possible d'autres facteurs.

De plus, il convient de remarquer que les individus en question proviennent de la pisciculture de Godomey où ils se sont toujours développés en eau douce. La différence entre les deux espèces est donc manifestement d'ordre génétique.

BIBLIOGRAPHIE

- BAYLY I.A.E., 1973. Salinity tolerance and osmotic behaviour of animals in athalassic saline and marine hypersaline waters. *Annu. Rev. Ecol. Systemat.*, USA, 3 : 233-268.
- CHARDEZ D., 1979. Etude des Trichodines d'eau douce. *Soc. Roy. Sc. Belgique*, 78 p.
- GEDDES M.C., 1975. Studies on an Australian brine shrimp, *Parartemia zietziana* Sayce (Crustacea : *Arastrea*) I : Salinity tolerance. *Comp. Biochim. Physiol.*, A.G.B., 51 (3) : 611-617.
- LOM J., 1959. On the systematics of the genus *Trichodina* Sramek-Husek (*Brachispira* Raabe). *Acta Parasitol. Polon.*, 7 : 573-590.
- LOM J., 1960. Ectoparasitis Trichodinids from freshwater fish in Czechoslovakia. *Acta. Soc. Zool. Bohemoslov.*, 25 (3) : 215-228.
- MASLIN-LENY Y., 1983. Les Trichodines (Ciliés, Péritriches, Urceolariidae) épibiontes des Poissons des lagunes du Sud-Bénin : Cytologie, Ecologie, Ecophysiologie. Thèse 3e cycle, Univ. Lyon I, 123 p.
- PATTEE E., LASCOMBE C., DELOLME R., 1973. Effect of temperature on the distribution of Turbellarian Triclad. In Wieser W., Effect of temperature of ectothermic organisms. Berlin, 201-207.
- RAMACHANDRA RAJU P., MANGAPATHIRAO K., GANTI S.S., KALYANASUNDARAM N., 1975. Effect of extreme salinity conditions as the survival of *Mytilopsis sallei* Recluz (Pelecypoda). *Hydrobiol.*, 46 : 2-3, 199-206.
- WELLS F.E., THRELFALL T.J., 1982. Salinity and temperature tolerance of *Hydrococcus brazieri* and *Arthritica semeis* from the Pell. Harvey estuarine system, Western Australia. *J. Malac. Soc. Aust.*, S 3-4 : 151-156.
- ZUIM S.M., MENDES E.G., 1980. Tolerância de *Perna perna* e *Brachidontes solisianus* a diferentes salinidades. *Rev. Brazil. Biol.*, 40 (1) : 137-141.

Reçu le 2 juillet 1987; received July 2, 1987

Accepté le 22 avril 1988; accepted April 22, 1988

PIGMENTS OF SOME SYMBIOTIC CYANOBACTERIA

J. NEVEUX⁽¹⁾, G. DUCLAUX⁽²⁾, F. LAFARGUE⁽¹⁾, M. WAHL^(1, 3)
and L. DEVOS⁽⁴⁾

(1) Laboratoire Arago, Université P. et M. Curie, CNRS UA 117, F-66650 Banyuls-sur-Mer

(2) Laboratoire de Biologie Végétale Marine, Université P. et M. Curie, 4 place Jussieu, F-75230 Paris

(3) Zoologisches Institut, Abt. Mar. Oekol. Syst. Universität Kiel, D-2300 Kiel

(4) Laboratoire de Biologie Animale et Cellulaire, Université libre de Bruxelles, B-1050 Brussels

PHYCOERYTHRINES
SYMBIOTES
ASCIDIES
SPONGIAIRES
CYANOBACTERIES

RÉSUMÉ — Cette recherche a pour but d'analyser les caractéristiques pigmentaires de diverses Cyanophycées préalablement décrites en symbiose avec les Eponges et les Ascidies (Duclaux, 1977; Lafargue & Duclaux, 1979). Elle permet de tester l'hypothèse de l'existence d'une même espèce *Synechocystis trididemni* Lafargue & Duclaux associée à deux espèces d'Ascidies morphologiquement très proches : *Trididemnum cyanophorum* Lafargue & Duclaux et *T. tegulum* Kott. Les caractéristiques de la phycoerythrine suggèrent que *T. cyanophorum* contient un symbiote différent de celui de *T. tegulum*.

PHYCOERYTHRIN
SYMBIONT
ASCIDIAN
SPONGES
CYANOBACTERIA

ABSTRACT — This investigation contribute to our knowledge of the pigment content of certain previously described Cyanophyceae found in symbiotic association with sponges and ascidians (Duclaux, 1977; Lafargue and Duclaux, 1979). It is opportunity to test the hypothesis of a single symbiont *Synechocystis trididemni* Lafargue and Duclaux associated both with *Trididemnum cyanophorum* Lafargue and Duclaux and *T. tegulum*. Phycoerythrin characteristics suggest that *T. cyanophorum* contains a cyanophyte symbiont which is different from the cyanophyte symbiont of *T. tegulum*.

INTRODUCTION

Lafargue and Duclaux (1979) reported an association between a didemnid ascidian (*Trididemnum cyanophorum*) and a cyanophyte on reefs off Guadeloupe. They named this cyanophyte *Synechocystis trididemni*. Cox *et al.* (1985) found that cyanophytes from *Trididemnum tegulum* and several sponges might be identical to *S. trididemni*. In the algae, pigment composition together with cytology, metabolites and reproductive mode are the principal criteria for identification and classification.

The intention of this investigation was to contribute to our knowledge of the pigment content of certain previously described cyanophyceae found in symbiotic associations with sponges and ascidians (Duclaux, 1977; Lafargue and Duclaux, 1979). It was the opportunity to test the hypothesis of a single symbiont *Synechocystis trididemni* associated both with *T. cyanophorum* and *T. tegulum*.

MATERIAL

The hosts were collected by SCUBA diving : all sponges are Mediterranean species from near Banyuls-sur-Mer (F). The Didemnid ascidians are from the west coast off Guadeloupe (West Indies).

For pigment analysis, small fragments of the host colony (sponge or ascidian) were finely ground as this was the only way to separate the symbiotic algae from their host. The material used was either :

lyophilized : A (host : *Trididemnum cyanophorum* Lafargue & Duclaux, 1979, symbiont : *Synechocystis trididemni* Lafargue & Duclaux);

formolized : B (host : *Trididemnum palmae* Moniot 1984, symbiont : closely related to or identical with *S. trididemni*) ;

fresh : C (host : *Ircinia fasciculata* Pallas, 1766 containing *Aphanocapsa feldmanni* Frey Feld., 1933 and *A. raspaigellae* Frey Feld., 1933 or host : *Petrosia ficiformis* Poiret, 1789 containing *A. feldmani* Frey Feld., 1933.

METHOD

Extraction and chromatographic analysis of liposoluble pigments from A

Pigments were extracted by 100 % acetone followed by 90 % acetone. The pigments were then transferred to diethyl-ether (Uvasol Merck) by NaCl (10 %) partition. The pigment solution is dehydrated by anhydrous crystalline NaCl, then concentrated by evaporation under nitrogen atmosphere to a volume of 1 ml. 50 μ l of this solution was used for a bidimensional thin-layer chromatography (TLC) over 0,25 μ m Merck cellulose (Jeffrey, 1968). Developing solvents are n-propanol/petroleum ether (60-80°C) (2 :98) for the first dimension and chloroform (Merck)/petroleum ether (60-80°C) (30 :70) for the second dimension. Major spots have been dissolved in their appropriate solvent for a study of their absorption spectrum and subsequent identification.

Extraction of liposoluble pigments of B and C

Blotting of the material between filter paper leaves, followed by a 90 % acetone extraction. Fluorescence excitation and emission spectra were done on the crude extract.

Extraction of hydrosolubles pigments from A and C

For extraction the material is ground with fine sand in a 0,2 M NaH₂PO₄ buffer at pH 6.8. After centrifugation the supernatant is treated with 0,5 S NH₄ 2SO₄ in order to precipitate and partially purify the phycobilins. The pigments are re-suspended in a 0.2 M NaH₂PO₄ buffer at pH 6.8 and their fluorescence excitation and emission spectra are recorded on an Aminco-Bowman spectrophotofluorometer. In the spectra, apparatus-specific perturbations due to the Xenon lamp, the Hamamatsu R446 photomultiplier, etc... have not been corrected for.

Identification of species of the genus Trididemnum

The reliability of data from pigment analysis of symbionts depends on accurate identification of the hosts. *Trididemnum cyanophorum*, *T. solidum* and *T. palmae* are all very similar and have been confused. They can be distinguished by their spicules. *T. solidum* and *T. cyanophorum* have spicules with 12-14 oblong rays in the observable hemispherical sector (Fig. 1A), whereas the spicule rays of *T. palmae* are shorter and numerous (19-31 normally 22-27, Fig. 1B), displaying a quite uniform morphology. In *T. cyanophorum*, on the other hand, there are two

spicule forms : the blunt rays may stand isolated (F. Monniot, 1984, Pl. 1D) or be fused (Fig. 1A). This spicule morphology was constant in all colonies studies (several thousands in the case of *T. cyanophorum*, approx. one hundred in the case of *T. palmae*). The material of Galeta, Panama that Olson was kind to send us was a mixture of *T. solidum* (Fig. 2A) and *T. palmae* (Fig. 2B). The same is true for the types of *T. solidum* at the American Museum of Natural History (AMNH). The Bermuda specimen AMNH 1301 may, by its spicules be conspecific with *T. palmae* (Fig. 3A and B), whereas the Puerto Rico specimens AMNH 288 and AMNH 283 seem to be *T. solidum* (Fig. 4A and B).

RESULTS

All specimens contain chlorophyll *a* and phycobilins as shown by TLC for A (Fig. 5) and by fluorescence excitation (Fig. 6) and emission spectra (Fig. 7) recorded at several wavelength pairs for the specimens A and C. The total absence of accessory chlorophylls should be noted. This pigmentation is characteristic of true cyanophyceae.

In the case of the formalized *T. palmae* specimen, degradation products of chlorophyll *a* (pheopigments) are present. No trace of degradation products of other chlorophylls could be detected suggesting that its symbiont is also a Cyanophyceae.

For all three species, phycoerythrin is the major phycobilin. For *Synechocystis trididemni*, symbiont of *T. cyanophorum*, the fluorescence excitation spectrum shows two conspicuous peaks at 498 and 546 nm respectively (Fig. 6). They indicate the presence of two types of chromophores in the protein : phycourobilin and phycoerythrobilin (or a related chromophore). There is only one emission peak at 569 nm following excitation fixed between 475 and 558 nm. One can observe a shift of the major excitation peak towards the longer wavelengths (554 nm) for emission beyond 640 nm, but in this case the excitation maximum at 498 nm subsists. Moreover, an excitation peak near 618 nm indicates the presence of C-phycocyanin and its chromophore (phycocyanobilin).

For the symbionts of *Ircinia fasciculata*, the fluorescence excitation of phycoerythrin (for emissions fixed between 570 and 600 nm) is quite similar to the former. For emission wavelengths between 640 and 700 nm, one can observe an excitation peak at 554 nm with a shouldering at 618 nm. Only a slight change of inflection subsists at 498 nm. The emission spectrum shows two distinct peaks : a larger one at 571 nm and a secondary one between 642 and 645 nm (Fig. 7). The ratio of the peaks at 571 and 645 nm varies clearly with excitation wavelength (3.97 at 500 nm; 1.91 at 558 nm). The above characteristics suggest the existence of two components in the

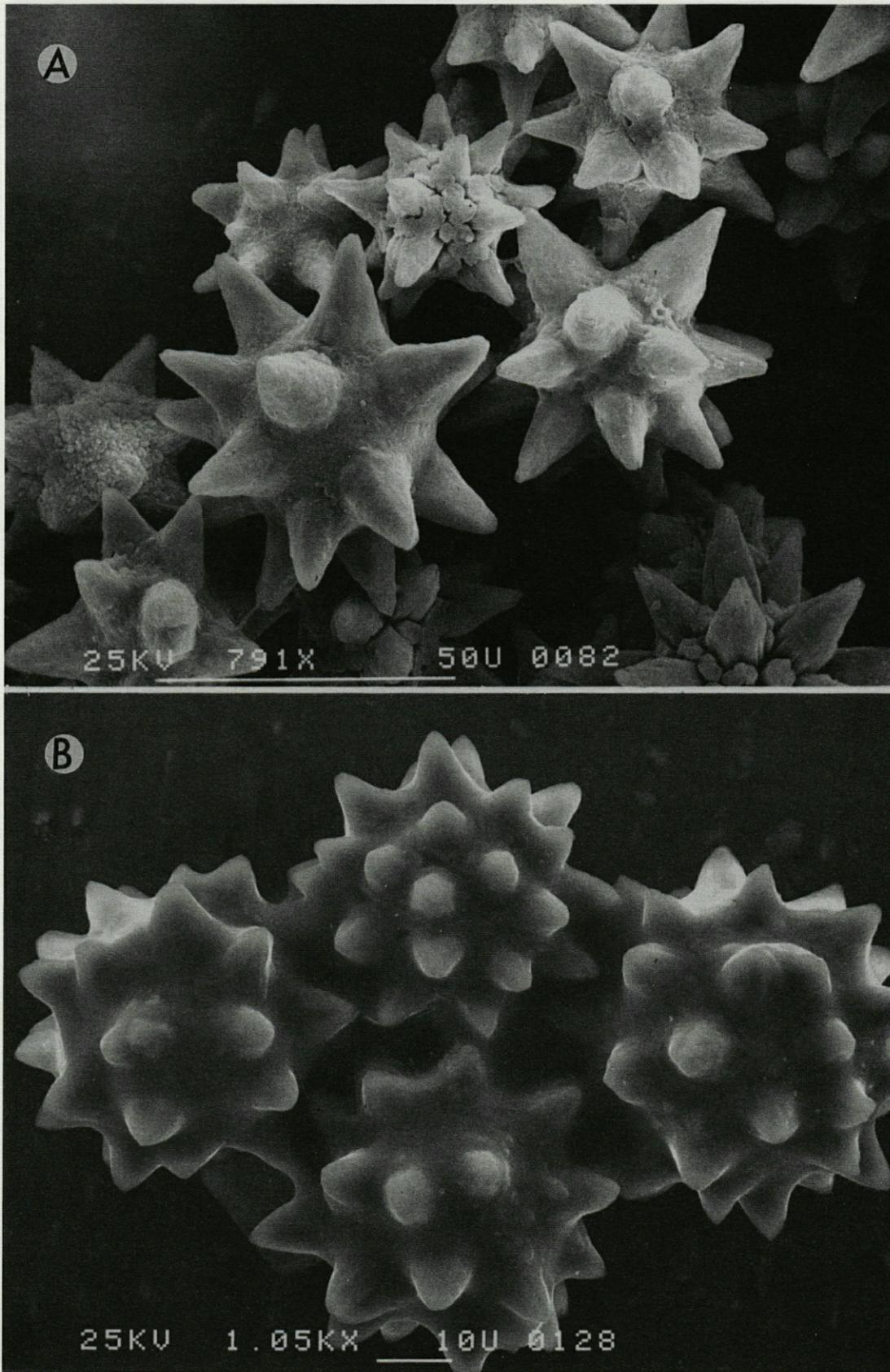


Fig. 1. — A, *Trididemnum cyanophorum* Lafargue and Duclaux, 1979, Guadeloupe. B, *Trididemnum palmae* Monniot, 1984, Guadeloupe.

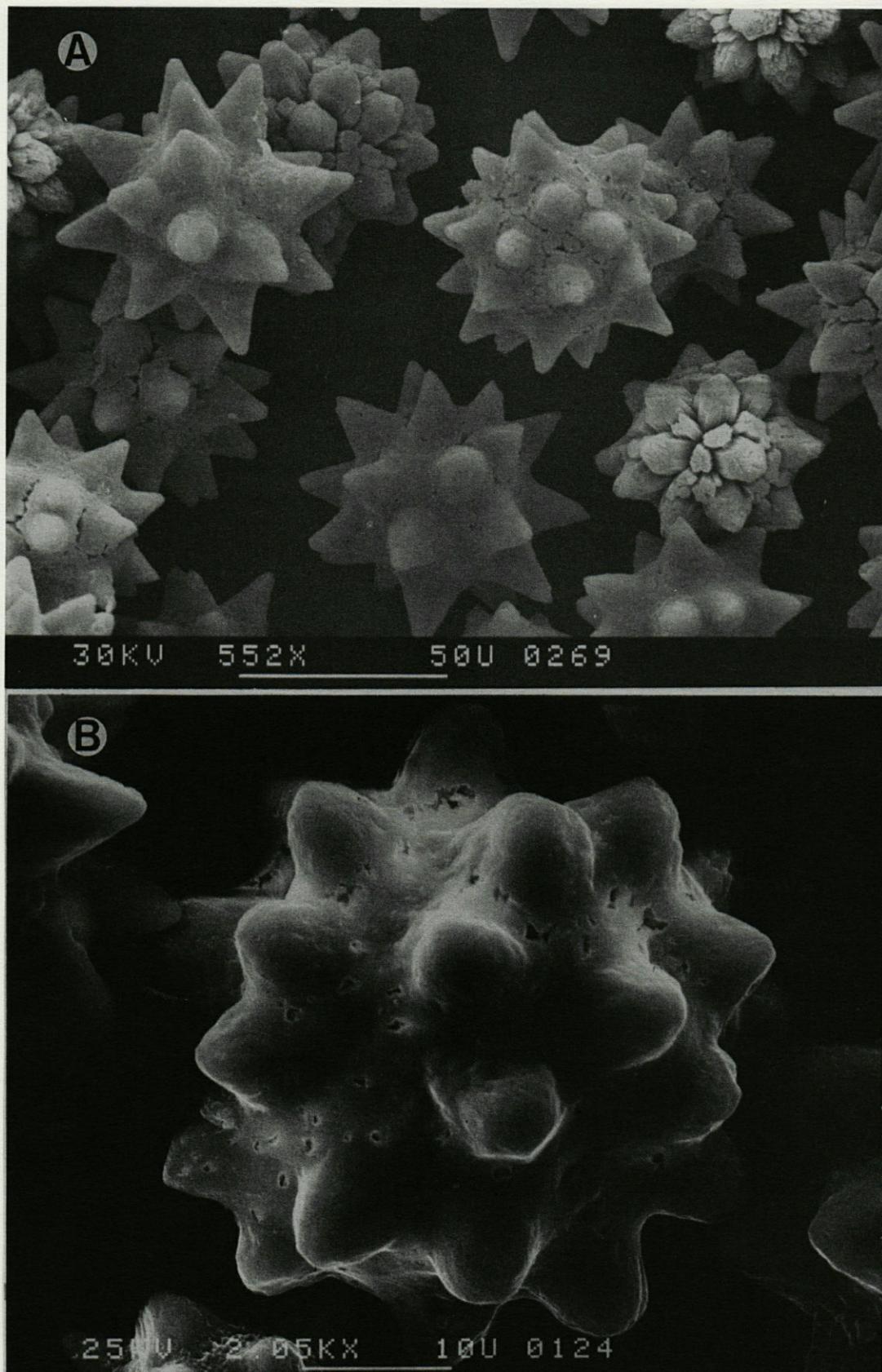


Fig. 2. — A, *Trididemnum cyanophorum* Lafargue et Duclaux, 1979 Panama. B, *Trididemnum palmae* Monniot, 1984, Panama.

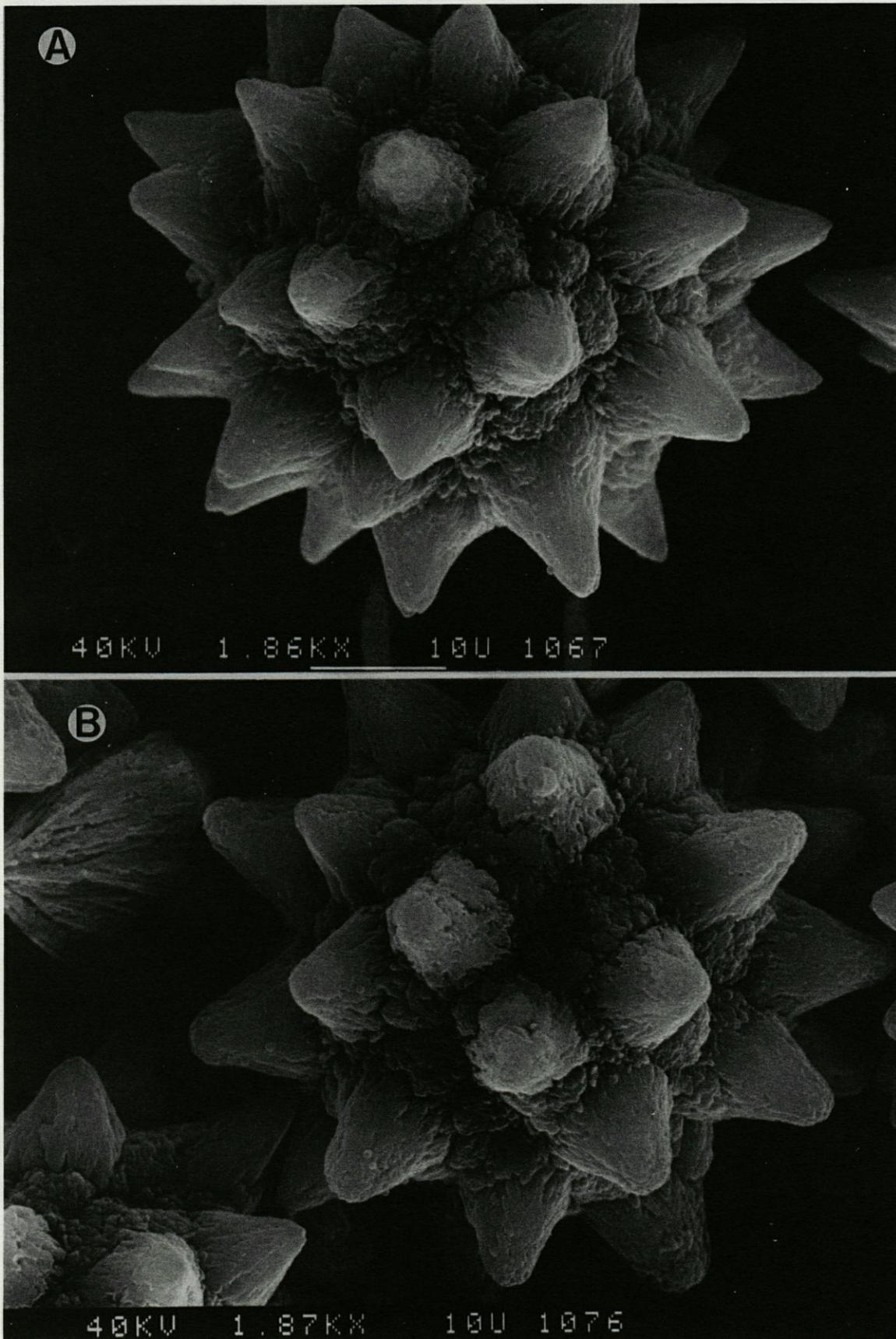


Fig. 3. — A and B, *Trididemnum solidum* Van Name 1902, Bermuda (AMNH). These spicules are similar to those of *T. palmae* Monniot, 1984.

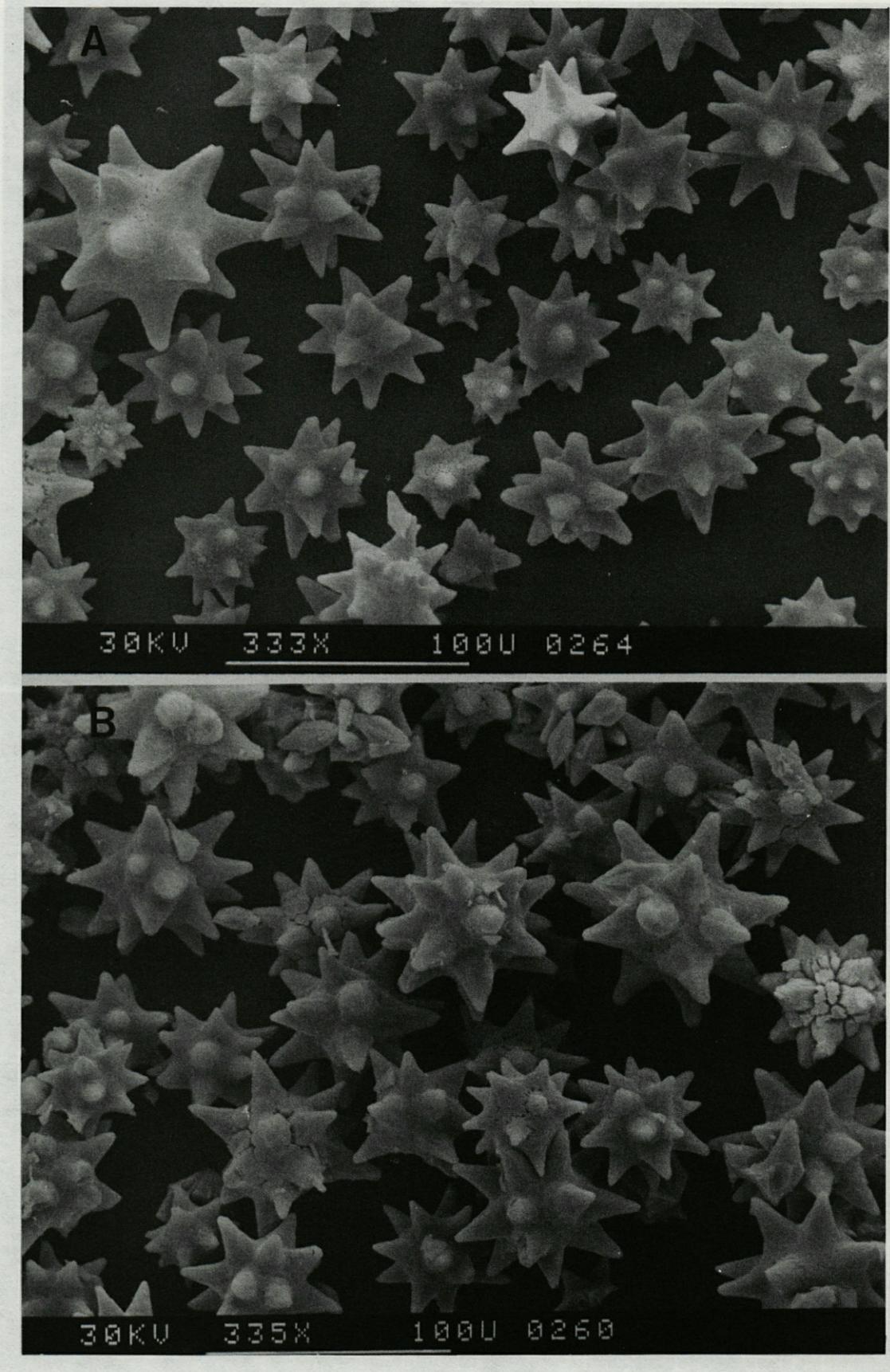


Fig. 4. — A and B, *Trididemnum solidum* Van Name 1902, Puerto Rico (AMNH). The spicule form is typical for this species.

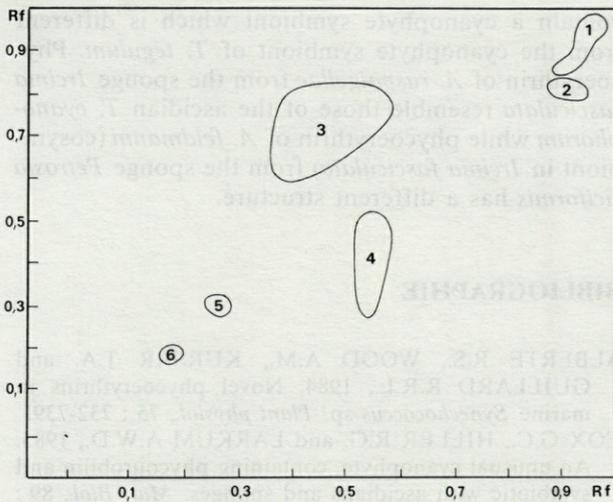


Fig. 5. — Two-dimensional thin layer chromatography (TLC) of the liposoluble photosynthetic pigments of *Synechocystis trididemni* Lafargue and Duclaux, 1979 from *Trididemnum cyanophorum* Lafargue and Duclaux, 1979. Solvents : 1st dimension (vertical) 2% n-propanol in petroleum ether (60-80°C); 2nd dimension (horizontal) : 30% chloroform in petroleum ether (60-80°C). 1 : carotenes; 2 : pheophytin; 3 : chlorophyll *a*; 4,5,6 : xanthophylls.

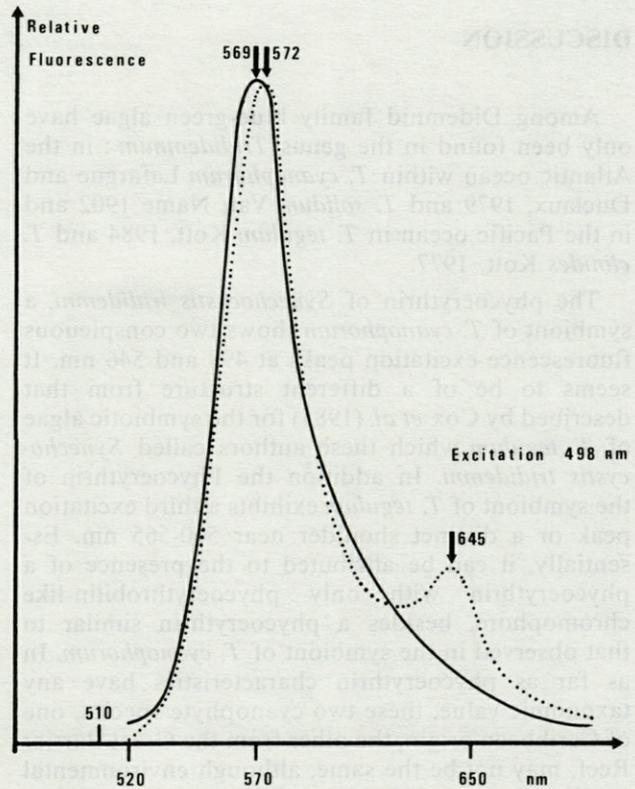
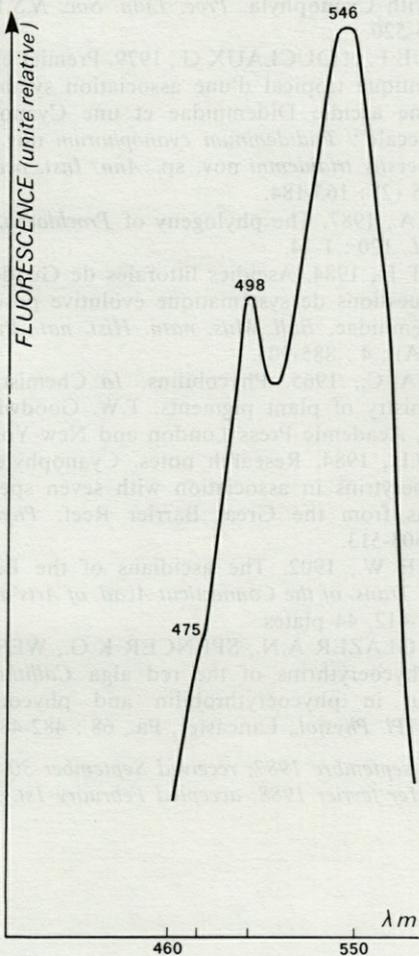


Fig. 7. — Fluorescence emission spectrum of 0,2 M phosphate buffer (pH 6,8) extracted phycobilins of *Synechocystis trididemni* Lafargue and Duclaux (—) from *Trididemnum cyanophorum* Lafargue and Duclaux and of *Aphanocapsa feldmanni* Freymy Feld. and *A. raspaigellae* Freymy Feld. (---) from *Ircinia fasciculata* (Pallas). Excitation wavelength, 498 nm.

phycoerythrin fraction, the first one belonging to *Aphanocapsa raspaigellae*, the second one to *A. feldmanni* (see below).

For *Aphanocapsa feldmanni*, symbiont of *Petrosia ficiformis*, only one conspicuous excitation peak (at 556 nm) is visible for the whole emission spectrum which presents a major peak at 575 nm and a small one at 636 nm. The fluorescence ratio 575/636 only shows little variations with excitation wavelength (4.7 at 470 nm; 4,0 at 558 nm). This species phycoerythrin is only formed by phycoerythrobilin-like chromophore. With emission fixed at 636 nm, a shoulder at 618 nm excitation reveals the presence of C-phycoyanin. However there could be an association between phycoerythrobilin and phycoyanobilin within the same protein (as R-phycoyanin in red algae : O'Heocha, 1965).

Fig. 6. — Fluorescence excitation spectrum of *Synechocystis trididemni* Lafargue and Duclaux, 1979, phycobilins extracted by 0,2 M phosphate buffer at pH 6,8. Emission wave-length : 590 nm.

DISCUSSION

Among Didemnid family blue-green algae have only been found in the genus *Trididemnum*: in the Atlantic ocean within *T. cyanophorum* Lafargue and Duclaux, 1979 and *T. solidum* Van Name 1902 and in the Pacific ocean in *T. tegulum* Kott, 1984 and *T. clinides* Kott, 1977.

The phycoerythrin of *Synechocystis trididemni*, a symbiont of *T. cyanophorum* shows two conspicuous fluorescence excitation peaks at 498 and 546 nm. It seems to be of a different structure from that described by Cox *et al.* (1985) for the symbiotic algae of *T. tegulum* which these authors called *Synechocystis trididemni*. In addition the Phycoerythrin of the symbiont of *T. tegulum* exhibits a third excitation peak or a distinct shoulder near 560-565 nm. Essentially, it can be attributed to the presence of a phycoerythrin with only phycoerythrobilin-like chromophore, besides a phycoerythrin similar to that observed in the symbiont of *T. cyanophorum*. In as far as phycoerythrin characteristics have any taxonomic value, these two cyanophyte species, one of Caribbean origin, the other from the Great Barrier Reef, may not be the same, although environmental conditions may influence phycoerythrin chromophore composition (Yu *et al.*) 1981. The spectral characteristics of phycoerythrin we analyzed are not rare in Cyanobacteria (Alberte *et al.*, 1984) but seems different from that generally found within the symbionts of ascidians (Parry, 1984; Cox *et al.*, 1985).

Comparison of the phycoerythrins of the symbionts of *Ircinia fasciculata* and of *Petrosia ficiformis* shows that *Aphanocapsa raspaigellae* contains a phycoerythrin similar to the pigment of *Synechocystis trididemni* whereas that of *Aphanocapsa feldmanni* have a different structure (one excitation peak at 556 nm).

Whatever their individual phycoerythrin characteristics, all these symbionts of didemnid ascidians display a pigment composition that is typical for Cyanobacteria. These are prokaryotes containing chlorophyll *a* only, plus different phycobilins.

CONCLUSION

Some researchers argue that coccoid endosymbiotic cyanobacteria found in ascidians and sponges would belong to the same species *Synechocystis trididemni* (Cox *et al.*, 1985; Lewin, 1987). Phycoerythrin characteristics suggest that *T. cyanophorum*

contain a cyanophyte symbiont which is different from the cyanophyte symbiont of *T. tegulum*. Phycoerythrin of *A. raspaigellae* from the sponge *Ircinia fasciculata* resemble those of the ascidian *T. cyanophorum* while phycoerythrin of *A. feldmanni* (cosymbiont in *Ircinia fasciculata*) from the sponge *Petrosia ficiformis* has a different structure.

BIBLIOGRAPHIE

- ALBERTE R.S., WOOD A.M., KURSAR T.A. and GUILLARD R.R.L., 1984. Novel phycoerythrins in marine *Synechococcus* sp. *Plant physiol.*, 75 : 732-739.
- COX G.C., HILLER R.G. and LARKUM A.W.D., 1985. An unusual cyanophyte, containing phycourobilin and symbiotic with ascidians and sponges. *Mar. Biol.*, 89 : 149-163.
- DUCLAUX G., 1977. Recherches sur quelques associations symbiotiques d'algues et de métazoaires. Thèse Doc. Etat, Paris : 1-292 (31 pl.).
- JEFFREY S.W., 1968. Quantitative thin-layer chromatography of chlorophylls and carotenoids from marine algae. *Biochim. biophys. Acta.*, 162 : 271-285.
- KOTT P., 1977. Algal supporting didemnid ascidians of the Great Barrier Reef, 615-621. Taylor (ed), Proc. Intern. Coral Reef Symp. Miami, 1 Biology.
- KOTT P., 1984. Related species of *Trididemnum* in symbiosis with Cyanophyta. *Proc. Linn. Soc. N.S.W.*, 107 (4) : 515-520.
- LAFARGUE F. et DUCLAUX G., 1979. Premier exemple en Atlantique tropicale d'une association symbiotique entre une ascidie Didemnidae et une Cyanophycée chroococcace : *Trididemnum cyanophorum* nov. sp. et *Synechocystis trididemni* nov. sp. *Ann. Inst. océanogr.*, Paris, 55 (2) : 163-184.
- LEWIN R.A., 1987. The phylogeny of *Prochloron*. *Giorn. Bot. Ital.*, 120 : 1-14.
- MONNIOT F., 1984. Ascidies littorales de Guadeloupe. VIII. Questions de systématique évolutive posées par les Didemnidae. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, Paris, 4e sér., 6 (A) : 4 : 885-905.
- O'HOECHA C., 1965. Phycobilins. In Chemistry and Biochemistry of plant pigments. T.W. Goodwin ed. : 175-196, Academic Press London and New-York.
- PARRY D.L., 1984. Research notes. Cyanophytes with R-phycoerythrins in association with seven species of ascidians from the Great Barrier Reef. *Phycologia*, 23(4) : 503-513.
- VAN NAME W., 1902. The ascidians of the Bermuda Islands. *Trans. of the Connecticut Acad. of Arts and Sci.*, 11 : 325-412, 44 plates.
- YU M.H., GLAZER A.N., SPENCER K.G., WEST J.A., 1981. Phycoerythrins of the red alga *Callithamnion*. Variation in phycoerythrobilin and phycourobilin content. *Pl. Physiol.*, Lancaster, Pa., 68 : 482-488.

Reçu le 30 septembre 1987; received September 30, 1987
 Accepté le 1er février 1988; accepted February 1st, 1988.

INCENDIE ET CICATRISATION DES ECOSYSTEMES MEDITERRANEENS DYNAMIQUE DU REPEUPLEMENT EN MICROMAMMIFERES

*Fire and regeneration of mediterranean ecosystems.
Dynamics of micromammals repopulation*

R. FONS ⁽¹⁾, I. GRABULOSA ⁽¹⁾, M.C. SAINT GIRONS ⁽²⁾,
M.T. GALAN-PUCHADES ^(1,3) et C. FELIU ⁽⁴⁾

⁽¹⁾ Laboratoire Arago, Université P. et M. Curie (Paris VI)
U.A. 117 CNRS et GRECO 43 et 82, F-66650 Banyuls-sur-Mer

⁽²⁾ Laboratoire d'Evolution des Etres Organisés,
105 bld Raspail, F-75005 Paris

⁽³⁾ Facultad de Farmacia, Universidad de Valencia, Seccion de Parasitologia, Valencia, Espagne

⁽⁴⁾ Facultad de Farmacia, Universidad de Barcelona, Departamento de Parasitologia, Barcelona, Espagne

INCENDIE
PETITS MAMMIFERES
SUCCESIONS ECOLOGIQUES

RÉSUMÉ — La succession des faunes de Micromammifères a été étudiée après l'incendie dans divers milieux méditerranéens : yeuseraie (*Quercus ilex*), suberaie (*Quercus suber*) et maquis. La composition et la dynamique des populations ont été observées conjointement dans des zones témoins non brûlées. Trois espèces de Micromammifères sont concernées : *Crocidura russula* (Insectivore), *Apodemus sylvaticus* et *Mus spretus* (Rongeurs). Immédiatement après le passage du feu, on observe dans tous les milieux une disparition totale de l'Insectivore attribuable à l'élimination de la litière et à l'appauvrissement de la faune du sol. Les Rongeurs disparaissent également en liaison avec les modifications de la couverture végétale. Un an après l'incendie, les Insectivores demeurent absents et de rares Mulots sont présents dans les forêts tandis que l'on assiste à l'arrivée des Souris dans le maquis. 2 ans après le feu, les Musaraignes sont encore absentes partout et les Mulots, surtout des mâles subadultes, envahissent les zones brûlées des forêts. Ce phénomène est attribuable à la reconstitution de la couverture végétale. Dans le maquis, les Souris sont particulièrement nombreuses dans les brûlis, en liaison avec l'ouverture du milieu. 3 ans après l'incendie, les Musaraignes sont toujours absentes et les populations de Mulots s'équilibrent dans les forêts par apparition des premières femelles. Dans le maquis, par suite sans doute de la fermeture progressive du milieu, les Souris cèdent la place aux Mulots dont le nombre ne cesse de croître. 4 à 5 ans après le feu, le retour à l'état initial est bien amorcé : les Musaraignes réapparaissent dans tous les milieux à la suite de la lente reconstitution de la litière, les populations de Mulots s'équilibrent; le sex ratio se rapproche de 1 et la dynamique de la population se stabilise, la répartition des classes d'âge devient comparable à celle des témoins. Le pic d'occupation par les Souris du maquis brûlé a complètement disparu. 6 à 7 ans après le feu, la cicatrization des divers milieux paraît achevée en ce qui concerne les populations de Micromammifères. La vitesse de la recolonisation dépend de la capacité de dispersion, des migrations allochtones et des stratégies démographiques. Des modèles de processus de recolonisation sont proposés chez les Rongeurs : un modèle *démographie/éthologie* s'applique au Mulot chez qui la recolonisation est le fait de stades mobiles (jeunes mâles) non reproducteurs; un modèle *compétition/succession* mis en évidence chez le couple Souris-Mulot par observation de pics successifs d'abondance.

FIRE
SMALL MAMMALS
ECOLOGICAL SUCCESIONS

ABSTRACT — The succession of micromammals faunas has been studied after the fire in different mediterranean-zones : holm-oak and cork-oak plantations as well as scrub. The composition and dynamics of the populations were observed in the same

time in unburnt zones, as reference. Three species of micromammals were concerned : *Crocidura russula* (insectivorous), *Apodemus sylvaticus* and *Mus spretus* (rodents). Immediately after the fire a total disappearance of the insectivorous in all the places is noticed, due to the elimination of litter and to the impoverishment of the soil. The rodents disappears well, after modification of the plant-cover. One year after the fire, the insectivorous are still absent and the field-mice are rare in the forests. On the other hand, the mice arrive in the scrub. Two years after the fire, the shrew-mice are still absent in all places and the field-mice, especially subadult males overrun the burnt zones of the forests. This is due to the reconstitution of the plant-cover. In the scrub, the mice are particularly numerous in the burnt zones, owing to disappearance of vegetation. Three years after the fire the shrew-mice are still absent and the populations of field-mice tend to equilibrate themselves in the forests, with appearance of the first females. In the scrub, probably after the reconstitution of the vegetation, the mice let place to the field-mice, whose number increases more and more. From to five years after the fire, the return to initial state has well started : the shrew-mice reappear in all places, following the slow reconstitution of litter, the population of field-mice equilibrate themselves, the sex-ratio approximates 1 and the dynamics of the populations stabilize, the distribution of the age-classes becomes the same as in the populations of reference. The peak of occupation by mice of burnt-scrub has completely disappeared. Six to seven years after the fire, the cicatrization of the different places seems to be ended, concerning the populations of micromammals. The rapidity of recolonization depends on the capacity of dispersion, of the allochthons migrations and of the demographic strategy. Patterns of processes for recolonization are proposed in the rodents : - a model *demography/ethology* applies to the field-mice whose recolonization is due to non reproductive mobile-stages (young males); - a *competition/succession* pattern, put in evidence in the couple mice/field-mice by observation of successive abundance-peaks.

INTRODUCTION

D'un point de vue fondamental et théorique, l'incendie représente une irremplaçable expérience « grandeur nature » qui permet de tester *in situ*, certaines hypothèses concernant les successions écologiques, les processus de recolonisation et la dynamique de populations soumises à des variations brutales ou progressives des facteurs du milieu.

Dans le biome méditerranéen, milieu fragile et soumis à des pressions diverses, le feu joue, depuis des siècles, un rôle de premier plan modelant tout particulièrement le paysage végétal. Rares sont les surfaces qui ne portent pas les traces d'un incendie ancien ou récent. Dans certains secteurs, plus qu'un risque, l'incendie est devenu un « *phénomène naturel* » et depuis quelques décennies la convergence de plusieurs facteurs conjugués et malheureusement très complémentaires favorisent la prolifération et l'extension annuelle d'incendies imprévisibles, incontrôlés et catastrophiques. Nos premiers résultats concernant l'impact du feu sur la végétation, les Oiseaux et les Micromammifères soulevaient plus de problèmes qu'ils n'en résolveaient, soulignant ainsi la difficulté et la complexité de l'étude entreprise (Prodon *et al.*, 1984; Athias-Binche *et al.*, 1987; Fons, 1987; Prodon *et al.*, 1987). Force était de constater que plusieurs années après l'incendie, faune et végétation demeuraient encore indiscutablement dans un état de déséquilibre réciproque et la dynamique du retour à la normale était loin d'être claire. De nombreuses incertitudes subsistaient et la complexité des réponses de l'écosystème à la perturbation interdisait alors toute prévision par simple extrapolation.

bation interdisait alors toute prévision par simple extrapolation.

C'est en Australie, en Afrique du Sud et surtout en Amérique du Nord que l'impact du feu sur les écosystèmes a été étudié. De nombreux chercheurs travaillaient sur le « chaparral » californien, or l'on sait le nombre de points communs entre climat et végétation de Californie d'une part, et du pourtour méditerranéen d'autre part.

Parallèlement au rôle destructeur évident de la majeure partie des incendies de forêts, des chercheurs ont mis en évidence certains aspects bénéfiques de l'incendie périodique sur des écosystèmes particuliers, que ce soit sur la végétation, la faune ou le gibier (Stoddard, 1936; Garren, 1953; Alhgren et Alhgren, 1960; Cooper, 1961; Lawrence, 1966; Picozzi, 1968; Komarek, 1969; Chamrad et Dodd, 1972; Kirsch et Kruse, 1972, Westemeir, 1972; Koehler et Hornocker, 1977; Vogl, 1977).

Curieusement, non seulement en France mais dans l'ensemble de l'Europe méditerranéenne, les données concernant l'impact du feu sur la macrofaune sont pratiquement inexistantes. Celles relatives à notre pays concernent les aspects microclimatiques, pédologiques et botaniques (Braun Blanquet, 1936; Kuhnholz-Lordat, 1958, 1959; Trabaud, 1980) et un *diagnostic* de l'impact de l'incendie au niveau du *peuplement animal* restait à porter. Les Micromammifères (Rongeurs et Insectivores) en raison du « *turn over* » rapide de leurs populations rendent bien compte des variations de productivité de l'écosystème au niveau du sol. En même temps, ils apportent des données sur l'impact de l'incendie,

facteur de simplification et de rajeunissement de l'écosystème.

Basé sur plus de six années consécutives d'observations sur le terrain (plus de 41 000 nuits/pièges), ce travail apporte certains éléments de réponse tout en faisant apparaître que les mécanismes de « cicatrization » de l'écosystème après l'incendie restent nombreux, variés, complexes et que leurs effets apparaissent quelquefois contradictoires.

CADRE DE L'ETUDE

Les zones d'étude incendiées et témoins non brûlées sont toutes situées dans l'étage méditerranéen (*sensu* Gaussen, 1948) ou plus précisément méso-méditerranéen (*sensu* Quezel, 1974) des Pyrénées-Orientales. Il s'agit de la partie altitudinale où les groupements forestiers sont dominés par les Chênes à feuilles persistantes : Chêne vert, *Quercus ilex*, et Chêne-liège, *Quercus suber*. Les deux secteurs sont localisés dans le massif des Aspès et la chaîne des Albères (Fig. 1 et Tabl. I).

Piedmont du Canigou, constituées essentiellement de schistes primaires siliceux ou décalcifiés, privées à la fois des sols profonds de la plaine et de l'eau régulière de la montagne, les rudes collines des Aspès ne sont pas très favorables aux activités

agricoles (Becat, 1973). Montagnes modestes, aux sols maigres et acides, mais vigoureusement enlevées au-dessus de la plaine du Roussillon, le massif des Albères, situé à l'extrémité de la zone axiale pyrénéenne, s'étend sur 25 km et se termine brutalement sur la méditerranée. Ces massifs ont connu la même évolution historique que beaucoup d'autres régions de relief périméditerranéen.

Relativement peuplés et intensément utilisés autrefois, ils sont maintenant « vidés » et abandonnés connaissant, depuis quelques décennies, de profondes mutations. Pendant des siècles de semi autarcie et de polyculture vivrière, la forêt et l'élevage ont joué un rôle encore plus accentué dans les Albères que dans les Aspès avec, en outre, une surexploitation de la forêt. Le fait essentiel au XIXe siècle fut l'extension du vignoble. Avec l'avènement de l'économie de marché, la Vigne est plantée sur toutes les surfaces cultivables et prend ici un essor remarquable. En conséquence, le liège devint rémunérateur et le Chêne-liège fut l'objet de plus de soins. Il remplaça parfois même la Vigne sur des terrasses abandonnées après la crise phylloxérique de 1880-1882. Bien adaptées aux conditions climatiques et pédologiques locales, nettoyées, débroussaillées et régulièrement parcourues par des troupeaux, ces chênaies méditerranéennes ne craignaient pas le feu. Dès le début de XXe siècle, la crise commence et l'exploitation périclité progressivement. D'énormes

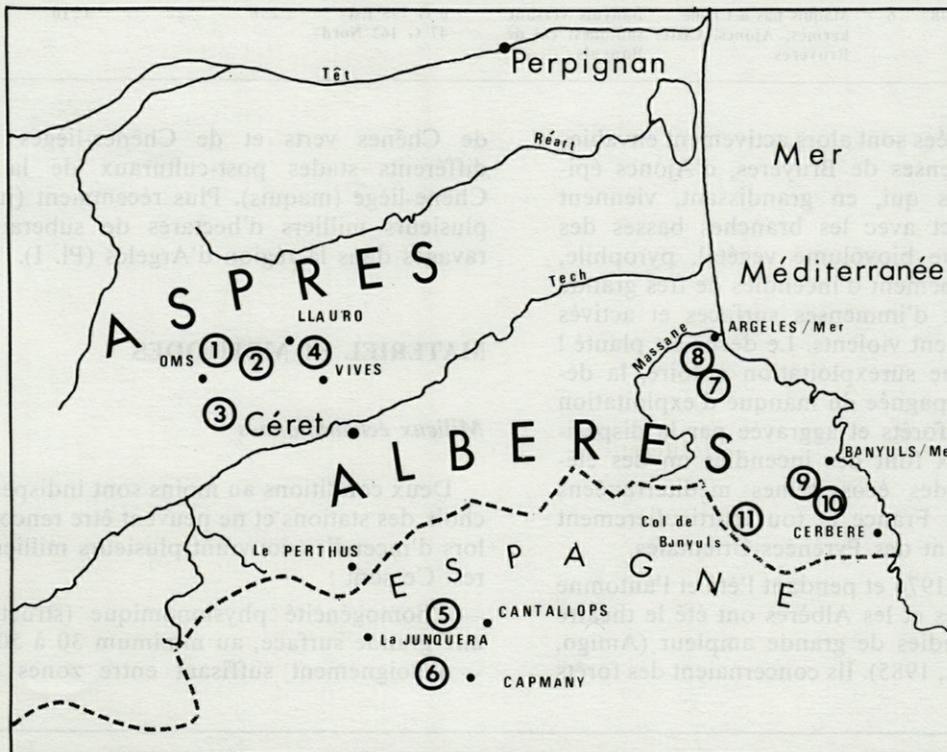


Fig. 1. — Localisation des stations de piégeage (voir Tabl.)
Localization of the trapping stations (cf. list).

Tabl. I. — Caractéristiques des stations de piégeage
Characteristics of the trapping stations.

STATIONS					PIEGEAGE				
Numéro	Incendie Date	Nombre Années suivies	Formation végétale Espèces dominantes	Commune, lieu-dit	Coordonnées géographiques (en grade)	Altitude (en m)	Nombre de lignes de 55 pièges	Nombre de pièges	Nombre de nuits/pièges
1	Témoin	6	Perchis de Chêne vert	Oms, rte Mas Rimbau	0 G 420 Est 47 G 275 Nord	440/460	31	1705	5115
2	Juillet 1976	6	Perchis de Chêne vert	Llauró, D. 13 ravin de Mouscaillou	0 G 430 Est 47 G 268 Nord	420/430	31	1705	5115
3	Témoin	6	Chêne-liège avec sous-maquis moyennement dense	Oms, rte Oms - RN 615 par la Marchette	0 G 436 Est 47 G 267 Nord	430/435	31	1705	5115
4	Juillet 1976	6	Chêne-liège	Vives, D 13 vers Llauró, Serrat Aires	0 G 473 Est 47 G 260 Nord	250	31	1705	5115
5	Témoin	5	Chêne-liège sur sol arénacé + Erica, Ciste, Cytise.	Cantallops, RN 2 à Cantallops	0 G 620 Est 47 G 11 Nord	160	18	990	2970
6	Septembre 78	5	Chêne-liège	La Junquera, Est Mas Roure et de la RN 2	0 G 613 Est 47 G 103 Nord	110	18	990	2970
7	Témoin	2	Chêne-liège + Erica, Ciste, Calune	Argelès, piste Massane, amont du Mas Rossignol	0 G 778 Est 47 G 245 Nord	250	10	550	1650
8	Juin 1982	2	Chêne-liège	Argelès, Valmy Coll d'en Serre	0 G 785 Est 47 G 251 Nord	145	10	550	1650
9	Témoin	6	Maquis bas à Ajoncs dominants. Bruyères	Banyuls, face est Pic Joan, aval piste col 313	0 G 897 Est 47 G 170 Nord	280	24	1320	3960
10	Août 1978	6	Maquis bas à Ajoncs dominants + Bruyères	Banyuls, face est Pic Joan, amont piste col 313	0 G 897 Est 47 G 170 Nord	300	24	1320	3960
11	Septembre 78	6	Maquis bas à Chêne kermès, Ajoncs, Ciste, Bruyères	Banyuls versant sud-ouest col de Banyuls	0 G 795 Est 47 G 162 Nord	290	22	1210	3630

surfaces abandonnées sont alors activement envahies par des fourrés denses de Bruyères, d'Ajoncs épineux et de Cistes qui, en grandissant, viennent souvent au contact avec les branches basses des arbres. Cet énorme biovolume végétal, pyrophile, permet le développement d'incendies de très grande intensité, couvrant d'immenses surfaces et activés par des vents souvent violents. Le décor est planté ! Faisant suite à une surexploitation notoire, la déprise rurale accompagnée du manque d'exploitation et d'entretien des forêts et aggravée par la disparition des troupeaux font des incendies un des éléments essentiels des écosystèmes méditerranéens dans le sud de la France et tout particulièrement dans le département des Pyrénées-Orientales.

Durant l'été de 1976 et pendant l'été et l'automne de 1978, les Aspres et les Albères ont été le théâtre de plusieurs incendies de grande ampleur (Amigo, 1979; Prodon *et al.*, 1985). Ils concernaient des forêts

de Chênes verts et de Chênes-lièges ainsi que différents stades post-culturels de la série du Chêne-liège (maquis). Plus récemment (juin, 1982), plusieurs milliers d'hectares de suberaie ont été ravagés dans la région d'Argelès (Pl. I).

MATERIEL ET METHODES

Milieux échantillonnés

Deux conditions au moins sont indispensables au choix des stations et ne peuvent être rencontrées que lors d'incendies couvrant plusieurs milliers d'hectares. Ce sont :

- l'homogénéité physiologique (structurale) sur une grande surface, au minimum 30 à 50 ha;
- l'éloignement suffisant entre zones brûlées et

Pl. I. — A, forêt de Chênes verts à Oms (station 2) 3 ans après l'incendie. Repousse vigoureuse de rejets sur souche. B, forêt de Chênes-lièges à Valmy (station 8) 3 mois après l'incendie. Sol nu et repousse à l'extrémité des rameaux.

A, holm oak forest in Oms (station 2) three years after the fire. Vigorous sprout of shoots on stumps. B, cork oak forest in Valmy (station 8) three months after the fire. Bare soil and sprout at the extremity of the twigs.



zones témoins afin de minimiser les « effets de lisière » dus à la mobilité des micromammifères, au moins plusieurs dizaines de km.

Par commodité et pour permettre la comparaison avec nos résultats précédents, nous conserverons le découpage en années du calendrier grégorien, avec coupure en hiver. Ainsi, pour les stations incendiées en été et automne 1978, l'année 1979 sera « la première année après l'incendie ». I désigne les stations incendiées et T les témoins.

Echantillonnage

Pour des raisons évidentes, nous ne disposons généralement pas d'échantillonnages dans les stations juste avant le passage du feu. Aussi les témoins sont-ils choisis dans les conditions les plus proches possibles (Tabl. I). La structure de la végétation originelle est toujours définie et les observations se réfèrent à des parcelles témoins non brûlées.

La méthode adoptée est celle des transects ou lignes de pièges (Spitz, 1969). 55 pièges, de plusieurs modèles (grillagés type Firobin, I.N.R.A., Sherman ...) sont disposés tous les 3 m au moins, soit sur une longueur totale de 160-180 m. Le piégeage dure 3 j (72 h consécutives) avec un relevé toutes les 24 h, ce qui représente 165 nuits/pièges par ligne. Les premiers piégeages ont été réalisés avec 3 lignes par station. Etant donné la très faible variabilité inter-ligne, 2 lignes par station furent ensuite posées. Le suivi pendant plus de 6 années consécutives a permis la mise en place de 250 lignes correspondant à 41 250 nuits/pièges (Tabl. I).

Paramètres descriptifs du peuplement

La ligne de 55 pièges (relevés 3 fois, soit 165 nuits/pièges) est considérée comme unité de piégeage.

1) Nombre d'espèces. Le faible nombre, le plus souvent 3, concerne 2 Rongeurs : *Apodemus sylvaticus* (Mulot) et *mus spretus* (Souris sauvage) et l'Insectivore : *Crocidura russula* (Musaraigne musette). La Pachyure étrusque, *Suncus etruscus*, présente dans les divers milieux, n'est pas piégeable par ces méthodes.

2) Nombre d'individus (par espèce, ou toutes espèces confondues), ramené à une ligne, c'est-à-dire à 165 nuits/pièges.

3) Nombre de mâles pour une espèce donnée

4) Nombre de femelles pour une espèce donnée

5) Sex-ratio pour une espèce donnée

6) Etat sexuel des femelles par espèce, gestantes, lactantes (mamelles apparentes), inactives (éventuellement avec cicatrices de gestations antérieures)

7) Etat sexuel des mâles par espèce : actifs : pour les Rongeurs, testicules gros et descendus dans le scrotum; pour les Insectivores, testicules gros, forte odeur caractéristique; semi-actifs : pour les Ron-

geurs, testicules gros mais non descendus dans le scrotum; inactifs.

8) Age approximatif par espèce : jeunes, subadultes, adultes.

Il est très difficile, immédiatement après le passage du feu, de faire la part de la mortalité et de la simple migration vers les zones non perturbées. En outre, nous ne connaissons pas, bien entendu, l'état des populations au départ de l'incendie. On peut néanmoins penser que la mortalité directe immédiate reste importante chez les Micromammifères. Dans les jours, les semaines, voire peut-être les mois qui suivent, apparaît une mortalité différée, difficilement distinguable de la migration. Elle est due vraisemblablement à des causes physiques telles que brûlures et blessures diverses, gazage, pression de prédation accentuée en l'absence protectrice de la couverture végétale ... à des causes trophiques comme la disparition de la végétation épigée consommable (Rongeurs) de la litière (abri) et de sa riche faune du sol (Insectivores), ou encore microclimatiques par dessèchement et échauffement du sol noirci et privé d'une double protection que constituaient végétation et litière. Ainsi, certains organismes endogés (Myriapodes, Acariens rescapés de l'incendie) voient ensuite leurs populations diminuer (Saulnier et Athias-Binche, 1986). Ce phénomène est particulièrement net chez les Fourmis lapidicoles (Summer, 1984).

D'une façon générale, l'on peut donc penser que les effectifs minima ne sont pas observés immédiatement après le passage du feu mais plus tard, après un laps de temps variable et en raison d'une mortalité différée.

RESULTATS

Evolution du peuplement de Micromammifères en forêt de Chênes verts (Quercus ilex) brûlée (station 2) et témoin (station 1) de la 2e à la 7e année incluses après l'incendie de juillet 1976 (Tabl. I, Fig. 2).

La population de Mulots (Fig. 2A,B,C et D)

Lors du premier piégeage en mai 1972 (22 mois après l'incendie), la population de Mulots de la forêt brûlée est plus de 2 fois supérieure à celle du témoin qui reste stable au cours des différents piégeages de mai à novembre (Fig. 2A). Dès l'été de la même année, cette population chute brutalement à tel point que, en automne, celle de la forêt brûlée sera inférieure à celle du témoin. Par la suite, à partir de la 3e année, les effectifs des 2 forêts s'égalisent. Comme nous le verrons dans le cas des subéraies, 1979 est une année de faible population. Si l'on considère que certaines fluctuations saisonnières sont liées aux états sexuels, biologiques et physiologiques des animaux, il est très difficile de tirer quelques enseignements comparatifs des popula-

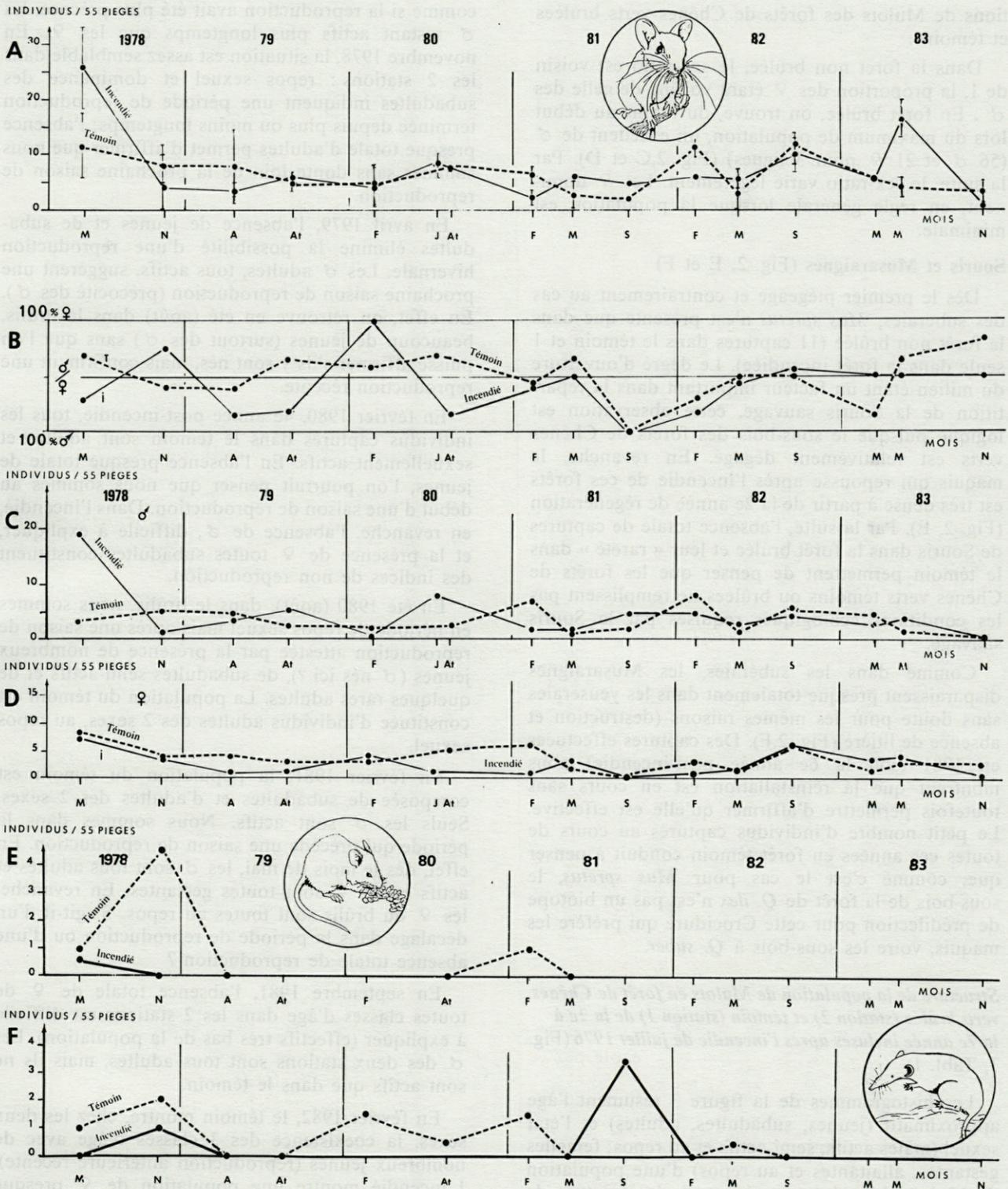


Fig. 2. — Evolution et comparaison des paramètres du peuplement de Micromammifères : A, B, C, D = Mulot (*Apodemus sylvaticus*); E = Souris sauvage (*Mus spretus*); F = Musaraigne musette (*Crocidura russula*) (chiffre moyen d'individus et écart-type par ligne de 55 pièges) de forêts de Chênes verts (*Quercus ilex*) brûlée (I) et témoin (T) des Aspres de la 2^e à la 7^e année incluses après l'incendie de juillet 1976. Trait continu I = incendié; en trait interrompu T = témoin (non brûlé). A = nombre de captures de Mulots; B = Sex ratio; C = nombre de Mulots ♂; D = nombre de Mulots ♀; E = nombre de Souris; F = nombre de Musaraignes.

Evolution and comparison of the parameters of micromammal settlements : A, B, C, D = Woodmouse (*Apodemus sylvaticus*); E = Wild-mouse (*Mus spretus*); F = White-toothed-shrew (*Crocidura russula*) (average number of individuals and deviation standard per line of 55 traps) of Holm oak forest (*Quercus ilex*), burnt (I) and unburnt (T) used as reference of the Aspres from the second up to and including the seventh year after the fire in July 1976. In continuous line I = burnt; broken line T = reference (unburnt). A = number of capture of Woodmouse; B = sex ratio; C = number of Woodmouse ♂; D = number of Woodmouse ♀; E = number of Wild mouse; F = number of White-toothed-shrew.

tions de Mulots des forêts de Chênes verts brûlées et témoins.

Dans la forêt non brûlée, le sex-ratio est voisin de 1, la proportion des ♀ étant voisine de celle des ♂. En forêt brûlée, on trouve, du moins au début lors du maximum de population, un excédent de ♂ (56 ♂ et 21 ♀ pour 3 lignes) (Fig. 2, C et D). Par la suite, le sex-ratio varie légèrement. Les ♀ dominent, en règle générale lorsque la population est minimale.

Souris et Musaraignes (Fig. 2, E et F)

Dès le premier piégeage et contrairement au cas des suberaies, *Mus spretus* n'est présente que dans la forêt non brûlée (11 captures dans le témoin et 1 seule dans la forêt incendiée). Le degré d'ouverture du milieu étant un facteur important dans la répartition de la Souris sauvage, cette observation est logique puisque le sous-bois des forêts de Chênes verts est relativement dégagé. En revanche, le maquis qui repousse après l'incendie de ces forêts est très dense à partir de la 2e année de régénération (Fig. 2, E). Par la suite, l'absence totale de captures de Souris dans la forêt brûlée et leur « rareté » dans le témoin permettent de penser que les forêts de Chênes verts témoins ou brûlées ne remplissent pas les conditions écologiques requises par la Souris sauvage.

Comme dans les suberaies, les Musaraignes disparaissent presque totalement dans les yeuseraies sans doute pour les mêmes raisons (destruction et absence de litière) (Fig. 2, F). Des captures effectuées en 1981 (soit la 6e année post-incendie) nous montrent que la réinstallation est en cours sans toutefois permettre d'affirmer qu'elle est effective. Le petit nombre d'individus capturés au cours de toutes ces années en forêt témoin conduit à penser que, comme c'est le cas pour *Mus spretus*, le sous-bois de la forêt de *Q. ilex* n'est pas un biotope de prédilection pour cette Crocidure qui préfère les maquis, voire les sous-bois à *Q. suber*.

Structure de la population de Mulots en forêt de Chênes verts brûlée (station 2) et témoin (station 1) de la 2e à la 7e année incluses après l'incendie de juillet 1976 (Fig. 3, Tabl. 1)

Les histogrammes de la figure 3 résument l'âge approximatif (jeunes, subadultes, adultes) et l'état sexuel (mâles actifs, semi-actifs et au repos; femelles gestantes, allaitantes et au repos) d'une population de Mulots. L'analyse pas à pas de la structure de cette population au cours des années successives permet de faire les remarques suivantes.

Dès le premier piégeage dans le témoin, en mai 1978, ♂ et ♀ sont sexuellement actifs. Il y a très peu de jeunes et pas encore de subadultes. Nous sommes en début de saison de reproduction. Dans le brûlis, on trouve beaucoup de ♂ actifs et de jeunes des 2 sexes, mais fort peu de ♀ actives. Tout se passe ici

comme si la reproduction avait été plus précoce, les ♂ restant actifs plus longtemps que les ♀. En novembre 1978, la situation est assez semblable dans les 2 stations: repos sexuel et dominance des subadultes indiquent une période de reproduction terminée depuis plus ou moins longtemps; l'absence presque totale d'adultes permet d'affirmer que nous sommes sans doute loin de la prochaine saison de reproduction.

En avril 1979, l'absence de jeunes et de subadultes élimine la possibilité d'une reproduction hivernale. Les ♂ adultes, tous actifs, suggèrent une prochaine saison de reproduction (précocité des ♂). En effet, on retrouve en été (août) dans le brûlis, beaucoup de jeunes (surtout des ♂) sans que l'on puisse affirmer s'ils y sont nés, mais confirmant une reproduction récente.

En février 1980, 4e année post-incendie, tous les individus capturés dans le témoin sont adultes et sexuellement actifs. En l'absence presque totale de jeunes, l'on pourrait penser que nous sommes au début d'une saison de reproduction. Dans l'incendie, en revanche, l'absence de ♂, difficile à expliquer, et la présence de ♀ toutes subadultes constituent des indices de non reproduction.

En été 1980 (août), dans le brûlis, nous sommes en période de repos sexuel mais après une saison de reproduction attestée par la présence de nombreux jeunes (♂ nés ici?), de subadultes semi-actifs et de quelques rares adultes. La population du témoin est constituée d'individus adultes des 2 sexes, au repos sexuel.

En février 1981, la population du témoin est composée de subadultes et d'adultes des 2 sexes. Seuls les ♂ sont actifs. Nous sommes dans la période qui précède une saison de reproduction. En effet, dès le mois de mai, les ♂ sont tous adultes et actifs et les ♀ sont toutes gestantes. En revanche, les ♀ du brûlis sont toutes au repos. S'agit-il d'un décalage dans la période de reproduction ou d'une absence totale de reproduction?

En septembre 1981, l'absence totale de ♀ de toutes classes d'âge dans les 2 stations est difficile à expliquer (effectifs très bas de la population). Les ♂ des deux stations sont tous adultes, mais ils ne sont actifs que dans le témoin.

En février 1982, le témoin montre, chez les deux sexes, la coexistence des 3 classes d'âge avec de nombreux jeunes (reproduction antérieure récente). L'incendie montre une population de ♀ presque nulle et des ♂ adultes au repos.

Dès le printemps de 1982 (mai), les populations du brûlis et celles du témoin composées exclusivement d'adultes des 2 sexes sont en pleine saison de reproduction (♂ actifs, ♀ gestantes) et montrent, pour la première fois depuis l'incendie, soit 6 ans après, une reproduction synchrone dans l'incendie et le témoin.

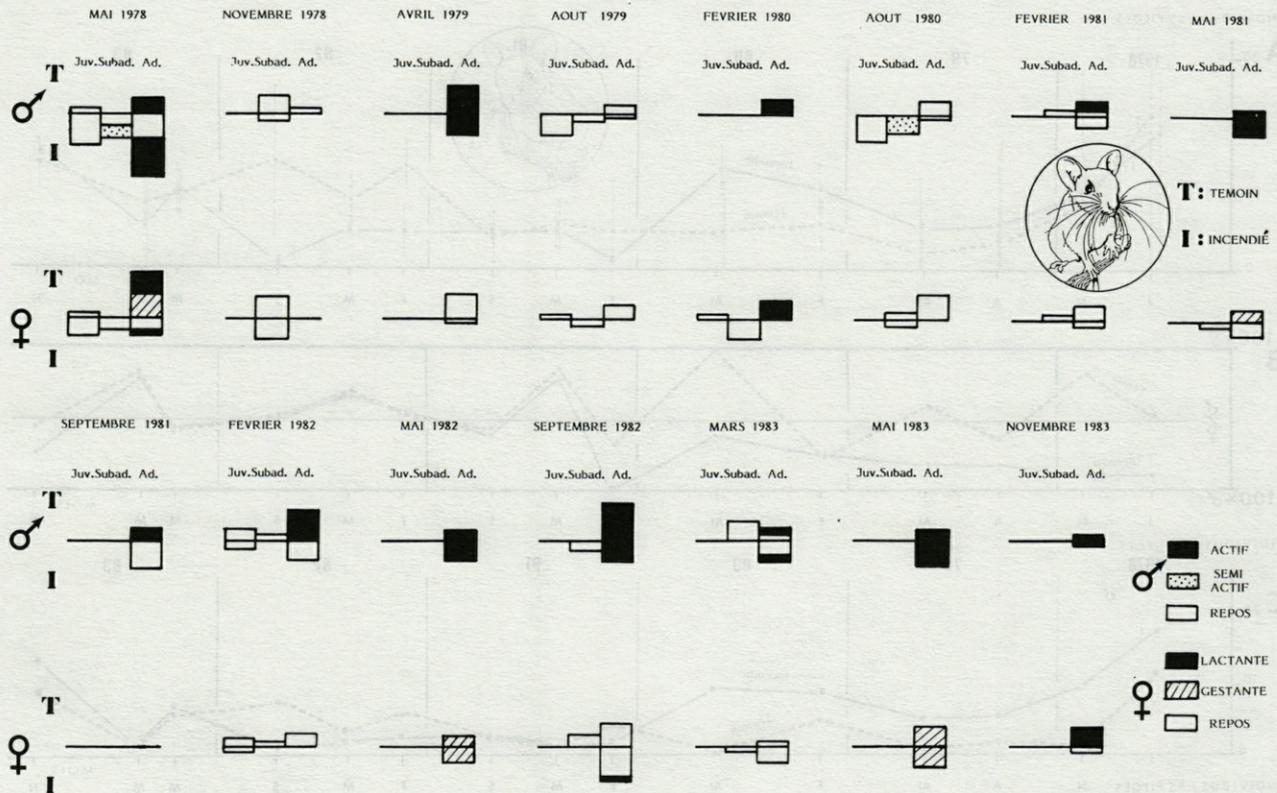


Fig. 3. — Age approximatif (Juv. = jeunes; Subad. = subadultes; Ad. = adultes) et état sexuel des populations de Mulots (*A. sylvaticus*) des deux sexes, en forêt de Chênes verts (*Quercus ilex*) brûlée (I) et témoin (T) des Aspres de la 2e à la 7e année incluses. ♂ : noir = sexuellement actifs; pointillé = semi actifs; blanc = repos sexuel. ♀ en noir = allaitantes; en hachuré = gestantes; en blanc = repos sexuel.

Approximate age (Juv. = young; Subad. = subadults; Ad. = adults) and sexual state of Woodmouse populations (*A. sylvaticus*) of the two sexes, in Holm oak forest (*Quercus ilex*) burnt and reference in the Aspres from the second up to and including the seventh year. ♂ : black = sexually active; dotted-line = semi-active; white = sexual inactivity. ♀ : black = suckling; hatched-line = pregnant; white = sexual inactivity.

Dès la fin de l'été (septembre, 1982), la population, constituée de quelques subadultes ♂ dans l'incendié et ♀ dans le témoin, présente un maximum d'adultes dont seul les ♂ sont actifs (notons toutefois la présence d'une ♀ lactante isolée dans l'incendié). La rareté des subadultes et l'absence de jeunes rendent improbable l'hypothèse d'une fin de saison de reproduction. La population, constituée presque uniquement d'adultes avec des ♂ déjà actifs pourrait préparer une proche saison de reproduction qui serait dans ce cas, hivernale.

Au printemps de 1983 (mars), le repos sexuel des ♀ dans les 2 stations, joint à un début d'activité chez quelques ♂ et à l'absence de jeunes permet de dire que nous allons vers une saison de reproduction. Elle sera effective en mai. La population des 2 stations très semblable, est alors constituée exclusivement d'adultes des 2 sexes. L'absence d'autres classes d'âges signifie que nous sommes tout au début d'une saison de reproduction (♀ gestantes).

Lors du dernier piégeage de novembre 1983, les populations du témoin et du brûlé, composées

seulement d'adultes actifs permettent de penser à une période de reproduction hivernale.

Evolution post-incendie du peuplement de Micromammifères dans 3 forêts de Chênes-lièges (*Q. suber*) brûlées et témoins

- de la 2e à la 7e année incluses après l'incendie de juillet 1976
- de la 1ère à la 5e année incluses après l'incendie de septembre 1978
- de l'année de l'incendie (juin 1982) et l'année suivante

Forêts de Chênes-lièges des Aspres (Station 3 et 4, tabl. I)

La population de Mulots (Fig.4 A,B,C, et D)

Les premiers piégeages ont eu lieu 24 mois environ après l'incendie de juillet 1976. Les populations des forêts témoins et incendiées sont à ce moment là à peu près d'égales valeurs et l'on peut

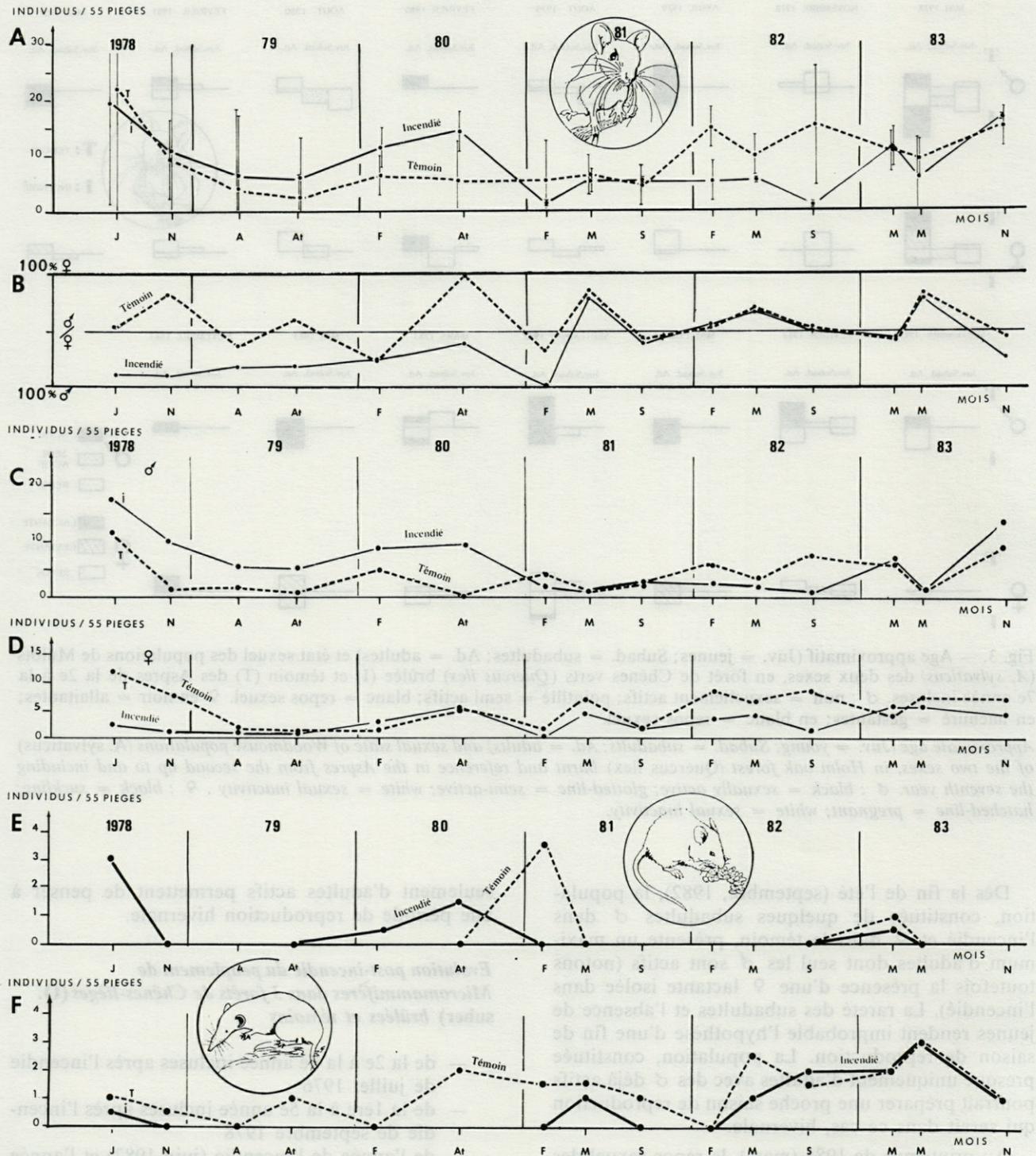


Fig. 4. — Evolution et comparaison des paramètres du peuplement de Micromammifères : A, B, C, D = Mulot (*Apodemus sylvaticus*); E = Souris sauvage (*Mus spretus*); F = Musaraigne musette (*Crocidura russula*) (chiffre moyen et écart type par ligne de 55 pièges) de forêts de Chênes-lièges (*Quercus suber*) brûlée (I) et témoin (T) des Aspres de la 2^e à la 7^e année incluses après l'incendie de juillet 1976. En trait continu I = incendié; en trait interrompu T = témoin (non brûlé). A = nombre de captures de Mulots; B = sex ratio; C = nombre de Mulots ♂; D = nombre de Mulots ♀; E = nombre de Souris; F = nombre de Musaraignes.

Evolution and comparison of the parameters of micromammal settlements : A, B, C, D = Woodmouse (*Apodemus sylvaticus*); E = Wild mouse (*Mus spretus*); F = White-toothed shrew (*Crocidura russula*) (average number of individuals and deviation standard per line of 55 traps) of Cork oak forests (*Quercus suber*), burnt (I) and unburnt used as reference of the Aspres from the second up to and including the seventh year after the fire in July 1976. In continuous line I = burnt; broken line T = reference (unburnt). A = number of capture of Woodmouse; B = Sex ratio; C = number of Woodmouse ♂; D = number of Woodmouse ♀; E = number of Wild mouse; F = number of White-toothed shrew.

penser qu'après une phase d'abandon total, la population de la forêt brûlée a rattrapé celle de la forêt témoin. Dès 1978, c'est la forêt brûlée qui montre les effectifs les plus importants. 4 ans après l'incendie, elle est 3 fois plus forte que dans le témoin avec un pic maximal en 1980. Selon l'allure générale des courbes du témoin et du brûlis, le retour à la normale semble s'amorcer en 1983, soit 7 à 8 ans après l'incendie (Fig. 4A).

Dans la forêt de *Q. suber* témoin, le sex-ratio oscille autour de 1 (Fig. 4 B) pour un effectif très réduit. Dans la forêt brûlée, en revanche, on observe un très fort excédent de σ dès la 2^e année après l'incendie (Fig. 4B). La tendance de la courbe indique un retour progressif à la normale, encore non atteint toutefois, la 4^e année post-incendie. Dès la 6^e année, la courbe oscille autour de 1 et l'on note une évolution parallèle, voire une superposition des courbes du sex ratio des populations de Mulots de la forêt témoin et brûlée qui indique une cicatrization très nette (Fig. 4B et C). Comme le montre la figure 4D, les populations de φ évoluent parallèlement dans le témoin et le brûlis avec toutefois une légère tendance globale à une sur représentation des φ dans la forêt témoin.

Les Souris et les Musaraignes (Fig. 4E et F)

Préférant les milieux plus ouverts, *Mus spretus* n'est que très rarement capturée en forêt témoin de Chênes-lièges (Fig. 4E). Jusqu'en 1980, soit 4 années après l'incendie, elle est présente quoique rare dans la forêt de Chênes-lièges brûlée, confirmant ainsi un certain attrait pour les milieux ouverts à tendance xérique que sont les brûlis.

En cela, elle se différencie nettement de *Mus domesticus*, nettement plus anthropique et hygrophile (Orsini *et al.*, 1982). La Souris sauvage confirme ensuite son absence à peu près totale de la forêt de Chênes-lièges, tant témoin que brûlée.

Crocidura russula est totalement absente de la forêt brûlée jusqu'en 1981 soit 5 ans après l'incendie (Fig. 4F). Les Insectivores Soricidés, jamais très abondants sont en grande partie éliminés par l'incendie. Ils sont très gênés dans leur recolonisation par la disparition de la litière. De plus les facultés de dispersion interviennent dans la recolonisation (Fons, 1975).

Forêt de Chênes-lièges de Cantallops (versant sud-ouest des Albères) (Stations 5 et 6, Tabl. I, Fig. 5)

La population de Mulots (Fig. 5 A,B,C et D)

Pendant les 5 années de piégeages qui suivent l'incendie de septembre 1978, les effectifs de la population de Mulots dans la forêt témoin restent stables. Leur nombre varie de 5 à 10 individus par ligne de 55 pièges (Fig. 5A). Dans le brûlis, en revanche, on constate une augmentation de la

population 2 ans après l'incendie. Cette augmentation reste constante et dépassera même les effectifs du témoin pendant les 3 années qui suivent l'incendie (Fig. 5 A). Cette observation sur les pics d'abondance des populations de Mulot conforte les données observées en forêt de Chênes-lièges des Aspres (Fig. 2 et 3).

La population de la suberaie témoin, en équilibre, présente un sex-ratio oscillant autour de 1 (Fig. 5B). Le sex ratio de la population de la forêt brûlée montre, en revanche, une présence presque exclusive de σ pendant les premières années suivant l'incendie. Cette dominance reste toujours significative mais faiblit les années suivantes. Les 50 % sont atteints seulement à la fin de la 4^e année. Par la suite, la population se stabilise et la courbe oscille légèrement autour de 1, comme dans le témoin (Fig. 5B). Le déséquilibre du sex ratio est dû à la surabondance des σ (leur nombre pouvant être 2, voire 3 fois supérieur à celui rencontré dans le témoin), excédent déjà noté en yeuseraie des Aspres (Fig. 5C,D). En ce qui concerne les φ , leur nombre est presque semblable dans les 2 stations, avec une légère dominance dans le témoin.

Forêt de Chênes-lièges de Valmy (stations 7 et 8, Fig. 5 A,B et C).

L'incendie ayant eu lieu en juin 1982, les piégeages ont été effectués dès juillet, soit quelques semaines après. Aucune des 3 espèces de Micro-mammifères concernées n'est alors présente dans la forêt brûlée. La Crocidure reste absente en 1983 et, selon toute vraisemblance, pour plusieurs années. Dans le témoin en revanche, l'espèce, jamais quantitativement importante, est régulièrement rencontrée avec un pic classique au printemps (début de la saison de reproduction avec une population constituée de parents et de jeunes), suivi d'une diminution qui s'amorce en été (disparition des vieux adultes séniles). La population est à son seuil le plus bas en hiver (absence des vieux adultes et arrêt de la saison de reproduction)(Fig. 6A).

Le Mulot voit sa population fluctuer entre 5 et 10 individus par ligne selon les saisons dans le témoin (Fig. 6B). Totalement absent la 1^{ère} année, il réapparaît dans les piégeages en forêt brûlée un an après l'incendie et l'augmentation rapide semble devoir équilibrer et sans doute dépasser les populations de la forêt témoin ce qui confirmerait les résultats enregistrés en forêt de Chênes-lièges témoin et brûlée des Aspres et de Cantallops (stations 3, 4, 5, 6), 2 ans après l'incendie.

Dès le 8^e mois post-incendie, l'apparition et le nombre croissant de Souris sauvages (Fig. 6 C), 7 à 9 individus par ligne, est le fait le plus frappant. L'espèce devient dominante dans les stations brûlées, confirmant les résultats obtenus dans 2 autres stations de maquis. Nous avons déjà signalé ce

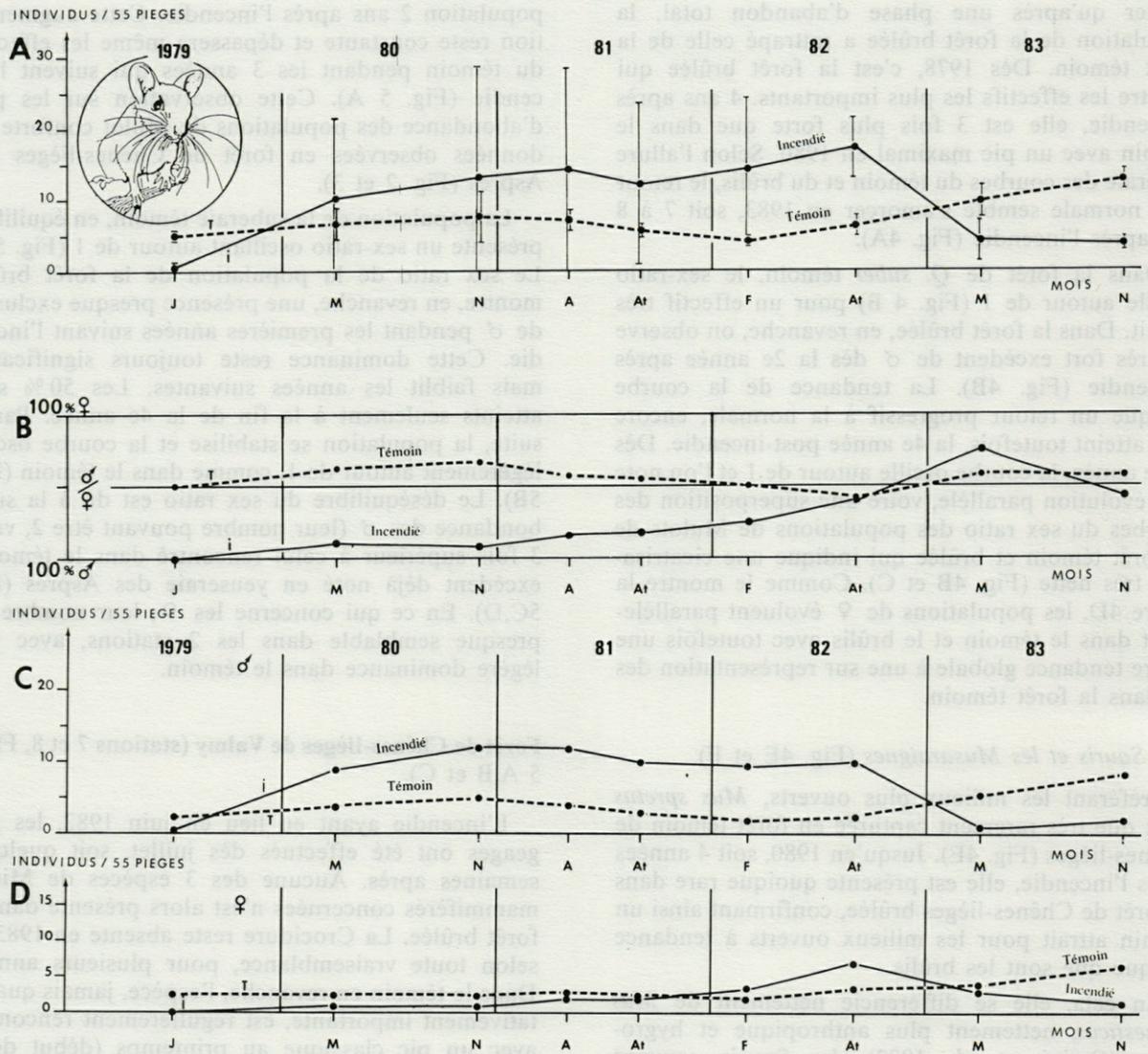


Fig. 5. — Evolution et comparaison des paramètres du peuplement de Mulots (*Apodemus sylvaticus*) (chiffre moyen d'individus et écart type par ligne de 55 pièges) en forêt de Chênes-lièges (*Quercus suber*) brûlée (I) et témoin (T), sur le versant sud-ouest des Albères (entre La Junquera et Capmany) de la 1^{ère} à la 5^e année incluses après l'incendie de septembre 1978. Trait continu I = incendié; trait discontinu T = témoin (non brûlé). A = nombre moyen de captures de Mulots; B = sex ratio; C = nombre de Mulots ♂; D = nombre de Mulots ♀.

Evolution and comparison of the parameters of Woodmouse settlements (*Apodemus sylvaticus*) (average number of individuals and deviation standard per line of 55 traps) in Cork oak forests (*Quercus suber*) burnt (I) and reference (T) on the south-west side of the Alberes (between La Junquera and Capmany) from the first up to and including the fifth year after the fire in September 1978. Continuous line I = burnt; broken line T = reference (unburnt). A = average number of captures of Woodmouse; B = sex ratio; C = number of Woodmouse ♂; D = number of Woodmouse ♀.

phénomène dans les forêts brûlées de Chênes-lièges des Aspres, le nombre de Souris étant toutefois moindre. La forêt de Valmy, plus sèche, correspond mieux aux exigences écologiques de cette Souris qui est, au sein des Micromammifères d'Europe occidentale, le meilleur indicateur du biome méditerranéen (Fayard, 1977; Fons, 1975; Fons *et al.*, 1980; Libois *et al.*, 1983).

Structure de la population de Mulots en forêt de Chênes-lièges brûlée (station 4) et témoin (station 3) de la 2^e à la 7^e année incluses après l'incendie de juillet 1976 (Fig. 7).

Les histogrammes de la figure 7 montrent l'âge approximatif (jeunes, subadultes, adultes) et l'état sexuel (♂ : actifs, semi-actifs, au repos; et ♀ : gestantes, allaitantes, au repos) de 2 populations de

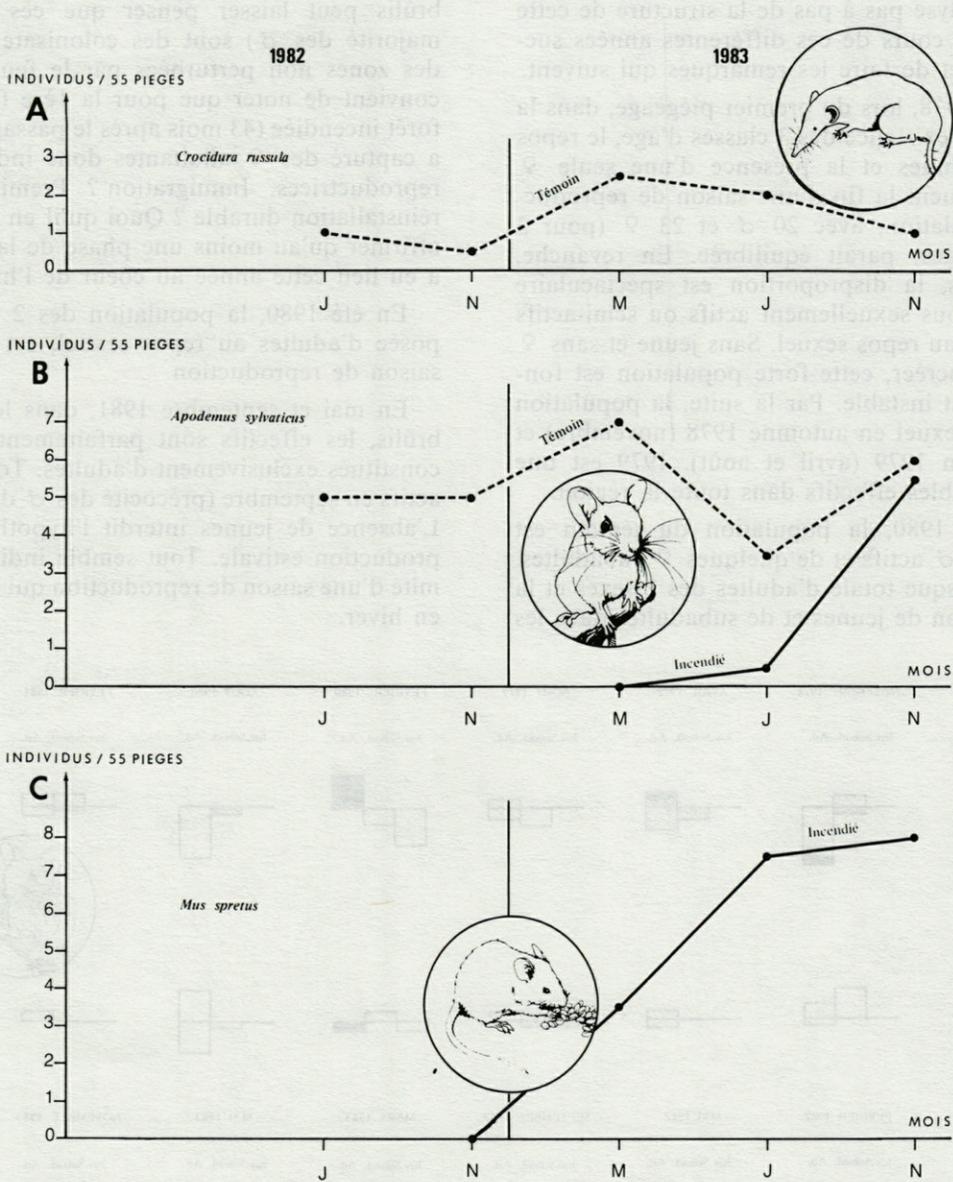


Fig. 6.— Evolution et comparaison des paramètres du peuplement de Micromammifères. A = Musaraigne musette (*Crocidura russula*); B = Mulot (*Apodemus sylvaticus*); C = Souris sauvage (*Mus spretus*) (chiffre moyen d'individus par ligne de 55 pièges) l'année de l'incendie (juin 1982) et l'année suivante, en forêt de Chênes-lièges (*Quercus suber*) brûlée (I) et témoin (T), située sur la commune d'Argelès-sur-Mer (forêt de Valmy). Trait continu I = incendié; trait interrompu T = témoin. A : nombre de captures de Musaraignes (absence totale de capture dans la station incendiée); B : nombre de captures de Mulots (après une période initiale d'effectifs nuls ou très réduits, cette espèce sera présente dès l'année suivant l'incendie); C : nombre de captures de Souris sauvages (absence totale de capture dans la station témoin).

Evolution and comparison of the parameters of micromammals settlements. A : white-toothed-shrew (*Crocidura russula*); B = Woodmouse (*Apodemus sylvaticus*); C : Wild mouse (*Mus spretus*) (average number of individuals per line of 55 traps) in the year of the fire (June 1982) and in the year after, in Cork oak forest (*Quercus suber*) burnt (I) and reference (T), in the area of Argeles-sur-Mer (forêt de Valmy). In continuous line I = burnt; in broken line T = reference. A = number of captures of White-toothed-shrews (total absence of capture in the burnt station); B = number of captures of Woodmouse (after an initial period of absence or quasi-absence, this species will be present immediately the year after the fire); C = number of captures of Wild mouse (total absence of capture in the reference station).

Mulots. L'analyse pas à pas de la structure de cette population au cours de ces différentes années successives permet de faire les remarques qui suivent.

En juillet 1978, lors du premier piégeage, dans la forêt témoin, l'existence des 3 classes d'âge, le repos sexuel des adultes et la présence d'une seule ♀ gestante indiquent la fin d'une saison de reproduction. La population, avec 20 ♂ et 23 ♀ (pour 3 lignes de pièges) paraît équilibrée. En revanche, dans le brûlis, la disproportion est spectaculaire entre 40 ♂, tous sexuellement actifs ou semi-actifs et 7 ♀ toutes au repos sexuel. Sans jeune et sans ♀ en état de procréer, cette forte population est fondamentalement instable. Par la suite, la population est au repos sexuel en automne 1978 (novembre) et très réduite en 1979 (avril et août). 1979 est une période de faibles effectifs dans toute la région.

En février 1980, la population du témoin est constituée de ♂ actifs et de quelques ♀ subadultes. L'absence presque totale d'adultes des 2 sexes et la forte proportion de jeunes et de subadultes dans les

brûlis peut laisser penser que ces animaux (en majorité des ♂) sont des colonisateurs provenant des zones non perturbées par le feu. Toutefois, il convient de noter que pour la 1ère fois dans cette forêt incendiée (43 mois après le passage du feu) l'on a capturé des ♀ allaitantes donc indiscutablement reproductrices. Immigration ? Premiers essais de réinstallation durable ? Quoi qu'il en soit, l'on peut affirmer qu'au moins une phase de la reproduction a eu lieu cette année au coeur de l'hiver.

En été 1980, la population des 2 stations, composée d'adultes au repos sexuel, est loin de toute saison de reproduction.

En mai et septembre 1981, dans le témoin et le brûlis, les effectifs sont parfaitement équilibrés et constitués exclusivement d'adultes. Tous les ♂ sont actifs en septembre (précocité des ♂ déjà soulignée). L'absence de jeunes interdit l'hypothèse d'une reproduction estivale. Tout semble indiquer la proximité d'une saison de reproduction qui aura donc lieu en hiver.

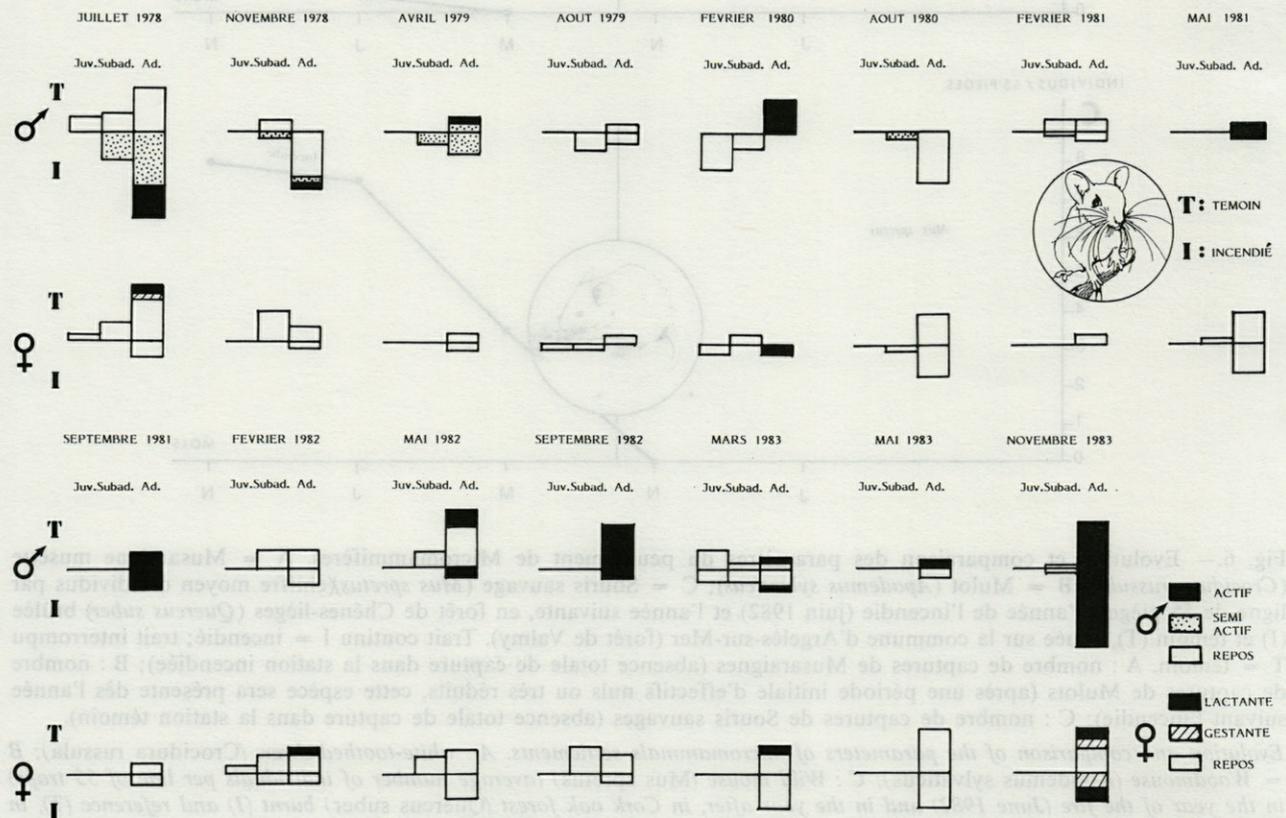


Fig. 7. — Ages approximatifs (Juv. = jeunes; Subad. = subadultes; Ad. = adultes) et état sexuel des populations de Mulots (*Apodemus sylvaticus*) des 2 sexes en forêt de Chênes-lièges (*Quercus suber*) brûlée (I) et témoin (T) des Aspres de la 2e à la 7e année incluses après l'incendie de juillet 1976. Comparaison entre les forêts incendiées (I) et témoin (T) non brûlée. ♂ : noir = sexuellement actifs; pointillé = semi actifs; blanc = repos sexuel. ♀ : noir = allaitantes; hachuré = gestantes; blanc = repos sexuel.

Approximate age (Juv. = young; Sub. = subadults; Ad. = adults) and sexual state of Woodmouse populations (Apodemus sylvaticus) of the two sexes, in Cork oak forest (Quercus suber) burnt and reference in the Aspres from the second up to and including the seventh year. ♂ : black = sexually active; glotted-line = semi-active; white = sexual repose. ♀ : black = suckling; hatched-line = pregnant; white = sexual repose.

Une seule ♀ est encore en lactation en février 1982, mais le repos de tous les autres adultes des 2 sexes et la présence de jeunes et de subadultes indiquent très clairement une reproduction hivernale déjà pressentie. En mai 1982, dans le témoin et le brûlis, toutes les ♀ sont au repos et la présence de quelques ♂ encore actifs confirme la fin de la saison de reproduction. A la fin de l'été (septembre 1982), tous les ♂ adultes sont actifs avant les ♀ pour la prochaine saison de reproduction hivernale. La présence des 3 classes d'âge chez les ♂ seulement (l'absence de ♀ jeunes ou subadultes est difficile à expliquer), les nombreux jeunes et la majorité des adultes au repos sexuel indiquent une fin de saison de reproduction. Au mois de mai suivant, la structure de la population, alors exclusivement composée d'adultes, dont de nombreuses ♀ toutes au repos

sexuel, confirme la fin de la saison de reproduction déjà pressentie en mars. On s'achemine donc vers le repos sexuel estival. En novembre 1983, la population des 2 stations, en équilibre, composée essentiellement d'adultes (♂ actifs et ♀ en lactation et gestation) démontre clairement l'existence d'une saison de reproduction automnale.

Evolution du peuplement de Micromammifères dans un maquis bas à Ajoncs dominants et Bruyères brûlé (station 10) et témoin (station 9) de la 1ère à la 6e année incluses après l'incendie (Tabl. I, Fig. 8 A et B).

La disparition des Musaraignes après l'incendie est immédiate, totale et durable (Fig. 8 A). Il faut attendre la 4e année pour constater la réapparition

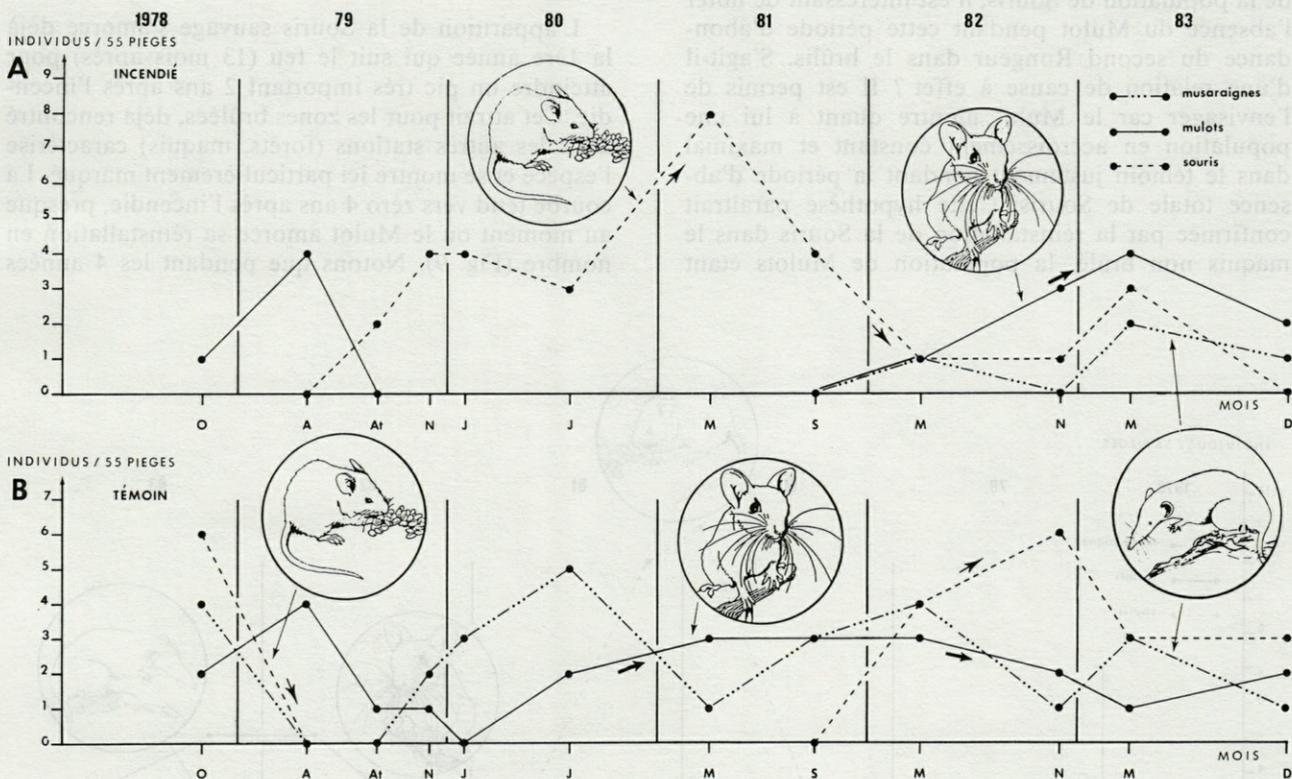


Fig. 8. — Evolution et comparaison des paramètres du peuplement de Micromammifères : Musaraigne musette (*Crocidura russula*), Mulot (*Apodemus sylvaticus*) et Souris sauvage (*Mus spretus*) (chiffre moyen d'individus par ligne de 55 pièges) dans un maquis bas à Ajoncs (*Ulex parviflorus*) dominants et Bruyères (*Erica*) brûlé et témoin situé sur les pentes du pic Joan (commune de Banyuls-sur-Mer) de la 1ère à la 6e année incluses après l'incendie d'août 1978. A, maquis incendié; B, maquis témoin (non brûlé). La disparition brutale et durable de la Souris sauvage dans le maquis témoin en avril 1979, suivie de son apparition et de son maintien dans le maquis brûlé dès août de la même année est spectaculaire. Notons alors la disparition totale du Mulot dans le brûlis et sa présence constante dans le témoin. Sa « réinstallation » dans le maquis brûlé se fera corrélativement à la disparition progressive de la Souris.

Evolution and comparison of the parameters of micromammal settlements : White-toothed-shrew (*Crocidura russula*), Woodmouse (*Apodemus sylvaticus*) and Wild mouse (*Mus spretus*) (average number of individuals per line of 55 traps) in a low-maquis with essentially furse (*Ulex parviflorus*) and heather (*Erica*) burnt and unburnt, located on the pic Joan slopes (city of Banyuls-sur-Mer) from the first up to and including the sixth year after the fire in August 1978. A, burnt maquis; B, maquis of reference (unburnt). The sudden and durable disappearance of the Wild mouse in the maquis of reference in April 1979 followed by its reappearance and its maintenance as early as August in the same year is spectacular. It should be observed that the Woodmouse is totally absent in the burnt-zone and always present in the reference-zone. Its « resettlement » in the burnt-maquis will be correlated to the progressive disappearance of the Wild mouse.

de l'espèce dans le milieu brûlé. Dans le témoin, en revanche, quoique jamais très abondante, *Crocidura russula* est toujours présente avec des pics et des creux correspondant aux variations saisonnières de la population en région méditerranéenne (Fons, 1975, 1976).

Bien qu'irrégulières, les captures de Souris sauvages dans le maquis non brûlé restent relativement importantes en 1978. Nulles dès 1979, elles ne redeviennent normales qu'à partir de 1982. L'absence totale de captures dans le témoin intervenant dès la 1ère année et se poursuivant à l'apparition de l'espèce dans la zone brûlée (avec un pic maximal en 1981 et une diminution très importante à partir de la fin de cette année). S'agit-il d'une véritable immigration ? d'un appel vers le vide ? d'une attirance trophique ? Parallèlement à ces mouvements de la population de Souris, il est intéressant de noter l'absence du Mulot pendant cette période d'abondance du second Rongeur dans le brûlis. S'agit-il d'une relation de cause à effet ? Il est permis de l'envisager car le Mulot montre quant à lui une population en accroissement constant et maximal dans le témoin justement pendant la période d'absence totale de Souris. Cette hypothèse paraîtrait confirmée par la réinstallation de la Souris dans le maquis non brûlé, la population de Mulots étant

alors en régression. C'est précisément à ce moment là qu'il devient à son tour dominant dans la zone brûlée, corrélativement à la disparition progressive de la Souris, à partir de la 5e année après l'incendie (Fig. 8).

Evolution du peuplement de Micromammifères dans un maquis bas à Chênes Kermes, Ajoncs, Cistes et Bruyères de la 2e à la 6e année incluses après l'incendie (station 11, Tabl. I, Fig. 9, Pl. 2).

Crocidura russula est totalement absente pendant plusieurs années après l'incendie (Fig. 9). Elle réapparaît seulement à partir de la 4e année et sa présence suivra alors les fluctuations saisonnières classiques connues chez l'espèce en région méditerranéenne.

L'apparition de la Souris sauvage s'amorce déjà la 1ère année qui suit le feu (13 mois après) pour atteindre un pic très important 2 ans après l'incendie. Cet attrait pour les zones brûlées, déjà rencontré dans les autres stations (forêts, maquis) caractérise l'espèce et se montre ici particulièrement marqué. La courbe tend vers zéro 4 ans après l'incendie, presque au moment où le Mulot amorce sa réinstallation en nombre (Fig. 9). Notons que pendant les 4 années

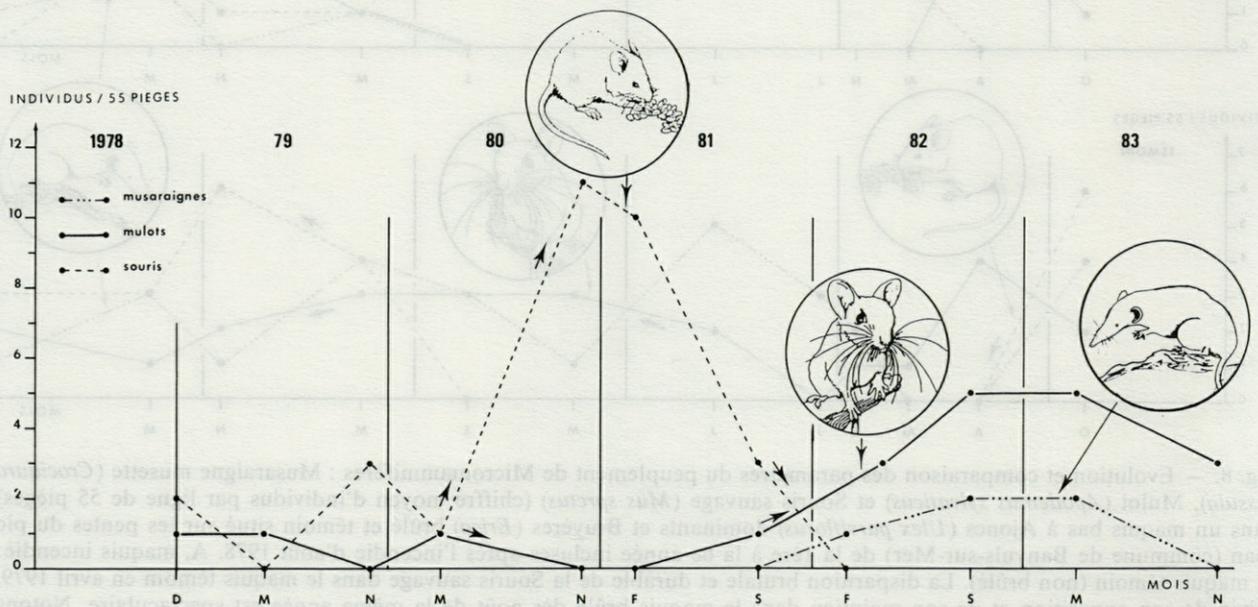
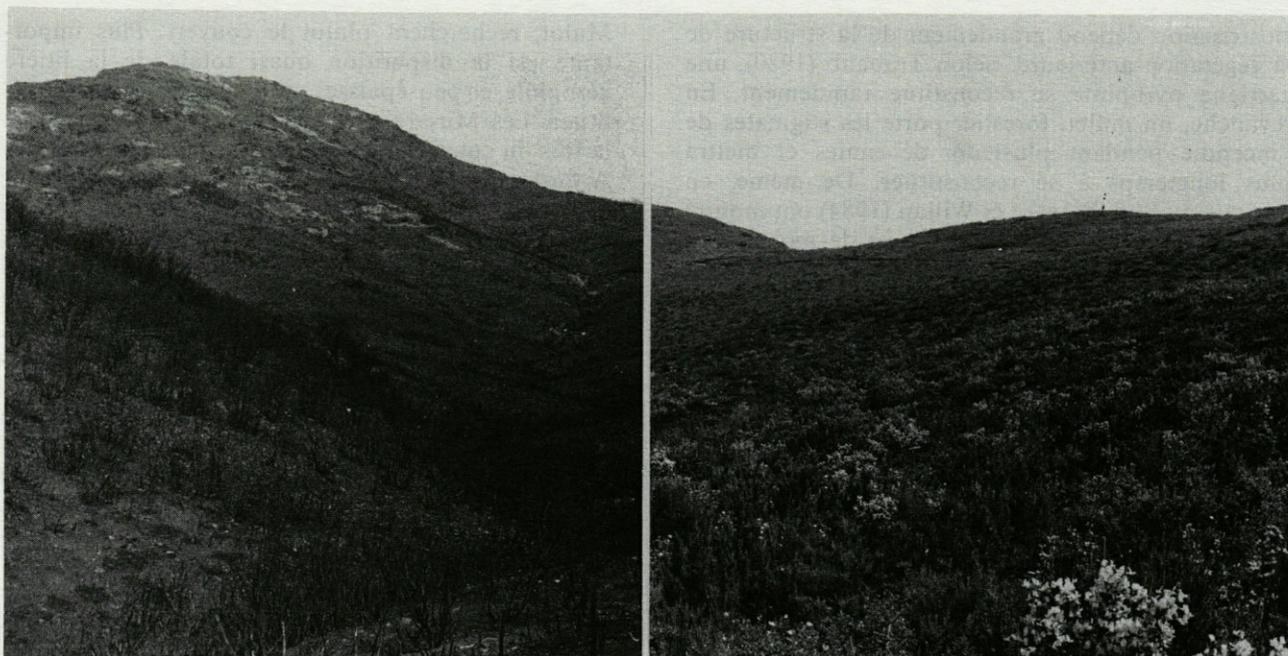


Fig. 9. — Evolution post incendie des paramètres du peuplement de Micromammifères : Musaraigne musette (*Crocidura russula*), Mulot (*Apodemus sylvaticus*), Souris sauvage (*Mus spretus*) (chiffre moyen d'individus par ligne de 55 pièges) dans un maquis bas à Chênes Kermes (*Quercus coccifera*), Ajoncs (*Ulex*), Cistes (*Cistus*), Bruyères (*Erica*) ... situé sur le versant sud-ouest du col de Banyuls, de la 2e à la 6e année incluses après l'incendie de septembre 1978. L'ensemble du massif ayant brûlé, aucun piégeage témoin n'a pu être effectué (Pl. II).

Post-fire evolution of the parameters of micromammals settlement : White-toothed-shrew (Crocidura russula), Woodmouse (Apodemus sylvaticus), Wild mouse (Mus spretus) (average number of individuals per line of 55 traps) in a low-maquis with kermes oaks (Quercus coccifera), furses (Ulex), cistes (Cistus), heathers (Erica) ... located on the south-west side of the col de Banyuls from the second up to and including the sixth year after the fire in September 1978. All the clump burnt so that no trapping could be done (Plate II).



Pl. II. — Maquis bas à Bruyères (*Erica*), Cistes (*Cistus*), Ajoncs (*Ulex*) ... (station 11), situé sur les 2 versants du Col de Banyuls (frontière franco-espagnole) : à gauche, juste après le passage de l'incendie de septembre 1978; à droite 5 années après.

Low-maquis with heathers (Erica), Cistes (Cistus) and furses (Ulex) ... (station 11) located on both sides of the Col de Banyuls (french-spanish boarder). Left : after the fire in September 1978; right : five years later.

précédentes, seuls quelques Mulots erratiques furent capturés. L'on peut donc penser que le pic des Souris est maximal lorsque le milieu est très ouvert et de ce fait déserté par le Mulot. Ce dernier réoccupera progressivement le maquis incendié aux dépens de la Souris qui le quittera alors définitivement après repousse de la végétation. Compétition interspécifique ? Ou simplement exigences écologiques et pression du milieu ? Vraisemblablement les deux !

La succession Souris-Mulot est remarquable dans ces 2 dernières stations. Dans ce cas schématique (2 espèces en cause) il ne semble pas irréaliste d'espérer démontrer par une étude éco-éthologique ultérieure les mécanismes de la succession et de faire alors la part de ce qui peut être attribué à la concurrence interspécifique, aux capacités colonisatrices inégales et aux différences dans les niches écologiques requises.

DISCUSSION

Les mécanismes intervenant dans la cicatrization d'un écosystème après incendie sont complexes et leurs effets quelquefois contradictoires. Plusieurs années après le passage du feu, faune et végétation sont encore indiscutablement dans un état de déséquilibre réciproque et la dynamique du retour à la normale (c'est-à-dire à un certain équilibre relatif

pour les stades non climaciques) est loin d'être comprise. Ce travail apporte quelques éclaircissements quant à l'impact du feu dans deux types de forêts méditerranéennes, la yeuseraie et la suberaie ainsi que des stades médians, bien différents des schémas classiques. Le mécanisme de la régénération varie dans le cas de 2 forêts méditerranéennes, non avec le stade initial de la végétation, mais avec le mode de repousse de celle-ci. Le feu se propage dans une forêt dense, non entretenue, envahie par un sous-bois épais et fait table rase de la végétation, mais 2 ans plus tard, l'aspect de la repousse sera différent. Les Chênes verts rejettent vigoureusement de souche et forment un stade buissonnant dense. Au contraire, les Chênes-lièges reverdissent très rapidement par l'extrémité des rameaux. L'aspect forestier est relativement conservé mais le feu favorisant le développement des strates basses, laisse le sol plus libre et donc le milieu plus ouvert. Dans le maquis, la séquence d'ouverture du milieu est encore plus accentuée et son influence sur le peuplement des Micromammifères plus significative. On y voit apparaître en nombre une espèce absente en forêt, *Mus spretus*, qui diminuera d'importance au fur et à mesure de la fermeture du milieu, au profit du Mulot, *Apodemus sylvaticus*, présent partout mais plus fréquent dans les biotopes fermés et qui, dès lors, se réinstalle.

D'après certains auteurs, le milieu, peu affecté, se régénère identique à lui-même alors que pour d'autres il subit des modifications profondes. En fait, la

cicatrisation dépend grandement de la structure de la végétation antérieure. Selon Trabaud (1980), une garrigue pyrophile se reconstitue rapidement. En revanche, un milieu forestier porte les stigmates de l'incendie pendant plusieurs décennies et mettra plus longtemps à se reconstituer. De même, en Afrique du Sud, Bigalke et Willan (1984) ont montré que le retour à la phase initiale est de moins d'un an dans une prairie et dépasse 40 ans dans une forêt. Pour Athias-Binche et Saulnier (1986), en suberaies les modifications subies par certains Arthropodes du sol sont profondes et le sous-système sol dont dépend la végétation est grandement perturbé. L'écosystème perd même temporairement son caractère forestier, le sous-bois, la litière et le sol fonctionnant comme une pelouse ou un maquis bas.

Tous les auteurs qui ont travaillé sur les conséquences des incendies sur la faune des petits Mammifères sont d'accord pour souligner la variété des réponses des différentes espèces à l'impact du feu. Dans une savane boisée du Manitoba, Tester (1965) a constaté une réoccupation rapide du brûlis par les Rongeurs. Une espèce du genre *Peromyscus* voyait quintupler ses effectifs, tandis que ceux d'un Campagnol, *Clethrionomys* sp. restaient inchangés. Dans le veld du parc national Krüger, en Afrique du Sud, Kern (1981) a analysé les réponses d'un Rongeur, *Tatera leucogaster* et d'un Insectivore, *Crocidura hirta* aux passages d'incendies et souligné leurs différences. C'est surtout Fox (1982), en Australie occidentale, qui en analysant 7 cas différents, a pu définir autant de types de réactions au feu chez les petits Mammifères. Ces réponses vont de la disparition totale et prolongée d'herbivores spécialisés à faible capacité de dispersion et d'adaptation jusqu'à la bonne adaptation au feu d'herbivores généralistes dont les juvéniles ont un important taux de survie. Nous pourrions multiplier les exemples. Dans notre travail, les 3 espèces de petits Mammifères ont réagi de façons très différentes :

- *Crocidura russula* a complètement disparu pour ne reparaitre qu'au bout de 4 ou 5 ans;
- *Mus spretus* a présenté des fluctuations spectaculaires dans un des milieux;
- *Apodemus sylvaticus* est demeuré présent dans tous les cas tout en subissant à la fois des fluctuations numériques importantes et un déséquilibre manifeste dans la structure des populations qui n'a disparu qu'au bout de 6 ans.

Ces différences inter-spécifiques sont liées aux nouvelles conditions créées par le feu. Ceux qui ont survécu au passage de l'incendie ou qui, par dispersion naturelle, ont atteint la zone brûlée laissée vide devront s'adapter à la réduction de la couverture végétale, à la suppression de la litière, à l'augmentation de la pression de prédation ainsi qu'à la diminution de la nourriture disponible.

La réduction de la couverture végétale affecte surtout certaines espèces de Rongeurs qui, tel le

Mulot, recherchent plutôt le couvert. Plus importante est la disparition quasi totale de la litière xérophile et peu épaisse qui a du mal à se reconstituer. Les Musaraignes se trouvent ainsi privées à la fois du couvert dans lequel elles circulaient et des Arthropodes qui constituaient leur nourriture. Leur disparition totale et durable des parties brûlées témoigne de leur impossibilité de s'adapter à ces conditions qui, pour elles, deviennent létales. Tous les auteurs ont souligné l'importance essentielle de la litière (Tester, 1965; Christian, 1977). Son absence, jointe à la disparition du tapis herbacé et des feuilles, augmente selon toute vraisemblance, la pression de prédation d'une part en facilitant le repérage par les Oiseaux et d'autre part en supprimant les possibilités de refuge. Dans la brousse épaisse de la Sierra Nevada californienne, Lawrence (1966) a pu noter, sur 480 ha, l'emplacement de nids de Rapaces diurnes et nocturnes et de Corbeaux. Avant le feu, on comptait 1,3 couples et l'année suivante, 9 étaient recensés. A la fin de l'étude, 3 ans plus tard, il n'en restait plus que 4. Cet accroissement du nombre de prédateurs est à notre avis également lié, dans ce cas, à l'arrivée en grand nombre des Rongeurs (*Peromyscus* sp.). Lors des incendies de brousses, Thiollay (1971) a obtenu des résultats comparables. Quant à la diminution de la nourriture disponible, elle est significative en ce qui concerne les Invertébrés (Athias-Binche, 1987). Le problème est tout autre pour les herbivores. Ceux qui se nourrissent des parties vertes des plantes doivent supporter une totale pénurie mais celle-ci n'est que provisoire, le tapis herbacé se reconstituant assez vite grâce à des espèces pionnières qui disparaîtront ultérieurement. Quant aux granivores, ils disposent de nombreuses graines et semences de toutes sortes. Ahlgren (1966) dans le nord-est du Minnesota a pu mettre en évidence l'importance des graines de Pins après un incendie, graines qui permettaient à un Rongeur granivore, *Peromyscus maniculatus*, d'occuper massivement le terrain brûlé.

Le suivi d'une population de petits Mammifères jusqu'au retour à la situation initiale a rarement été entrepris. La plupart des travaux portant sur ce sujet n'ont été poursuivis que pendant quelques années et ne mettent en évidence que les premiers stades de la reconstitution des écosystèmes. Le présent travail apporte de plus amples renseignements et englobe le phénomène dans sa totalité, permettant une étude diachronique de la succession des faunes.

Immédiatement après le passage du feu, les petits Mammifères semblent disparaître presque complètement. On trouve certes des cadavres, mais en petit nombre. Certains individus survivent très vraisemblablement dans des terriers profonds, des anfractuosités de murs de pierres sèches et des fissures de rochers. Selon Tester (1965), les petits Mammifères échappent à l'incendie en fuyant, en se cachant sous terre et sous les pierres ou encore en gagnant les îlots non brûlés. Il est possible, sinon probable, qu'un

certain nombre d'individus disparaîtront rapidement, blessés, intoxiqués par la fumée, etc... Pour Athias-Binche et Saulnier (1986), les modifications subies par certains Arthropodes du sol sont importantes en subéraie et le sous-système sol, dont dépendra la reprise de la végétation, est grandement perturbé. On observe conjointement une diminution brutale de la biomasse de la faune du sol et une disparition totale de la faune litiériste composée en majorité de formes de grande taille et de décomposeurs. Ces modifications de la faune du sol, jointes à la disparition de la litière, ont une influence sur la faune des Insectivores comme *Crocidura russula*, mais aussi peut-être des Rongeurs qui, tels les Mulots, ne sont pas strictement herbivores.

On trouve dans la bibliographie plusieurs exemples de successions de faune dans les premières années qui suivent le passage du feu (Cook, 1959; Gashviler, 1959; Tester, 1965; Sims et Buckner, 1972; Beck et Vogl, 1972; Kern, 1981; Rowe-Rowe et Lowry, 1982; Bigalke et Wilan, 1984). Tous les auteurs ont remarqué, dans tous les milieux étudiés, la disparition immédiate et prolongée des Insectivores mais n'ont pas poursuivi les observations un laps de temps suffisant pour être témoin de la recolonisation qui, dans la région méditerranéenne, se produit, comme nous l'avons vu de 4 à 6 ans après l'incendie.

En ce qui concerne les Rongeurs, on constate toujours une augmentation d'une espèce dont les populations deviennent plus importantes que celles des témoins. En Amérique du Nord, par exemple, l'espèce dont la densité augmente dans les brûlis récents est *Peromyscus maniculatus*. C'est ainsi que ce Rongeur représente 80,0 % des captures dans une zone brûlée du Wisconsin (Beck et Vogl, 1972). Dans nos piègeages, nous avons obtenu le même résultat dans la yeuseraie, où après une période d'effectifs très réduits les populations de Mulots augmentent jusqu'à dépasser celles des témoins. De même, en subéraie brûlée, l'effectif de Mulots atteint le triple de celui des témoins. Sans être identique, le cas du maquis est comparable mais il s'agit d'une autre espèce, la Souris sauvage.

La réaction au feu des trois espèces concernées par notre étude est donc différente.

Apodemus sylvaticus, le Mulot

Le Mulot est un petit Rongeur dont la forte valence écologique est connue. Il s'adapte à tous les milieux avec une préférence pour les milieux fermés. Il a de plus une forte capacité de dispersion, les individus se déplaçant d'une source de nourriture à l'autre et occupant les terrains laissés libres par vagues successives.

C'est aussi essentiellement mais non uniquement, un granivore. De ce fait, l'incendie d'une chênaie ne saurait être répulsif pour l'espèce puisque, nous avons vu, passé la période initiale où le sol est nu et dépourvu de litière, les rejets au pied des Chênes

verts et la végétation pionnière sous les deux chênaies lui assurent une couverture nécessaire et une nourriture abondante. Le Mulot se déplace facilement d'un champ moissonné, par exemple, à une zone intacte. Il dispose d'un domaine vital étendu qui a été évalué à environ 10 000 m² pour les ♂ dominants et 1 000 m² en moyenne pour les individus non dominants, ♂ et ♀ (Le Louarn et Saint Girons, 1977). La récente occupation d'une nouvelle surface se traduit par un déséquilibre dans la structure des populations. Le sex ratio, normalement voisin de 1 est d'abord en faveur des ♂. En subéraie, il atteint 5,7 en faveur des ♂, pionniers de la colonisation. Puis, les ♀ se font de plus en plus nombreuses et le sex ratio normal est recouvré vers la 6e année. Le déséquilibre des populations pionnières, colonisatrices est encore plus frappant si l'on détermine les classes d'âge et se poursuit pendant les premières années de la réoccupation. Les premiers arrivés sont des subadultes. Les jeunes n'apparaissent qu'au cours de la 4e année, attestant d'une occupation permanente du brûlis. L'absence de jeunes et de femelles actives doit être interprétée comme une absence de reproduction sur place.

Des incertitudes subsistaient au sujet du cycle reproducteur du Mulot en région méditerranéenne. L'arrêt de la reproduction estivale a été confirmé et un travail ultérieur résumera nos données sur cette question. Des observations comparables, mais non poursuivies jusqu'à leur terme, et le retour à l'équilibre, ont été faites par différents auteurs mettant également l'accent sur le déséquilibre du sex ratio, la colonisation par les subadultes et l'absence des jeunes après le feu (Sims et Buckner, 1973).

En région méditerranéenne, le Mulot semble le petit Mammifère le mieux adapté au feu dans tous les milieux, grâce à sa forte valence écologique qui le place dans la catégorie la plus privilégiée définie par Fox (1982).

Mus spretus, la Souris sauvage à queue courte

La Souris sauvage n'est jamais fréquente en forêt. Sa présence est irrégulière dans le maquis témoin. C'est une espèce des zones découvertes qui s'accommode bien des ressources alimentaires fournies par les pousses et repousses post-incendies. Dès l'année qui suit le feu, la Souris réapparaît dans le brûlis. Le pic manifesté 2 ans après le passage du feu et sa coïncidence avec une diminution très marquée du nombre des Mulots est un des résultats les plus caractéristiques de cette étude. Ce modèle *compétition/succession* peut s'expliquer par les exigences différentes des deux Rongeurs à l'égard du couvert mais, bien entendu, une compétition active ou passive vis-à-vis de la nourriture disponible ne saurait être exclue a priori. Inégalité des capacités colonisatrices, différences de niches écologiques, concurrence inter-spécifique, autant de champs ouverts pour de prochaines recherches sur les mécanismes des successions écologiques.

Crocidura russula, la Musaraigne musette

Le cas de cet Insectivore semble plus clair. Comme nous l'avons vu, tous les auteurs ont noté la disparition des petits Insectivores à la suite des incendies. Dans le cas de *Crocidura russula*, l'espèce réagit négativement à l'impact du feu. Elle perd à la fois le couvert par disparition de la litière et le vivre par diminution de la faune du sol et disparition de celle de la litière. Pourtant, un petit Insectivore, *Myosorex varius*, est le Mammifère le plus commun dans tous les types d'habitat après le passage du feu au Natal (Rowe-Rowe et Lowry, 1982). Pour les auteurs, ceci s'expliquerait par les habitudes de l'espèce qui vit dans des terriers où la chaleur dégagée par le feu reste supportable ou sous des pierres. La nourriture est assurée par les Invertébrés qui ont pu échapper au feu, vite relayés par l'arrivée d'un grand nombre de Sauterelles colonisant le tapis herbacé qui repousse en quelques jours. Les conditions de vie sont donc tout à fait différentes. La Musaraigne musette réapparaît dans les zones brûlées dès la reconstitution de la litière et donc de la faune des Invertébrés (Prodon *et al.*, 1984; Athias-Binche et Saulnier, 1986; Saulnier et Athias-Binche, 1986; Athias-Binche *et al.*, 1987).

Toutes les questions soulevées par les successions de faune de petits Mammifères après incendie ne sont pas résolues par notre étude. En vue de continuer les recherches, un quadrat a été posé en milieu brûlé. Il couvre 16 ha et est suivi depuis 1987.

Une des questions les plus passionnantes est celle de la réoccupation d'un « îlot brûlé » par des animaux venus des zones intactes ou demeurés en petit nombre dans la partie incendiée. L'étude des endoparasites, en particulier des Helminthes, a ouvert de ce point de vue quelques pistes intéressantes qui ne sont pas sans rappeler celles suivies lors des études de faunes insulaires. Ce sera l'objet d'un travail ultérieur.

CONCLUSION

Des études diachroniques concernant la dynamique des successions écologiques post-incendie de petits Mammifères ont été entreprises dans différents écosystèmes des Pyrénées-Orientales : forêts de Chênes et maquis.

Ce suivi mené pendant 6 années successives a donné lieu à un premier travail descriptif qui a permis d'entrevoir des possibilités de modélisation. Nous proposons ici deux modèles de recolonisation concernant deux espèces de Rongeurs, le Mulot et la Souris sauvage. Un modèle *Démographie/Ethologie* s'applique au Mulot chez qui la recolonisation est le fait de stades mobiles (jeunes ♂) non reproducteurs; un modèle *Compétition/Succession* chez le couple de Rongeurs, Souris-Mulots mis en évidence par la succession de pics d'abondance.

Un Insectivore, la Musaraigne musette, disparaît pendant plusieurs années post incendie et les paramètres démographiques de sa recolonisation n'ont pu être dégagés.

La vitesse de la recolonisation dépend de la capacité de dispersion, des migrations presque uniquement allochtones dans les divers cas envisagés et des stratégies démographiques qui jouent un rôle important et ont été étudiées chez l'espèce la mieux représentée, le Mulot.

La succession des faunes, malgré la diversité des réponses observées, apparaît essentiellement liée aux modifications de la couverture végétale. L'ouverture, puis la fermeture du milieu conditionnent les populations des Rongeurs, tandis que l'Insectivore est lié à l'élimination puis à la lente régénération de la litière et de la faune du sol. Le Mulot, particulièrement adaptable, est un bon colonisateur.

REMERCIEMENTS — Ce travail fait partie d'une étude pluridisciplinaire menée par l'équipe « Structure et fonctionnement des écosystèmes terrestres », U.A. 117 au C.N.R.S., Laboratoire Arago. Il a bénéficié du soutien financier du Ministère de l'Environnement (Comité Faune-Flore) Convention de recherche n° 78-75 et d'un contrat CEE/CNRS n° ENV-804-F (R.S.) Proposition n° 02 414. Le travail sur le terrain n'aurait pu être accompli sans l'aide inconditionnelle de Thierry Fons. Qu'il reçoive ici nos remerciements. Mme M.Th. Panouse et M. F. Delcueillierie ont participé à la traduction anglaise des résumés et légendes. Nous les en remercions également. Les silhouettes des Rongeurs sont extraites de Saint Girons (1973), modifiées.

BIBLIOGRAPHIE

- ALHGREN C.E., 1966. Small mammals and reforestation following prescribed burning. *J. Forest.*, 64 : 614-618.
- ALHGREN I.F. & ALHGREN C.E., 1960. Ecological effects of forest fires. *Bot. Rev.*, 26 : 483-533.
- AMIGO J.J., 1979. Contribution à l'étude des feux de forêts. L'incendie de juillet 1976 dans les Aspres (Pyrénées-Orientales). *Confient* : 95-96-97 : 180 p.
- ATHIAS-BINCHE F., 1987. Modalités de la cicatrization des écosystèmes méditerranéens après l'incendie : cas de certains Arthropodes du sol. 3. Les Acariens Uropodides. *Vie Milieu*, 37(1) : 39-52.
- ATHIAS-BINCHE F. & SAULNIER L., 1986. Modalités de la cicatrization des écosystèmes méditerranéens après incendie : cas de certains Arthropodes du sol. I. Introduction, stations d'étude. *Vie Milieu*, 36(3) : 117-124.
- ATHIAS-BINCHE F., BRIARD J., FONS R., & SOMMER F. Study of ecological influence of fire on fauna in mediterranean ecosystems (soil and above ground layer). Patterns of post-fire recovery. *In* : Influence of fire on the stability of the mediterranean ecosystems. European Sciences Foundation project « Forest ecosystems research » Network (FERN), sous presse.

- BRAUN-BLANQUET J., 1936. La forêt d'Yeuse Languedocienne (*Quercion ilicis*). Monographie phytosociologique. *Mem. Soc. Etud. Sci. Nat. Nîmes*, 5 : 147 p.
- BECAT J., 1973. Les Albères. Mutations économiques d'une montagne méditerranéenne : montagne-providence du passé, montagne paysage d'aujourd'hui. *Conflent*, 61 : 1-47.
- BECK A.M. & VOGL R.J., 1972. The effect of spring burning on rodent populations in a brush prairie savanna. *J. Mammal.*, 53 : 336-346.
- BIGALKE R.C. & WILLAN K., 1984. Ecological effects of fire in south african ecosystems. Cap. 12 : Effects of fire regime on faunal composition and dynamics. *Ecological Studies*, 48 : 426 p.
- CHAMRAD A.D. & DODD J.D., 1972. Prescribed burning and grazing for Prairie Chicken habitat manipulation in the Texas coastal prairie. *Proc. Annu. Tall Timbers Fire Ecol. Conf.*, 12 : 257-276.
- CHRISTIAN D.P., 1977. Effects of fire on small mammal populations in a desert Grassland. *J. Mammal.*, 58 : 423-427.
- CHEW R.M., BUTTERWORTH B.B. & GRECHMAN R., 1959. The effects of fire on the small mammal populations of a chaparral. *J. Mammal.*, 40 : 253.
- COOK S.F., 1959. The effect of fire on a population of small rodents. *Ecology*, 40 : 102-108.
- COOPER C.F., 1961. The ecology of fire. *Sci. Amer.*, 204 : 150-160.
- FAYARD A. & EROME G., 1977. Les micromammifères de la bordure orientale du Massif Central. *Mammalia*, 41 : 301-319.
- FONS R., 1975. Contribution à la connaissance de la Musaraigne étrusque *Suncus etruscus* (Savi, 1822). Thèse Univ. P. et M. Curie, Paris VI, 199 p.
- FONS R., 1976. Premières données sur l'écologie de *Suncus etruscus* (Savi, 1822). Comparaison avec deux autres Crocidurinae *Crocidura russula* (Hermann, 1780) et *Crocidura suaveolens* (Pallas, 1811) (Insectivora : Soricidae). *Vie Milieu*, 25C : 315-359.
- FONS R., 1984. Impact écologique du feu sur les micromammifères. Dynamique du repeuplement. In : Modalités de la cicatrification des écosystèmes méditerranéens après l'incendie. Evolution de la macro et microfaune en fonction de la régénération de la végétation. Rapport Ministère de l'Environnement. Convention de Recherche n° 81376, pp. 115-153. Offset, Laboratoire Arago.
- FONS R., 1986. Modalités de cicatrification des écosystèmes méditerranéens après l'incendie : Evolution et dynamique du repeuplement des Micromammifères. In : Impact des feux de forêts en région méditerranéenne : modalités de cicatrification de la faune et des écosystèmes. Proposition pour une gestion scientifique des paysages et de la faune. Contrat CEE/CNRS n° ENV-BO4-F(RS). Offset, Laboratoire Arago, 29 p.
- FONS R. & GRABULOSA I. Les micromammifères de l'Albère (P.-O.) (France). Quelques aspects de l'influence des incendies sur des écosystèmes méditerranéens. Evolution et dynamique du repeuplement en micromammifères après l'incendie. Journées d'Etude de l'Albère, La Junquera, Espagne, 17-19 octobre 1986, sous presse.
- FONS R., LIBOIS R. & SAINT GIRONS M.C., 1980. Les Micromammifères dans le département des Pyrénées-Orientales. Essai de répartition altitudinale en liaison avec les étages de végétation. *Vie Milieu*, 30 (3/4) : 285-299.
- FOX B.J., 1982. Fire and mammalian secondary succession in an Australian coastal heath. *Ecology*, 63 : 1332-1341.
- GARREN K.H., 1953. Effect of fire on the vegetation of southeastern United States. *Bot. Rev.*, 9 : 617-654.
- GASHWILLER J.S., 1959. Small mammal study in West-Central Oregon. *J. Mammal.*, 40 : 128-138.
- GAUSSEN H., 1948. Carte de la végétation de la France, feuille 78. Perpignan.
- KERN N.G., 1981. The influence of fire on populations of small mammals of the Krüger National Park. *Koede*, 24 : 125-157.
- KIRSCH L.M. & KRUSE A.D., 1972. Prairie, fire and wildlife. *Proc. Annu. Tall Timbers Fire Ecol. Conf.*, 12 : 289-303.
- KOEHLER G. & HORNOCKER M.G., 1977. Fire effects on marten habitat in the Selway-Bitterroot wilderness. *J. Wildlife Manag.* 41 : 500-505.
- KOMAREK E.V. (Ed). 1969. Ecological animal control by habitat management. Tall Timbers Res. Sta., Tallahassee, 244 p.
- KUHNHOLTZ-LORDAT G., 1958. L'écran vert. *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat.*, sér., B, 9 : 276 pp.
- LAWRENCE G.E., 1966. Ecology of vertebrate animals in relation to chaparral fire in the Sierra Nevada foothills. *Ecology*, 47 : 278-291.
- LIBOIS R., FONS R. & SAINT GIRONS M.C., 1983. Le régime alimentaire de la Chouette Effraie dans le département des Pyrénées-Orientales. Analyses des variations éco-géographiques. *Terre Vie*, 37 : 187-217.
- LE LOUARN H. & SAINT GIRONS M.C., 1977. Les Rongeurs de France. Faunistique et Biologie. *Ann. Zoologie-Ecologie animale*, n° h.s., 161 p.
- PICOZZI N., 1968. Grouse bags in the relation to the management and geology of heather moors. *J. Appl. Ecol.*, 5 : 483-488.
- PRODON R., FONS R., 1985. L'impact du feu sur la végétation, les Oiseaux et les Micromammifères dans diverses formations méditerranéennes des Pyrénées-Orientales. Premiers résultats. *Terre Vie*, 39 : 129-158.
- PRODON R., FONS R. & ATHIAS-BINCHE F., 1986. Effects of fire on animal communities in the Mediterranean area. IV International Congress of Ecology, Syracuse, New-York.
- PRODON R., FONS R. & ATHIAS-BINCHE F., 1987. The impact of fire on animal communities in Mediterranean area, pages 121-157. In : The role of fire in ecological systems. Ed. L. Trabaud SPB Academic Publishing. The Hague.
- QUEZEL P., 1974. Les forêts du pourtour méditerranéen. U.N.E.S.C.O. Programme Homme et Biosphère, Comm. Nat. fr. MAB., 53 p.
- ROWE-ROWE D.T. & LOWRY P.B., 1982. Influence of fire on small-mammal populations in the Natal Drakensberg. *South.Afr.J.Wild Res.*, 12 : 130-139.
- SAINT GIRONS M.C., 1973. Les mammifères de France et du Bénélux (faune marine exceptée). Doin Paris, 481 p.
- SAULNIER L. & ATHIAS-BINCHE F., 1986. Modalités de la cicatrification des écosystèmes méditerranéens après incendie : cas de certains Arthropodes du sol. 2. Les Myriapodes édaphiques. *Vie Milieu*, 36(3) : 191-204.
- SIMS H.P. & BRUCKNER Ch.H., 1973. The effect of clear cutting and burning of *Pinus banksiana* forests on the Populations of small Mammals in Southeastern Manitoba. *Am. Midl. Natur.*, 90 : 228-231.

- SPITZ F., 1969. L'échantillonnage des populations de petits mammifères. *In* : Lamotte et Bourlière (Eds). *Problèmes d'Ecologie*, 4, Masson. Paris : 153-188.
- STODDARD H.L., 1936. Relation of burning to timber and wildlife. *Proc. 1st N.A. Wild.Conf.*, 1 : 1-4.
- SOMMER F., 1986. Modalités du repeuplement en fourmis après incendie dans différentes formations végétales méditerranéennes. *In* : Modalités de cicatrisation des écosystèmes méditerranéens après l'incendie. Evolution de la macro et microfaune en fonction de la régénération de la végétation. Rapport Ministère de l'Environnement. Convention de recherche n° 81376 : 97-114. Offset, Laboratoire Arago.
- TESTER J.R., 1965. Effects of a controlled burn on small mammals in a Minnesota Oak-Savanna. *Amer.Midl.Natur.*, 82 : 240-243.
- THIOLLAY J.M., 1971. L'exploitation des feux de brousse par les Oiseaux en Afrique. *Alauda*, 39 : 54-72.
- TORREGROSSA-ORTS M., FONS R., FELIU C., GALAN-PUCHADES M.T. & MAS-COMA S. Configuration de la Helmintofauna parasita de los micromamíferos de la Albera. *Jornades d'Estudi de l'Albera* (La Junquera, Espagne), sous presse.
- TRABAUD L., 1980. Impact biologique et écologique des feux de végétation sur l'organisation, la structure et l'évolution de la végétation des zones de garrigues du Bas-Languedoc. Thèse Montpellier, 291 p.
- VOGL R.J., 1977. Fire : a destructive menace or a natural process. *In* : Recovery and restoration of damaged ecosystems, Cairns, J. Dickson, K.L., Herrick, G.E. (Eds). University Press of Virginia.
- WESTEMEIER R.L., 1972. Prescribed burning in grassland management for prairie chickens in Illinois. *Proc. Annu. Tall.Timbers.Fire.Ecol.Conf.*, 58 : 241-246.
- Reçu le 27 novembre 1987; received November 27, 1987
 Accepté le 20 juin 1988; accepted June 20, 1988
- FONS R., LIBOIS R. & SAINT GIRON M.C., 1987. Les micromammifères dans le département des Pyrénées-Orientales. Analyse des variations éco-géographiques. *Vegetatio* 73 : 181-217.
- LIBOIS R., FONS R. & SAINT GIRON M.C., 1987. Le régime alimentaire de la Chiroptère Eptesicus dans le département des Pyrénées-Orientales. *Analyses des variations éco-géographiques*. *Vegetatio* 73 : 181-217.
- LE LOUARN H. & SAINT GIRON M.C., 1977. Les rongeurs de France. Faunistique et Biologie. *Ann. Zool. Écol. Syst.* n. 8, 181 p.
- PICOZZI N., 1968. Groupes pays in the relation to the management and geology of heather moors. *J. Appl. Ecol.* 5 : 483-488.
- PRODON R., FONS R., 1985. L'impact du feu sur la végétation, les Oiseaux et les Micromammifères dans diverses formations méditerranéennes des Pyrénées-Orientales. Premiers résultats. *Vegetatio* 73 : 159-180.
- PRODON R., FONS R. & ATHIAS-BINCHE F., 1986. Effects of fire on animal communities in the Mediterranean area. *IV International Congress of Ecology*, Syracuse, New York.
- PRODON R., FONS R. & ATHIAS-BINCHE F., 1987. The impact of fire on animal communities in Mediterranean areas. pages 121-157. *In* : The role of fire in ecological systems. Ed. J. Trabaud. SPB Academic Publishing, The Hague.
- QUEXEL P., 1974. Les forêts du pourtour méditerranéen. U.N.E.S.C.O. Programme Homme et Biosphère. *Comm. Nat. Fr. MAB*, 33 p.
- ROWE ROWE D.T. & LOWRY P.B., 1982. Influence of fire on small-mammal populations in the Natal Drakensberg. *South Afr. Wildl. Res.* 12 : 130-139.
- SAINT GIRON M.C., 1973. Les mammifères de France et du Bénélux (faune marine exceptée). *Doct. Paris*, 481 p.
- SAULENIER L. & ATHIAS-BINCHE F., 1988. Modalités de la cicatrisation des écosystèmes méditerranéens après incendie : cas de certains Arthropodes du sol. *Les Myriapodes éphémères*. *Verh. Mitt. 36(3)* : 191-204.
- SIMS H.P. & BRUCKNER C.H., 1973. The effect of clear cutting and burning of Pinus banksiana forests on the populations of small mammals in Southeastern Manitoba. *Am. Midl. Natur.* 90 : 228-231.
- CHIU R.M., BUTTERWORTH B.B. & GRECHMAN R., 1979. The effects of fire on the small mammal populations of a chaparral. *J. Mammal.* 40 : 233.
- COOK S.E., 1959. The effect of fire on a population of small rodents. *Ecology* 40 : 101-108.
- GOOPER C.F., 1961. The ecology of fire. *Sci. Amer.* 204 : 150-160.
- FAYARD A. & EROME G., 1977. Les micromammifères de la bordure orientale du Massif Central. *Mammalia* 41 : 301-318.
- FONS R., 1975. Contribution à la connaissance de la faune des rongeurs (Sauri, 1825). *Thèse Univ. P. et M. Curie, Paris VI*, 189 p.
- FONS R., 1976. Premiers données sur l'écologie de Sorex araneus (Sauri, 1825). *Comparaison avec deux autres Crocidurines Crocidura murina* (Hermann, 1780) et Crocidura russula (Fallax, 1811) (Insectivora). *Societas Ver. Mitt.* 25C : 315-359.
- FONS R., 1984. Impact écologique du feu sur les micromammifères. Dynamique du repeuplement, la modification de la structure des écosystèmes méditerranéens après l'incendie. Evolution de la macro et microfaune en fonction de la régénération de la végétation. Rapport Ministère de l'Environnement. Convention de Recherche n° 81376. pp. 113-132. Offset, Laboratoire Arago.
- FONS R., 1986. Modalités de cicatrisation des écosystèmes méditerranéens après l'incendie : Evolution et dynamique du repeuplement des Micromammifères dans les forêts de la région méditerranéenne : modalités de cicatrisation de la faune et des écosystèmes. Proposition pour une gestion scientifique des paysages et de la faune. Contrat CEE-CNRS n° ENV-804-FRS). Offset, Laboratoire Arago, 39 p.
- FONS R. & GRABULOSA I., 1985. Quelques aspects de l'Albera (P.-O.) (France). Quelques aspects de l'impact des incendies sur des écosystèmes méditerranéens. Evolution et dynamique du repeuplement en micromammifères après l'incendie. *Jornades d'Estudi de l'Albera*. La Junquera, Espagne, 13-19 octobre 1985, sous presse.
- FONS R., LIBOIS R. & SAINT GIRON M.C., 1980. Les micromammifères dans le département des Pyrénées-Orientales. Etat de la régénération animale en liaison avec les stades de la végétation. *Verh. Mitt.* 30 (3-4) : 252-298.

LE PEUPEMENT DE ROTIFERES LIBRES DE DEUX LACS-TOURBIERES DU PUY-DE-DOME (FRANCE)

*Rotifer communities in two peat-bog lakes
in the Puy-de-Dôme (France)*

A.-J. FRANCEZ

Station Biologique de Besse-en-Chandesse, B.P. 45

F-63170 Aubiere

Nouvelle adresse : I.N.R.A. Station d'Agronomie, 12 av. du Brézet

F-63100 Clermont-Ferrand

ROTIFERES
PEUPEMENT
ECOSYSTEME TOURBIERE
BAS-MARAIS
HAUT-MARAIS
ACTIVITE HUMAINE

RÉSUMÉ — Cette étude, menée en 1981, présente les caractéristiques des peuplements de Rotifères des lacs-tourbières de Chambedaze et de La Godivelle (Puy-de-Dôme, France). Dans chaque site, les biotopes prospectés sont la zone littorale de lac (faciès pionnier de colonisation), le bas-marais mésotrophe, le bas-marais oligotrophe et le haut-marais; cette série de stations correspond aux principaux stades de développement de la tourbière. A titre comparatif les Rotifères des fosses de tourbage (faciès de recolonisation) ont aussi été analysés. Les peuplements sont composés d'un large contingent d'espèces habituellement rencontrées dans ces milieux. Toutefois, le pourcentage d'espèces spécialistes est plus élevé à Chambedaze (42 sur un total de 61) qu'à La Godivelle (28 espèces sur un total de 53), soit 69 % contre 53 % respectivement. Dans les Sphaignes, la biomasse est essentiellement constituée par les Bdelloïdes, les Monogonontes sont en général bien moins représentés; dans les zones littorales de lac et les fosses le phénomène inverse est enregistré. La diversité spécifique varie assez fortement au cours d'un cycle saisonnier. Les biotopes aquatiques ont une diversité faible en été. Le bas-marais oligotrophe semble être le faciès le plus diversifié. Chaque stade de formation de la tourbière abrite des faunes typiques mais les peuplements sont préférentiellement dominés par des espèces à large amplitude d'habitat. Les espèces spécialistes apparaissent par groupes bien définis dans le temps mais sont rarement très abondantes. La confrontation des résultats obtenus dans les deux lacs-tourbières fait ressortir les modifications de structure induite par l'activité humaine. Celle-ci se traduit, à la Godivelle, par une tendance à l'uniformisation de l'organisation des peuplements des faciès sphagneux, les stades les plus évolués étant moins typiques comparés à ceux de Chambedaze.

ROTIFERS
COMMUNITY
MIRE ECOSYSTEM
FEN
BOG
MIRE EXPLOITATION

ABSTRACT — This study, carried on 1981, presents the characteristics of Rotifer communities in the peat-bog lakes of Chambedaze and La Godivelle (French Massif Central). The biotopes surveyed were the lake littoral zone (pioneer facies of colonization), the mesotrophic and oligotrophic fens and the ombrogenous bog, which correspond to the main stages of development of the peat-bog. The Rotifer communities of artificial pools (recolonization facies) were also analyzed as a comparison. The oligotrophic fen and the raised bog at La Godivelle are less true to type due to the scope of human activity. The communities are made up of a large contingent of species generally encountered in these environments. The percentage of specialist species however is higher at Chambedaze (42 species for a total of 61, that is to say 69%) than at La Godivelle (28 out of 53, which represents only 53%). In the peat mosses, the biomass is mainly made up of Bdelloidea, while Monogononta are generally less in evidence; in artificial pools and lake littoral zones, the reverse phenomenon is observed. There is a fairly considerable variation in the species diversity during a seasonal cycle. Aquatic biotopes have a weak diversity in summer.

The most diversified facies would seem to be the oligotrophic fen. Each stage in the formation of the peat-bog harbours true to type fauna but the communities are dominated by species which range over a wider habitat. The specialist species appear temporally in well defined groups but are rarely abundant. The comparison of the results obtained in the two peat-bog lakes reveal the structural modifications brought about by human activity. At La Godivelle, this is seen in a tendency towards standardization of the organization of Rotifer communities in the different sphagnum facies.

1. INTRODUCTION

Les observations relatives aux Rotifères sont peu nombreuses aussi bien en France (Batut, 1965; Pourriot, 1965) qu'en dehors de notre pays où les études traitent surtout de la taxonomie et de la biogéographie des espèces avec parfois des précisions sur leur autoécologie (Lucks, 1912; Hauer, 1929/1935; Wulfert, 1950 & 1960 en Allemagne; Radwan, 1974 en Pologne; Rodewald, 1935; Go-deanu 1970 en Roumanie; Myers, 1942 aux Etats-Unis).

Les premiers travaux que nous avons publiés sur les Rotifères des tourbières s'inscrivent dans cette perspective (Francez, 1980, 1981). A l'aide de ces données qualitatives, nous avons pu néanmoins mettre en évidence d'une part, le rôle de certains paramètres de répartition (gradient d'humidité, facteur temps) et, d'autre part, l'individualisation de faunules rotifériennes propres à chacun des principaux faciès étudiés (Francez & Devaux, 1985).

Compte-tenu de ces résultats et afin de mieux définir écologiquement la communauté de Rotifères (Rotifères sessiles exceptés, non retenus dans ce travail), nous avons poursuivi nos investigations en menant une étude quantitative orientée selon les considérations suivantes :

- celle d'un stade de formation donné pour approfondir la connaissance des groupements d'espèces décrits (Francez & Devaux, *loc.cit.*) en intégrant les Bdelloïdes;
- celle de la dimension temporelle à l'intérieur de chaque faciès, une analyse plus fine devant permettre de préciser la succession intrafaciès des biocénoses rotifériennes;
- celle de la dynamique de l'écosystème tourbière en comparant les principaux stades d'évolution choisis le long du gradient d'humidité et d'acidité;
- celle du contexte régional en confrontant les résultats obtenus dans deux lacs-tourbières de même origine et d'âge approximativement équivalents;
- celle de l'étude de la structure des peuplements en faciès vierge et en faciès modifié par l'activité humaine (approche évolutive, Oriens, 1974).

Le but de cette publication est donc de présenter les résultats obtenus dans cette perspective et de dégager quelques caractéristiques de la structure des

peuplements de Rotifères des tourbières et de leur dynamique évolutive afin d'évaluer dans quelle mesure ils peuvent constituer un outil pour la compréhension du fonctionnement de cet écosystème particulier.

2. MATERIEL ET METHODES

2.1. Sites et stations prospectés

Les lacs-tourbières de Chambedaze et de La Godivelle se situent sur la bordure nord du Cézallier dans le Puy-de-Dôme à proximité des bourgs de Besse-en-Chandesse et d'Egliseneuve d'Entraigues. Leur altitude respective est de 1 147 m et 1 204 m.

Les stations d'étude ont été établies le long d'un gradient d'acidité croissante et d'humidité décroissante lié au contexte évolutif de la tourbière caractérisé par un processus d'atterrissement. Nous avons prospecté, pour chaque site :

- la zone littorale de lac, faciès de colonisation, qui abrite les plantes pionnières de la tourbière, *Menyanthes trifoliata*, *Potentilla palustre*, *Equisetum fluviatile* ainsi que des Cypéracées (station 1);
- le bas-marais mésotrophe qui s'individualise avec *Sphagnum teres* et *S. warnstorffii* (station 2) sur le tremblant consolidé;
- le bas-marais oligotrophe/haut-marais actif à *Sphagnum apiculatum*, *S. angustifolium*, *S. magellanicum*, phase clé du développement de la tourbière car puissant générateur de tourbe (station 3);
- le haut-marais évolué à *Sphagnum nemoreum* (station 4) constituant la phase ultime de formation dans laquelle le processus de tourbification est faible ou nul;
- la fosse de tourbage (station 1'), vestige de l'exploitation ancienne de la tourbe du haut-marais, recolonisée par la végétation turficole.

Le site de La Godivelle a subi, au niveau des derniers stades de développement, des modifications en rapport avec l'activité humaine : extraction de tourbe relativement récente et d'ampleur assez importante dans le haut-marais actif, fauchage toujours actuel du haut-marais évolué. Il forme par conséquent un ensemble moins homogène que le site de Chambedaze. Le type de végétation des deux fosses

de tourbage diffère également : essentiellement Sphaignes (*Sphagnum cuspidatum* à Chambedaze, *Carex* et *Sphagnum* à la Godivelle).

Les données sur la végétation et la physico-chimie des deux lacs-tourbières sont rassemblées dans l'article de Mollet *et al.* (1985). Une carte schématique représentant les aires relatives d'occupation des différents faciès des tourbières étudiées est figurée dans Francez (1984a).

2.2. Echantillonnage et analyse

La tourbière, de par sa genèse, constitue d'abord un milieu subaquatique avec ses faciès de début de formation puis, avec ses phases terminales, un milieu franchement terrestre. Son étude microfaunistique nécessite l'utilisation de techniques d'échantillonnage qui n'hypothèquent pas la fiabilité d'une comparaison des résultats obtenus dans les différents faciès.

Les stades pionniers, à dominante aquatique, sont peu profonds (10 à 20 cm) et sont encombrés de végétation dressée. Il est difficile, voire impossible, d'échantillonner en une seule fois, dans de telles conditions, un ou plusieurs litres d'eau comme il est habituellement pratiqué en limnologie, même avec le matériel décrit par Marlier *et al.* (1972). Les prélèvements ont été effectués à l'aide d'une louche parmi la végétation; cinq litres d'eau ont ainsi été recueillis lors de chaque échantillonnage.

Dans les Sphaignes, les échantillons sont obtenus par regroupement de 5 petites prises de surface connue (20 cm² pour chacune d'entre elles) prélevées aux sommets et au centre d'un mètre carré. Cette méthode permet d'extraire, dans tous les cas, au moins 50 ml d'eau d'imbibition. Les Sphaignes sont ensuite délayées, lavées puis rincées 3 fois, après pressage, dans de l'eau distillée. Ces opérations représentent un compromis entre d'une part, les méthodes d'extraction préconisées par Overgaard (1948) ou Haigh (1963), trop fastidieuses dans le cadre d'un suivi quantitatif et, d'autre part, la technique simple de pressage que Grolière (1977) juge cependant satisfaisante pour une estimation correcte des Ciliés sphagnicoles. Notre méthode présente également l'avantage d'être rapide, l'examen du matériel vivant pouvant alors débiter seulement quelques heures après sa récolte (*cf. infra*).

L'eau récupérée lors des différentes manipulations est filtrée sur maille à bluter (vide de maille = 55 µm).

Compte-tenu des caractéristiques de la tourbière et des procédés utilisés, le passage dans l'expression des résultats de l'unité de volume à l'unité de surface reste possible. Dans l'étude préliminaire, nous avons choisi la lère (Francez, 1984 a). Aujourd'hui, il nous semble plus intéressant de donner l'abon-

dance et la biomasse des Rotifères par unité de surface pour 3 raisons essentielles :

1) comparaison inter-faciès, y compris aquatiques (bien qu'issues de techniques de prélèvement différentes, cette comparaison nous apparaît possible, les couches prélevées étant sensiblement égales et l'évaluation des surfaces aisée);

2) comparaison avec d'autres travaux, notamment finnois (*cf.* Francez, 1986);

3) élimination du problème lié aux inégales teneurs en eau des faciès sphagneux du bas- et du haut-marais.

L'abondance des Rotifères en milieu tourbeux étant relativement faible, l'échantillon est intégralement analysé; aucune coloration vitale n'est employée. Le tri s'effectue sous loupe binoculaire et la détermination spécifique implique l'usage du microscope. Les Rotifères sont impérativement gardés vivants, faute de quoi l'identification des Bdelloïdes et d'un certain nombre de Monogonontes à tégument mou devient pratiquement impossible.

En ce qui concerne la nomenclature des espèces, nous nous sommes référés aux synthèses de Donner (1965) pour les Bdelloïdes et de Koste (1978) pour les Monogonontes.

Nous avons effectué, dans chaque site, de juin à novembre, 24 prélèvements (5 répétitions groupées) dans les 3 faciès sphagneux (stations 2, 3 et 4) et 16 prélèvements dans les faciès à dominante aquatique (stations 1 et 1').

Les biomasses ont été calculées selon la méthode des biovolumes suggérée par Ruttner-Kolisko (1977). Les résultats sont exprimés en poids frais, sachant qu'à 1 µm³ correspond 1 µg.

2.3. Traitement des données

Les différents paramètres et indices statistiques auxquels nous avons eu recours pour analyser nos résultats sont les suivants :

- richesse spécifique totale S et richesse spécifique moyenne \bar{s} (= nombre moyen d'espèces contactées lors de chaque prélèvement);
- coefficient de variation $V = 100 \times \sigma/\bar{s}$;
- diversité spécifique « intra-biotope » (Blondel, 1979)

$$H'\alpha = - \sum \frac{n_i}{N} \log_2 \frac{n_i}{N} \text{ avec } \frac{n_i}{N},$$

fréquence de l'espèce i dans le prélèvement;

- coefficient de Steinhaus (données brutes, exclusion des doubles zéros, *cf.* Legendre & Legendre, 1979) $S_{(x_1, x_2)} = 2 W/y.1 + y.2$ utilisé en mode R (affinités entre les espèces),

W = somme des minima d'abondance de l'espèce x1 ou x2 dans les différents prélèvements, y.1 = somme des abondances de l'espèce x1 dans tous les

prélèvements, y.2 = somme des abondances de l'espèce x2 dans tous les prélèvements.

La numérotation des espèces est précisée dans le tableau I.

Tabl. I. — Espèces de Rotifères récoltées à Chambedaze et à La Godivelle en 1981 (italiques = stations où les espèces sont présentes)

Rotifers observed in Chambedaze and La Godivelle peat-bog lakes in 1981 (italics = localization of the species in the bog).

A - CHAMBEDAZE		
1 <i>Colurella uncinata</i> 1	21 <i>Macrotrachela plicata</i> 2,3,4	42 <i>Trichotria tetractis caudata</i> 3
2 <i>Euchlanis dilatata</i> 1,1'	22 <i>Bdelloide</i> sp3 2,3	43 <i>Habrotrocha rosa</i> 3,4
3 <i>Lecane closterocerca</i> 1	23 <i>Macrotrachela quadricornifera</i> 2,3	44 <i>Philodina roseala</i> 3
4 <i>Lepadella ovalis</i> 1	24 <i>Dicranophorus lütkeni</i> 2,3	45 <i>Bryceella stylata</i> 3
5 <i>Polyarthra gr vulgaris-dolich.</i> ^Δ 1	25 <i>Lecane elasma</i> 2,3,4	46 <i>Lecane scutata</i> 3
6 <i>Keratella serrulata</i> 1,1'	26 <i>Habrotrocha lata</i> 2,3,4	47 <i>Monommata grandis</i> 3
7 <i>Notholea squamula</i> 1	27 <i>Rotaria rotatoria</i> 2,3,1'	48 <i>Rotaria tardigrada</i> 3
8 <i>Mytilina ventralis</i> 1	28 <i>Lindia torulosa</i> 2,3	49 <i>Trichocerca bidens</i> 3
9 <i>Trichocerca tenuior</i> 1	29 <i>Adineta barbata</i> 2	50 <i>Notommata doneta</i> 3
10 <i>Scaridium longicaudum</i> 1	30 <i>Cephalodella gibba</i> 3,1'	51 <i>Lepadella rothenburghi</i> 3
11 <i>Philodina citrina</i> 1	31 <i>Cephalodella nana</i> 3,4	52 <i>Habrotrocha collaris</i> 4
12 <i>Trichocerca elongata</i> 1	32 <i>Cephalodella hyalina</i> 3	53 <i>Mniobia magna</i> 4
13 <i>Lecane lunaris</i> 1,2,3,1'	33 <i>Polyarthra minor</i> 3	54 <i>Bdelloide</i> sp2 4
14 <i>Philodina</i> sp 2	34 <i>Dissotrocha macrostyla</i> 3	55 <i>Adineta steineri</i> 4
15 <i>Bdelloide</i> sp1 2,3,4,1'	35 <i>Monommata dentata</i> 3	56 <i>Gastropus minor</i> 1'
16 <i>Cephalodella cf tinea</i> 2	36 <i>Lecane subtilis</i> 3	57 <i>Cephalodella gr tantilla-tantil.</i> ^{Δ∇} 1'
17 <i>Lepadella acuminata</i> 2,3	37 <i>Lecane galeata</i> 3	58 <i>Trichocerca collaris</i> 1'
18 <i>Adineta gracilis</i> 2,3,4	38 <i>Lepadella cf elliptica</i> 3	59 <i>Proales fallaciosa</i> 1'
19 <i>Macrotrachela</i> sp 2,4	39 <i>Lecane acus</i> 3	60 <i>Microcodon clavus</i> 1'
20 <i>Habrotrocha crenata sphagnicola</i> 2,3	40 <i>Colurella hindenburghi</i> 3	61 <i>Lecane</i> sp 1'
	41 <i>Cephalodella gracilis sigmoidea</i> 3	
B - LA GODIVELLE		
1 <i>Rotaria rotatoria</i> 1,2,3,1'	18 <i>Lepadella acuminata</i> 2,3	36 <i>Rotaria tardigrada</i> 3
2 <i>Notholea squamula</i> 1	19 <i>Lecane inermis</i> 2	37 <i>Lecane agilis</i> 3
3 <i>Keratella serrulata</i> 1,1'	20 <i>Bdelloide</i> sp3 2,3,4	38 <i>Lepadella patella</i> 3,1'
4 <i>Lepadella ovalis</i> 1,2	21 <i>Mniobia cf incurata</i> 2	39 <i>Eothinia elongata</i> 3
5 <i>Euchlanis dilatata</i> 1,1'	22 <i>Dicranophorus lütkeni</i> 2,4	40 <i>Habrotrocha</i> sp 3,1'
6 <i>Cephalodella gibba</i> 1,2,1'	23 <i>Lecane hamata</i> 2	41 <i>Adineta</i> sp (cf <i>gracilis</i> ?) 4
7 <i>Lophocaris salpina</i> 1	24 <i>Lindia torulosa</i> 2,3,4	42 <i>Colurella hindenburghi</i> 4
8 <i>Lecane lunaris</i> 1,2,3,1'	25 <i>Adineta gracilis</i> 2,3	43 <i>Elosa worallii</i> 4
9 <i>Colurella uncinata</i> 1	26 <i>Lecane elasma</i> 2,3	44 <i>Mniobia</i> sp 4
10 <i>Trichotria tetractis tetractis</i> 1,1'	27 <i>Monommata dentata</i> 2	45 <i>Lecane cf hospes</i> 4
11 <i>Synchaeta tremula</i> 1,1'	28 <i>Lecane stichaea</i> 2,1'	46 <i>Habrotrocha roeperi</i> 4
12 <i>Macrotrachela plicata</i> 2,3,4	29 <i>Dissotrocha macrostyla</i> 2,3,4	47 <i>Pleuretra humerosa</i> 4
13 <i>Habrotrocha collaris</i> 2,3	30 <i>Bdelloide</i> sp2 2,3	48 <i>Adineta steineri</i> 4
14 <i>Bdelloide</i> sp1 2,3,4	31 <i>Bryceella stylata</i> 2	49 <i>Macrotrachela gr muscolosa</i> 4
15 <i>Philodina striata</i> 2,4	32 <i>Lecane galeata</i> 2,3	50 <i>Macrotrachela</i> sp 4
16 <i>Habrotrocha lata</i> 2,4	33 <i>Rotaria macrura</i> 3	51 <i>Encentrum saundersiae</i> 4
17 <i>Macrotrachela quadricornifera</i> 2	34 <i>Dissotrocha aculeata</i> 3	52 <i>Monommata grandis</i> 1'
	35 <i>Cephalodella nana</i> 3	53 <i>Gastropus minor</i> 1'

^Δ *dolich.* = *dolichoptera* ; ^{Δ∇} *tantil.* = *tantilloides*

3. RESULTATS : ORGANISATION DES PEUPEMENTS

3.1. Richesse et diversité

Nous avons récolté en 1981, 61 espèces de Rotifères à Chambedaze (132 espèces avec d'une part les données de 1980 et, d'autre part, les données d'autres stations non incluses dans ce travail, cf. Francez, 1982) et 53 à La Godivelle. C'est dans le bas-marais que la richesse spécifique est la plus

élevée. On rencontre beaucoup moins d'espèces par prélèvement dans le haut-marais, c'est aussi dans le haut-marais que les fluctuations saisonnières du peuplement sont les plus faibles (Tabl. II).

Il existe une corrélation positive significative, dans les Sphaignes, entre l'abondance des Rotifères et la richesse des peuplements ($r = 0,29$; $P < 0,05$). L'augmentation de la richesse spécifique s'accompagne donc d'un accroissement substantiel du nombre d'individus.

L'évolution temporelle de la diversité spécifique $H'\alpha$ (Fig. 1) a été préférentiellement suivie au moyen

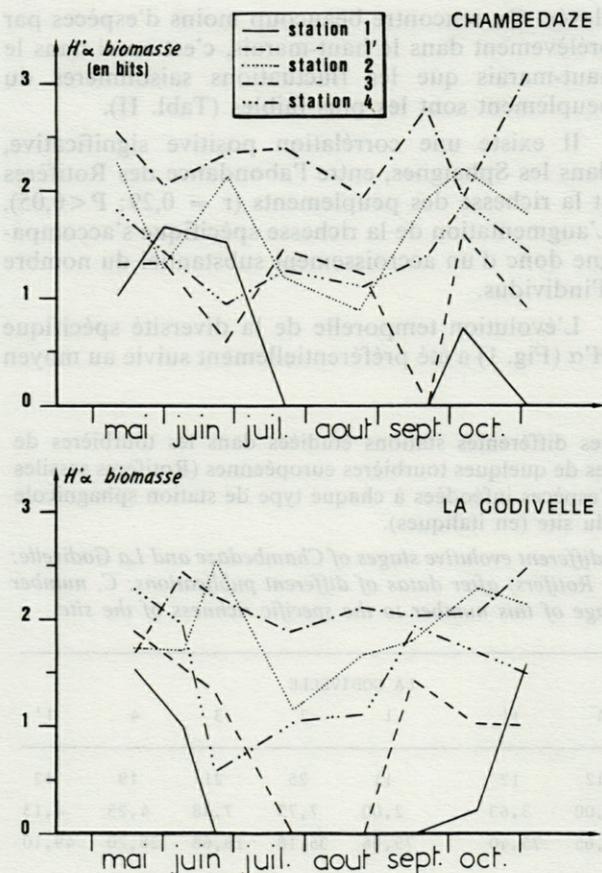
Tabl. II. — A, caractéristiques des peuplements de Rotifères des différentes stations étudiées dans les tourbières de Chambedaze et de La Godivelle; B, richesses spécifiques comparées de quelques tourbières européennes (Rotifères sessiles exclus) d'après différentes données de la littérature; C, nombre d'espèces inféodées à chaque type de station sphagnicole et pourcentage de représentativité vis-à-vis de la richesse totale du site (en italiques).

A, comparison of the characteristics of the Rotifer communities in the different evolutive stages of Chambedaze and La Godivelle; B, specific richnesses of some european peat-bogs (excluding sessile Rotifers) after datas of different publications; C, number of species only found in sphagnous stations and, in italics, percentage of this number to the specific richness of the site.

A	CHAMBEDAZE					LA GODIVELLE				
	1	2	3	4	1'	1	2	3	4	1'
Richesse spécifique totale S	13	17	35	12	12	11	25	21	19	12
Richesse spécifique moyenne \bar{s}	2,63	10,25	10,25	4,00	3,63	2,00	7,75	7,38	4,25	4,13
Coefficient de variation V	96,85	29,27	27,48	21,65	75,40	79,06	35,18	28,68	28,20	49,10
Monogonontes, pourcentage en										
Espèces	92	35	66	17	83	91	52	43	32	83
Biomasse	96	5	33	1	72	88	23	17	3	87
Bdelloïdes, pourcentage en										
Espèces	8	65	34	83	17	9	48	57	68	17
Biomasse	4	95	67	99	28	12	77	83	97	13

B	Laptici (Roumanie)	Ldzan (Pologne)	Birkhorst (Allemagne)	Achmer Grasmoor (Allemagne)	Grote Huisven (Pays-Bas)	Thursley (Angleterre)	Chambedaze (France)
	GODEANU 1970	PAWLOWSKI 1938	WULFERT 1940	KOSTE 1968	DE GRAAF 1956	MARTIN 1976-77	FRANCEZ 1982
Bdelloïdes	31	20	77	24	16	non étudiés	31
Monogonontes	44	32	63	98	36	109	101
TOTAL	75	52	70	122	52	109	132

C	STATIONS	2+3+4	2	2+3	3	3+4	4	4+2
CHAMBEDAZE (S = 61)		4 <i>6,6</i>	3 <i>4,9</i>	6 <i>9,8</i>	19 <i>31,2</i>	2 <i>3,3</i>	4 <i>6,6</i>	1 <i>1,6</i>
LA GODIVELLE (S = 53)		5 <i>9,4</i>	3 <i>5,7</i>	6 <i>11,3</i>	6 <i>11,3</i>	0 <i>0,0</i>	11 <i>20,8</i>	3 <i>5,7</i>



des fréquences en biomasse plutôt que celles en nombre d'individus, une grosse espèce n'ayant pas le même impact au niveau de l'écosystème qu'une petite. Toutefois, compte-tenu des faibles différences de taille entre les espèces observées, les 2 indices sont étroitement corrélés ($r = 0,82$; $P < 0,01$). Les courbes établies permettent de dégager les faits suivants :

- les faciès aquatiques (zone littorale du lac, station 1; fosse de tourbage, station 1'), exception faite de la fosse de Chambedaze, ont une diversité faible, voire nulle, en été; le bas-marais mésotrophe présente également des variations saisonnières marquées;
- l'indice le plus élevé et le plus constant se trouve pour le bas-marais oligotrophe/haut-marais actif (station 3), ce qui indique, selon Blondel (1979) un degré de complexité et de maturité maxima.

Fig. 1. — Fluctuations saisonnières de la diversité spécifique dans les différents stades de formation des 2 lacs-tourbières étudiés (stations : 1, zone littorale de lac; 2, bas-marais mésotrophe; 3, bas-marais oligotrophe/haut-marais actif; 4, haut-marais évolué; 1', fosse d'extraction).

Seasonal fluctuations of the specific diversity in the different formation stages of the two studied peat-bogs (stations : 1, littoral zone of lake; 2, mesotrophic fen; 3, oligotrophic fen; 4, raised-bog; 1', artificial pool).

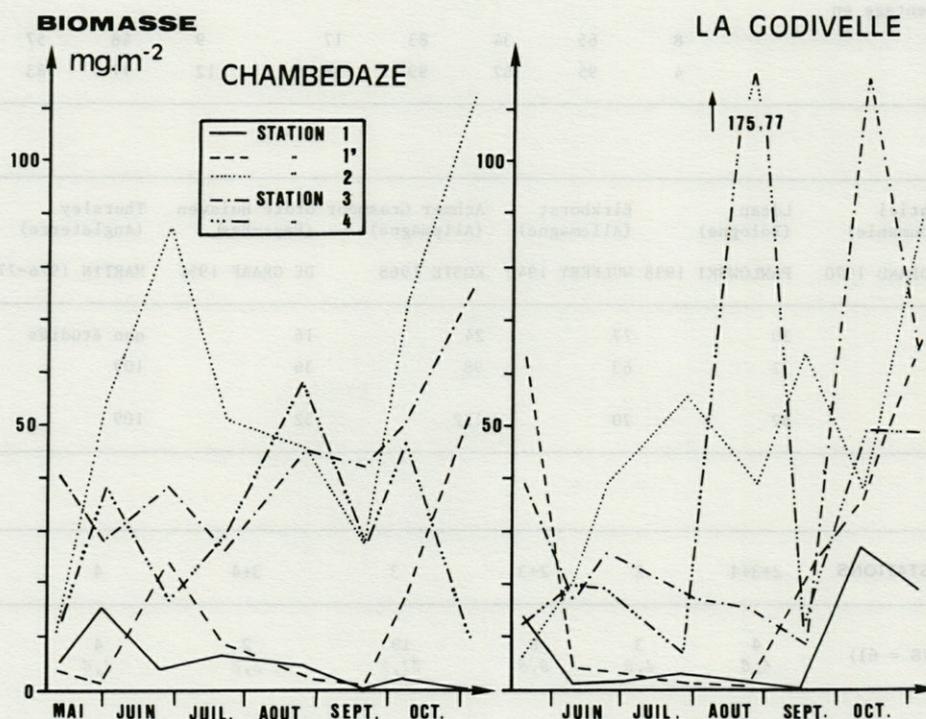


Fig. 2. — Variations saisonnières de la biomasse rotiférienne (même légende que Fig. 1).
Seasonal fluctuations of the biomass of Rotifers in the studied stations (legend, see Fig. 1).

3.2. Cinétique des peuplements

3.2.1. Variations de la biomasse

L'interprétation de la figure 2 fait ressortir la démarcation entre les stades aquatiques (stations 1 et 1') et les autres stades de développement : biomasses plus faibles et pics de début et de fin de saison (sauf dans la zone littorale de Chambedaze en octobre).

On observe également une évolution saisonnière bien marquée dans les Sphaignes : tendance bimo-

dale dans le bas-marais mésotrophe (station 2); pic d'été dans la station 4 (haut-marais évolué) avec des espèces adaptées à des milieux moins humides (*Adineta*, *Mniobia*, Fig. 3).

Enfin, ces courbes opposent ou accentuent certains phénomènes enregistrés à Chambedaze et à La Godivelle. Ainsi, les fluctuations dans le bas-marais oligotrophe à La Godivelle présentent 2 pics, de printemps et d'automne, comme le bas-marais mésotrophe à Chambedaze. De même, le pic d'été du haut-marais évolué est amplifié à La Godivelle. Nous discuterons plus loin l'influence possible de l'activité humaine sur ces comportements.

3.2.2. Relations abondance-espèce

La richesse spécifique étant souvent trop peu élevée dans les zones littorales de lac et les fosses de tourbage, nous n'avons pas pu construire de diagrammes rang-abondance valables. Ces biotopes sont définis par des fluctuations importantes du nombre d'espèces et de leur abondance, comme nous l'avons déjà observé chez les Cladocères (Francez, 1984b).

L'étude simultanée des peuplements des 3 faciès sphagneux, au moyen de ces diagrammes (Fig. 4) donne par contre une bonne image de leur structure; la confrontation de la richesse spécifique, de la dominance et de la pente des courbes obtenues rend compte, à travers les changements intervenant au cours du cycle saisonnier, de l'originalité de chacun d'entre eux (Bournaud *et al.*, 1983).

A Chambedaze, l'aire de recoupement des courbes des bas-marais mésotrophe et oligotrophe est assez important; cette situation traduirait le degré d'évolution différent de ces 2 faciès : dans le bas-marais mésotrophe, plus jeune, la dominance est davantage marquée dans la presque totalité des peuplements. L'absence de ce phénomène à La Godivelle (large superposition des courbes) illustrerait le changement de structure induit par l'activité humaine.

3.3. Affinités cénotiques et groupements d'espèces

3.3.1. Tourbière de Chambedaze

La discrimination effectuée (Fig. 5) met en évidence la présence de différents groupements dont les espèces affectionnent plus ou moins certains des biotopes de la tourbière :

- A, espèces de la zone littorale de lac; le sous-groupe a associe les espèces rencontrées au mois de mai (*Lecane closterocerca*, *Mytilinia ventralis*), dans le sous-groupe b sont incluses les espèces absentes à cette époque (*Trichocerca tenuior*, *Scardium longicaudum*);
- B, espèces habitant toutes les Sphaignes, quelle que soit l'époque (*Adineta gracilis*, *Macrotrachela plicata*); ce groupe n'est composé que de Bdelloïdes;

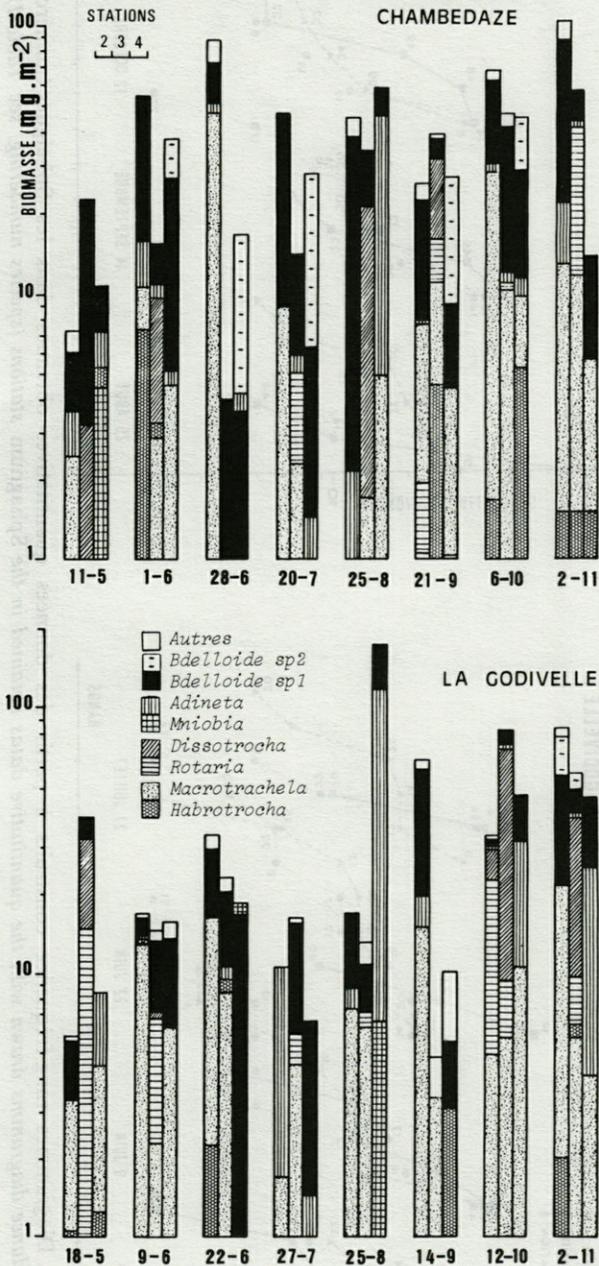


Fig. 3. — Distribution générique de la biomasse des Bdelloïdes dans les Sphaignes.

Biomass of the different genus of Bdelloïd Rotifers in the Sphagnum stations.

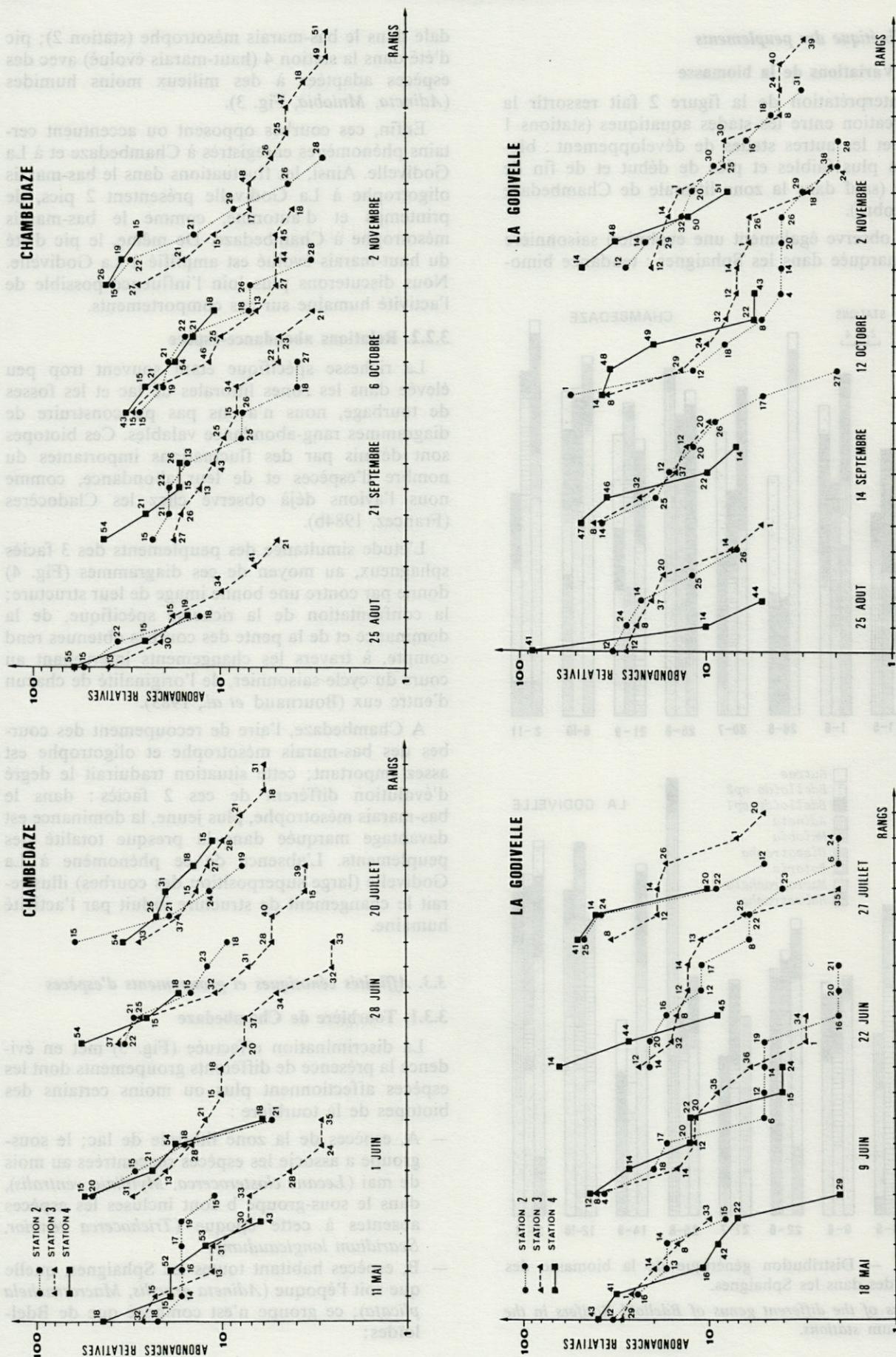


Fig. 4. — Diagrammes rang-fréquence construits à partir des données quantitatives obtenues dans les Sphaignes (numérotation des espèces, voir Tabl. I). Rank-abundance diagrams drawn with the quantitative data obtained in the Sphagnum stations (species numbering, see Table I).

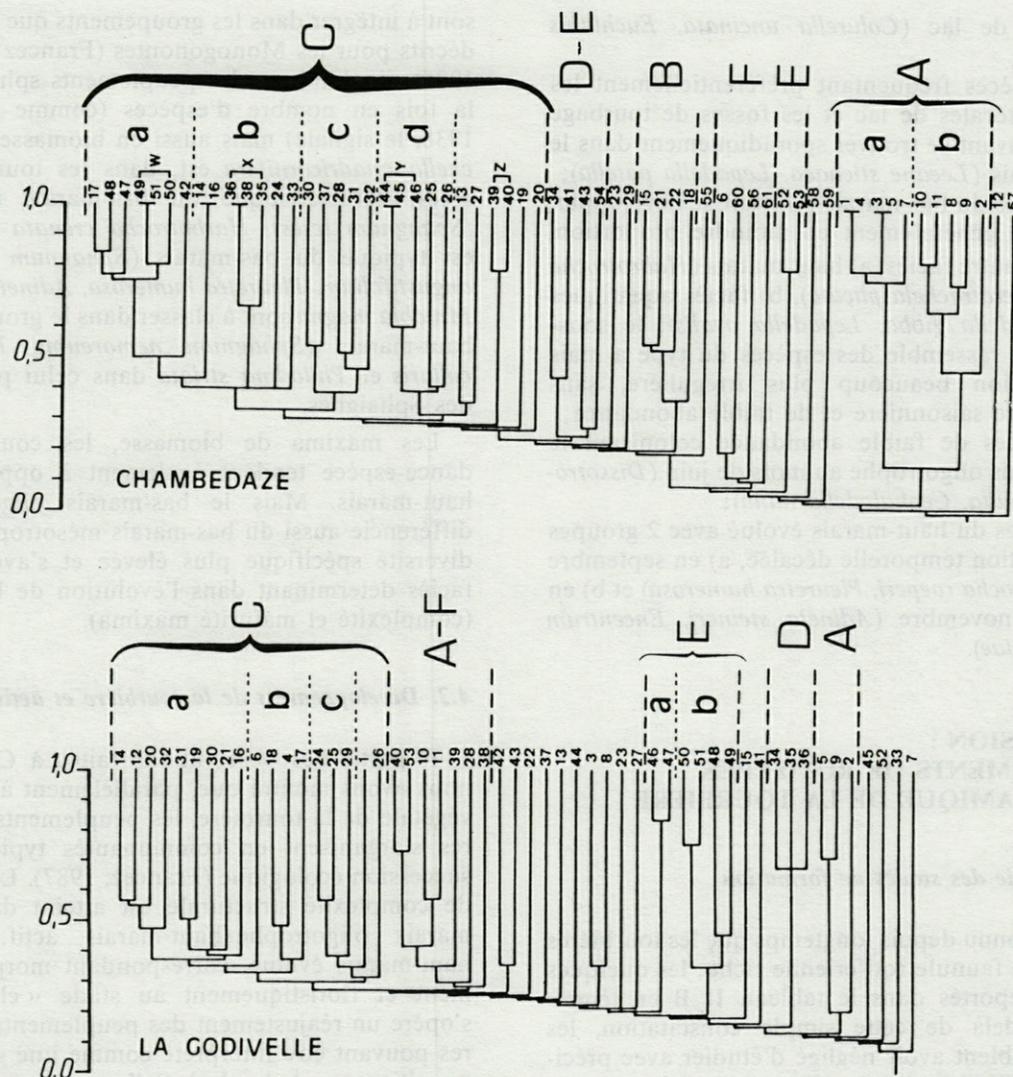


Fig. 5. — Dendrogrammes schématisant les affinités entre espèces (coefficient de Steinhaus) à Chambedaze et à La Godivelle (groupements : A, zone littorale de lac; B, stations sphagnicoles; C, bas-marais mésotrophe et oligotrophe; D, bas-marais oligotrophe; E, haut-marais évolué; D-E, bas-marais oligotrophe et haut-marais; F, fosse d'extraction; A-F, stations aquatiques; détail, voir texte; numérotation des espèces, voir Tabl. I).

Clustering of species affinities (Steinhaus coefficient) in Chambedaze and La Godivelle (association species : A, littoral zone of lake; B, sphagnum stations; C, mesotrophic and oligotrophic fen; D, oligotrophic fen; E, raised-bog; D-E, oligotrophic fen and raised-bog; F, artificial pool; A-F, aquatic stations; for details, see text; species numbering, see Table I).

- C, espèces préférentiellement dans les bas-marais mésotrophe et oligotrophe; les distinctions a, b, c et d affinent les observations en fonction du temps; la 1ère (a) pour les espèces d'automne (*Trichocerca bidens*, *Notommata doneta*, *Lepadella rottenburghi*), la 2e (b) pour celles de printemps (*Lecane subtilis*, *Monommata dentata*, *Cephalodella cf. tinca*), la 3e (c) pour les espèces à plus large phénologie et ne craignant pas les mois les plus chauds (*Lecane galeata*, *Cephalodella nana*), la 4e (d) pour les espèces de la fin de l'été (*Bryceella stylata*, *Lecane elasma*);
- D-E, espèces du bas-marais oligotrophe et/ou du haut-marais évolué (*Cephalodella gracilis sigmoïdes*, *Habrotrocha rosa*);

- E, espèces strictement du haut-marais évolué (*Habrotrocha collaris*, *Mniobia magna*);
- F, espèces de fosse de tourbage essentiellement (*Keratella serrulata*, *Microcodon clavus*).

Les groupements w, x, y et z, définissent des associations d'espèces qui se succèdent dans le temps au niveau du bas-marais oligotrophe.

3.3.2. Tourbière de La Godivelle

Dans ce lac-tourbière, les valeurs du coefficient de Steinhaus sont globalement moins fortes mais elles ne masquent pas l'existence de groupements (Fig. 5) :

- A, espèces colonisant principalement la zone

littorale de lac (*Colurella uncinata*, *Euchlanis dilatata*);

- A-F, espèces fréquentant préférentiellement les zones littorales de lac et les fosses de tourbage mais pouvant se trouver sporadiquement dans le bas-marais (*Lecane stichaea*, *Lepadella patella*);
- C, espèces du bas-marais pouvant se développer, bien que généralement en moindre proportion, dans un autre faciès, a) haut-marais (*Habrotrocha lata*, *Macrotrachela plicata*), b) faciès aquatiques (*Cephalodella gibba*, *Lepadella ovalis*); le sous-groupe c rassemble des espèces du type a mais d'apparition beaucoup plus irrégulière, sans préférence saisonnière et de faible abondance;
- D, espèces de faible abondance colonisant le bas-marais oligotrophe au mois de juin (*Dissotrocha aculeata*, *Cephalodella nana*);
- E, espèces du haut-marais évolué avec 2 groupes d'apparition temporelle décalée, a) en septembre (*Habrotrocha roeperi*, *Pleuretra humerosa*) et b) en octobre/novembre (*Adineta steineri*, *Encentrum saundersiae*).

4. DISCUSSION : PEUPELEMENTS DE ROTIFÈRES ET DYNAMIQUE DE LA TOURBIÈRE

4.1. Typologie des stades de formation

Il est reconnu depuis longtemps que les tourbières abritent une faune rotiférienne riche; les quelques exemples reportés dans le tableau II B en témoignent. Au-delà de cette simple constatation, les auteurs semblent avoir négligé d'étudier avec précision la distribution des Rotifères à l'intérieur de cet écosystème. Pourtant, dans chaque phase de développement, s'individualisent, tant par leur composition que par leur structure, des peuplements caractéristiques de chacune d'entre elles.

Les résultats obtenus dans les zones littorales de lac et les fosses de tourbage rejoignent ce que nous avons déjà noté chez les Cladocères (Francez, 1984 b) : on distingue en effet des faunules rotifériennes propres d'une part aux faciès de colonisation et d'autre part aux stades de recolonisation; de plus, le caractère pionnier (stade jeune) de ces biotopes ressort bien à la lecture des paramètres de structure (faible richesse spécifique, fortes fluctuations saisonnières d'abondance) (Tabl. II A). Schulte (1954) a établi un gradient de la teneur en eau le long duquel s'accroît le pourcentage de Bdelloïdes dans les peuplements rotifériens : 1) eau, 2) Sphaignes, 3) Mousses aérophytes, 4) sol et Mousses exposées au soleil. Une telle considération s'avère aussi nécessaire dans la tourbière : 1) zone littorale de lac, 2) bas-marais eutrophe mésotrophe oligotrophe, 3) haut-marais. Les Bdelloïdes se répartissent ainsi de façon précise dans les Sphaignes et certaines espèces

sont à intégrer dans les groupements que nous avons décrits pour les Monogonontes (Francez & Devaux, 1985); ils dominent les peuplements sphagnicoles à la fois en nombre d'espèces (comme Pawlowski, 1938, le signale) mais aussi en biomasse. *Macrotrachella quadricornifera* est, dans les tourbières étudiées, caractéristique du bas-marais mésotrophe (*Sphagnum teres*); *Habrotrocha crenata sphagnicola* est typique du bas-marais (*Sphagnum teres* et *S. angustifolium*). *Pleuretra humerosa*, *Adineta steineri* et *Mniobia magna* sont à classer dans le groupement du haut-marais (*Sphagnum nemoreum*), *Habrotrocha collaris* et *Philodina striata* dans celui plus général des Sphaignes.

Les maxima de biomasse, les courbes abondance-espèce tendent également à opposer bas-et haut-marais. Mais le bas-marais oligotrophe se différencie aussi du bas-marais mésotrophe par une diversité spécifique plus élevée et s'avère être un faciès déterminant dans l'évolution de la tourbière (complexité et maturité maxima).

4.2. Développement de la tourbière et activité humaine

A partir des observations faites à Chambédaze nous avons montré que, parallèlement à l'évolution végétale de la tourbière, les peuplements de Rotifères s'organisent en communautés typiques d'une succession écologique (Francez, 1987). Le maximum de complexité structurale est atteint dans le bas-marais oligotrophe/haut-marais actif. Dans le haut-marais évolué, correspondant morphologiquement et floristiquement au stade « climacique », s'opère un réajustement des peuplements de Rotifères pouvant être interprété comme une structure de transition vers la lande à *Calluna vulgaris* ou comme une structure d'adaptation potentielle au phénomène de régénération naturelle.

La confrontation des résultats obtenus à Chambédaze et à La Godivelle apporte des précisions complémentaires et permet de mesurer l'influence de l'activité humaine sur la dynamique des peuplements de Rotifères dans la tourbière. L'allure générale des diagrammes rang-abondance (Fig. 4) montre qu'il existe, à Chambédaze, 3 types de courbe dans les Sphaignes : dans le bas-marais oligotrophe, les pentes sont relativement fortes, dans le bas-marais mésotrophe, les inclinaisons sont moins accentuées avec l'augmentation de la richesse spécifique, dans le haut-marais, elles atteignent leurs valeurs maximales. Cette progression s'intègre parfaitement dans la succession décrite ci-dessus. De ce point de vue, les similitudes observées à La Godivelle entre bas-marais mésotrophe et oligotrophe (diagrammes voisins, cf. aussi courbes de diversité) témoigneraient d'une certaine perturbation de structure au niveau du second.

D'autre part, au cours d'un cycle saisonnier, à Chambédaze, biomasse et diversité spécifique sont

significativement corrélées de façon positive ($r = 0,31$, $P < 0,05$, $n = 44$ et $r = 0,47$, $P < 0,01$ pour les Bdelloïdes seuls.) A la Godivelle, il n'existe pas de corrélation entre ces deux paramètres, mais on observe une tendance inverse ($r = -0,19$, $n = 44$) sans que l'on puisse pour autant relier directement ce phénomène et le rôle de l'activité humaine. Néanmoins, les peuplements les moins diversifiés sont composés d'espèces moins typiques, notamment dans le haut-marais, mais de plus grande taille, ce qui tend à augmenter sensiblement la biomasse.

Les aménagements apportés transformeraient la dynamique évolutive des peuplements de Rotifères le long de la succession en provoquant une convergence de structure entre les stades perturbés et les stades de formation les plus jeunes : uniformisation des divers faciès du bas-marais et renforcement du caractère pionnier de quelques-uns des paramètres dans le haut-marais au moins à certaines époques (comme à la Godivelle, la dominance).

Les modifications de milieu altèreraient également, de façon significative, la composition spécifique des derniers stades d'évolution en favorisant l'implantation d'espèces plus ubiquistes; elles conduiraient surtout à un élargissement de l'amplitude d'habitat d'espèces typiques. Le nombre d'espèces occupant différentes stations est supérieur à la Godivelle (25 espèces sur 53 soit 47 % du peuplement contre 17 sur 61 soit seulement 31 % à Chambédaze). Ce phénomène s'accompagne, au niveau des Sphaignes, d'un glissement du plus fort pourcentage d'espèces spécialistes (= inféodées à un seul type de station) du bas-marais vers le haut-marais (Tabl. II C). Ceci est dû à l'apparition progressive d'espèces habituellement rencontrées dans les Mousses exposées ou le sol nu; nous aurions donc, à la Godivelle, une amplification du processus d'assèchement.

5. CONCLUSION

Les aspects structuraux abordés dans cette étude révèlent la présence de peuplements rotifériens caractéristiques de chacun des stades de formation de la tourbière. Les résultats quantitatifs de ce travail permettent de vérifier l'existence des groupements d'espèces que nous avons pressentis (Francez & Dévaux, 1985) et surtout de faire ressortir les points suivants :

- fluctuations saisonnières de la biomasse marquées et différenciant bien les faciès aquatiques des faciès à Sphaignes;
- fluctuations saisonnières de la diversité spécifique, de type bimodal avec pics de printemps et d'automne (exception faite de la fosse de tourbage de Chambédaze); la station 3 (bas-marais

oligotrophe/haut-marais actif) est particulière (cf. infra);

- parallélisme entre la dynamique végétale et l'évolution des peuplements de Rotifères au fur et à mesure du développement de l'écosystème (délimitation d'une succession écologique classique, du stade pionnier de colonisation, la zone littorale de lac, au stade « climacique », le haut-marais évolué);
- maturité du système atteinte avec le bas-marais oligotrophe/haut-marais actif (station 3) caractérisé par 1) diversité et richesse spécifiques les plus fortes, 2) dominance peu accentuée (les diagrammes rang-abondance illustrant bien ce degré d'évolution le plus élevé), 3) faibles fluctuations de la diversité au cours du cycle saisonnier (stade intermédiaire, charnière, d'édification de la tourbière);
- concordance des résultats entre faciès homologues des deux tourbières, pour autant qu'il s'agisse de faciès non perturbés;
- modifications consécutives à l'intervention de l'homme (tendance à l'uniformisation de la structure des peuplements des différents stades).

Sur un plan plus général, il faut souligner l'intérêt de la conduite simultanée d'études dans un site vierge et dans un site modifié pour la compréhension du fonctionnement de l'écosystème (Oriens, 1974). Elle engendre en effet une interprétation plus fine des mécanismes de mise en place des peuplements et de leur évolution ou de leur maintenance.

On remarquera enfin, l'intérêt du milieu étudié, la tourbière, en tant que support à l'étude des successions écologiques (présence des différents faciès caractéristiques de son développement), ainsi que celui du groupe retenu, les Rotifères, en tant qu'illustration des modifications de structure intervenant au fur et à mesure de l'évolution de cet écosystème (notamment réponse au facteur « gradient d'humidité »).

BIBLIOGRAPHIE

- BATUT J., 1965. Etude de la faune submicroscopique de quelques tourbières à Sphaignes. *Hydrobiologia*, 25 : 239-276.
- BLONDEL J., 1979. Biogéographie et écologie. Paris, Masson, 171 p.
- BOURNAUD M., MAUCET D. & G. CHAVANON, 1983. Structure des peuplements de macroinvertébrés benthiques en place et en dérive. *Acta Oecologica, Oecol. Gener.*, 4 : 27-42.
- DONNER J., 1965. Ordnung *Bdelloidea* (Rotatoria, Rädertiere). *Bodenfauna Europas*, 6. Akad. Verlag, Berlin, 297 p.
- FRANCEZ A.-J., 1980. Quelques Bdelloïdes (Rotifères) des tourbières d'Auvergne. *Rev. Sc. Nat. Auvergne*, 46 : 21-26.
- FRANCEZ A.-J., 1981. Rotifères de quelques tourbières d'Auvergne. *Ann. Stat. Biol. Besse-en-Chandesse*, 15 : 276-287.

- FRANCEZ A.-J., 1982. Rotifères. In BRUNHES J., FRANCEZ A.-J., MOLLET A.-M. et O. VILLEPOUX (éds). Etude botanique et zoologique du site de Chambedaze, Ministère de l'Environnement, Paris : 66-73.
- FRANCEZ A.-J., 1984a. Microfaune des tourbières. Aspects généraux et étude des peuplements de Cladocères et de Rotifères. D.E.A. Ecologie, Paris VI, 109 + XVII p.
- FRANCEZ A.-J., 1984b. Composition et fluctuations des peuplements de Cladocères dans deux lacs-tourbières du Massif Central (France). *Vie Milieu*, 34 : 95-103.
- FRANCEZ A.-J., 1986. *Sphagnum* microfauna in two peat-bogs of the French Massif Central. *Suo*, 37 : 1-6.
- FRANCEZ A.-J., 1987. Successions écologiques dans les tourbières : le peuplement de Rotifères du lac-tourbière de Chambedaze (Puy-de-Dôme, France). *Bull. Ecol.*, 18 : 31-38.
- FRANCEZ A.-J. & J. DEVAUX, 1985. Répartition des Rotifères dans deux lacs-tourbières du Massif Central (France). *Hydrobiologia*, 128 : 265-276.
- GODEANU S., 1970. La faune des Rotifères de la tourbière de Laptici. *St. Si. Cerc. Biol., ser. zool.*, 22 : 157-165 (en roumain, résumé français).
- GRAAF F. de, 1956. Studies on Rotatoria and Rhizopoda from the Netherlands I. Rotatoria and Rhizopoda from the « Grote Huisven ». *Biol. Jaarb. Dodonaea*, 23 : 145-217.
- GROLIERE C.-A., 1977. Contribution à l'étude des Ciliés des Sphaignes II. Dynamique des populations. *Protistologica*, 14 : 295-311.
- HAIGH S.B., 1963. Notes on the study of Bdelloïd Rotifers. *J. Quekett microsc. Club*, 29 : 133-138.
- HAUER J., 1929/1935. Rotatorien aus dem Schluchseemoor und seiner Umgebung. *Verh. Naturwiss. Ver. Karlsruhe*, 29 : 47-130.
- KOSTE W., 1968. Über die Rotatorienfauna des Naturschutzgebietes « Achmer Grasmoo » in Achmer, Kreis Bersenbrück. *Veröff. Natur. Ver. Osnabrück*, 32 : 107-160.
- KOSTE W., 1978. Rotatoria. Die Rädertiere Mitteleuropas begründet von Max Voigt. Gebrüder Borntraeger, Berlin, vol. 1 : 673 p.; vol. 2 : 234 pl.
- LAMOTTE M. & F. BOURLIERE, 1971. Problèmes d'Ecologie. L'échantillonnage des peuplements animaux en milieu aquatique. Paris, Masson, 294 p.
- LEGENDRE L. et P. LEGENDRE, 1979. Ecologie numérique II. La structure des données écologiques. Masson, Paris, 247 p.
- LUCKS R., 1912. Zur Rotatorienfauna Westpreussens. *Soc. Bot. Zool. Prusse Occidentale, Danzig*, 207 p.
- MARLIER G., GALLET G., HACHEZ G. & C. WATTIEZ, 1972. Quelques méthodes simples de travail limnologique en eau peu profonde. *Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg.*, 48 : 1-11.
- MARTIN L.V., 1976. Rotifers in the *Sphagnum* pools on Thrusley Common. *Microscopy*, 33 : 90-93.
- MARTIN L.V., 1977. Rotifers in the *Sphagnum* pools on Thrusley Common (Britain). Part 2. *Microscopy*, 33 : 236-241.
- MOLLET A.-M., FRANCEZ A.-J., GILLET F. et R. SCHUMACKER, 1985. Contribution à la connaissance des tourbières d'Auvergne. Végétation et physico-chimie des sites de Chambedaze et de La Godivelle. *Rev. Sc. Nat. Auvergne*, 51 : 51-59.
- MYERS F.J., 1942. The Rotatorien Fauna of the Pocono Plateau and environs. *Proc. Acad. Nat. Sci. Phila.*, 94 : 251-285.
- ORIANIS G.H., 1974. An evolutionary approach of the study of ecosystems. Proceedings 1st Internat. Congr. Ecology, The Hague : 198-200.
- OVEGAARD C., 1948. An apparatus for quantitative extraction of Nematodes and Rotifers from soil and moss. *Nat. Jutland*, 1 : 271 - 277.
- PAWLOWSKI L.K., 1938. Materialien zur Kenntnis des moosbewohnenden Rotatorien Polens I. *Annl. Mus. Zool. pol.*, 13 : 115-159.
- POURRIOT R., 1965. Recherches sur l'écologie des Rotifères. *Vie Milieu*, suppl. 21 : 1-224 p.
- RADWAN S., 1974. The Rotifers (Rotatoria) of the Parczew Region peat-bogs. *Annl. Univ. Mariae Curie-Sklodowska, Lublin, Polonia, Sec. C.*, 29 : 215-230.
- RODEWALD L., 1935. Fauna Rotifelor din Bucovina. Sistemática biologică și raspandirea lor geografică. *Bul. Fac. Stiinte Cernauti.*, 8 : 187-266.
- RUTTNER-KOLISKO A., 1977. Suggestions for biomass calculation of plankton rotifers. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.*, 8 : 71-76.
- SCHULTE H., 1954. Beiträge zur Ökologie und Systematik der Bodenrotatorien. *Zool. Jahrb. Syst.*, 82 : 551-617.
- WULFERT K., 1940. Rotatorien einiger ostdeutscher Torfmoore. *Arch. Hydrobiol.*, 38 : 165-213.
- WULFERT K., 1950. Das Naturschutzgebiet auf dem Glatzer Schneeberg : die Rädertiere des Naturschutzgebietes. *Arch. Hydrobiol.*, 44 : 441-471.
- WULFERT K., 1960. Die Rädertiere saurer Gewässer der Dübener Heide I. Die Rotatorien des Zadlitzmoors und des Wildenhainer Bruchs. *Arch. Hydrobiol.*, 56 : 261-298.

Reçu le 3 février 1987; received February 3, 1987

Accepté le 8 avril 1987; accepted April 8, 1987.

UNE APPROCHE DE LA FONCTION DE FILTRATION DES TETARDS DE GRENOUILLE VERTE (*RANA RIDIBUNDA*)

An approach to the function of filtration in tadpoles of the european green frog Rana ridibunda

M. POLLS PELAZ⁽¹⁾ et R. POURRIOT⁽²⁾

(1) Laboratoire des Reptiles et Amphibiens
Muséum National d'Histoire Naturelle
25 rue Cuvier, F-75005 Paris

(2) Laboratoire d'Ecologie, Ecole Normale Supérieure
46 rue d'Ulm, F-75230 Paris Cédex

TETARDS
FILTRATION
RESPIRATION
RANA RIDIBUNDA

RÉSUMÉ — Des têtards de *Rana ridibunda* d'origine hybride, au stade 26-30, mesurant 15-25 mm et âgés de 50 jours ont filtré en 7 heures une quantité de *Chlorella* variant de $7,5 \cdot 10^5$ à $8 \cdot 10^6$ cell./ml en fonction de la concentration algale initiale. Le taux de pompage était irrégulier et compris entre 1,5 et 2,7 pompages par seconde. Un test de filtration effectué avec des têtards de la même ponte, de même taille et à un stade similaire de développement mais plus âgés (90 j) a donné des résultats nuls : quoique soumis aux mêmes conditions que précédemment, les têtards ne filtraient pas ou très peu. Une étude comportementale de ces mêmes têtards montre une augmentation de leur respiration aérienne buccopharyngée en présence d'Algues à la concentration de 10^6 cell./ml, même lorsque la concentration d'oxygène était plus élevée du fait de la photosynthèse algale. Ces résultats corroborent ceux d'autres auteurs sur le conflit entre respiration et filtration chez les larves de Batraciens Anoures et montrent que son importance varie avec l'âge et (ou) l'état physiologique des têtards. Enfin, les Algues de l'espèce *Phacus pyrum* paraissent être mieux digérées que d'autres espèces appartenant aux genres *Chlorella*, *Selenastrum* et *Euglena*.

TADPOLES
FILTRATION
RESPIRATION
RANA RIDIBUNDA

ABSTRACT — Tadpoles of *Rana ridibunda* from hybrid origin, stages 26-30, with a size of 15-25 mm and 50 days old, filtered in 7 hours a quantity of *Chlorella* varying from $7.5 \cdot 10^5$ to $8 \cdot 10^6$ cell./ml as a function of the initial algal concentration. In the same conditions, tadpoles from the same egg mass, with the same size and at a similar stage of development but older (90 days) do not filter or very little. A behavioural study of these tadpoles show an increase of the buccopharyngeal aerial respiration in algal concentration of 10^6 cell./ml. These results support an hypothesis of other authors about the conflict between respiration and filtration in anuran larvae and show that its importance varies with the age and (or) the physiological state of tadpoles. Otherwise, the flagellate *Phacus pyrum* seem to be digested more completely than other species of algae belonging to the genus *Chlorella*, *Selenastrum* and *Euglena*.

INTRODUCTION

Les études sur la fonction de filtration des têtards dans les écosystèmes aquatiques sont relativement récentes et concernent presque toutes des espèces américaines (Seale *et al.*, 1975; Seale and Wassersug, 1979; Seale, 1980). Quelques cas ont été étudiés en Europe (Viertel, 1983a et b, 1984). Par ailleurs, l'anatomie des appareils filtreurs-respiratoires a fait

l'objet de quelques travaux européens anciens (Rusconi, 1826; Calori, 1842; Goette, 1875; Boas, 1882; Naue, 1890; Schulze, 1888; Kratochwill, 1933) qui sont actuellement poursuivis dans une perspective évolutive par des auteurs en majorité américains (Savage, 1952; Orton, 1957; Starret, 1973; Kenny, 1969; Sokol, 1975; Wassersug, 1972; Wassersug and Rosenberg, 1979; Wassersug and Hoff, 1982). Le manque d'informations d'origine européenne concernant l'écologie des têtards dont l'intérêt est

aujourd'hui démontré, est dû en partie à la rareté des Amphibiens dans les lacs. Or, c'est surtout dans les eaux d'extension limitée telles que mares, étangs ou marécages, que le rôle écologique des têtards doit être pris en compte. Le but de cet article est d'apporter les premières données sur l'activité de filtration des têtards de la Grenouille verte européenne.

MATERIEL ET METHODES

Nous avons utilisé des têtards du type clonal de *Rana ridibunda* d'origine hybride obtenus à partir d'une ponte issue d'un couple de *Rana kl. esculenta* (*sensu* Dubois & Günter, 1982), récoltée le 5 mai 1985 dans une mare de la forêt de Fontainebleau (à 70 km au S.E. de Paris). Les larves ont témoigné d'une bonne vitalité (aucune mortalité « naturelle » après le stade 25 de Gosner, 1960) et les têtards se sont alimentés normalement : aucun comportement aberrant n'a été observé durant les expériences.

Les animaux ont été élevés à une température de 23°C (proche de celle de leur milieu naturel) dans des cristallisoirs de 1,5 l avec une densité variable, ce qui nous a permis d'utiliser des têtards de même âge, mais à différents stades de développement. Ils ont été nourris d'un mélange de salade cuite et de paillettes de « tétramin », aliment artificiel pour Poissons d'aquarium; l'eau d'élevage était celle du robinet laissée reposée pendant 24 h et renouvelée tous les jours afin d'éviter toute turbidité du milieu.

Avant leur utilisation pour les expériences, les têtards étaient placés pendant une semaine à des densités optimales pour le taxon (15 à 20 individus dans 1,5 l) conditions permettant de supposer que les animaux reprenaient leurs rythmes naturels de développement (Polls, non publié).

3 types d'expériences ont été réalisés :

1. Etude du taux de filtration de têtards nourris d'Algues planctoniques (*Chlorella pyrenoidosa*), de taille moyenne = $3,9 \pm 0,8 \mu\text{m}$ ($N = 30$).

Les têtards sont placés individuellement dans des béchers où un tamis plastique à grande maille permet de séparer l'animal de ses excréments (fig. 1A); la quantité d'eau dans les béchers (30 ou 50 ml) est choisie en fonction de la taille des têtards de façon à empêcher la remise en suspension des particules par les mouvements de l'animal. Les Algues sont prélevées au centre de la chambre supérieure et leur concentration évaluée, soit directement par comptage au microscope optique à l'aide d'un hématocymètre (exp. 1.1), soit indirectement par spectrophotométrie à 660 nm (exp. 1.2).

On a testé simultanément 10 têtards avec différentes concentrations algales initiales et toujours avec

un témoin sans têtard pour contrôler la croissance algale et la sédimentation non imputable à l'animal.

Au cours des premiers essais (exp. 1.1), nous avons constaté que les comptages à l'hématocymètre n'ont fourni de tests significatifs que pour les concentrations algales supérieures à 10^5 cell/ml. En conséquence, seuls les résultats concernant 4 têtards de 2 tailles différentes sont retenus dans cette expérience.

2 séries d'expériences ont donc été réalisées : la première avec 4 têtards âgés de 50 j, au stade 26 à 30 (selon la terminologie utilisée par Gosner, 1960) mais de 2 tailles différentes (15 et 25 mm), la seconde avec 10 têtards âgés de 90 j, au stade 30-35, également de 2 tailles différentes (15 et 25 mm).

Pour limiter l'effet de stress dû au transfert des animaux en élevage dans les béchers (Feder, 1981; Seale, 1981), les comptages ne commencent que 2 h après l'introduction des animaux et des Algues; il est possible que le stress dû à leur manipulation persiste au-delà de ces 2 h mais comme aucune alimentation supplémentaire ne leur a été fournie au cours du test, un temps d'acclimatation plus long aurait pu modifier leur état physiologique (jeûne).

Les mouvements de pompage effectués par les têtards sont comptés à la loupe pendant 1 mn sur 2 repliquats successifs. Pendant la mesure du taux de pompage nocturne les animaux sont faiblement éclairés.

Ces expériences sont effectuées au cours d'un cycle de 24 h à 22-25°C (nuit-jour), en respectant la photopériode naturelle (environ 16 h d'éclairage en juin pour la 1ère expérience et 14 h en août pour la 2e). L'expérience 1.1. est faite avec un éclairage naturel extérieur de 300 lux; l'expérience 1.2 est réalisée sous 700 lux fournis par 2 tubes fluorescents type lumière du jour.

Toutes les expériences sont conduites en eau de source naturelle faiblement minéralisée (eau de Volvic). Les *Chlorella* utilisées proviennent de cultures axéniques, donc dépourvues d'agrégats, ce qui facilite leur comptage.

2. Comportement de migration verticale de têtards soumis à un « conflit » entre filtration et respiration.

4 têtards au stade 38, âgés de 100 j et d'une taille d'environ 40 mm, sont introduits dans des éprouvettes graduées de 500 ml et de 34 cm de hauteur, à raison d'1 individu par éprouvette (Fig. 1B). Dans 2 de celles-ci, l'une contient seulement de l'eau de Volvic, l'autre est enrichie en *Chlorella* jusqu'à obtenir une concentration de 1.10^6 cellules par ml. Un grillage placé juste au-dessous de la surface de l'eau empêche le têtard d'y accéder. Dans les 2 autres éprouvettes témoins l'accès à la surface est libre. La température de l'eau est de 23°C et l'éclairage, artificiel (tubes fluorescents type lumière

du jour), varie de 1 500 lux en surface à 500 lux au fond. Les déplacements verticaux des têtards sont observés directement et en continu pendant une demi-heure. Les animaux sont ensuite remis isolément dans des cristallisoirs et changés d'éprouvettes

après 2 h de repos, les têtards précédemment témoins étant à leur tour soumis au test. Les taux de pompage des têtards ainsi que le taux de saturation en oxygène dans les éprouvettes sont mesurés simultanément (Tabl. I).

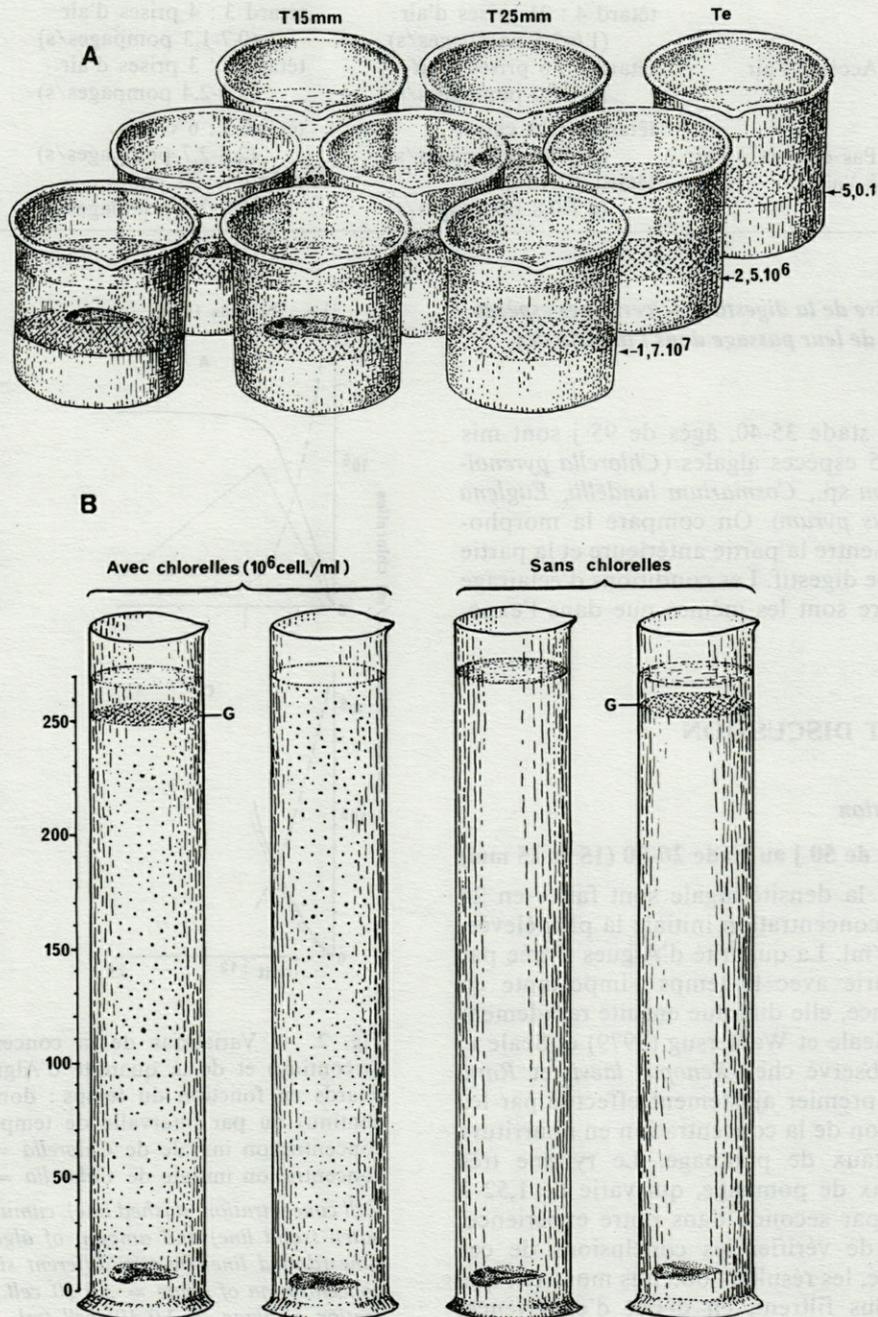


Fig. 1. — A, procédure expérimentale utilisée pour la mesure du taux de filtration de têtards de deux tailles différentes dans des concentrations variées d'Algues en présence d'un témoin. B, test de comportement de migration verticale de têtards pour l'accès à l'oxygène aérien ou non, en présence et en absence d'Algues (G : grillage).

A, experimental procedure for the measurements of the filtering rate of two size classes tadpoles in different concentrations of algae, with a blank; B, comportemental test for vertical migration of tadpoles depending on access to the air or not, in presence and absence of algae (G : wire netting).

Tabl. I. — Mouvements effectués par quatre têtards dans des colonnes d'eau dépourvues ou non d'Algues.

Displacements of tadpoles in flasks containing or not Chlorella and depending or not on the access to the air.

Saturation en O ₂	avec <i>Chlorella</i> 120-138 %	sans <i>Chlorella</i> 49-68 %
Accès à l'air	têtard 4 : 21 prises d'air (1,6-2,5 pompages/s)	têtard 3 : 4 prises d'air (0,7-1,3 pompages/s)
	têtard 2 : 6 prises d'air (0,3-1,0 pompages/s)	têtard 1 : 3 prises d'air (2,3-2,4 pompages/s)
Pas d'accès à l'air	têtard 4 : 13 chocs (0,8-0,9 pompages/s)	têtard 3 : 6 chocs (2,3-2,7 pompages/s)
	têtard 2 : 13 chocs (0,7-0,8 pompages/s)	têtard 1 : 21 chocs (2,2-2,3 pompages/s)

3. Etude qualitative de la digestion de certaines espèces d'Algues au cours de leur passage dans l'intestin des têtards.

10 têtards au stade 35-40, âgés de 95 j sont mis en présence de 5 espèces algales (*Chlorella pyrenoidosa*, *Selenastrum* sp., *Cosmarium lundellii*, *Euglena gracilis* et *Phacus pyrum*). On compare la morphologie des Algues entre la partie antérieure et la partie terminale du tube digestif. Les conditions d'éclairage et de température sont les mêmes que dans l'expérience 1.2.

RESULTATS ET DISCUSSION

1. Taux de filtration

1.1. Têtards âgés de 50 j au stade 26-30 (15 et 25 mm)

3 mesures de la densité algale sont faites en 24 h à partir de la concentration initiale la plus élevée, soit $3,6 \cdot 10^7$ cell./ml. La quantité d'Algues filtrée par les 2 têtards varie avec le temps : importante en début d'expérience, elle diminue ensuite rapidement (Fig. 2A et B). Seale et Wassersug (1979) et Seale *et al.* (1982) ont observé chez *Xenopus laevis* et *Rana sylvatica* que le premier ajustement effectué par les têtards en fonction de la concentration en nourriture était celui du taux de pompage. Le rythme très irrégulier du taux de pompage, qui varie de 1,52 à 2,72 pompages par seconde dans notre expérience, ne permet pas de vérifier les conclusions de ces auteurs. En outre, les résultats obtenus montrent que les gros individus filtrent, en début d'expérience, plus rapidement que les petits. Quoiqu'il en soit, au bout de 7 h, chaque têtard retient en moyenne environ $7,5 \cdot 10^6$ cell./ml, soit une ration de $2,25 \cdot 10^8$ cellules.

A une concentration algale de $2,0 \cdot 10^6$ cell./ml, seules les 2 premières mesures de densité ont pu être faites (Fig. 2C et D). Elles confirment la capacité de filtration initiale plus élevée des gros individus.

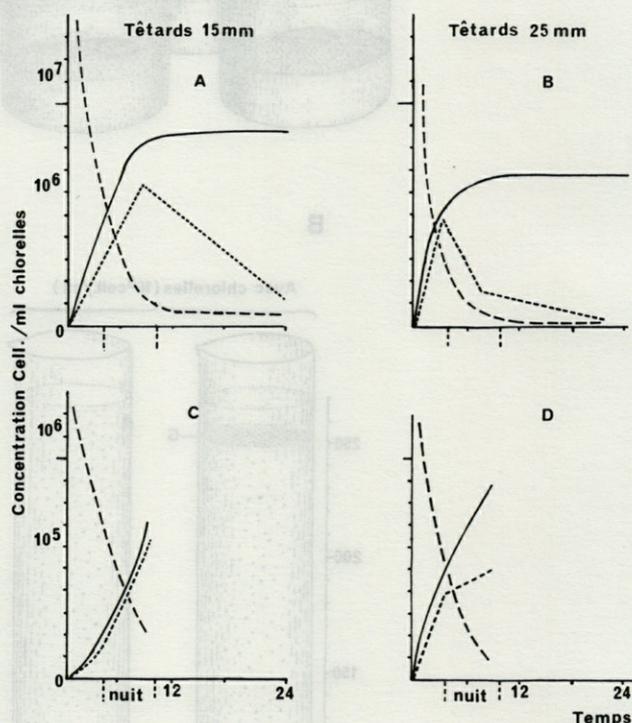


Fig. 2. — Variations de la concentration algale (trait discontinu) et de la quantité d'Algues filtrées par deux têtards en fonction du temps : données cumulées (trait continu) ou par intervalle de temps (trait pointillé). A, concentration initiale de *Chlorella* = $3,6 \cdot 10^7$ cell./ml. B, concentration initiale de *Chlorella* = $2,0 \cdot 10^6$ cell./ml.

Cell concentration (dashed line), cumulative amount of algae eaten (solid line) and amount of algae filtered per laps of time (dotted line) by two different size tadpoles. A, initial concentration of algae = $3,6 \cdot 10^7$ cell./ml. B, initial concentration of algae = $2,0 \cdot 10^6$ cell./ml.

A la concentration de $5,1 \cdot 10^5$ cell./ml, tous les têtards filtrent une quantité d'Algues à peu près équivalente. Par ailleurs, aucune différence significative n'apparaît entre les taux de filtration diurnes et nocturnes.

1.2. Têtards âgés de 90 j, au stade 30-35 (15 et 25 mm)

Ces têtards, de la même ponte que les précédents, présentent un retard de développement dû à une densité en élevage supérieure à la densité optimale. Réacclimatés à la densité optimale une semaine avant l'expérience, ces têtards reprennent un rythme normal de développement.

Bien qu'ayant utilisé une méthode de mesure plus sensible (spectrophotométrie), aucune rétention d'Algues ne peut être détectée à aucune des concentrations testées (de 10^7 à 10^3 cell./ml). Le rythme de pompage, extrêmement irrégulier, ne peut être quantifié; toutefois, il est apparemment très faible, parfois à peine perceptible : même l'extension minime des mâchoires protactiles ne peut être décelée (Fig. 3). En revanche, dans les cristallisoirs d'élevage contenant des individus identiques, les mouvements de pompage sont effectués normalement. Ces observations suggèrent une relation conflictuelle chez ces têtards âgés entre respiration buccopharyngée et rétention de particules nutritives quand celles-ci sont abondantes (Feder *et al.*, 1984).

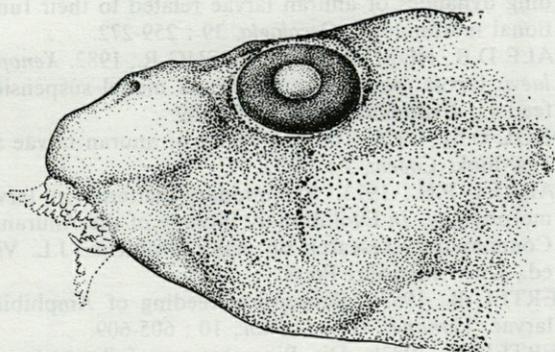


Fig. 3. — Détails de la tête et des mâchoires protractiles d'un têtard en vue de profil.

Details of tadpole head with extensible jaws.

Le 2e type d'expériences est conçu pour vérifier cette hypothèse.

2. Analyse du comportement : conflit entre respiration et ingestion

Dans les éprouvettes, les têtards effectuent des déplacements verticaux soit actifs (nage), soit passifs (l'animal restant inerte, on peut supposer que le déplacement résulte d'une régulation d'organe à fonction hydrostatique encore mal connue chez le têtard). Dans le cas de mouvements actifs, le même nombre de battements de la queue est nécessaire pour l'ascension comme pour la descente : 14 battements pour parcourir les 27 cm de la colonne d'eau.

Les déplacements sont classés en 3 catégories selon la hauteur atteinte (à moyenne hauteur, à proximité de la surface ou jusqu'à la surface) avec ou sans prise d'air en fonction de l'absence ou de la présence d'un grillage. Chacun des têtards testés montre les 3 types de mouvements.

Dans le tableau I, nous n'avons pris en compte que les déplacements suivis de prise d'air dont la fonction est bien claire ainsi que les chocs contre le grillage. En dépit d'une variabilité évidente, on peut toutefois observer que le nombre de prises d'air ou de chocs est généralement supérieur dans les éprouvettes contenant des Algues où l'on peut s'attendre à une concentration d'oxygène plus élevée, du fait de la photosynthèse. Or, le taux de pompage dans ces éprouvettes est inférieur à celui mesuré dans les éprouvettes sans Algues.

Ces observations s'accordent avec celles de Feder *et al.* (1984) montrant que, dans les suspensions denses, les têtards de *Xenopus laevis* réduisent leur ventilation buccopharyngienne et accroissent les prises d'air. Néanmoins, dans ces milieux bien oxygénés par la photosynthèse algale (et non sous-oxygénés comme dans les expériences de Feder *et al.*, qui ont utilisé une levure comme nourriture), il semble que le conflit entre respiration buccopharyngée et ingestion résulte ici d'un refus de s'alimenter ou d'une gêne due à la rétention de particules.

Comme chez la plupart des Anoures (Wassersug & Rosenberg, 1979), le squelette cartilagineux des branchies du têtard de la Grenouille verte augmente de taille avec l'ontogenèse mais sa morphologie ne varie apparemment pas (Polls, non publié); néanmoins, une accumulation de mucilage entre les arcs branchiaux, conséquence de l'âge ou de l'état physiologique du têtard, pourrait obturer les branchies et rendre les échanges gazeux difficiles, quand les concentrations de particules en suspension atteignent une valeur élevée. Du fait que l'essentiel des échanges respiratoires chez les têtards s'effectue à travers la peau (Burggren *et al.*, 1982), il serait aussi possible que la présence d'Algues à densité suffisante puisse empêcher les échanges gazeux au niveau cutané.

3. Evolution morphologique de différents types d'Algues au cours du transit intestinal

La morphologie externe de la plupart des espèces algales ingérées (*Chlorella pyrenoidosa*, *Selenastrum* sp. *Cosmarium lundelli*, *Euglena gracilis*) apparaît identique dans la partie antérieure et dans la partie terminale de l'intestin.

En revanche, les *Phacum pyrum* présents à haute concentration dans la partie antérieure du tube digestif des têtards ne sont plus reconnaissables dans la partie finale de l'intestin : seules subsistent une coloration verte et quelques granulations brunes, résidus probables de leur digestion.

Il paraît vraisemblable que ce type d'Algues à parois fragiles soit d'une plus grande valeur nutritive pour les têtards que les précédentes dont une proportion non négligeable semble traverser le tube digestif sans grand dommage : par exemple, nous avons observé que les flagelles des Euglènes conservent leur mobilité. Ces observations ont été faites sur des têtards ayant un rythme et une intensité de pompage très faibles (non quantifiables). Le pompage, assurant à la fois la respiration et l'ingestion, ne peut pas se ralentir au-delà d'un minimum indispensable à la respiration ce qui entraîne, *ipso facto*, une ingestion même faible, de particules.

REMERCIEMENTS - Les auteurs remercient chaleureusement Paul Testard et Diane Seale pour leurs suggestions et critiques constructives ainsi que Mme Y. Schach pour la réalisation des figures.

BIBLIOGRAPHIE

- BOAS J.E.V., 1882. Über den *Conus aeteriosus* und die Arterienbogen der Amphibien. *Morph. Jb.*, 7 : 488-572.
- BURGGREN W.W., FEDER M.E., PINDER A.W., 1983. Temperature and the balance between aerial and aquatic respiration in larvae of *Rana berlandieri* and *Rana catesbeiana*. *Physiol. Zool.*, 56 : 263-273.
- CALORI A., 1842. *Descriptio anatomica branchiarum maxime internarum gyrine ranae esculentiae, unaque praecipuum discrimen quod inter branchias ad invicem et batrachiorum urodelorum intercedit*. *Acad. Scient. Instituto Bononiensis*, 5 : 111-149.
- DICKMAN M., 1968. The effect of grazing by tadpoles on the structure of a periphyton community. *Ecology*, 49 : 1188-1190.
- DUBOIS A., GUNTER R., 1982. Klepton and Synklepton : two new evolutionary systematic categories in Zoology. *Zool. Jb. Syst.*, 109 : 290-305.
- DUBOIS A., POLLS M., 1988 (sous presse). Kleptogenetic frogs. Alytes.
- FEDER M.E., 1981. Effect of body size, trophic state, time of day and experimental stress on oxygen consumption of anuran larvae : an experimental assessment and evaluation of the literature. *Comp. Biochem. Physiol.*, 70A : 497-508.
- FEDER M.E., SEALE D.B., BORAAS M.E., WASSERSUG R.J., GIBBS A.G., 1984. Functional conflicts between feeding and gas exchange in suspension-feeding tadpoles, *Xenopus laevis*. *J. Exp. Biol.*, 110 : 91-98.
- GOETTE A., 1875. Die Entwicklungsgeschichte der Unke (*Bombinator igneus*) als Grundlage der Wilbertherie. Verlad von L. Voss. Leipzig.
- GOSNER K.L., 1960. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica*, 16 : 183-190.
- KENNY J.S., 1969. Feeding mechanisms in anuran larvae. *J. Zool. London*, 157 : 225-246.
- KRATOCHWILL K., 1933. Zur Morphologie und Physiologie der Nahrungsaufnahme der Froschlärven. *Zeitschr. Wiss. Zool.*, 144 : 421-468.
- NAUE H., 1890. Über Bau und Entwicklung der Kiemen der Froschlärven. *Z. Naturwiss.*, 63 : 129-176.
- ORTON G.L., 1957. The bearing of larval evolution on some problems in frog classification. *Syst. Zool.*, 6 : 79-86.
- RUSCONI M., 1826. Développement de la grenouille commune. Paolo Emilio Giusti, Milan.
- SAVAGE R.M., 1952. Ecological, physiological and anatomical observations on some species of anuran tadpoles. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 122 : 467-514.
- SCHULZE F.E., 1888. Über die inneren Kiemen der Batrachienlarven. *Abh. preuss. Akad. Wiss., Physik.-Math. Kl.*, I : 1-59.
- SEALE D.B., 1980. Influence of amphibian larvae on primary production, nutrient flux, and competition in a pond ecosystem. *Ecology*, 61 : 1531-1550.
- SEALE D.B., 1981. The importance of experimental design in evaluating comparative feeding studies. *Copeia*, 1981 : 922-924.
- SEALE D.B., RODGERS E., BORAAS M.E., 1975. Effects of suspension-feeding frog larvae on limnological variables and community structure. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 19 : 3179-3184.
- SEALE D.B., WASSERSUG R.J., 1979. Suspension feeding dynamics of anuran larvae related to their functional morphology. *Oecologia*, 39 : 259-272.
- SEALE D.B., HOFF K., WASSERSUG R., 1982. *Xenopus laevis* larvae (Anura, Amphibia) as model suspension feeders. *Hydrobiologia*, 87 : 161-169.
- SOKOL O.M., 1975. The phylogeny of anuran larvae : a new look. *Copeia*, 1 : 1-23.
- STARRET P.H., 1973. Evolutionary patterns in larval morphology. In *Evolutionary biology of the Anurans : Contemporary research on major problems*. J.L. Vial ed., Univ. Missouri Press.
- VIERTEL B., 1983a. Suspension feeding of Amphibian larvae. *Verhandl. Ges. f. Okol.*, 10 : 605-609.
- VIERTEL B., 1983b. Die Biomasse von Edkrottenlarven (*Bufo bufo* L.) in Freiland (Anura : Salientia : Bufonidae). *Salamandra*, 18 : 110-114.
- VIERTEL B., 1984. Suspension feeding of the larvae of *Baleaphryne muletensis*. In *Historia biologica del Ferret, Hemmer & Alcover ed.*, Edit. Moll. Mallorca.
- WASSERSUG R.J., 1972. The mechanism of ultraplanktonic entrapment in Anuran larvae. *J. Morph.*, 137 : 279-288.
- WASSERSUG R.J., HOFF K., 1982. Developmental changes in the orientation of the Anuran jaw suspension. *Evolutionary Biology*, 15 : 223-245.
- WASSERSUG R.J., ROSENBERG K., 1979. Surface anatomy of branchial food traps of tadpoles : A comparative study. *J. Morph.*, 159 : 393-426.

Reçu le 12 mai 1987; received May 12, 1987

Accepté le 6 janvier 1988; accepted January 6, 1988

SUR QUELQUES PEYSSONNELIACEAE (RHODOPHYCEAE) RECOLTEES EN PROFONDEUR AU LARGE DES COTES DU BRESIL

*Some Peyssonneliaceae (Rhodophyceae) collected
in depth off the coast of Brazil*

J. MARCOT-COQUEUGNIOT

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

ALGAE
PEYSSONNELIACEAE
BRAZIL

RÉSUMÉ — Six espèces de Peyssonneliaceae récoltées au large des côtes brésiliennes sont signalées et (ou) décrites : *Polystrata fosliei* (Weber van Bosse) Denizot, *Peyssonnelia capensis* Montagne, *P. nordstedtii* Weber van Bosse, *P. rosa-marina* Boudouresque et Denizot, *P. valentinii* Yoneshigue et Boudouresque et une espèce probablement nouvelle de *Peyssonnelia*. Pour quatre d'entre elles, c'est la première signalisation au Brésil.

ALGAE
PEYSSONNELIACEAE
BRAZIL

ABSTRACT — Six species of Peyssonneliaceae collected along the coast of Brazil are listed and (or) described : *Polystrata fosliei* (Weber van Bosse) Denizot, *Peyssonnelia capensis* Montagne, *P. nordstedtii* Weber van Bosse, *P. rosa-marina* Boudouresque et Denizot, *P. valentinii* Yoneshigue et Boudouresque, and a probably new species of *Peyssonnelia*. Four of them are mentioned from Brazil for the first time.

INTRODUCTION

Dans le cadre de la collaboration entre le laboratoire d'Ecologie du Benthos et de Biologie Végétale Marine et l'Instituto de Estudos do Mar Almirante Paulo Moreira (Arraial do Cabo, RJ, Brésil), une collection de Peyssonneliaceae récoltées en profondeur par dragage le long des côtes brésiliennes, nous a été confiée par Y. Yoneshigue.

Les Peyssonneliaceae du Brésil n'ont pas fait l'objet d'études spécifiques; on trouve toutefois quelques espèces, décrites ou mentionnées, dans les travaux de certains auteurs. Joly (1957) décrit de la baie de Santos (état de Sao Paulo) *Peyssonnelia simulans* Weber van Bosse et *Peyssonnelia polymorpha* (Zanardini) Schmitz. Taylor (1960) considère comme douteuse la présence de *P. polymorpha* dans l'Atlantique tropical américain et il ne nous est pas possible d'après le texte et les figures de Joly (1957) de savoir s'il s'agit bien de *P. polymorpha* ou s'il s'agit de *P. rosa marina* Boudouresque et Denizot. En

effet, les deux seuls rhizoïdes représentés, à environ 200 µm de la marge, sont unicellulaires, or Joly ne parle pas dans son texte du nombre de cellules des rhizoïdes, on ignore donc s'il y en a aussi des pluricellulaires, auquel cas il s'agirait bien du *P. polymorpha* dont les rhizoïdes de petite taille sont encore unicellulaires : Boudouresque et Denizot (1975) représentent, chez *P. polymorpha*, à 1 mm de la marge, un rhizoïde unicellulaire de même taille que ceux représentés par Joly; s'il n'y avait que des rhizoïdes unicellulaires, on aurait affaire à *P. rosa marina*. Taylor (1960) mentionne *P. rosenvingii* Schmitz, à propos duquel il cite des références de *P. dubyi* sans même dire s'il les met en synonymie. Joly (1965) signale *P. simulans* de l'état de Sao Paulo et de ses environs; Joly *et al.* (1968) mentionnent *P. capensis* Montagne. Ugadim (1975), pour les états de Sao Paulo et Parana, rapporte la présence de *Cruoriella armorica* Crouan *frat.*; les spécimens qu'il étudie sont complets (mâle, femelle, tétrasporophyte), mais, dans ses dessins, l'hypothalle n'apparaît guère polyflabellé, les anthéridies sont groupées

en glomérules portés chacun par une tige de plusieurs cellules, les tétrasporocystes sont portés chacun par une tige multicellulaire, elle-même insérée à l'aisselle d'une paraphyse sur une cellule-pied; tous ces caractères font penser que le *Peyssonnelia armorica* trouvé par Ugadim pourrait bien être *P. boudouresquei* Yoneshigue. Oliveira Filho (1977) cite, sans description ni figure : *Cruoriella armorica*, *P. capensis*, *P. inamoena*, *P. polymorpha*, *P. rosenvingii* Schmitz (qu'il met, sans dire pourquoi, en synonymie « pour le Brésil » avec *P. dubyi* Crouan) et *P. simulans*. Cordeiro Marino (1978), dans l'état de Santa Catarina, rapporte la présence de *Cruoriella armorica*, *P. capensis* et *P. inamoena* à propos duquel elle rappelle que Denizot en 1968 dit que le *P. simulans* de Joly 1957 fait penser à *P. inamoena*. Maggs *et al.* (1979) signalent *P. capensis*. Gusmao Pedrini (1980) signale *P. capensis* dans la baie de Sepetiba (état de Rio de Janeiro). Yoneshigue (1985) signale de Cabo Frio (état de Rio de Janeiro) : *P. boudouresquei* Yoneshigue, *P. capensis*, *P. inamoena* et *P. valentinii* Boudouresque et Yoneshigue. Ce travail s'intègre dans une série d'études sur la systématique des Peyssonneliaceae : Boudouresque et Ardré, 1971; Boudouresque et Denizot, 1973b, 1974, 1975; Boudouresque *et al.*, 1975; Boudouresque *et al.*, 1976; Marcot *et al.*, 1975; Belsher et Marcot, 1975; Marcot, 1976; Marcot et Boudouresque, 1976; Marcot *et al.*, 1976; Marcot et Boudouresque, 1977; Marcot *et al.*, 1977; Marcot-Coqueugniot, 1980; Verlaque, 1977. De plus, actuellement, nous travaillons sur d'autres collections de Peyssonneliaceae tropicales (Madagascar, Nouvelle-Guinée).

MATERIEL ET METHODES

Spécimens récoltés par dragage au large des côtes brésiliennes lors de la campagne océanographique « Laminaria I » du navire océanographique « Almirante Saldanha », août-septembre 1978, exception faite du spécimen n° FE 1248, récolté en 1980.

La méthode utilisée pour l'étude de ces échantillons est celle proposée par Denizot (1968) et par Boudouresque et Denizot (1973a). Compte tenu de la quantité de matériel disponible et de son état, il n'a pas toujours été possible de suivre un plan d'étude homogène pour toutes les espèces décrites (distances à la marge des zones dessinées ou mesurées, nombre de mesures). Parfois même, nous avons dû dessiner ou prendre des mesures à des distances inconnues de la marge.

La longueur d'une cellule est son allongement dans le sens radial (perpendiculaire à la marge), mesurée sur des coupes radiales. La hauteur est son allongement dans le sens perpendiculaire au plan de base, mesurée sur des coupes radiales ou tangentielles. La largeur est son allongement dans le sens

tangentiel à la marge, généralement mesurée sur des coupes tangentielles. Dans le texte, nous ne citons pas les mesures qui, pour chaque espèce, figurent dans le tableau correspondant : les angles γ sont exprimés en degrés, les autres dimensions en μm . Pour chaque rubrique, on a :

- sur la première ligne : les valeurs extrêmes
- sur la seconde ligne et entre parenthèses, séparés par des virgules : la moyenne, le nombre de mesures, l'écart-type.

Dans les figures, les zones calcifiées sont représentées en pointillé. Dans les schémas, le périthalle est représenté par des traits obliques dont l'inclinaison est celle des files périthalliennes.

Spécimens numérotés par nos collègues brésiliens lors de leur récolte. Par « spécimen » nous entendons un ou plusieurs individus provenant d'une même récolte dans une même station et conservés ensemble.

DESCRIPTION DU MATERIEL RECOLTE

Polystrata fosliei (Weber van Bosse) Denizot

Matériel

Spécimen n° 5015a, récolté le 13 sept. 1978 sur des crampons de *Laminaria sp.* (profondeur et coordonnées non indiquées).

Description

Croûtes entièrement calcifiées, de formes torturées, s'inscrivant dans une sphère-enveloppe d'environ 4 cm de diamètre, spécimen transmis détaché de son substrat.

Les coupes (Fig. 1) montrent l'existence d'un mésothalle (équivalent de l'hypothalle des *Peyssonnelia*) : chaque cellule du mésothalle donne naissance à un élément périthallien supérieur et à un élément périthallien inférieur, tous deux dichotomes, dont l'importance est sensiblement la même, avec toutefois des variations locales. Pas de rhizoïdes. Lorsque le thalle est vu à plat, de dessus, les cellules corticales apparaissent disposées d'une manière quelconque (Fig. 2). Les files périthalliennes, après décalcification, n'adhèrent pas fortement entre elles mais délimitent des espaces « vides » qui, sur l'Algue non décalcifiée, doivent être comblés par du calcaire. Spécimen stérile.

Remarques

Le spécimen 5015a correspond en tous points aux descriptions des auteurs cités plus loin ainsi que de Kylin (1956). Décrit de l'île de Timor par Weber van Bosse (1921) sous le nom d'*Ethelia fosliei*, le *Polystrata fosliei* a été signalé par Denizot (1968) au Cap Vert, par Segonzac (1969) aux Caraïbes et par Verlaque (1981) en Corse. Espèce nouvelle pour le Brésil.

Peyssonnelia capensis Montagne

Matériel

Spécimen n° 4987, 4 sept. 1978, profondeur 40 m, lat. 21° 02' O S, long. 40° 19' 6 W; salinité 36,6 ‰, température 20,2°C.

Description

Thalles de 7 à 8 cm de diamètre, plus ou moins orbiculaires, lobés, portant des stries concentriques et dont la marge est enroulée vers le haut. Ils adhèrent au support caillouteux en leur centre seulement. Face inférieure blanchâtre, ce qui est dû à un feutrage de rhizoïdes et à la calcification hypobasale.

La calcification est de deux sortes : l'une est une couche hypobasale de calcaire, moins épaisse que le thalle (Tabl. I, fig. 6, 13), qui s'arrête à environ 60 µm de la marge (Tabl. I), l'autre est constituée d'alignements de glomérules de cellules calcifiées, à l'intérieur du périthalle (Fig. 6, 13).

Hypothalle formé de files de cellules parallèles entre elles et perpendiculaires à la marge (Fig. 7); chaque cellule hypothallienne donne naissance à un rhizoïde : ces rhizoïdes sont généralement longs et pluricellulaires, mais certains, peut-être immatures, sont réduits à une seule cellule qui ne sort pas de la cuticule (Fig. 3, 4, 5), donnant ainsi l'impression d'un sous-hypothalle; longueur des rhizoïdes extrêmement variable (Tabl. I). Les rhizoïdes les plus longs n'ont pas pu être mesurés car ils sont trop emmêlés ou cassés. Quand on regarde le thalle par

dessus, on voit des sortes de « coussins » formés par des zones de rhizoïdes plus longs. Quelques rhizoïdes ramifiés, mais cela est exceptionnel et semble plutôt correspondre à une cicatrisation après blessure. Rhizoïdes insérés à l'avant des cellules hypothalliennes dont ils proviennent (Fig. 3, 4, 5).

Périthalle formé de files très arquées qui, au départ, forment avec le plan de l'hypothalle un angle assez faible (Tabl. I, fig. 3, 4, 6); quand on s'éloigne de la marge, dans les parties anciennes, ces files se redressent en formant un périthalle secondaire (Tabl. I). Lorsque le thalle est vu à plat, de dessus, les initiales périthalliennes apparaissent disposées sans ordre particulier (Fig. 9). Sur les coupes tangentielles, on constate que les cellules coxales et les cellules périthalliennes sont plus larges que les cellules hypothalliennes et que l'élément périthallien a subi des divisions latérales dans le plan tangentiel (Fig. 8). Dans le plan radial, les files sont difficiles à suivre de sorte qu'on ne peut guère affirmer que l'élément se divise ou ne se divise pas latéralement dans ce plan. Parfois, entre 3 et 4 cm de la marge, vers le centre du thalle, on observe des dédoublements du thalle sur une faible distance : on a ainsi, dans ces zones, deux thalles superposés, avec, entre eux, du calcaire hypobasal et un feutrage de rhizoïdes plus ou moins comprimés. Ce fait a été signalé par Okumura (1899) et Heydrich (1907).

Le thalle étudié est un tétrasporophyte à nématécies saillantes. Sur les coupes radiales (Fig. 10), on ne voit pas si les paraphyses sont bifurquées; on devine toutefois, en changeant la mise au point,

Tabl. I. — *Peyssonnelia capensis*. (I = périthalle primaire, II = périthalle secondaire, I* = hypothalle + périthalle primaire; épaisseur du thalle = I* + II; nombre de cellules périthalliennes par file = I + II). *Peyssonnelia capensis*. (I = primary perithallus, II = secondary perithallus, I* = hypothallus + primary perithallus; thickness of the thallus = I* + II; number of perithallous cells in a row = I + II).

Distance de la marge	100 µm	500 µm	1 cm	2 cm	3 cm	4 cm
Épaisseur du calcaire hypobasal	-	29-68 (48,17,11)	31-132 (69,30,19)	46-128 (73,30,21)	34-132 (64,30,20)	41-155 (86,30,25)
Épaisseur du thalle	105-156 (131,30,15)	113-170 (143,30,15)	136-240 (187,30,25)	146-235 (179,30,21)	144-228 (185,30,21)	163-276 (218,30,24)
I* :			96-195 (143,30,26)	101-192 (143,30,21)	96-175 (128,30,20)	96-192 (145,30,24)
II :			29-77 (45,30,12)	24-79 (37,30,12)	29-72 (47,30,9)	34-115 (73,30,15)
Nombre de cellules périthalliennes par file	4-6 (5,30,1)		7-11 (9,30,1)	10-15 (12,30,1)	8-14 (11,30,1)	11-24 (15,30,2)
I :			5-8 (7,30,1)	5-9 (7,30,1)	4-7 (6,30,1)	5-10 (7,30,1)
II :			0-4 (2,30,1)	3-7 (5,30,1)	3-8 (5,30,1)	5-15 (8,30,2)
Angle périthalle/hypothalle	16-39 (24,30,5)		20-33 (28,30,4)	15-36 (25,30,5)	16-40 (30,30,5)	16-41 (30,30,6)
longueur						24-514 (126,30,126)
Rhizoïdes diamètre						10-17 (13,30,2)

qu'elles sont bifurquées à la base, mais que les 2 branches ne sont pas dans le même plan. Par contre, dans le plan tangentiel (Fig. 11), on vérifie que toutes les paraphyses sont bifurquées à la base. Avec les tétrasporocystes, on peut faire la même observation : dans le plan radial (Fig. 10) ils apparaissent insérés seuls sur une cellule-pied au sommet d'une file périthallienne alors que, dans le plan tangentiel, ils apparaissent insérés sur une cellule-pied qui porte également une paraphyse (Fig. 12).

Remarques

Nos spécimens correspondent parfaitement aux descriptions des auteurs, en particulier par 2 caractères essentiels : les glomérules de cellules calcifiées alignés dans le périthalle et le fait que chaque cellule hypothallienne donne naissance à un rhizoïde dont la première cellule a une forme particulière (Fig. 4, 5) et dont l'ensemble donne l'impression d'un sous-hypothalle. Montagne (1847) a décrit ce *Peyssonnelia* à partir de spécimens provenant du Cap de Bonne Espérance. Depuis il a été décrit par Kuetzing (1849) *sub nomen P. major*, par J. Agardh (1876) *sub nomen P. gunniana* et par Okamura (1899) *sub nomen P. caulifera*. Okamura (1899) relate l'existence de thalles superposés, fait également signalé par Heydrich (1907). Wormersley et Bailey (1970) disent que leurs échantillons, en tous points semblables aux différentes descriptions de *P. capensis*, n'ont toutefois pas de glomérules calcaires dans le thalle. Kylin (1956) dit, sans le justifier, que l'espèce type de *P. capensis* est « conspécifique » de *P. major*. D'après les dessins et le texte de Jaasund (1976), l'identité de *P. capensis* Montagne et de *P. gunniana* J. Agardh ne fait pas de doute. Ce *Peyssonnelia* a une large répartition géographique : Cap de Bonne Espérance (Montagne, 1847), Afrique du Sud (Kuetzing 1849 et

1869, Kylin 1938, *sub nomen P. major* et Papenfuss 1951), Tanzanie (Jaasund 1976, *sub nomen P. gunniana*), Angola (Palminha 1979), Brésil (Joly *et al.*, 1968, Oliveira Filho 1977, Cordeiro Marino 1978, Maggs *et al.* 1979, Gusmao Pedrini 1980), îles Salomon (Wormersley et Bailey, 1970), Japon (Okamura 1899, Heydrich 1907) *sub nomen P. caulifera*.

Peyssonnelia nordstedtii Weber van Bosse

Matériel

Spécimen n° FE 1248, 7 juil. 1980, dragage (sans indication de profondeur), lat. 22° 34'1 S, long. 40° 53'8 W; salinité 36, 1 ‰, température 18,2°C.

Description

Thalle arrondi, de 2,5 à 3 cm de diamètre, adhérent au substrat. La marge a été broutée, aussi, dans le tableau de mesures, nous parlons de « bord » et non de « marge » car on ne sait pas exactement à quelle distance de celle-ci on se trouve. Nous avons quand même eu la chance d'avoir une marge dans nos coupes. (Fig. 14).

Calcification hypobasale (Fig. 14, 15, 16, 18) peu épaisse (Tabl. II).

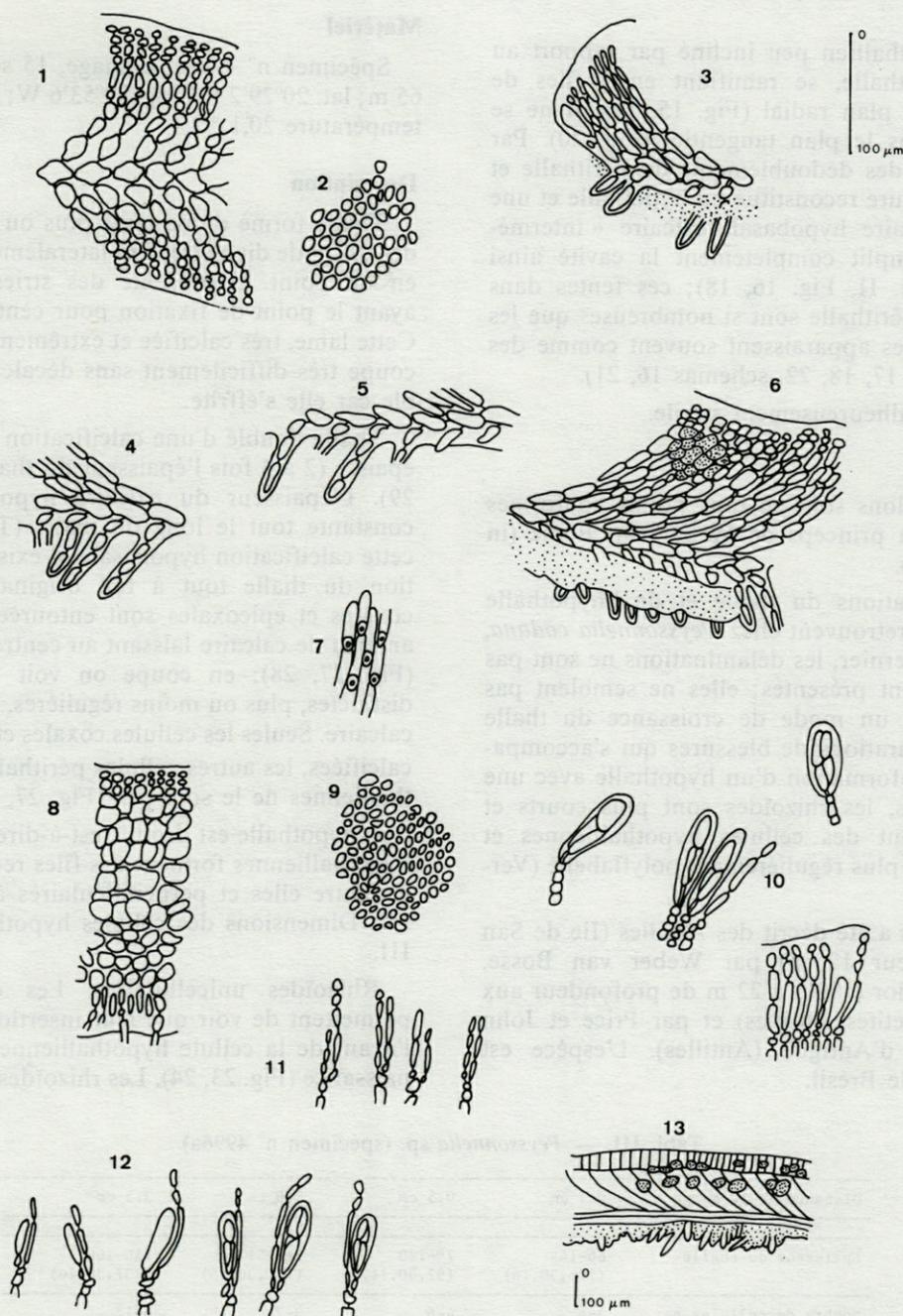
Hypothalle polyflabellé par endroits, surtout vers le centre du thalle, mais présentant ailleurs des files droites ou légèrement ondulées, surtout vers les bords du thalle.

Thalle de notre spécimen peu épais (Tabl. II), mais on peut supposer que des thalles plus âgés deviennent nettement plus épais en raison des délaminations.

Rhizoïdes, unicellulaires, de taille moyenne (Tabl. II), légèrement en massue et insérés au milieu de la

Tabl. II. — *Peyssonnelia nordstedtii*.

distance de la marge		près du "bord"	0 à 0.5 cm du "bord"	0.5 cm du "bord"
Epaisseur	hypobasal	63-107 (90,7,17)		78-107 (94,7,10)
	du calcaire		intermédiaire 29-58 (45,8,9)	30-97 (50,8,19)
Epaisseur du thalle		107-243 (173,15,40)		
Angle périthalle/hypothalle		66-78 (73,21,4)		
Rhizoïdes	longueur	12-96 (51,30,19)		
	diamètre	6-14- (10,30,2)		
cellules	longueur	19-41 (32,30,5)		
hypo-	hauteur	19-32 (23,30,3)		
thalliennes	largeur	15-26 (21,30,3)		



Pl. I. — *Polystrata fosliei*. 1, coupe radiale à 0,5 cm de la marge; 2, thalle vu à plat, de dessus; *Peyssonnelia capensis*. 3, coupe radiale au niveau de la marge; 4 et 5, coupes radiales du thalle calcifié à 0,5 cm de la marge; 6, coupe radiale, tout près de la marge, montrant un glomérule de cellules décalcifiées du périthalle; 7, hypothalle vu de dessous montrant les points d'insertion des rhizoïdes; 8, coupe tangentielle du thalle décalcifié, à 1 cm de la marge; 9, thalle vu de dessus; 10, coupes radiales dans une némathécie à tétrasporocystes, à 3 cm de la marge; 11 et 12, coupes tangentielles dans une némathécie à tétrasporocystes, à 3 cm de la marge; 13, schéma d'une coupe radiale montrant la disposition du calcaire, à 3 cm de la marge.

Polystrata fosliei. 1, radial section, 0.5 cm from the margin; 2, superior face of the thallus. *Peyssonnelia capensis*. 3, radial section at the margin level; 4, 5, radial sections of the decalcified thallus, 0.5 cm from the margin; 6, radial section near the margin, showing a glomerule of calcified cells in the perithallus; 7, inferior face of the hypothallus, showing the insertion point of rhizoids; 8, tangential section of the decalcified thallus, 1 cm from the margin; 9, superior face of the thallus; 10, radial sections through a tetrasporangial nemathecium, 3 cm from the margin; 11, 12, tangential sections through a tetrasporangial nemathecium, 3 cm from the margin; 13, diagram of a radial section showing the arrangement of limestone, 3 cm from the margin.

base de la cellule hypothallienne dont ils sont issus (Fig. 19).

Élément périthallien peu incliné par rapport au plan de l'hypothalle, se ramifiant en 3 files de cellules dans le plan radial (Fig. 15, 19); il ne se ramifie pas dans le plan tangentiel (Fig. 20). Par endroits, il y a des dédoublements du périthalle et la partie supérieure reconstitue un hypothalle et une couche de calcaire hypobasal (calcaire « intermédiaire » qui emplit complètement la cavité ainsi aménagée (Tabl. II, Fig. 16, 18); ces fentes dans l'épaisseur du périthalle sont si nombreuses que les zones non clivées apparaissent souvent comme des « piliers » (Fig. 17, 18, 22, schémas 16, 21).

Spécimen malheureusement stérile.

Remarques

Nos échantillons sont en tous points conformes à la description princeps de Weber van Bosse (in Börgesen, 1916).

Les délaminations du thalle et de l'hypothalle polyflabellé se retrouvent chez *Peyssonnelia codana*, mais, chez ce dernier, les délaminations ne sont pas systématiquement présentes; elles ne semblent pas correspondre à un mode de croissance du thalle mais à des réparations de blessures qui s'accompagnent de la néoformation d'un hypothalle avec une marge. De plus, les rhizoïdes sont plus courts et insérés à l'avant des cellules hypothalliennes et l'hypothalle est plus régulièrement polyflabellé (Verlaque, 1977).

P. nordstedtii a été décrit des Antilles (Ile de San Juan, profondeur 12 m) par Weber van Bosse, récolté par Taylor (1960) à 22 m de profondeur aux Iles Vierges (Petites Antilles) et par Price et John (1979) à l'île d'Antigua (Antilles). L'espèce est nouvelle pour le Brésil.

Peyssonnelia sp.

Matériel

Spécimen n° 4996a, dragage, 15 sept. 1978, prof. 65 m; lat. 20°29'2 S, long. 39°53'6 W; salinité 36,3 ‰, température 20,1 °C.

Description

Thalle formé d'une lame plus ou moins arrondie de 3,5 cm de diamètre, fixé latéralement à une pierre, en un point. Il présente des stries concentriques ayant le point de fixation pour centre de courbure. Cette lame, très calcifiée et extrêmement cassante, se coupe très difficilement sans décalcification préalable car elle s'effrite.

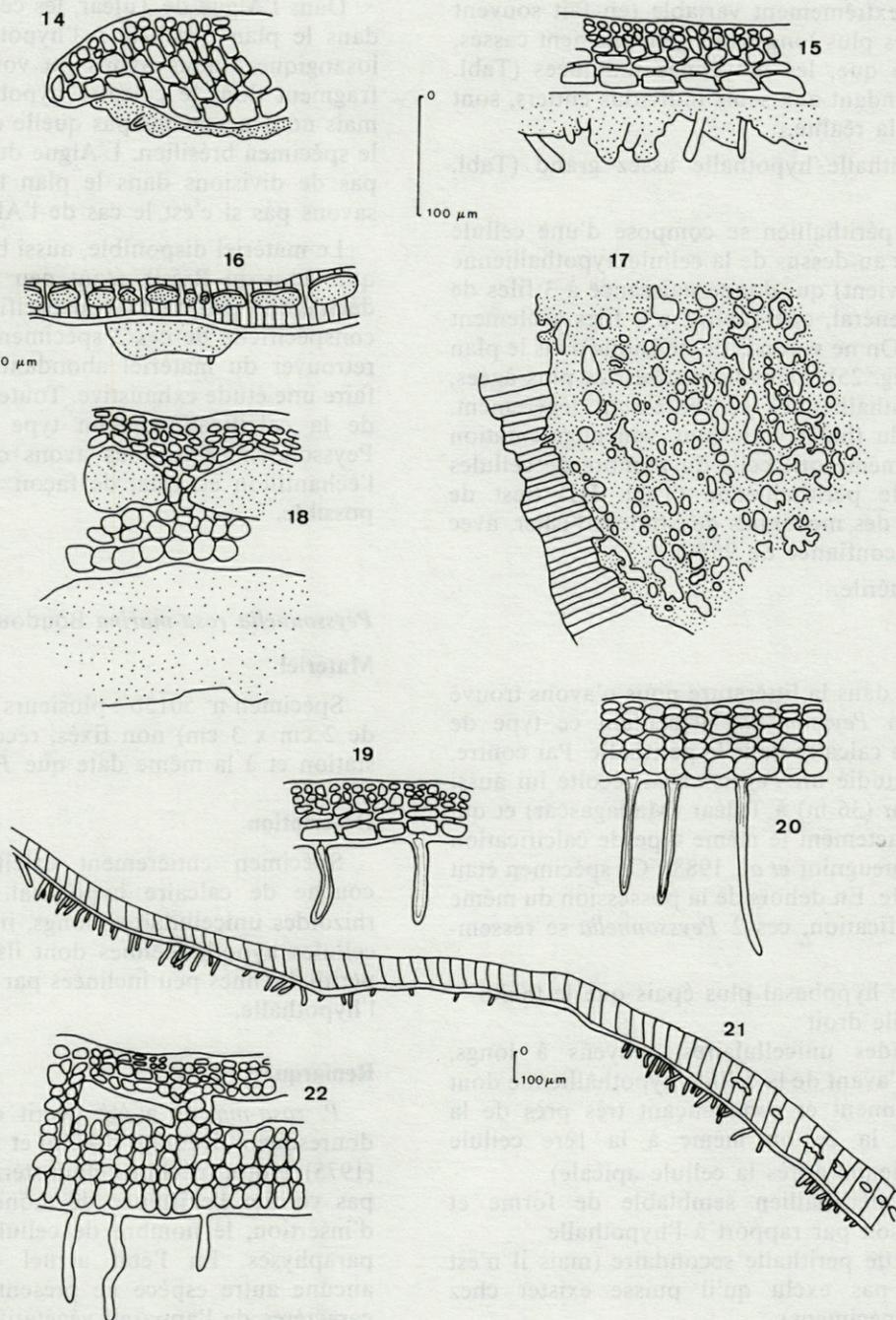
Thalle doublé d'une calcification hypobasale très épaisse (2 à 3 fois l'épaisseur du thalle) (Fig. 27, 28, 29). L'épaisseur du calcaire hypobasal est assez constante tout le long du thalle (Tabl. III). Outre cette calcification hypobasale, il existe une calcification du thalle tout à fait originale: les cellules coxales et épicoxales sont entourées chacune d'un anneau de calcaire laissant au centre un étroit canal (Fig. 27, 28); en coupe on voit 2 couches bien distinctes, plus ou moins régulières, de « grains » de calcaire. Seules les cellules coxales et épicoxales sont calcifiées, les autres cellules périthalliennes et hypothalliennes ne le sont pas (Fig. 27, 28).

L'hypothalle est droit, c'est-à-dire que les cellules hypothalliennes forment des files rectilignes parallèles entre elles et perpendiculaires à la marge (Fig. 26). Dimensions des cellules hypothalliennes: tabl. III.

Rhizoïdes unicellulaires. Les coupes radiales permettent de voir que leur insertion est toujours à l'avant de la cellule hypothallienne qui leur donne naissance (Fig. 23, 24). Les rhizoïdes sont nombreux,

Tabl. III. — *Peyssonnelia* sp. (spécimen n° 4996a).

Distance de la marge	0.1 cm	0.5 cm	2.0 cm	3.5 cm	
Épaisseur du thalle	86-144 (116,30,16)	79-120 (97,30,11)	91-151 (121,30,15)	110-166 (137,30,16)	
Nombre de cellules par file périthallienne	3-6 (4,30,1)	4-6 (4,30,1)	3-7 (5,30,1)	6-12 (8,30,1)	
Angle périthalle/hypothalle	51-75 (62,30,7)	45-74 (65,30,7)	65-78 (72,30,4)	55-79 (68,6,10)	
Rhizoïdes	longueur	31-197 (99,30,45)	27-288 (126,30,76)	24-216 (107,30,52)	41-182 (93,30,43)
	diamètre	6-13 (10,30,2)	7-16 (10,30,3)	7-14 (10,30,2)	7-14 (11,30,3)
Cellules hypothalliennes	longueur	28-46 (39,30,4)	36-58 (43,30,6)	31-50 (43,30,4)	29-45 (36,30,4)
	largeur	11-17 (13,30,2)	10-15 (12,30,1)	7-12 (10,30,1)	9-16 (12,30,2)
	hauteur	21-36 (27,30,3)	21-34 (26,30,4)	24-41 (31,30,4)	17-34 (29,30,4)
Épaisseur du calcaire hypobasal (distance de la marge inconnue) :				184-237 (217,7,17)	



Pl. II. — *Peyssonnelia nordstedtii*. 14, coupe radiale au niveau de la marge; 15, coupe radiale à 5 mm de la marge; 16, schéma du thalle à 3 mm de la marge; 17, thalle non décalcifié vu de dessus : on a représenté en pointillé les zones de calcification hypobasale intercalaire vues en transparence à travers le périthalle; en blanc les « piliers »; les traits parallèles matérialisent les files hypothalliennes, vues par transparence à travers le périthalle; 18, coupe à peu près tangentielle du thalle à 3 mm de la marge montrant un « pilier »; 19, coupe radiale du thalle décalcifié à 3 mm de la marge; 20, coupe tangentielle du thalle décalcifié à une distance inconnue de la marge (marge broutée); 21, schéma d'une coupe radiale du thalle décalcifié à une distance inconnue de la marge (marge broutée); 22, coupe tangentielle du thalle décalcifié.

14, radial section at the margin level; 15, radial section, 5 mm from the margin; 16, diagram of the thallus, 3 mm from the margin; 17, superior face of the non decalcified thallus : spotted areas represent the intercalary hypobasal calcification zones seen through the transparent perithallus; the blanks represent the « pillars »; parallel lines represent the hypothallus cells rows seen through the transparent perithallus; 18, nearly tangential section of the thallus, showing a « pillar », 3 mm from the margin; 19, radial section of the decalcified thallus, 3 mm from the margin; 20, tangential section of the decalcified thallus, unknown distance from the margin (browsed margin); 21, diagram of a radial section of the decalcified thallus, unknown distance from the margin; 22, tangential section of the decalcified thallus.

de longueur extrêmement variable (en fait souvent très longs); les plus longs sont généralement cassés, de telle sorte que, les moyennes indiquées (Tabl. III), correspondant aux seuls individus entiers, sont inférieures à la réalité.

Angle périthalle/hypothalle assez grand (Tabl. III).

L'élément périthallien se compose d'une cellule coxale (située au-dessus de la cellule hypothallienne dont elle provient) qui donne naissance à 3 files de cellules en général, quelquefois à 2 files seulement (Fig. 23, 24). On ne voit pas de divisions dans le plan tangentiel (Fig. 25). Dans les parties les plus âgées, les files périthalliennes se redressent légèrement. L'épaisseur du thalle varie peu, son augmentation est lente de même que celle du nombre de cellules dans une file périthallienne (Tabl. III) (test de comparaison des moyennes de Student-Fisher, avec un degré de confiance de 95 %).

Matériel stérile.

Remarques

Nulle part dans la littérature nous n'avons trouvé mention d'un *Peyssonnelia* présentant ce type de répartition du calcaire dans le périthalle. Par contre, nous avons étudié un *Peyssonnelia* récolté lui aussi en profondeur (36 m) à Tuléar (Madagascar) et qui présentait exactement le même type de calcification (Marcot-Coqueugniot *et al.*, 1988). Ce spécimen était lui aussi stérile. En dehors de la possession du même type de calcification, ces 2 *Peyssonnelia* se ressemblent par :

- le calcaire hypobasal plus épais que le thalle
- l'hypothalle droit
- les rhizoïdes unicellulaires, moyens à longs, insérés à l'avant de la cellule hypothallienne dont ils proviennent et commençant très près de la marge (à la 2^e ou même à la 1^{ère} cellule hypothallienne après la cellule apicale)
- l'élément périthallien semblable de forme et d'inclinaison par rapport à l'hypothalle
- l'absence de périthalle secondaire (mais il n'est toutefois pas exclu qu'il puisse exister chez d'autres spécimens).

Mais l'Algue brésilienne diffère de celle de Tuléar par quelques points :

	P.sp n° 4966a du Brésil	P. n° TUL.BT.240B de Tuléar
Consistance du thalle	cassant : s'effrite si on veut le couper sans le décalcifier	le thalle non décalcifié se laisse couper sans s'effriter
Fixation du thalle	fixé latéralement en un point	entièrement encroûtant
Forme des cellules hypo- thalliennes	rectangulaires	losangiques

Dans l'Algue de Tuléar, les cellules coxales, vues dans le plan parallèle à l'hypothalle, apparaissent losangiques; nous avons pu voir cela grâce à un fragment dont le calcaire hypobasal était détaché, mais nous ne savons pas quelle est leur forme dans le spécimen brésilien. L'Algue du Brésil ne présente pas de divisions dans le plan tangentiel, nous ne savons pas si c'est le cas de l'Algue de Tuléar.

Le matériel disponible, aussi bien celui de Tuléar que celui du Brésil, étant peu abondant, nous ne déciderons pas de la conspécificité ou de la non-conspécificité de ces 2 spécimens; nous souhaitons retrouver du matériel abondant et fertile pour en faire une étude exhaustive. Toutefois, vu l'originalité de la calcification, d'un type nouveau pour les *Peyssonneliaceae*, nous avons quand même décrit l'échantillon et, cela, de façon aussi complète que possible.

Peyssonnelia rosa-marina Boudouresque et Denizot

Matériel

Spécimen n° 5015b : plusieurs fragments (dont un de 2 cm x 3 cm) non fixés, récoltés dans la même station et à la même date que *Polystrata fosliei*.

Description

Spécimen entièrement calcifié possédant une couche de calcaire hypobasal. Hypothalle droit; rhizoïdes unicellulaires, longs, insérés à l'avant des cellules hypothalliennes dont ils proviennent; files périthalliennes peu inclinées par rapport au plan de l'hypothalle.

Remarques

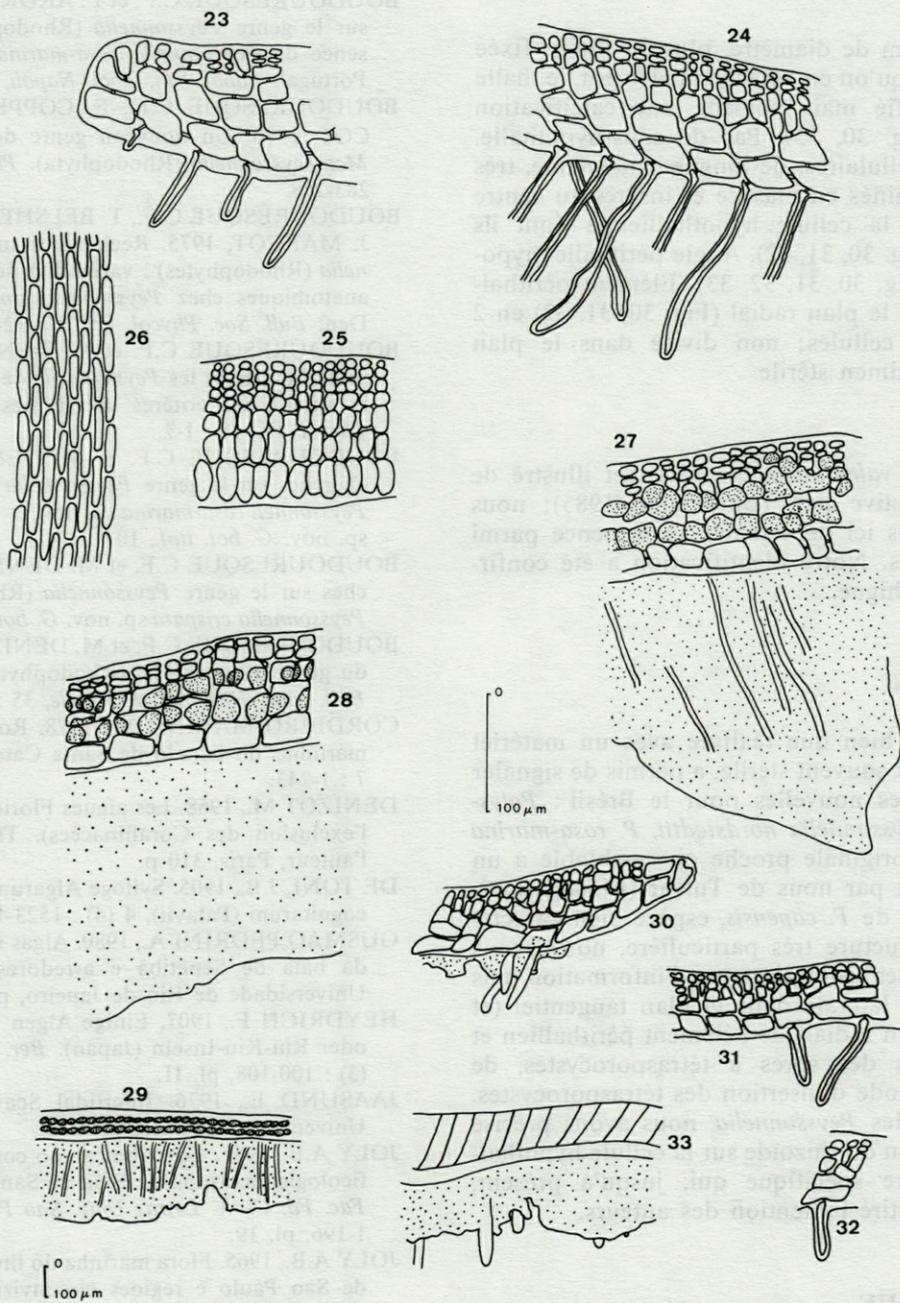
P. rosa-marina a été décrit en détail par Boudouresque et Denizot (1973b) et Boudouresque *et al.* (1975). Notre spécimen étant stérile nous ne pouvons pas vérifier l'existence de monospores, leur mode d'insertion, le nombre de cellules et la forme des paraphyses. En l'état actuel des connaissances, aucune autre espèce ne présentant l'ensemble des caractères de l'appareil végétatif de *P. rosa-marina*, il nous semble possible d'attribuer nos spécimens à cette espèce.

En dehors du pourtour de la Méditerranée, d'où l'espèce a été décrite, *P. rosa-marina* a été signalé aux Açores (Ardre *et al.*, 1973) et au Portugal (Boudouresque et Ardre, 1971). L'espèce est nouvelle pour le Brésil.

Peyssonnelia valentini Yoneshigue et Boudouresque

Matériel

Spécimen n° 4996b, 15 sept. 1978; prof. 65 m, lat. 29°29'2 S, long. 39°53'6 W.



Pl. III. — *Peyssonnelia* sp. n° 4996a. 23, coupe radiale au niveau de la marge, après décalcification; 24, coupe radiale, distance inconnue de la marge, après décalcification; 25, coupe tangentielle, distance inconnue de la marge, après décalcification; 26, hypothalle vu de dessous, après décalcification, dans une zone pauvre en rhizoïdes; 27, coupe radiale montrant la disposition du calcaire (distance inconnue de la marge); 28, coupe radiale : détail de la calcification des cellules coxales et épicoxales (distance inconnue de la marge); 29, schéma montrant l'aspect en coupe du thalle non décalcifié, à faible grossissement (distance inconnue de la marge). *Peyssonnelia valentinii*. 30, coupe radiale au niveau de la marge; 31 et 32, coupes radiales à 250 μm de la marge, après décalcification; 33, schéma d'une coupe radiale à 0,5 cm de la marge.

Peyssonnelia sp. n° 4996a. 23, radial section of the decalcified thallus, at the margin level; 24, radial section of the decalcified thallus, unknown distance from the margin; 25, tangential section of the decalcified thallus, unknown distance from the margin; 26, inferior face of the hypothallus, in a rhizoid-poor zone, after decalcification; 27, radial section showing the arrangement of limestone in the thallus (unknown distance from the margin); 28, radial section showing calcification details of the coxal and epicoxal cells (unknown distance from the margin); 29, diagram showing the look of a section of non decalcified thallus, at a low magnification (unknown distance from the margin). *Peyssonnelia valentinii*. 30, radial section at the level of the margin; 31, 32, radial sections of the decalcified thallus, 250 μm from the margin; 33, diagram of a radial section, 0.5 cm from the margin.

Description

Lame de 2 cm de diamètre, plus ou moins fixée à une pierre, et qu'on en détache facilement, le thalle n'est pas calcifié mais possède une calcification hypobasale (Fig. 30, 33). Pas de sous-hypothalle. Rhizoïdes unicellulaires, de longueur moyenne, très légèrement terminés en massue et insérés au centre de la base de la cellule hypothallienne dont ils proviennent (Fig. 30, 31, 32). Angle périthalle/hypothalle grand (Fig. 30, 31, 32, 33). Élément périthallien divisé dans le plan radial (Fig. 30, 31, 32) en 2 ou 3 files de cellules; non divisé dans le plan tangentiel. Spécimen stérile.

Remarques

Peyssonnelia valentini a été décrit et illustré de manière exhaustive par Yoneshigue (1985); nous nous contentons ici de signaler sa présence parmi nos échantillons. Notre identification a été confirmée par Yoneshigue.

CONCLUSION

Cette étude, bien que réalisée avec un matériel peu abondant et souvent stérile, a permis de signaler plusieurs espèces nouvelles pour le Brésil : *Polys-trata fosliei*, *Peyssonnelia nordstedtii*, *P. rosa-marina* et une espèce originale proche ou semblable à un spécimen décrit par nous de Tuléar (Madagascar). Pour ce qui est de *P. capensis*, espèce bien caractérisée par sa structure très particulière, nous avons apporté quelques compléments d'information tels que la division latérale dans le plan tangentiel (et non dans le plan radial) de l'élément périthallien et des paraphyses des sores à tétrasporocystes, de même que le mode d'insertion des tétrasporocystes. De plus, pour les *Peyssonnelia*, nous avons précisé le site d'insertion du rhizoïde sur la cellule hypothallienne, caractère spécifique qui, jusqu'à présent, n'avait guère attiré l'attention des auteurs.

BIBLIOGRAPHIE

- AGARDH J.G., 1876. *Species genera et ordines algarum* III. Lipsiae : apud T.O. Weigel. Reprint 1977 : J. Cramer
- ARDRE F., C.F. BOUDOURESQUE et J. CABIOCH, 1973. Note préliminaire sur la mission « Biaçores » du N.O. Jean-Charcot (Algologie). *Bull. Soc. Phycol. Fr.*, 18 : 30-32.
- BÖRGESSEN F., 1916. The marine algae of the Danish West Indies. II : Rhodophyceae. *Dan. Bot. Ark.*, 3 (1) : 1-504.
- BELSHER T. et J. MARCOT, 1975. Recherches sur le genre *Peyssonnelia* (Rodophycée) : VI - Etude d'une population de *Peyssonnelia atropurpurea* de Roscoff. *Cah. Biol. mar.*, 17 : 395-413.
- BOUDOURESQUE C.F. et F. ARDRE, 1971. Recherches sur le genre *Peyssonnelia* (Rhodophycées) : II - Présence de *Peyssonnelia rosa-marina* Boud. et Den. au Portugal. *Pubbl. Stn. Zool. Napoli*, 39 : 107.
- BOUDOURESQUE C.F., E. COPPEJANS et J. MARCOT, 1976. Un nouveau genre de Peyssonneliaceae, *Metapeyssonnelia* (Rhodophyta). *Phycologia*, 15 (3/4) : 283-288.
- BOUDOURESQUE C.F., T. BELSHER, G. LAPEYRE et J. MARCOT, 1975. Recherches sur le genre *Peyssonnelia* (Rhodophytes) : variabilité de certains caractères anatomiques chez *Peyssonnelia rosa-marina* Boud. et Den. *Bull. Soc. Phycol. Fr.*, 20 : 12-17.
- BOUDOURESQUE C.F. et M. DENIZOT, 1973a. Note préliminaire sur les *Peyssonnelia* de Méditerranée et sur la valeur des critères spécifiques utilisés. *Bull. Soc. Phycol. Fr.*, 18 : 1-7.
- BOUDOURESQUE C.F. et M. DENIZOT, 1973b. Recherches sur le genre *Peyssonnelia* (Rodophycées) : I - *Peyssonnelia rosa-marina* sp. nov. et *Peyssonnelia bornetii* sp. nov. *G. bot. ital.*, 107 : 17-27.
- BOUDOURESQUE C.F. et M. DENIZOT, 1974. Recherches sur le genre *Peyssonnelia* (Rhodophycées) : III - *Peyssonnelia crispata* sp. nov. *G. bot. ital.*, 108 : 113-121.
- BOUDOURESQUE C.F. et M. DENIZOT, 1975. Révision du genre *Peyssonnelia* (Rhodophyta) en Méditerranée. *Bull. Mus. Hist. nat. Marseille*, 35 : 7-92.
- CORDEIRO MARINO M., 1978. Rodoficeas bentônicas marinhas do Estado de Santa Catarina. *Rickia*, Brésil, 7 : 1-243.
- DENIZOT M., 1968. Les algues Floridées encroûtantes (à l'exclusion des Corallinacées). Thèse Imp. pers. de l'auteur, Paris, 310 p.
- DE TONI, J.B., 1905. Sylloge Algarum omnium hucusque cognitarum (Patavii), 4 (4) : 1523-1973.
- GUSMAO PEDRINI A., 1980. Algas marinhas bentônicas da baía de Sepetiba e arredores (Rio de Janeiro). Universidade de Rio de Janeiro, p. 145.
- HEYDRICH F., 1907. Einige Algen von den Loo-Choo-oder Riu-Kiu-Inseln (Japan). *Ber. Dtsch. Bot. Ges.*, 25 (3) : 100-108, pl. II.
- JAASUND E., 1976. Intertidal Seaweeds in Tanzania. University of Tromsø, pp. 160.
- JOLY A.B., 1957. Contribuição ao conhecimento da flora ficologica marinha da Baía de Santos e arredores. *Bol. Fac. Fil. Cienc. Letras Univ. Sao Paulo*, 217 (Bot. 14) : 1-196, pl. 19.
- JOLY A.B., 1965. Flora marinha do litoral norte do Estado de Sao Paulo e regioes circunvizinhas. *Bol. Fac. Fil. Cienc. letra Univ. Sao Paulo*, Bot. 21 : 1-393.
- JOLY A.B., E.C. OLIVEIRA FILHO, Y. UGADIM, F.C. PINHEIRO, M.M. FERREIRA and M. CORDEIRO MARINO, 1968. Additions to the marine Flora of Brazil, VIII. *Rickia*, 3 : 161-170, fig. 1-9.
- KUETZING F.T., 1849. *Species algarum*. Lipsiae, VI, 922 p. Ed. (Reprint) : A. Asher and Co., Amsterdam 1969.
- KUETZING F.T., 1869. *Tabulae phycologicae, oder Abbildungen der Tange*. Bd XIX. Nordhausen IV : 36 p., 100 pl.
- KYLIN H., 1938. Verzeichnis einiger Rhodophyceen von Südafrika. *Acta Univ. Lund*, 34 (8) : 1-26.
- KYLIN H., 1956. Die Gattungen der Rhodophyceen. C.W.K. Gleerups Förlag, Lund, pp. 673.
- MAGGS C.A., A.A. MILNER, W. WATTS and M.R. WHITTLE, 1979. The oxford Diving Expedition to

- Cabo Frio, Brazil (1977). *Bull. Oxf. Univ. Explr. Club.*, NS, Oxford, U.K., 4 : 13-40.
- MARCOT J., 1976. Recherches sur le genre *Peyssonnelia* (Rhodophycées) : VII - Etude du Type de *Peyssonnelia adriatica* Hauck. *Bot. Mar.*, 19 : 189-194.
- MARCOT J., T. BELSHER et C.F. BOUDOURESQUE, 1975. Recherches sur le genre *Peyssonnelia* (Rhodophycées) : V - *Peyssonnelia atropurpurea* Crn et Crn existe-t-il en Méditerranée ? *Bull. Soc. Phycol. Fr.*, 20 : 18-29.
- MARCOT J. et C.F. BOUDOURESQUE, 1976. Recherches sur le genre *Peyssonnelia* (Rhodophyta) : VIII - Etude du type de *Peyssonnelia harveyana* J. Agardh. *Bull. Mus. Hist. nat. Marseille*, 36 : 5-9.
- MARCOT J., C.F. BOUDOURESQUE et S. CIRIK, 1976. Sur les Peyssonneliacées des côtes occidentales de Turquie. *Bitki*, 3 (3) : 223-260.
- MARCOT J. et C.F. BOUDOURESQUE, 1977. Recherches sur le genre *Peyssonnelia* (Rhodophyta) : XI - Sur un *Peyssonnelia* de Corse. *Bull. Mus. Hist. nat. Marseille*, 37 : 109-116.
- MARCOT J., C.F. BOUDOURESQUE et M. VERLAQUE, 1977. Recherches sur le genre *Peyssonnelia* (Rhodophyceae) : IX - Les némathécies à sporocystes des *Peyssonnelia* de Méditerranée. *Bull. Soc. Phycol. Fr.*, 22 : 70-78.
- MARCOT-COQUEUGNIOT J., 1980. Recherches sur le genre *Peyssonnelia* (Rhodophyta) : XIII - Sur un *Peyssonnelia* du « complexe *harveyana* ». *Bot. Mar.*, 23 : 35-39.
- MARCOT-COQUEUGNIOT J., C.F. BOUDOURESQUE ET B. THOMASSIN, 1988. *Peyssonnelia* (Rhodophyta : Peyssonneliaceae) des fonds sédimentaires des récifs coralliens de la région de Tuléar (sud-ouest de Madagascar). *Bot. Mar.*, 31 : 263-282.
- MONTAGNE C., 1847. Enumeratio Fundorum quos a Cl. Dègre in Africa meridionali collectos et in herbario Miqueliano Servatos descriptionibus observationibusque nonnullis illustravit. *Ann. Sci. Nat.*, sér. 3 (7) : 166-178.
- OKAMURA K., 1899. Contributions to the knowledge of the marine algae of Japan, III. *Bot Mag. Tokyo*, 12 : 2-43, 1 pl.
- OLIVEIRA FILHO E.C., 1977. Algas marinhas bentônicas do Brasil. Thèse Phycologie, dept. Botan. de l'Institut Biosci. Univ. Sao Paulo, Brésil.
- PALMINHA F., 1969. Observations sur *Peyssonnelia capensis* Mont. dans la côte de l'Angola. *Proc. Int. Seaweed Symp.*, 6 : 297-301.
- PAPENFUSS G.F., 1951. Notes on South African Marine Algae, III. *J. S. Afr. Bot.*, 17 : 167-188.
- PRICE J.H. and D.M. JOHN, 1979. The Marine Benthos of Antigua (Lesser Antilles). II. An annotated list of Algal Species. *Bot. Mar.*, 22 : 327-331.
- SEGONZAC G., 1969. Présence de *Polystrata fosliei* dans la mer des Caraïbes. *Rev. algol. n.s.*, 9 : 359-360.
- TAYLOR W.R., 1960. Marine algae of the eastern tropical and subtropical coast of the Americas. Ed. Ann Arbor, The University of Michigan Press; Univ. Michigan Studies, scient. ser. 21, 870 p.
- UGADIM Y., 1975. Algas marinhas bentônicas do litoral sul do Estado de Sao Paulo e litoral do Estado do Parana. 3 - Divisao Rhodophyta (2) : Cryptonemiales, Cigartinales e Rhodymeniales. *Bol. Bot.*, Sao Paulo, 3 : 115-164, pl. 1-11.
- VERLAQUE M., 1977. Recherches sur le genre *Peyssonnelia* (Rhodophyceae) : X - Présence de *Peyssonnelia codana* (Rosenvinge) Denizot en Méditerranée. *G. bot. ital.*, 112(1-2) : 29-39.
- VERLAQUE M., 1981. Contribution à la flore des algues marines de Méditerranée : Espèces nouvelles pour la Méditerranée occidentale. *Bot. Mar.*, 24 : 559-568.
- WEBER VAN BOSSE A., 1921. Liste des Algues du Siboga. II - Rhodophyceae. Première partie : Protofloridae, Némationales, Cryptonémiales. Ed. E.J. Brill, Leyde, Netherland, 187-310 + 3 pl.
- WOMERSLEY H.B.S. et A. BAILEY, 1970. Marine algae of the Solomon Islands. *Philos. Trans. R. Soc. Lond.*, B (Biol. Sci.), 259 : 257-352.
- YONESHIGUE Y., 1985. Taxonomie et Ecologie des Algues Marines dans la région de Cabo Frio (Rio de Janeiro, Brésil). Thèse de Doctorat d'Etat, Univ. d'Aix-Marseille II, 466 p.

Reçu le 31 juillet 1987; received July 31, 1987

Accepté le 22 juillet 1988; accepted July 22, 1988

LES COMMUNAUTES D'OLIGOCHETES LUMBRICIDAE ET D'ARTHROPODES RIPICOLES DES INTERFACES AIR - EAU - SOL DE LA RETENUE DE SAINTE-CROIX (Bas Verdon, Alpes de Haute-Provence)

Riparian Oligochaeta and Arthropoda communities inhabiting air-water-soil interfaces of the Sainte-Croix Reservoir (lower Verdon, Alpes de Haute-Provence, France)

L. BIGOT¹ et A. GALLISSIAN²

CRL 4000.60

¹ Laboratoire de Biologie Animale, Université d'Aix-Marseille III
Rue Henri Poincaré, 13397 Marseille cédex 13

² Laboratoire d'Hydrobiologie, Université d'Aix-Marseille I
Place Victor Hugo, 13331 Marseille cédex 3

OLIGOCHETES RIPICOLES
ARTHROPODES RIPICOLES
RETENUE HYDRO-ELECTRIQUE
MARNAGE

RÉSUMÉ — Les auteurs étudient la composition et la structure de deux peuplements ripicoles, les Lombriciens et les Arthropodes épigés des bords de la retenue hydro-électrique de Sainte-Croix-du-Verdon (Provence). La dynamique de ces communautés est suivie dans l'espace et dans le temps en fonction de la situation de six stations d'étude et des substrats colonisés selon le marnage. La faune ripicole répond à ce marnage par deux stratégies adaptatives : une pénétration en profondeur avec phase de repos ou survie en immersion (Oligochètes) ou bien un déplacement actif avec sélection qualitative et quantitative des populations selon la nature des substrats atteints par le niveau du plan d'eau (Arthropodes). Le développement dans l'espace des rivages accroît les effectifs des espèces ripicoles mais en même temps banalise le peuplement.

RIPARIAN OLIGOCHAETA
RIPARIAN ARTHROPODA
RESERVOIR
LEVEL FLUCTUATIONS

ABSTRACT — The authors present the riparian-communities of Lumbricids (9 species) and epigeous Arthropoda (47 species) of the Sainte-Croix Reservoir. Variations in their composition and structure are observed in space and time from six stations according to different abiotic and biotic factors with particular attention paid to the effects of changes in Reservoir's water. The responses to a low water level by Oligochaeta are ability to become inactive in deeper soil or survive in soil totally submerged beneath aerated water while Arthropoda populations follow the water's level with qualitative and quantitative variations. The spatial development of the water's edge increases the riparian populations but decreases the originality of the community.

INTRODUCTION

La retenue de Sainte-Croix-du-Verdon résulte de l'inondation de la plaine des Salles à la suite de la construction d'un barrage à l'entrée des gorges de Baudinard. Ce réservoir, en prenant place dans l'ensemble de l'aménagement énergétique du Verdon, répond à des buts multiples : régularisation du

débit de la rivière, réserve en eau d'alimentation et d'irrigation, production d'énergie électrique, mais aussi plan d'eau pour les loisirs. Comme les autres lacs artificiels du Verdon, celui de Sainte-Croix est soumis à des variations de niveau, ou marnage, qui sont fonction des apports hydrauliques du bassin versant et du programme de gestion des turbines de l'usine hydro-électrique.

Situé en moyenne altitude (477 m), le peuplement qui s'est installé sur ses rives se prête à une observation originale, car seule l'étude des torrents de montagne a fourni jusqu'à présent des données concernant la faune ripicole (Amiet, 1967; Bouché, 1972; Ravizza, 1972). Nous pouvons penser toutefois qu'une partie de la communauté qui s'est répandue sur les bords de ce lac a pour origine les éléments qui peuplaient les rives du Verdon et de ses affluents à ce niveau du bassin versant.

Nous nous proposons de montrer ici la nature et l'importance des diverses populations de Lumbricidae et d'Arthropodes ripicoles ainsi que leur évolution dans le temps et dans l'espace suivant l'étendue du marnage. A notre connaissance, seuls Adis et Bogen (1982) ont montré chez les Oligochètes Glossoscolecidae (rangés comme les Lumbricidae dans la super-famille des Lumbricoidea, Bouché, 1972), l'existence de migrations horizontales, en rapport avec les variations de niveau de l'Amazone dans la forêt riveraine.

MILIEU D'ETUDE

Les caractéristiques géographiques, géomorphologiques, climatiques et hydrobiologiques du lac de Sainte-Croix ont été exposées par Grégoire (1981) puis Champeau et coll. (1982).

Six stations ont été choisies sur le pourtour du lac (fig. 1) afin d'englober les différents faciès riverains.

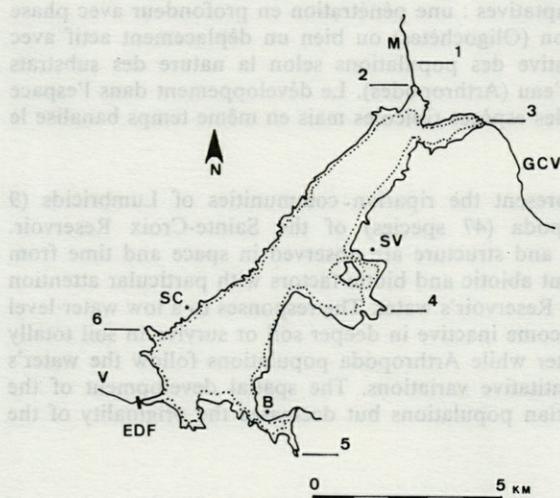


Fig. 1. — Retenue de Ste-Croix : 1,2,3 ... situation des secteurs d'étude; B, Bauduen; M, Maïre; V, Verdon; SC, Ste-Croix; SV, Les Salles/Verdon; EDF, barrage et usine électrique; GCV, Grand Canyon du Verdon; ... limite inférieure du marnage.

Contour map of the Ste-Croix reservoir : 1,2,3, ... location of sampling areas; B, Bauduen; M, Maïre, torrent; V, Verdon river; SC, Ste-Croix; SV, Les Salles/Verdon; E.D.F., Dam and hydro-electric plant; GCV, Grand Canyon du Verdon; ... minimum water level.

Cette liste présente des données numériques : longitude (LL) et latitude (L) en grades, pente (p) en %, pH, carbonates totaux (C) et matières organiques (MO) par calcination et en %, ainsi qu'une description sommaire de la physionomie végétale et de la texture du sol.

Station 1 : Maïre, torrent. LL = 4,32; L = 48,68; p = 2; pH = 7,6; C = 57,5; MO = 3,5. Ripisylve à *Populus alba* et *Salix viminalis*. Le lit du torrent est creusé dans des alluvions récentes composées d'un mélange de cailloutis calcaires et de limons argileux.

Station 2 : Maïre, embouchure. Mêmes caractéristiques que la station 1 excepté : p = 1; pH = 7,4. Ripisylve en partie submergée en période de hautes eaux avec développement de racines adventives sur les troncs des Saules. Pelouse à *Carex hirta* et *Potentilla reptans*. La litière est toujours abondante.

Station 3 : Pont du Galetas. LL = 4,35; L = 48,67; p = 10 à 40; pH = 7,2; C = 41,6; MO = 3,7. Touffes dispersées de *Carex hirta* sur graviers et galets roulés avec intercalation de marnes rouges. A la limite du niveau maximal du lac, couvert de *Quercus pubescens* et de *Populus nigra*.

Station 4 : Anse des Bastides. LL = 4,31; L = 48,62; p = 2; pH = 7,4; C = 53; MO = 7,6. Pelouse à *Carex hirta* et *Potentilla reptans*. Bordé à la limite des hautes eaux par un talus de graviers sous *Quercus pubescens*, ce faciès laisse progressivement la place à un sol argilo-limoneux, dépourvu de végétation, lorsqu'on se rapproche du niveau minimal du lac.

Station 5 : Anse de Bauduen. LL = 4,28; L = 48,58; p = 2; pH = 7,5; C = 17,6; MO = 3,2. Pelouse à *Brachypodium sylvaticum* sur sables bariolés et argile rouge vif. Quelques rares *Salix viminalis* présentent des racines adventives en rapport avec les variations du niveau de l'eau.

Station 6 : Anse de Ferrugière. LL = 4,22; L = 48,61; p = 7; pH = 7,3; C = 47,9; MO = 1,7. Pelouse d'arrière-plage à *Cynodon dactylon* sur sol sablo-caillouteux (seule station accessible sur la rive ouest, très abrupte).

METHODES D'ETUDE

Les relevés écologiques ont fait appel à un cadre de prélèvement (20 x 20 cm) analogue à celui décrit par Zicsi (1957) et déjà utilisé par l'un de nous pour une étude intégrée dans un milieu de la Camargue passant successivement d'une phase aquatique à une phase terrestre (Bigot et Gautier, 1981). A l'aide de l'aspirateur à bouche, on capture les Arthropodes qui se trouvent à l'intérieur du cadre, donc sur une surface bien déterminée. Pour le prélèvement des Lombriciens, la méthode physique du double tri manuel à sec a été préférée à la méthode éthologique (formol) influencée par la pente du sol et inefficace

vis-à-vis des stades immobiles (Bouché, 1969; Bouché et Gardner, 1984). Le bêcheage porte sur la surface du cadre en séparant des horizons de 10 cm d'épaisseur jusqu'au niveau du sol minéral (- 20 à - 75 cm). Soigneusement fragmenté au-dessus d'un bac, chaque échantillon est ensuite tamisé. En 2 tris successifs, il est possible de repérer les plus petits individus (juvéniles) et les quelques Arthropodes restés dans les fissures du sol.

Des études précédentes ont montré (Bigot et Gautier, 1981 et 1982; Bigot et Favet, 1985) que le nombre d'unités de relevés nécessaire et suffisant pour obtenir la meilleure évaluation des peuplements d'Arthropodes était de 30, c'est-à-dire 30 maniements du cadre, soit une surface totale de 1,2 m². Dans le cas des Lombriciens, la surface de 1,2 m² correspond à celle déjà retenue (1 m²) pour l'étude, dans les conditions naturelles, des périodes d'activité ou de vie ralentie (Gallissian, 1971 et 1975). L'homogénéité relative de chaque station a permis de choisir l'emplacement des prélèvements au hasard. En complément des prospections effectuées au bord de l'eau, des relevés sur 1,2 m² ont été réalisés tous les 5 m de distance le long de transects (120 m maximum de longueur) entre les niveaux des hautes et basses eaux.

6 campagnes ont été réalisées entre mai 1984 et avril 1986 à l'exclusion des périodes hivernales (effectifs nuls ou non significatifs pour les Arthropodes) et estivales (influence prévisible du piétinement dû à une très forte concentration touristique :

Liddle, 1975; Bigot et Poinso-Balaguer, 1978; Pearce, 1984). Le déroulement en est indiqué dans le tableau I qui mentionne parallèlement l'amplitude du marnage.

Dans le cas des Vers de terre, la durée de survie dans un sol immergé sous eau aérée a été envisagée.

Les résultats bruts sont traités par le moyen du coefficient écologique d'abondance relative; la diversité est donnée par l'indice de Shannon. La vérification des résultats obtenus a été faite grâce à une analyse factorielle des correspondances.

RESULTATS ET DISCUSSION

I. Inventaire et répartition des espèces

1. Les Oligochètes Lumbricidae

1.1. Composition spécifique

La systématique utilisée (Tabl. II) tient compte des modifications introduites par Bouché (1976), Sims (1983 et 1984) et Easton (1983).

Les 9 espèces rencontrées appartiennent aux 3 catégories écologiques créées par Bouché (1971 et 1977). Toutes sont des eubiotiques sténohumiques et neutrophiles, aptes à se développer dans des milieux moyennement organiques (Bouché, 1972; Nordström et Rundgren, 1974). Parmi elles :

Tabl. I. — Caractéristiques des prélèvements.

Characteristics of the samples. 1. Bench-marks (height from France datum line) at the dam; maximal authorized level : 477 m (from E.D.F.).

Relevés	Dates	Cotes ¹	Hauteur du marnage	Maxima ¹ / dates	Minima ¹ / dates
A	21.05.84	475,11	1,6 m	477,00 / 07	470,58 / 03
	22.05.84	475,29			
	23.05.84	475,45			
B	08.10.84	475,08	1,9		
	09.10.84	475,02			
	10.10.84	475,09			
C	08.03.85	476,83	0		
	11.03.85	476,96			
	12.03.85	476,96			
	13.03.85	non relevé			
D	31.05.85	476,83	0	476,98 / 03;06	464,76 / 12
	03.06.85	476,98			
	04.06.85	non relevé			
E	19.09.85	473,45	4,1		
	20.09.85	473,48			
	23.09.85	473,42			
	24.09.85	non relevé			
F	03.04.86	471,94	2,9	476,35 / 06	464,94 / 01
	16.04.86	473,88			
	17.04.86	474,10			

1 . Cotes NGFA au barrage; cote maximale autorisée:477 m (source E.D.F.)

Tabl. II. — Inventaire des espèces récoltées dans les stations d'étude sur les bords du lac de Ste-Croix (Oligochètes et Arthropodes s. str.).

Inventory of Lumbricids and riparian Arthropoda species collected from the study stations along the edge of Ste-Croix Reservoir.

Oligochètes		
Lumbricidae		
<i>Eiseniella tetraedra tetraedra</i> (Savigny)	<i>Peryphus decorus</i> (Zenker)	
<i>Octolasion cyaneum</i> (Savigny)	<i>P. andreae</i> (Fabricius)	
<i>O. lacteum</i> (Oerley)	<i>P. genei</i> (Müller)	
<i>Allolobophora chlorotica chlorotica</i> (Savigny)	<i>P. coeruleus</i> (Serville)	
<i>Aporrectodea caliginosa caliginosa</i> (Savigny)	<i>P. tibialis</i> (Duftschmidt)	
<i>A. caliginosa meridionalis</i> (Bouché)	<i>Synechostictus ruficornis</i> (Sturm)	
<i>A. rosea rosea</i> (Savigny)		
<i>Lumbricus castaneus</i> (Savigny)	Pterostichidae	
<i>L. terrestris</i> Linné	<i>Lagarus cursor</i> (Dejean)	
	<i>Agonum viridicupreum</i> (Goeze)	
Arachnides Aranéides		
	<i>A. nigrum</i> (Dejean)	
Erigonidae	<i>A. marginatum</i> (Linné)	
<i>Ondothorax fuscus</i> (Blackwall)	Callistidae	
Lycosidae	<i>Chlaeniellus vestitus</i> (Paykull)	
<i>Pardosa gebieli</i> (Pavesi)	<i>C. olivieri</i> (Crotch)	
<i>P. paludicola</i> (Clerck)	<i>Chlaenius velutinus</i> Duftschmidt	
<i>P. proxima</i> (C.L.Koch)	<i>C. festivus</i> (Panzer)	
<i>P. hortensis</i> (Thorell)	Panagaeidae	
<i>Arctosa cinerea</i> (Fabricius)	<i>Panagaeus crux-major</i> (Linné)	
<i>A. variana</i> C.L.Koch	Staphylinidae	
Insectes Orthoptères		
Gryllidae	<i>Stenus guttula</i> Müller	
<i>Acheta burdigalensis</i> (Latreille)	<i>S. ater</i> Mannerheim	
Tetrigidae	<i>Cryptobium fracticorne</i> (Paykull)	
<i>Tetrix ceperoi</i> Bolivar	<i>Neosbinius prolixus</i> (Erichson)	
Insectes Coléoptères		
Nebriidae	<i>N. procerulus</i> (Gravenhorst)	
<i>Nebria psammodes</i> (Rossi)	<i>Philonthus quisquiliarius</i> (Gyllenhal)	
Scaritidae	<i>Gabrius nigrifolius</i> Gravenhorst	
<i>Clivina fossor</i> (Linné)	Chrysomelidae	
<i>Dyschirius globosus</i> Herbst	<i>Phaedon laevigatus</i> (Duftschmidt)	
Trechidae	Insectes Hétéroptères	
<i>Trechus obtusus</i> Erichson	Saldidae	
<i>Tachyura sexstriata</i> (Duftschmidt)	<i>Saldula saltatoria</i> (Linné)	
<i>Emphanes rivularis</i> (Dejean)	<i>S. opacula</i> (Zettersted)	
<i>E. azurescens</i> (Della Tore)	<i>S. orthochila</i> (Fieber)	
<i>Trepanes assimilis</i> (Gyllenhal)	Hydrometridae	
<i>T. articulatus</i> (Panzer)	<i>Hydrometra stagnorum</i> (Linné)	
<i>Philochthus iricolor</i> (Bedel)		
<i>Bembidion quadrimaculatum</i> (Linné)		

— *Eiseniella tetraedra*, seule espèce amphibie, se localise préférentiellement près des saules, dans l'enchevêtrement des racines adventives qui retiennent les matières organiques en suspension lors des variations de niveau du lac.

— *Lumbricus castaneus* et *Aporrectodea rosea*, espèces respectivement épigée et épiendogée n'ont été récoltées qu'en période de remplissage maximum du lac et sont absentes dès le début du marnage, ce qui confirme leur caractère hygrophile (Bouché, 1972).

— *Octolasion lacteum*, espèce épiendogée est répandue surtout en milieu montagnard humide (Vedovini, 1973). A Sainte-Croix, elle n'a été observée qu'au nord du lac, au bas des versants des sommets les plus élevés.

— *Octolasion cyaneum*, épiendogé est typique des sols forestiers (Vedovini, 1973). Elle semble rare à Sainte-Croix puisque 3 individus seulement ont été récoltés.

— *Allolobophora chlorotica*, épiendogé est représenté par la forme « leucotypique » plus calcicole et plus adaptée aux zones sèches que la forme verte, caractéristique de l'hygrophilie (Bouché, 1972).

Nous n'avons pas récolté de représentant de l'espèce *Dendrodrilus rubidus subrubicundus* (Eisen) cependant très commune dans les cours d'eau provençaux. Cette espèce est d'ailleurs citée par Vedovini (1973) en amont des Salles en compagnie de *Dendrobaena pygmaea* (Savigny) et de *D. octaedra* (Savigny); ce même auteur signale, avant l'édification du barrage, la présence aux Salles de *Dendrobaena byblica* (Rosa).

1.2. Répartition

L'inondation consécutive à l'installation du barrage de Sainte-Croix a noyé des biotopes divers avec leur faune, parfois très différente de celles des anciennes rives du Verdon. Les Vers de terre sont, de plus, sensibles à l'humidité et leur résistance à l'assèchement varie considérablement selon leur catégorie écologique. Il résulte de nos relevés que :

— la présence de toutes les espèces et des effectifs les plus importants dans la seule station 2 est en relation avec la localisation d'un groupement végétal de caractère méso-hygrophile, la ripisylve. Dans la station 1 à végétation physionomiquement comparable, les peuplements réduits peuvent s'expliquer par les crues qui érodent les bords du torrent (Bigot et Gautier, 1981).

— l'absence presque totale de Lombriciens au niveau de la station 6 semble en rapport avec la plus faible teneur en matières organiques, comme il a été déjà observé par Bouché (1972). Pour cet auteur en effet, excepté l'amphibie *E. tetraedra*, tous les taxons récoltés à Sainte-Croix sont absents des milieux où le carbone total est inférieur à 2 %. Seuls les anéciques, ici *A. meridionalis*, peuvent se rencontrer dans les milieux pauvres en carbone de cette station (1,7 %).

— 3 espèces seulement sont communes aux stations 1 à 5 : il s'agit du ripicole *E. tetraedra*, de l'endogé *A. caliginosa* et de l'anécique *A. meridionalis*. Par leur faculté à vivre en milieu aquatique (*E.t.*) ou à explorer tout (*A.m.*) ou partie (*A.c.*) du profil en y persistant éventuellement en léthargie (Michon, 1954; Bigot, 1963), ces 3 Lombriciens ont la répartition la plus étendue.

— la localisation presque exclusive à la station 2 du straminicole *L. castaneus* et de l'épiendogé *A. rosea* relève d'une adaptation stricte aux accumulations organiques temporaires (drainage de la région de Moustiers par le Maire) et /ou à la litière humide de la ripisylve.

— la localisation ponctuelle d'*O. cyaneum* pourrait résulter d'un transport par l'eau, des modalités analogues de dissémination ayant été suggérées ou constatées pour d'autres espèces de Lombriciens (Bouché, 1972; Ward, 1976; Schwert et Dance, 1979; Bigot et Gallissian, 1984).

2. Les Arthropodes

2.1. Composition spécifique

Le répertoire global de la faune des Arthropodes groupe 113 espèces; sur ce nombre, 47 espèces (Tabl. II) appartiennent à la communauté ripicole au sens strict (Bigot et Gautier, 1981), à l'exclusion des espèces hygrophiles et des espèces terrestres fréquentant occasionnellement le bord de l'eau.

Parmi les ripicoles vrais :

— Les Araignées sont bien représentées avec des populations importantes d'*Arctosa*, de *Pardosa proxima* et d'*Oedothorax fuscus*.

— Les Coléoptères *Peryphus* présentent peu de variété (5 espèces) comme sur les rives du Rhône en Camargue (3 espèces selon Thérond, 1975) alors que ce genre compte 11 espèces sur le haut Gil et ses affluents (Bigot, observations personnelles) et 11 espèces également sur le cours moyen de l'Ouvèze (Bigot et Gautier, 1982). Les *Peryphus* sont donc manifestement des espèces de bord d'eau courante, claire et fraîche. Bien que d'amplitude écologique plus vaste, *N. psammodes* recherche également les bords d'eau courante et surtout peu polluée. A Sainte-Croix, il atteste de la qualité de l'eau d'autant qu'en Provence il a disparu de nombreuses localités signalées par Caillol (1908) telles que les rives de la basse Huveaune ou celles du bas Gapeau. Par opposition, les espèces comme *A. marginatum*, *C. vestitus*, *C. olivieri*, *C. festivus* et *T. ceperoi* se localisent près des eaux stagnantes.

— De par sa situation géographique, il faut noter enfin que les bords du lac de Sainte-Croix ont un peuplement caractérisé par des éléments de plaine et de moyenne montagne, respectivement *A. cinerea* et *C. vestitus*, *N. psammodes* et *P. coeruleus*.

2.2. Répartition

Au niveau des stations, nous pouvons retenir que :

— Les faibles effectifs des Araignées *Pardosa* et *Arctosa* de la station 1 peuvent s'expliquer par les remaniements constants auxquels le courant et les crues soumettent les berges d'un torrent (Bigot et Gautier, 1981; Favet, 1981).

— La variété de la faune (35 ripicoles sur 47 au total) et l'importance des populations observées au niveau de la station 2 sont en rapport avec la diversité des substrats : vase, limon ou galets (Bigot et Gautier, 1981).

— La considérable réduction du nombre des espèces et des individus récoltés à la station 6 est à rapprocher de la plus faible teneur en matières organiques, comme dans le cas des Lombriciens. Dans cette station, la faune ripicole n'est représentée, tous relevés confondus, que par 5 individus appartenant à un taxon bon voilier (1 *P. coeruleus*) et à une espèce vagile (4 *A. variosa*).

— La composition faunistique quantitative des stations 1, 2 et 3 montre que le Maire et le Verdon sont des voies de pénétration respectives pour *T. assimilis* et *T. articulatus* d'une part et pour *N. psammodes* d'autre part, tous trois absents des stations 4, 5 et 6.

II. Influence du marnage

Au cours des prélèvements, nous avons pu observer une répartition de la faune ripicole en fonction du marnage (fig. 2).

1. Les Lombriciens

— De mars à juin 85, le lac est proche de/ou à sa cote maximale (fig. 2 a) et à ce niveau les rives présentent des conditions favorables au développement des Vers (forte humidité et présence de matières organiques en relation avec la couverture végétale). En juin 85, toutes les espèces rencontrées dans chaque station sont présentes, hormis *O. cyaneum*, accidentel à Sainte-Croix. Les épigés comme

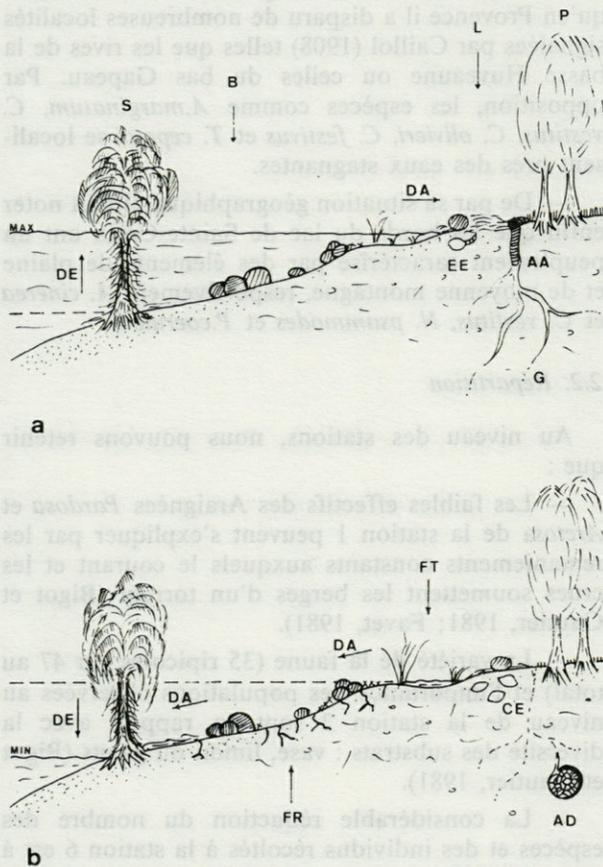


Fig. 2. — Distribution de la faune : a, par niveau maximum (max); b, par niveau minimum (min). B, blocs et galets; G, galeries; L, litière; P, populaie; S, saules; AA, anécique en activité; AD, anécique en diapause; CE, cocons des épigées; EE, éclosion des épigés; FR, fentes de retrait; FT, flaque temporaire; DA, déplacement des Arthropodes; DE, déplacement d'*E. tetraedra*.

Distribution of the fauna : a, during the high water level (max); b, during the low water level (min). B, lumps and pebbles; G, burrow system; L, litter and fallen leaves; P, poplars; S, willow with lateral roots; AA, active anecic; AD, anecic during diapause; CE, cocoons of epigeous species; EE, epigeous emerging from cocoons; FR, mud-cracks; FT, draining pool; DA, horizontal migration of Arthropoda; DE, vertical migration of *E. tetraedra*.

L. castaneus et les épiendogés comme *A. caliginosa*, *O. lacteum*, *A. chlorotica* et *A. rosea* se développent en abondance ou même n'apparaissent que dans ce relevé (O.I, A.r.). Pour tous ces taxons, les effectifs dénombrés sont essentiellement représentés par des individus juvéniles (par exemple 80 et 88 % du total pour *L. castaneus* et *A. rosea*) ce qui indique des éclosions récentes.

— Pendant les périodes de marnage (avril et oct. 84, sept. 85, avril 86), le niveau du lac s'établit dans une zone de sédimentation marno-sableuse ou marno-caillouteuse dépourvue de végétation, et dont la teneur en eau diminue dès que l'eau s'éloigne (fentes de retrait). Les transects réalisés dans la zone découverte établissent la distribution suivante (fig. 2 b) :

- A la limite supérieure atteinte par les eaux en juin 85 persiste une espèce anécique, *A. meridionalis* et ponctuellement une espèce épianécique *L. terrestris*. Ces deux Lombriciens peuvent résister à la sécheresse en s'enfonçant en profondeur puis en entrant en état de vie ralentie (respectivement diapause et quiescence). Les Vers juvéniles et adultes des espèces épigées et endogées ont disparu (résistance des *L. castaneus* par enkystement au stade cocon, Bouché, 1977) ou ne sont représentés que par un petit nombre d'individus en diapause (*A. caliginosa*) ou encore actifs en début de marnage (forme « leucotypique » d'*A. chlorotica* relativement adaptée à la xéricité).

- Dans les limites du marnage, des adultes d'*A. meridionalis* et de *L. terrestris* peuvent se rencontrer accidentellement. Il s'agit là de Vers surpris ou entraînés par les mouvements de l'eau et qui ont résisté à une immersion prolongée. Expérimentalement, nous avons en effet constaté que 65 % des adultes d'*A.m.* et 72 % des adultes de *L.t.* peuvent vivre pendant 5 mois dans un sol recouvert d'eau, tandis que la survie des très jeunes individus n'excède pas 6 à 11 j, ce qui concorde avec les résultats de Roots (1956).

- Aux niveaux minima de l'eau on rencontre *E. tetraedra* qui constitue des populations abondantes près ou dans l'enchevêtrement des racines adventives des saules. Ce taxon est susceptible de mener une vie amphibie dès que le niveau de l'eau remonte, l'essentiel des effectifs se déplaçant verticalement le long des troncs pour rester près de la surface, tandis que quelques individus suivent l'avancée de l'eau.

2. Les Arthropodes

Les avancées et les retraits de l'eau sur les rives sont à l'origine de modifications de la physionomie des berges par action mécanique et dépôt de matériaux (laisses). Pendant le marnage, les Arthropodes ripicoles occupent un biotope qui présente le plus souvent une physionomie complexe avec juxtaposition de substrats différents (zone de cailloutis, de vases ou de limons). De plus, les fluctuations du

niveau de l'eau sont telles que les interfaces air-eau-sol peuvent occuper successivement ces faciès. Les Arthropodes se déplacent dans la zone de marnage (fig. 2) parallèlement aux variations du niveau de l'eau, d'une manière quasi instantanée, leurs mouvements étant plus aisés et plus amples que ceux des Lombriciens. Aux moments les plus secs, ces déplacements s'accompagnent de l'enfouissement sous les cailloux, les lasses organiques ou dans les fentes de retrait (fig. 2 b). Toutefois, dans ces mouvements de va-et-vient, l'émergence de substrats différents sélectionne des peuplements qui ne sont pas identiques. C'est ainsi que *Arctosa variana*, espèce euryzone dont le milieu de prédilection est le sable vaseux (Bigot et Favet, 1985), voit ses effectifs diminuer lorsque le rivage se trouve être un milieu de graviers et de galets.

III. Structure du peuplement

1. Abondance relative des espèces

Les valeurs de ce coefficient écologique appliqué au peuplement global (Tabl. III) montre la prédominance de la faune endogée (Lombriciens) sur la faune épigée (Arthropodes). L'examen séparé de chacun des 2 peuplements indique de plus que dans le peuplement arthropodien le nombre des espèces « résidentes » est très nettement supérieur (72 %) à celui des autres catégories. Au niveau des Arthropodes, il faut en effet compléter le tableau des abondances en ajoutant 6 espèces représentées par 5 à 9 individus et 27 espèces représentées par 1 à 5 individus. En tête des taxons « dominants » de chaque communauté, nous trouvons *A. caliginosa* (342 Vers sur un total de 1 180) et *P. coeruleus* (94 individus sur un total de 475) caractéristiques des rives à côté de la surface de l'eau.

Tabl. III. — Abondance relative des espèces du peuplement.

Relative abundance of the populations for the specimens.

Espèces	Vers +		Arthropodes
	Arthropodes	Vers	
<i>A. caliginosa</i>	18,42	27,72	
<i>A. meridionalis</i>	13,66	20,56	
<i>A. chlorotica</i>	10,30	15,50	
<i>E. tetraedra</i>	9,07	13,65	
<i>L. castaneus</i>	6,49	9,77	
<i>L. terrestris</i>	6,21	9,35	
<i>P. coeruleus</i>	4,70		14,02
<i>A. cinerea</i>	3,75		11,18
<i>O. fuscus</i>	3,30		9,84
<i>A. variana</i>	2,46		7,34
<i>T. articulatus</i>	2,46		7,34
<i>P. hortensis</i>	1,96		5,84
<i>A. marginatum</i>	1,57		4,67
<i>C. vestitus</i>	1,51		4,51
<i>P. proxima</i>	1,40		4,17
<i>P. tibialis</i>	1,40		4,17
<i>P. decorus</i>	1,40		4,17
<i>O. lacteum</i>	1,12	1,68	
<i>A. rosea</i>	1,00	1,52	
<i>S. ruficornis</i>	0,72		2,17
<i>S. opacula</i>	0,67		2,00
<i>O. cyaneum</i>	0,20	0,25	

2. Diversité spécifique

Pour obtenir la diversité nous avons retenu l'indice de Shannon d'autant plus élevé que la diversité est grande. Des valeurs obtenues, il résulte que :

— la station 1, constituée par un milieu fréquemment remanié, montre le peuplement le moins homogène ($H = 2,87$ bits) dont la faible représentation spécifique détermine une équitabilité importante ($E = 77,78$ %). Cette dernière valeur d'indice, basée sur de trop faibles nombres est peu significative et ne peut être retenue pour cette station.

— dans les autres stations :

• Au niveau du peuplement global, les stations 4 et 5 s'opposent par leurs populations homogènes (mieux structurées : $H = 3,59$ et $3,78$ bits) et mieux stabilisées ($E = 86,14$ et $87,59$ %) aux stations 2 et 3 à l'homogénéité plus faible et à la stabilité précaire. Ces deux groupes de stations diffèrent en effet par leur localisation, Est ou Nord du lac, qui détermine l'impact des perturbations liées aux apports du bassin versant (Maïre ou Verdon) et à la fréquentation touristique (proximité de Moustiers et du Grand Canyon).

• Pour les Vers, la diversité générale est faible. Elle caractérise un milieu de bord d'eau où les espèces de Lombriciens sont peu nombreuses mais les effectifs parfois importants. On peut supposer également l'élimination des taxons les moins adaptés aux conséquences du marnage.

• Pour les Arthropodes, du fait de leur mobilité, la pente et la nature du substrat qu'affecte le marnage interviennent dans la diversité du peuplement stationnel :

1) une pente forte avec un substrat consistant en une accumulation de graviers et galets (station 3) porte une communauté faiblement diversifiée ($H = 2,34$ bits). Il en est de même de la station 2 ($H = 2,72$ bits) où malgré une faible pente, le niveau de marnage est toujours sur un substrat vaseux ou sableux.

2) le marnage qui atteint tantôt des niveaux vaseux sur pente faible (fort marnage) tantôt des niveaux à graviers et galets (faible marnage) sur pente accentuée (cas des stations 4 et 5) provoque la formation de peuplements à forte diversité ($H = 3,21$ et $3,39$ bits).

3. Analyse factorielle des correspondances

Une analyse factorielle des correspondances (logiciel Datavision : Roux, 1985) permet de vérifier les principaux résultats obtenus (fig. 3) :

— sur l'axe 1 (taux d'inertie = 41 %), la station 2 s'isole complètement des stations 3 et 6, cette dernière se révélant à part du fait de son extrême pauvreté en espèces ripicoles. Cet axe montre l'importance des effectifs liés à un groupement mésohyrophile sur sol vaseux (*A. caliginosa*, *O. lacteum*

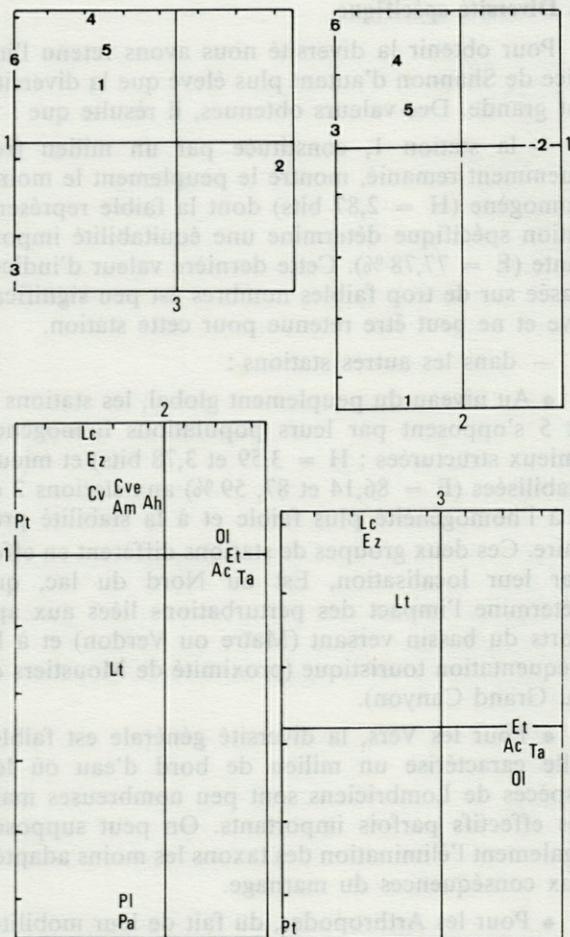


Fig. 3. — Plan factoriel des stations et des espèces sur les axes 1, 2 et 3 d'après une A.C.P.

Ordination of stations and species along 1st, 2d and 3d axes resulting from P.C.A. Ez, *E. azureus*; Cve, *C. vestitus*; Ah, *A. chlorotica*; Ta, *T. articulatus*; Cv, *C. velutinus*; Ac, *A. caliginosa*; Pa, *P. andreae*; Pl, *P. laevigatus*; Am, *A. meridionalis*; Pt, *P. tibialis*; Et, *E. tetraedra*; Lt, *L. terrestris*; Lc, *L. cursor*; Ol, *O. lacteum*;

et *T. articulatus*) par rapport à un milieu de graviers et de cailloutis dépourvu de végétation (*P. tibialis*). On peut également considérer que le facteur « marnage » intervient également sur cet axe principal avec les déplacements d'*E. tetraedra* localisés dans les racines adventives des saules, présents dans la station 2 et absents de la station 3.

— l'axe 2 (taux d'inertie = 25 %) oppose la station 1 aux stations 4 et 5. La station 1 est originale car elle représente le seul biotope de bord d'eau courante et fraîche de l'étude. Bien que caractérisée par un peuplement global réduit, la station 1 montre des effectifs plus importants au niveau des Lombriciens hygrophiles et de certains ripicoles vrais : *L. terrestris*, *P. andreae* et *P. laevigatus*, hôte du *Nasturtium officinale*. Les stations 4 et 5 sont localisées en fond de baie et le marnage y entraîne la formation de flaques. On rencontre là les effectifs les plus

importants pour les espèces tolérantes vis-à-vis d'une xéricité temporaire (*A. chlorotica*), pour les espèces susceptibles d'entrer en état de vie ralentie (*A. meridionalis*) et pour les espèces ayant les substrats marécageux pour preferredum (*C. vestitus*, *C. velutinus*, *E. azureus* et *L. cursor*).

— l'axe 3 peut encore être retenu (taux d'inertie = 16 %). Il oppose les deux stations de fond de baie (stations 4 et 5) avec leur peuplement planitiaire palustre (*L. terrestris*, *L. cursor*, *E. azureus*) à la station 3, au débouché du Verdon, avec sa communauté d'espèces liée préférentiellement aux cours d'eau d'altitude (*P. tibialis*).

CONCLUSION

Les résultats de cette étude montrent que les interfaces air-eau-sol de la retenue de Ste-Croix du Verdon renferment, de par leur origine artificielle et leur situation géographique, une faune ripicole provenant de milieux divers : milieux de moyenne et basse altitude, milieux d'eau courante et d'eau stagnante, milieux xériques et humides liés au marnage.

Les Lombriciens récoltés sont en majorité des espèces hygrophiles correspondant à celles rencontrées dans des biotopes de bord d'eau (Kasprzak et Zajonc, 1983). *E. tetraedra* est la seule espèce que l'on rencontre dans la zone immergée à l'exclusion des espèces des genres *Dendrobaena* et *Dendrodrilus*, très communs dans les cours d'eau provençaux (Vedovini, 1973).

Les Arthropodes ripicoles sont des espèces préférentiellement attirées par une certaine qualité de substrat (Bigot et Gautier, 1981). A Ste-Croix, les substrats sont surtout représentés par des vases et limons (stations 2, 4 et 5) avec des populations exclusives et denses de *Trepanes articulatus*, *T. assimilis*, *Salda opacula*. Dans les stations 1 et 3, à large dominance de graviers et de galets, nous rencontrons les seules populations reconnues de *Nebria psammodes*, *Peryphus tibialis*, *P. andreae*.

Les variations du niveau d'un lac de barrage dépendent à la fois des demandes en électricité et des conditions météorologiques saisonnières (pluie, fonte des neiges). Si un marnage maximum a été constaté pendant l'hiver 1985-86 (14 m) avec une baisse régulière de juin 85 à janvier 86 suivie d'une remontée jusqu'en mars, une telle variation ne s'est pas produite pendant l'hiver 84-85. Ainsi le marnage peut être considéré comme créant un « milieu extrême » mais occasionnel, qui exige une forte adaptation de la faune locale qui y vit. Deux types d'adaptation sont nettement marqués dans les populations riveraines :

1) une communauté hypogée, en partie limitée au niveau des hautes eaux et en partie maintenue sur

place, supportant aussi bien la dessiccation du milieu que son inondation à la suite des fluctuations du niveau de l'eau. C'est le cas des Lombriciens : anéciques échappant à la surface inhospitalière du sol par une diapause vraie accompagnée d'une économie d'énergie (Gallissian 1967, 1971) ou résistant à l'immersion; épiendogés survivant vraisemblablement par enkystement au stade cocon (disparition des postembryons en période sèche déjà notée pour *L. castaneus* par Bouché, 1977 ou aptes à mener une vie amphibie : *E. tetraedra*).

2) une communauté épigée dont l'adaptation se manifeste par une grande mobilité susceptible de mieux suivre les variations du niveau de l'eau. C'est le cas des Arthropodes dont les espèces les plus mobiles sont les Araignées et nous constatons effectivement l'importance de leurs effectifs dans la hiérarchisation des espèces.

Enfin, il est de toute évidence que la dynamique occasionnelle du marnage ne peut avoir une influence comparable à celle du courant qui se manifeste dans un cours d'eau et assure la diversité spécifique du peuplement ripicole. L'absence des genres *Dendrobaena* et *Dendrodrilus* ainsi que le petit nombre d'espèces de *Peryphus* en est l'illustration.

Nous pouvons donc conclure que le marnage a une influence sur la faune des Lombriciens et sur celle des Arthropodes. De plus, la formation d'un vaste plan d'eau calme contribue, malgré le marnage, à étendre la communauté liée aux rives de ce type de collection d'eau en supprimant les espèces de berges de cours d'eau vif. En ce sens, nous avons une certaine banalisation du peuplement qui, du point de vue effectifs, augmente cependant considérablement par le développement, dans l'espace, des rivages.

REMERCIEMENTS — Nous exprimons tous nos remerciements à M. Illy qui a réalisé les analyses de sédiments et M. Kabakibi pour le traitement d'analyses des données. Nous n'oublions pas dans nos remerciements, le Dr Lauren St-Pierre, de l'Université de Fort-Worth, Texas, USA, qui a bien voulu assurer la traduction de notre texte anglais, ainsi que A. Champeau qui a bien voulu lire et critiquer notre manuscrit.

Cette étude a été réalisée dans le cadre du programme GRECO-Lac.

BIBLIOGRAPHIE

- ADIS J. et V. BOGEN, 1982. Reaction of Glossoscolecidae (Annelida, Oligochaeta) to flooding in a central Amazonian inundation forest. *Acta Amazonica*, 12 (4) : 741-743.
- AMIET J.L., 1967. Les groupements de Coléoptères terricoles de la haute vallée de la Vésubie (Alpes-Maritimes). *Mém. Mus. Hist. Nat.*, A. : 46 : 125-213.
- BIGOT L., 1963. Observations sur les variations de biomasse des principaux groupes d'invertébrés de la « Sansouire » camarguaise. *Terre Vie*, 17 : 319-334.
- BIGOT L. et C. FAVET, 1985. La communauté des Araignées de la basse Durance. *Bull. Soc. Linn. Provence*, 37 : 53-67.
- BIGOT L. et A. GALLISSIAN, 1984. Contribution à la biologie des Lumbricidae : le cas de *Nicodrilus longus ripicola* var. *viridis* en Camargue. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 109 (3) : 249-255.
- BIGOT L. et G. GAUTIER, 1981. Originalité et intérêt écologique de la communauté ripicole et pélophile de surface. *Bull. Mus. Hist. Nat. Marseille*, 41 : 13-30.
- BIGOT L. et G. GAUTIER, 1982. La communauté des Arthropodes des rives de l'Ouvèze (Vaucluse). *Ecol. Mediter.*, 8 (4) : 11-36.
- BIGOT L. et N. POINSOT-BALAGUER, 1978. Influence du pâturage d'une manade de chevaux de race en Camargue sur les communautés des invertébrés d'une sansouire. *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, 15 (4) : 517-528.
- BOUCHE M.B., 1969. Comparaison critique de méthodes d'évaluation des populations de Lombricidés. *Pedobiologia*, 9 : 26-34.
- BOUCHE M.B., 1971. Relations entre les structures spatiales et fonctionnelles des écosystèmes illustrés par le rôle pédobiologique des Vers de terre. In : La vie dans les Sols, édité par P. Pesson, Gautier Villars, Paris, 187-209.
- BOUCHE M.B., 1972. Lombriciens de France. Ecologie et systématique. *Ann. Zool. Ecol. Anim.*, n° sp., 72 : 1-671.
- BOUCHE M.B., 1976. Contribution à la stabilisation de la nomenclature des Lumbricidae, Oligochaeta. I. Synonymie et homonymie d'espèces du Bassin Parisien. *Bull. Mus. Natn. Hist. Nat. Paris*, 3e sér., 354 (*Zool.*, 247) : 81-88.
- BOUCHE M.B., 1977. Stratégies lombriciennes. In Soil Organisms as components of ecosystems. *Ecol. Bull. Stockholm*, 25 : 122-132.
- BOUCHE M.B. and R.H. GARNER, 1984. Earthworm functions. VIII. Population estimation techniques. *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, 21 (1) : 37-63.
- CAILLOL H., 1908. Catalogue des Coléoptères de Provence. *Ann. Soc. Sc. Nat. Provence*, 1 : 1-521.
- CHAMPEAU A. et coll., 1982. Les retenues hydro-électriques du Verdon : impact sur la rivière, conséquences du marnage. *Bull. Ecol.*, 13 (2) : 203-239.
- EASTON E.G., 1983. A guide to the valid names of Lumbricidae (Oligochaeta) In : Earthworm ecology from Darwin to vermiculture. Edited by J.E. Satchell, Chapman and Hall, London, 475-487.
- FAVET C., 1981. Communauté ripicole de la basse Durance. Thèse spec. Zooécologie, Marseille, 137 p.
- GALLISSIAN A., 1967. Consommation d'oxygène chez le Lumbricide *Eophila dollfusi* Tetry en activité et en diapause. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 264 : 1190-1192.
- GALLISSIAN A., 1971. Diapause et régénération postérieure chez le Lumbricide *Eophila dollfusi* Tetry. Thèse d'Etat, Marseille, C.N.R.S.A.O. 5711, 243 p.
- GALLISSIAN A., 1975. Les états de vie ralentie chez les Oligochètes terricoles. Le comportement de *Scherotheca gigas rhodana* (Bouché) var. *gallissiani* observé dans les conditions naturelles. *Rev. Biol. ecol. mediter.*, 2 (2) : 9-14.
- GREGOIRE A., 1981. Contribution à l'étude hydrobiologique d'une rivière aménagée : le Verdon (Alpes de

- Haute-Provence). Les lacs de barrage et les tronçons de cours d'eau à débit régulé. Thèse d'Etat, Marseille, 213 p.
- KASPRZAK K. and I. ZAJONC, 1983. Dżdżownice (Oligochaeta, Lumbricidae) środowisk wodnych. *Prz. Zool.*, 27 (2) : 145-159.
- LIDDLE M.J., 1975. A selection review of the ecological effects of human trampling on natural ecosystems. *Biol. Conserv.*, 7 : 17-36.
- MICHON J., 1954. Contribution expérimentale à l'étude de la Biologie des Lumbricidae. Les variations pondérales au cours des différentes modalités du développement post-embryonnaire. Thèse d'Etat, Poitiers, 192 p.
- NORDSTROM S. and S. RUNDGREN, 1974. Environmental factors and Lumbricid associations in southern Sweden. *Pedobiologia*, 14 : 1-27.
- PIEARCE T.G., 1984. Earthworm populations in soils distributed by trampling. *Biol. Conserv.*, 29 : 241-252.
- RAVIZZA C., 1972. I *Bembidion* popolanti gli orizzonti montano, subalpino e alpino della valle d'Aosta. *Mem. Soc. Ital.*, 51 : 91-122.
- ROOTS B.I., 1956. The water relations of earthworms. II. Resistance to desiccation, immersion and behaviour when submerged and when allowed a choice of environment. *J. exp. Biol.*, 33 : 29-44.
- SCHWERT D.P. and K.N. DANCE, 1979. Earthworm cocoons as a drift component in a southern Ontario stream. *Canadian Field Naturalist*, 93 (2) : 180-183.
- SIMS R.W., 1983. The Scientific names of Earthworms. *In* Earthworm ecology from Darwin to vermiculture. Edited by J.E. Satchell, Chapman and Hall, London, 467-474.
- SIMS R.W., 1984. *Octolasion* Oerley, 1885 (Annelida, Oligochaeta, Lumbricidae) : ratification of the designation of the type species and the introduction of *Octolasion* (*Octodrilus*) by Omodeo, 1956 in accordance with usage, with the suppression of the designation of the type species and of the name *Octolasion* (*Incolore*) and *Octolasion* (*Purpureum*) by Omodeo, 1952. *Z.N. (S.)* 2469. *Bull. Zool. Nom.*, 41 (4) : 254-258.
- THEROND J., 1975. Catalogue des Coléoptères de la Camargue et du Gard. *Mem. Soc. Et. Sc. Nat. Nîmes*, 10 (1) : 1-410.
- VEDOVINI A., 1973. Systématique, caryologie et écologie des Oligochètes terrestres de la région Provençale. Thèse d'Etat, Marseille, C.N.R.S. A.O. 7792, 156 p.
- WARD J.W., 1976. Lumbricid earthworm populations in a Colorado mountain stream. *South western Naturalist.*, 21 (1) : 71-78.
- ZICSI A., 1957. Ein Boden aus stecher zum einzammeln der Lumbriciden aus Ackerboden. *Opusc. Zool. (Budapest)* 2(1-2) : 71-75.

Reçu le 17 mars 1987; accepté le 30 juin 1987.

Received March 17, 1987; accepted June 30, 1987.

BIBLIOGRAPHIE

- ADIS J. et V. BOOEN, 1982. Reaction of Oligochaeta (Annelida, Oligochaeta) to flooding in a central Amazonian floodplain forest. *Acta Oecologica*, 3 (4) : 241-247.
- AMHÉL J.L., 1967. Les groupements de Coléoptères terrestres de la haute vallée de la Vézère (Alpes-Montagne). *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 45 : 123-213.
- BOUCHE M.B., 1972. Contribution à l'étude de la biologie des Lumbricidae. Les variations pondérales au cours des différentes modalités du développement post-embryonnaire. Thèse d'Etat, Poitiers, 192 p.
- BOUCHE M.B., 1976. Contribution à la systématique et à la nomenclature des Lumbricidae. Oligochaeta. I. Synchronisme et homonymie d'espèces du Bassin Parisien. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. Paris*, 35 sér. 354 (Zool.), 247 : 81-88.
- BOUCHE M.B., 1977. Stratégies lombriciennes. In *Soil Organisms as components of ecosystems*. *Ecol. Bull. Stockholm*, 25 : 123-132.
- BOUCHE M.B. and R.H. GARNER, 1984. Earthworm faunas. VIII. Population estimation techniques. *Rev. Ecol. Bot. Zool.*, 21 (4) : 37-63.
- CALLIOT H., 1982. Catalogue des Coléoptères de Provence. *Ann. Soc. Zool. Provence*, 1 : 1-221.
- CHAMPEAU A. et coll., 1982. Les retenues hydro-électriques du Vézère : impact sur la faune, conséquences du barrage. *Bull. Ecol.*, 11 (2) : 203-232.
- EASTON E.G., 1983. A guide to the valid names of Lumbricidae (Oligochaeta). In : *Earthworm ecology from Darwin to vermiculture*. Edited by J.E. Satchell, Chapman and Hall, London, 473-487.
- FAVET C., 1981. Commentaire typique de la base Dunant. *Thèse spec. Zoologie*, Marseille, 137 p.
- GALLISSIAN A., 1967. Consommation d'oxygène chez le Lumbricide *Eubria dolleii* Leyr en activité et en repos. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 264 : 1190-1192.
- GALLISSIAN A., 1971. Dispersal et régénération post-mortem chez le Lumbricide *Eubria dolleii* Leyr. Thèse d'Etat, Marseille, C.N.R.S.A.O. 7111, 243 p.
- GALLISSIAN A., 1972. Les stades de vie latente chez les Oligochètes terrestres. Le comportement de *Schmidtea* (*Schmidtea*) (*Bouché*) var. *kollektis* observé dans les conditions naturelles. *Rev. Bot. Ecol. Zool.*, 2 (2) : 9-14.
- GREGOIRE A., 1981. Contribution à l'étude hydrobiologique d'une rivière aménagée : le Vézère (Alpes de

ETUDE DES PEUPELEMENTS DE FOURMIS DES ALBERES ORIENTALES (Pyrénées-Orientales, France) (Seconde partie)

*Studies on Ants populations of eastern Albères
(Pyrénées-Orientales, France) (Part two)*

F. SOMMER et H. CAGNIANT

Laboratoire de Bioécologie des Insectes,
Université Paul Sabatier

118, rue de Narbonne, F-31062 Toulouse Cédex

FOUMIS
ALBERES ORIENTALES
PYRENEES
FRANCE

RÉSUMÉ — La myrmécofaune de la région de Banyuls-sur-Mer (Albères orientales) s'élevait à 71 espèces dont les deux-tiers sont des formes à répartition méditerranéenne. *Formica gerardi*, *Aphaenogaster pallida dulcineae* et *Tetramorium hispanicum* sont nouvelles pour la faune française. *Plagiolepis pygmaea*, *Aphaenogaster subterranea*, *Tetramorium caespitum*, *Lasius myops* et *Pheidole pallidula* représentent à elles seules plus de 50 % des nids recensés.

ANT FAUNA
EASTERN ALBERES
PYRENEES
FRANCE

ABSTRACT — The ant fauna of the Banyuls-sur-Mer area (Eastern Pyrenees, Alberes range) amounted to 71 species, of which two thirds were species of mediterranean distribution. *Formica gerardi*, *Aphaenogaster pallida dulcineae* and *Tetramorium hispanicum* were new species or new subspecies for the ant fauna of France. The five following species : *Plagiolepis pygmaea*, *Aphaenogaster subterranea*, *Tetramorium caespitum*, *Lasius myops* and *Pheidole pallidula* made up more than 50 % of the recorded nests.

Cette annexe constitue la suite de l'article publié dans *Vie et Milieu*, 38(2).

CATALOGUE DES ESPECES

Liste établie d'après nos récoltes et augmentée de quelques espèces peu communes. Les déterminations ont été réalisées à partir des ouvrages de Bondroit (1918), Bernard (1978) et Kutter (1977, 1978).

Pour chaque espèce, les numéros entre parenthèses sont ceux des localités de capture (voir 1ère partie). Sauf spécification, les remarques ne concernent que la région de Banyuls.

Ponera coarctata (Latreille) : (2, 5, 6, 7, 20). Sous les pierres enfoncées en sol épais et humifère, surtout chênaies. Endogée, difficile à trouver et sans doute plus abondante que ne le montrent les relevés.

Leptanilla revelieri Emery. Une seule station connue : Col de Sérès, sous des pierres enfoncées, après un orage.

Myrmica scabrinodis Nylander (5 à 15; 20). Cette espèce plutôt hygrophile (Boomsma et De Vries, 1980) n'abonde dans les Albères qu'en chênaies caducifoliées ou hêtraies éclaircies, à la faveur de milieux herbeux; elle devient rare sur les pelouses ou les landes d'altitude et disparaît dès que le biotope prend une allure plus méditerranéenne. *Myrmica specioides* Bondroit, fréquente en Espagne, n'a pas été notée ici avec certitude.

Stenammina westwoodi Auct. Endogée hygrophile, encore plus ardue à débusquer que *Ponera*. Un mâle trouvé en juillet dans la chênaie caducifoliée de la Massane.

Aphaenogaster subterranea (Latreille)(1-10; 18,26). Constante, souvent dominante dans les forêts, y compris le Chêne vert euméditerranéen à condition que la pente ne soit pas trop forte ni l'érosion trop violente. Hygrophile (Bruniquel, 1972), elle abonde dans la ripisylve à Aulne et Frêne.

Aphaenogaster pallida dulcineae Santschi (18, 19, 21). Forme ibérique nouvelle pour la faune fran-

çaise. Pelouse à Brachypodes du Sérís. Mène une vie plutôt souterraine.

Aphaenogaster gibbosa gibbosa (Latreille) (14 et 16). Xérophile, préférant le calcaire (Bernard, 1973); ne se trouve que vers 700 m dans les pelouses sèches et les maquis à Cistes de la Massane.

Aphaenogaster senilis occidua Santschi (17-20; 22-26). Forme ibérique. Ne supporte pas la gelée (Ledoux, 1967). Dans les Albères, elle peuple surtout les maquis à Cistes dont on trouve les restes floraux dans et autour des nids. Banale près de Banyuls, elle remonte jusque vers 600 m. Abondante dans les stades très dégradés du Chêne vert (broussailles à Thym) en Espagne (Acosta *et al.*, 1983a).

Messor sanctus bouvieri Bondroit (21, 23; 25-27). Tend à exclure les autres Messor là où il est présent; marque une légère préférence pour les maquis clairsemés, mais se trouve aussi dans tous les milieux ouverts.

Messor capitatus (Latreille) (17, 21, 22, 24). Surtout les maquis à la limite de l'étage euméditerranéen, remontant jusqu'à 560 m, favorisé par les incendies entraînant l'implantation de vastes surfaces herbacées.

Messor barbarus (Linné). Milieux très ouverts et lieux habités de basse altitude.

Messor structor (Latreille) (20, 22, 24). Maquis à Ajonc et autres lieux ensoleillés (bords de chemins, de vignes, jardins).

Goniomma blanci (André). Trouvé à Banyuls même (Coineau leg.). Espèce décrite de Marseille, retrouvée en plusieurs localités d'Espagne (Espadaler et Munoz Batet, 1979).

Pheidole pallidula (Nylander) (17-27). Relativement thermophile, la caste soldat nécessitant des températures supérieures à 24 ° pour se développer (Passera, 1974). Dans les Albères, semble préférer les maquis à Cistes ou à Bruyères et ses peuplements varient en sens inverse de ceux de *Plagiolepis pygmaea*. Elle devient plus rare dans les bois de Chênes-lièges et ce, d'autant que la formation est plus dense et le sous-bois épais.

Orthocrema sordidula (Nylander) (17, 19, 21, 22, 24, 25, 27). Abondante ici dans les pelouses à Brachypodes rameux et les maquis clairsemés. Il semblerait que cette espèce soit une des premières à recoloniser les zones incendiées (Sommer, à paraître).

Acrocoelia scutellaris (Oliver). Toutes les formations arborées ou sur des arbres isolés, ainsi que dans les jardins, les vergers. Apprécie en particulier les Chênes et les Oliviers.

Acrocoelia auberti (Emery) (17, 19, 21, 22, 26). Abondante dans les pelouses sèches à Brachypodes comme au Sérís et d'autres endroits caillouteux; plus rare dans les maquis ou les bois clairsemés de Chênes-lièges; peut atteindre 600 m en stations exposées au midi.

Diplorhoptrum banyulensis Bernard (11, 13 - 25, 27). Commune dans les formations xérophiles à ligneux bas et les pelouses de l'étage euméditerranéen (maximum dans les maquis à Bruyères), mais pas rare dans d'autres biotopes ouverts d'altitude, jusque vers 800 m.

Myrmecina graminicola (Latreille) (2, 6, 9). Forêts denses : Massane, Sorède.

Leptothorax (Temnothorax) recedens (Nylander) (18-20, 22, 24, 25). Bois de Chênes-lièges clairs et maquis plus ou moins élaborés.

Leptothorax (Myrafant) angustulus (Nylander). Arboricole; toutes les chênaies sempervirentes non incendiées.

Leptothorax affinis Mayr. Arboricole; dans les branches mortes des Erables de la Massane.

Leptothorax nadigi Kutter. Une seule capture dans une tige creuse près du Château de Valmy, en bordure d'un chemin. Décrite des Alpes, cette espèce a été retrouvée aussi en Espagne (Huesca) vers 1 200 m (Espadaler et Franch Battle, 1978). *Leptothorax lichtensteini* Bondroit (1-3; 5,8-10; 15, 18-20; 24, 25). Assez largement eurytope mais plus thermophile que *L. nylanderi* et *L. parvulus* (Plateaux, 1976, 1977). Commun dans les formations à Chênes verts en compagnie de *A. subterranea* en Catalogne (Restrepo *et al.*, 1985). Dans les Albères, l'optimum semble être sous les Chênes verts ou les Chênes-lièges sauf en cas de sous-bois trop fermé (par la Bruyère en particulier), mais il arrive à s'installer dans les formations ouvertes d'altitude en profitant de l'ombre des gros buissons. On le retrouve jusqu'à La Massane, tant que l'ombrage n'est pas trop dense; sa présence sous les arbres à 600 m montre que la température s'élève beaucoup en été dans cette forêt; en effet, en élevage à 24-25°, *L. lichtensteini* se développe avec un très net retard sur *nylanderi* et *parvulus* (Plateaux, com. person.).

Leptothorax niger Forel (21, 23, 26). C'est le plus xérophile des *Leptothorax* de la région; sous les pierres mais aussi dans les fentes des rochers dans les pelouses à Brachypodes ou les maquis à Cistes clairsemés.

Leptothorax nylanderi (Förster) (3-11). Espèce hygrophile, nichant dans les branchettes mortes (Plateaux, 1959, 1978). Dans les Albères, surtout en forêt caducifoliée dense, dans le bois mort mais aussi sous les Mousses et dans les fentes.

Leptothorax parvulus (Schenck) (10). La Massane, petites clairières qui bordent le torrent; dans le bois mort ou sous les Mousses. On retrouvera peut-être cette espèce en d'autres endroits de la forêt car Plateaux (1983) a observé qu'elle changeait d'emplacement en fonction des modifications de l'environnement.

Leptothorax rabaudi Bondroit. Arboricole, plus rare qu'*angustulus*. N'a été trouvé que sur les Chênes-lièges, sur des arbres assez vieux.

Leptothorax racovitzai Bondroit (14, 16, 19, 21-26). Apparaît ici comme plus euméditerranéenne que *lichensteini* : maximum dans les pelouses à Brachypodes, les maquis de basse altitude, les maquis à Chêne-liège. Du Merle (1978) le signale jusqu'à 1 000 m au Ventoux; typique du Chêne vert en Espagne (Acosta *et al.*, 1983 b). *L. tristis* Bondroit manque dans nos relevés, mais serait à rechercher au-delà de 500 m dans les formations ouvertes, en remplacement de *L. racovitzai*.

Leptothorax tuberum pyreneus Bondroit (8, 11, 15). Pelouses et landes d'altitude. On retrouve la même localisation au Ventoux (Du Merle, 1978).

Leptothorax unifasciatus (Latreille) (2, 4, 5, 6, 10). Espèce sciaphile (Du Merle *et al.*, 1978). On retrouve la même écologie dans la région de Banyuls : forêts de Chênes verts humides, de Chênes pubescents et de Hêtres.

Epimyrra kraussei Emery. Esclavagiste dégénéré de *L. recedens*. Une reine étiquetée « Banyuls »; Bernard leg.

Chalepoxenus kutteri Cagniant. Esclavagiste de *L. niger* ou constituant des sociétés mixtes avec *L. niger* - *L. racovitzai* (Le Masne, com. person.). Col du Sérès. Retrouvé en plusieurs localités espagnoles (Espadaler et Restrepo, 1983).

Tetramorium caespitum (Linné) (11, 13-17; 21, 26). Fourmi cosmopolite et ubiquiste (Brown, 1957). C'est ici une des composantes essentielle du peuplement des landes et des pelouses d'altitude supérieure à 500 m. Plus rare en niveau euméditerranéen où *T. semilaeve* l'emporte, mais existe à Banyuls même, dans les jardins et autres lieux habités ou près des ruisseaux.

Tetramorium semilaeve André (17, 19, 21, 24, 25, 27). Plus xérophile que *caespitum*, banal autour de Banyuls dans les pelouses, maquis rocaillieux, bordures de vignes ...

Tetramorium hispanicus Santschi. Un seul nid, dans un chemin parmi le vignoble; probablement introduit d'Espagne.

Epitritus argiolus Emery. « Berges de la Bail-laury », Bernard leg. Cité de la Hongrie à Majorque et l'Espagne (Espadaler, 1979).

Hypoclinea quadripunctata (Linné). Arboricole, trouvé seulement dans les grands Chênes-lièges près de Banyuls, vers le Col du Sérès. Il semble ici plus rare que dans la région toulousaine (Torossian, 1960).

Tapinoma erraticum (Latreille) (11, 14-16; 21). Pelouses et formations basses très ouvertes, sur sol rocaillieux, à toutes altitudes.

Tapinoma nigerrimum (Nylander) (11, 15, 17, 26, 27). Bien que sa répartition soit plus méditerranéenne que celle d'*erraticum* (ce dernier est absent du Maghreb), il recherche les sols plus humides (Acosta *et al.* 1983c; Gaspar, 1972) et devient rare

dans les rocailles (De Haro, 1974). Landes à Callune, maquis à Cistes, à Bruyère, donc surtout au-dessus de 400 m.

Plagiolepis pygmaea (Latreille) (14, 16-27). C'est l'espèce la plus fréquente dans toutes les formations euméditerranéennes mis à part les Chênes verts denses. Optimum dans les pelouses ou les maquis arborés clairs où elle peut occuper plus de 50 % des emplacements de nidification (pierres, fentes et même bois mort). Remonte en altitude jusque dans les landes à Callune (900 m) à la faveur de conditions locales chaudes et sèches (parcelles plus rocaillieuses ou rochers ensoleillés). S'accommode d'un couvert végétal assez dense comme dans le bois de Valmy lorsque l'altitude est faible. Qualifiée de dominante et « climacique » dans les bois de Chênes verts de la Péninsule ibérique (Acosta *et al.*, 1983b). En réalité, il semble que l'envahissement par cette espèce polygyne, à développement rapide du couvain et formant des sociétés prolifiques (*cf.* Passera, 1963) soit facilité par une certaine dégradation entraînant un plus large ensoleillement. *Plagiolepis schmitzi* Forel. Signalé de Valbonne (Bernard, 1968) et qui existe en Catalogne espagnole n'a pas été noté dans les relevés. Il s'agit peut-être d'une confusion avec *P. vindobonensis* Lomnicki, qui lui non plus, n'a pas été identifié avec certitude dans la région.

Plagiolepis xene Stärke. Parasite de *pygmaea*. Passera (1967) l'a trouvé dans 1 nid sur 10 aux environs de Banyuls.

Plagiolepis grassei Le Masne et Passera (*nomen nudum*). Egalement parasite de *pygmaea* mais beaucoup plus rare que le précédent (Le Masne, 1956; Passera, 1967, 1969).

Camponotus vagus (Scopoli) (2, 5, 9, 10). Souches et troncs morts; surtout dans les clairières des forêts caducifoliées.

Camponotus aethiops (Latreille) (14-19; 21, 24, 26). Espèce plutôt xérophile mais appréciant les milieux herbacés selon Bernard (1975). A tous niveaux dans la région étudiée : pelouses, maquis clairsemés et aussi bordures de routes, de cultures ...

Camponotus pilicornis lichtensteini Bondroit (14, 16, 18-22; 25-27). Maquis plus ou moins arborés dans le domaine du Chêne liège (Valmy, Bois de la Salette, Sérès) mais aussi ça et là au bord des cultures, des chemins, etc... *C. pilicornis s.l.* existe dans des biotopes similaires jusqu'en Andalousie (De Haro et Collingwood, 1977).

Camponotus sylvaticus (Olivier) (23-25). Espèce de lieux découverts plutôt que boisés. Tous les maquis rocaillieux de l'étage euméditerranéen avec préférence pour ceux à Cistes blancs comme au Cap de l'Abeille; nul en forêt dans la région.

Camponotus universitatis Forel. Parasite de *C. pilicornis lichtensteini*, trouvé à Valmy (Espadaler, 1981).

Camponotus cruentatus (Latreille)(18-23). Pelouses à Brachypodes, maquis à Cistes et autres lieux ensoleillés (bordures de chemins forestiers). Sur schistes, semble rechercher des milieux plus découverts que sur calcaire.

Camponotus fallax (Nylander). Arboricole; dans les Chênes et les Erables à La Massane.

Camponotus lateralis (Olivier). Arboricole; souvent en compagnie de *A. scutellaris* en forêts ou maquis arborés.

Camponotus piceus (Leach)(14, 16, 19, 21-24). Maquis à Cistes, formations xérophiles d'altitude; pelouses à Brachypodes plus bas.

Camponotus truncatus (Spinola). Arboricole; pas rare dans les vieux Chênes-lièges et les Erables.

Lasius alienus (Förster)(1, 5, 7, 10-15, 18-20, 22). Surtout fréquente aux Albères, sur les landes à Fougères Aigles, aux emplacements laissés libres par ces végétaux et dans les pelouses. S'introduit en forêt dense le long des cours d'eau (ripisylve) et à l'étage euméditerranéen, dans les Chênes verts ou lièges quand ils constituent des boisements assez importants.

Lasius brunneus (Latreille)(1, 3-10; 12,18-20). Dans la région, niche surtout sous les pierres ou dans le bois mort au pied des arbres que les ouvrières escaladent. Optimum en forêt caducifoliée à litière épaisse où il peut faire presque 50 % des nids, commun aussi dans le faciès altitude du Chêne vert; cède le pas à *L. emarginatus* lorsque le milieu devient plus ensoleillé.

Lasius emarginatus (Olivier)(2, 5, 6, 8-11; 13-16; 18,24). Recherchant plutôt les milieux rocheux et ensoleillés dans le centre et l'ouest de la France (Bernard, 1968), il préfère dans les Albères les faciès moyennement ombragés tout en s'accommodant de sols assez frustes, pauvres en litière et à strate herbacée importante: forêts caducifoliées claires, Chênes verts à la limite du supraméditerranéen, landes à Callune et Génévrier.

Lasius niger (Linné)(1-11; 14-16; 18-23; 26,27). Espèce adaptable à des biotopes variés (Grosswald, 1932; Gaspar, 1965). Présent dans presque tous les milieux des Albères où il apparaît comme un indicateur de forêt dégradée avec une préférence pour les taillis bas de pente de Chênes sempervirents ou les premiers stades de la Hêtraie à sous-bois arbustifs. Comme ailleurs (Elmes, 1971), coexiste peu avec *L. alienus*.

Lasius flavus (Fabricius). Abonde dans toute la zone holarctique (Wilson, 1955) mais nous ne l'avons rencontré ici que dans les pelouses de Sorède (1 100 m) faisant ses nids en dômes caractéristiques en compagnie de *M. scabrinodis* et *L. alienus* comme dans les relevés des îles galloises de Doncaster (1981).

Lasius myops Forel (8, 11, 12, 14-17; 21, 22, 24, 27). Pelouses et autres formations ouvertes, en

général sous des pierres de grande taille. Forme avec *T. caespitum* le duo dominant des milieux ouverts d'altitude; plus rare en-dessous de 500 m, mais encore abondant dans les pelouses à Brachypodes rameux et accidentel en maquis de Chêne-liège. La validité de cette espèce a été mise en évidence par Seifert (1983) qui en a décrit les mâles. Elle apparaît comme plus xérophile que *L. flavus* et de répartition plus méridionale. C'est elle que l'on trouve en Algérie d'où Forel l'avait décrite. La citation « *flavus* » de Cagniant (1970) est à rapporter à *L. myops*.

Lasius rabaudi (Bondroit). « Région d'Argelès-sur-Mer », Bernard leg.

Lasius fuliginosus (Latreille). Sur les Chênes et surtout les Erables à la Massane.

Formica nigricans Emery (8, 11, 12). Quelques nids dans les pelouses sommitales, sous les pierres; peut descendre plus bas à la faveur de zones régulièrement arrosées comme le jardin du Mas Reig.

Formica cunicularia pyrenaea Bondroit (5,7-9; 11-15; 17). Pour la majorité des auteurs, cette forme doit être rattachée, sinon synonymisée avec *cunicularia sensu lato*, tandis que Rohe en accord avec Bondroit, en fait une espèce distincte (com. person.). Nos exemplaires correspondent à la description originale, différant de *cunicularia* typique par l'écaille plus mousse, pileuse au sommet et par la teinte gris-brun sombre sur tout le corps. Marque une nette préférence pour les formations ouvertes altitudinales (landes, pelouses à Plaintrain); quelques nids en forêt caducifoliée lorsqu'elle n'est pas trop dense. *F. cunicularia s.l.* montre les mêmes préférences écologiques: prairies, pelouses et en Belgique, Gaspar (1972) la classe comme thermophile; on trouve une population de *cunicularia* dans les forêts de Chênes Zéens du Moyen Atlas marocain.

Formica decipiens Bondroit. Signalée de Banyuls par Schmidt (1955, in Espadaler, 1986).

Formica gerardi Bondroit (14, 17-20; 23, 26). Cette forme ibérique, abondante dans les bois de Chêne vert près de Tarragone (De Haro et Collingwood, 1981) est considérée comme une bonne espèce par ces auteurs et Espadaler, mais Rohe (com. person.) la place en synonymie avec *cunicularia s.l.* Assez commune dans les maquis arborés autour de Banyuls et de Valmy; remonte jusque vers 400 m à la faveur de maquis à la limite du supraméditerranéen.

Formica gagates Latreille (2, 5, 6, 11, 13-15; 17, 20). Forêts et formations plus ou moins ouvertes. Redescend très bas grâce aux frondaisons de Valmy.

Formica rufibarbis Fabricius (6, 11, 17). Pelouses et hêtraie clairière; peut être plus thermophile que la précédente puisque Bernard (1958) la trouve aussi à Port Cros.

Formica subrufa Roger. Espèce ibérique, signalée jusqu'à Port Bou (Retena et Cerda, com. person.); Bernard l'aurait vu à Banyuls même (com. person.).

Polyergus rufescens (Latreille). Esclavagiste. Trouvé avec *F. gagates* en bordure de la Hêtraie de la Massane, à la limite supérieure de la chênaie verte.

Cataglyphis cursor tibialis Bondroit. Bords des routes, des chemins, des cultures, etc... (Cagniant, 1976). Disparaît lorsque les herbes ont reconquis le milieu.

Les 2/3 de ces espèces sont des formes à répartition méditerranéenne, dont environ 60 % restent cantonnées à l'Europe du Sud et 40 % atteignent le Maghreb, certaines le Moyen-Orient. Le reste est constitué d'eurasiatiques ou d'holarctiques. A titre comparatif, pour tout le département des Pyrénées-Orientales, Dufay et Mazel (1981) trouvent pour les Lépidoptères : 42 % de méditerranéens au sens large, 55 % d'eurasiatiques et holarctiques plus 3 % de cosmopolites ou subtropicaux.

BIBLIOGRAPHIE

- ACOSTA F.J., 1977. Notas sobre las hormigas de la provincia de Jaén (H.F.). *Bol. Asoc. esp. Entom.*, 1 : 113-140.
- ACOSTA SALMERON F.J., MARTINEZ IBANEZ M.D., MORALES M., 1983a. Contribucion al conocimiento de la mirmecofauna del Encinar peninsular (1). (H.F.) *Bol. Asoc. esp. Entom.*, 6 : 379-391.
- ACOSTA SALMERON F.J., MARTINEZ IBANEZ M.D., SERRANO TALAVERA J.M., 1983b. Contribucion al conocimiento del Encinar peninsular II. Principales pautas autoecologicas. *Bol. Asoc. esp. Entom.*, 7 : 297-306.
- ACOSTA SALMERON F.J., MORALES BASTOS M., SERRANO TALAVERA J.M., 1983c. Capacidad de Transcripcion de una mirmecocenosis en un medio adverso. *Bol. Asoc. esp. Entom.*, 7 : 151-158.
- AMANDIER L., 1974. Bases phyto-écologiques pour l'aménagement du paysage du Massif des Albères (P.O.). Thèse Univ. Montpellier, 200 p.
- AMANDIER L., CAMARASA J., 1972. Notice de la carte de l'occupation des sols du Massif des Albères (P.O.). CNRS, CEPE Montpellier, 23 p.
- ANDERSEN A.N., YEN A.L., 1985. Immediate effects of fire on ants in the semi-arid mallee region of north western Victoria. *Aust. J. Ecol.*, 10 : 25-30.
- ATHIAS BINCHE F., 1977. Etude quantitative des Uropodidés d'un arbre mort de la Hêtraie de La Massane. I. Caractères généraux du peuplement. *Vie Milieu*, 27(C) : 157-175.
- BARONI URBANI C., 1969. Ant communities of high-altitude appenine grasslands. *Ecology*, 50 : 488-492.
- BARONI URBANI C., 1974. Competition et association dans les biocénoses de fourmis insulaires. *Revue suisse Zool.*, 81 : 103-135.
- BARONI URBANI C., 1978. Analyse de quelques facteurs autoécologiques influençant la micro distribution des fourmis dans les îles de l'Archipel toscan. *Bull. Soc. ent. suisse*, 51 : 367-376.
- BARONI URBANI C., AKTAC N., 1981. The competition for food and circadian succession in the ant fauna of a representative anatolian semi-steppic environment. *Bull. Soc. ent. Suisse*, 53 : 33-56.
- BARONI URBANI C., KANNOVSKI P.P., 1974. Patterns in the red imported fire and settlement of a Louisiana pasture : some demographic parameters, interspecific competition and food sharing. *Environ. Ent.*, 3 : 755-760.
- BAUDIÈRE A., 1974. Contribution à l'étude structurale des forêts des Pyrénées orientales : Hêtraies et Chênaies acidiphiles. Colloques phytosociologiques III. Les forêts acidiphiles, 44 p.
- BAUDIÈRE A., EMBERGER L., 1959. Sur la notion de climat de transition en particulier dans le domaine méditerranéen. *Bull. Serv. CXarte phytogéogr.*, 4 : 95-117.
- BENOIS A., DU MERLE P., LAFONT J.P., MARRO J.P., 1978. L'activité oophage de la myrmécofaune dans différents milieux du Mont Ventoux (Vaucluse). *Annl. Zoo. Ecol. anim.*, 10 : 205-219.
- BERNARD F., 1958a. Les fourmis de l'île de Port-Cros. Contribution à l'écologie des anciennes forêts méditerranéennes. *Vie Milieu*, 9 : 340-360.
- BERNARD F., 1958b. Résultats de la concurrence naturelle chez les fourmis terricoles de France et d'Afrique du Nord. Evaluation numérique des sociétés dominantes. *Bull. Soc. Hist. nat. Af. Nord.*, 49 : 302-356.
- BERNARD F., 1964. Densité de la faune du Sahara. Premiers résultats obtenus par la méthode des carrés. *Trav. Inst. Rech. sahariennes*, 23 : 1-16.
- BERNARD F., 1968. Les fourmis d'Europe occidentale et septentrionale. Faune de l'Europe et du Bassin méditerranéen, 3, Masson ed., 411 p.
- BERNARD F., 1972. Premiers résultats de dénombrements de la faune par carrés en Afrique du Nord. *Bull. Soc. Hist. nat. Afr. Nord*, 63 : 3-13.
- BERNARD F., 1973. Tendances calcicoles ou silicicoles chez les fourmis méditerranéennes. Proc. VIIth Congress IUSI London, 16-21.
- BERNARD F., 1974. Rapports entre fourmis et végétaux près des Gorges du Verdon. *Annl. Mus. Hist. nat. Nice*, 2 : 57-79.
- BERNARD F., 1975. Ecologie des fourmis des grès d'Annot, comparées à celles de la Provence calcaire. *Annl. Mus. Hist. nat. Nice*, 3 : 33-54.
- BERNARD F., 1977a. Ecologie des fourmis du Parc national de Port-Cros. *Bull. Mus. Hist. nat.*, 3e sér. 441, *Ecol. gén.*, 36 : 53-82.
- BERNARD F., 1977b. Révision des *Diplorhoptum* de France, fourmis plus différenciées par l'écologie que par leurs formes (H.F.). *Annl. Soc. ent. Fr. (N.S.)*, 13 : 543-577.
- BERNARD F., 1979. Influence des densités végétales sur les fourmis méditerranéennes. C.R. UIEIS Lausanne : 21-29.
- BERNSTEIN R.A., GOBBEL M., 1979. Partitioning of space in communities of ants. *J. anim. Ecol.*, 48 : 931-942.
- BONDROIT J., 1918. Les fourmis de France et de Belgique. *Ann. Soc. Ent. Fr.*, 1-174.
- BONARIC J.C., 1971. Contribution à l'étude systématique et écologique des Formicides du Bas Languedoc. Thèse 3e cycle, U.S.T.L., 175 p.
- BOOMSMA J.J., DE VRIES A., 1980. Ant species distribution in a sandy coastal plain. *Ecol. entom.*, 5 : 189-204.

- BRIAN M.V., 1964. Ant distribution in a southern English heath. *J. anim. Ecol.*, 33 : 451-461.
- BRIAN M.V., MOUNTFORD M.D., ABBOT A., VINCENT S., 1976. The change in ant species distribution during ten years post fire regeneration of a heath. *J. anim. Ecol.*, 45 : 115-133.
- BRIAN M.V., HIBBLE J., STRADLIND D.J., 1965. Ant pattern and density in a southern English heath. *J. anim. Ecol.*, 34 : 545-555.
- BRIESE D.T., MACAULEY B.J., 1977. Physical structure of an ant community in semi-arid Australia. *Aust. J. Ecol.*, 2 : 107-120.
- BRIESE D.T., MACAULEY B.J., 1981. Food collection within an ant community in semi-arid Australia, with special reference to seed harvesters. *Aust. J. Ecol.*, 6 : 1-19.
- BROWN W.L. Jr., 1957. Is the ant genus *Tetramorium* native in North America. *Breviora*, 72 : 1-7.
- BRUNIQUEL S., 1972. La nidification chez la fourmi *Aphaenogaster subterranea* (Latr.) (F.M.). *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, 108 : 38-44.
- CAGNIANT H., 1966. Note sur le peuplement en fourmis d'une montagne de la région d'Alger, l'Atlas de Blida. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, 102 : 278-284.
- CAGNIANT H., 1968. Liste préliminaire de fourmis forestières d'Algérie. Résultats obtenus de 1963 à 1966. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, 104 : 138-147.
- CAGNIANT H., 1969. Deuxième liste de fourmis d'Algérie récoltées principalement en forêt (1ère partie). *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, 105 : 405-430.
- CAGNIANT H., 1970. Deuxième liste de fourmis d'Algérie récoltées principalement en forêt (2ème partie). *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, 106 : 28-40.
- CAGNIANT H., 1972a. Essai d'établissement d'une relation entre le nombre d'espèces et le nombre de nids chez les fourmis terricoles en forêt d'Algérie. *Revue Ecol. Biol. Sol.*, 9 : 197-214.
- CAGNIANT H., 1972b. Note sur le peuplement de fourmis en forêt d'Algérie. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, 108 : 386-390.
- CAGNIANT H., 1973a. Les peuplements de fourmis des forêts algériennes. Ecologie, biocénétique, essai biologique. Thèse d'Etat Toulouse n° 524 : 454 p.
- CAGNIANT H., 1973b. Description et représentation des trois castes de *Chalepoxenus kutteri* (n. sp.) (H.F.M.). *Insect. soc.*, 20 : 145-156.
- CAGNIANT H., 1976. Distribution, écologie et nid de la fourmi *Cataglyphis cursor* (Fonscolombe). H.F. *Vie milieu* 26(C) : 265-276.
- CAGNIANT H., LEDOUX A., 1974. Nouvelle description d'*Aphaenogaster senilis* sur des exemplaires de la région de Banyuls-sur-Mer (P.O.), France. *Vie Milieu*, 24 (C) : 97-110.
- CARTER W.G., 1962. Ants of the North Carolina piedmont. *J. Elisha Mitchell scient. Soc.*, 78 : 1-17.
- CASEVITZ-WEULERSSE J., 1981. Aspects de la faune du Chêne liège (*Quercus suber* L.) lors d'une pullulation de *Lymantria dispar* L. (Lep. Lymantridae) et de *Malacosoma neustria* L. (Lep. Lasiocampidae) en Sardaigne. *Bull. Ecol.*, 12 : 355-364.
- CHOI B.M., KONDOH M., CHOI M.K., 1985. Study on distribution of ants (F.) from Korea (2); Formic fauna in Mt Halla. *Cheon Ju. Tea Coll.*, 22 : 439-462.
- DAJET P., GODRON M., 1982. Analyse fréquentielle de l'écologie des espèces dans les communautés. *Collection d'écologie*, 18, Masson ed., 163 p.
- DAJOZ R., 1961. Les plantes vasculaires de la forêt de La Massane (P.O.). Le cas du Hêtre. *Vie Milieu*, 12 : 677-700.
- DAJOZ R., 1965. Faune terrestre et d'eau douce des Pyrénées Orientales, fasc. 9. Catalogue des Coléoptères de la forêt de La Massane. Suppl. *Vie Milieu*, 15 : 209 p.
- DAJOZ R., 1970. Précis d'écologie. Dunod ed., 357 p.
- DARCHEN B., 1976. Disparition d'un biotope à *Messor capitatus* Latr. (H.F.) consécutive à l'évolution naturelle d'un causse en Périgord noir. *Bull. Ecol.*, 7 : 215-220.
- DEBOUGE M.H., GASPARD G., 1983. Contribution à la faunistique des fourmis de la Corse (H.F.). *Bull. Annl. Soc. r. Belg. entom.*, 119 : 202-221.
- DE HARO A., 1974. Formicidos del Valle de Las Batuecas y parte occidental de la Cordillera Central (Salamanca)(H.F.). *Bol. R. Soc. esp. Hist. nat. (Biol.)*, 72 : 229-235.
- DE HARO A., COLLINGWOOD C.A., 1977. Prospeccion mirmecologica por Andalucia. *Bol. Estac. cent. Ecol.*, 6 : 85-90.
- DE HARO A., COLLINGWOOD C.A., 1981. Formicidos de las Sierras de Prades-Montsant, Sierras de Cavalls-Alfara-Montes Blancos (Tarragona). *Bol. Estac. cent. Ecol.*, 20 : 55-58.
- DELALANDE C., 1984. Rythmes d'activité de quelques espèces de fourmis en région méditerranéenne. Act. Coll. UIEIS Diepenbeek : 303-318.
- DONCASTER H.D., 1983. The foraging habitats of four species of ant on Ramsey Island, Dyfed. *Entomologist's mon. Mag.*, 119 : 121-133.
- DU MERLE P., 1978. Les peuplements de fourmis et les peuplements d'acridiens du Mont Ventoux. II. Les peuplements de fourmis. *La Terre et la Vie*, suppl. 1 : 161-218.
- DU MERLE P., JOURDHEUIL P., MARRO J.P.O., MAZET R., 1978. Evolution saisonnière de la myrmécofaune et de son activité prédatrice dans un milieu forestier. Les interactions clairière-lisière-forêt. *Annl. Soc. ento. Fr.*, (n.s.) 14 : 141-157.
- DUFAY C., MAZEL R., 1981. Les Lépidoptères des Pyrénées-orientales. Supplément à la faune de 1961 (2ème partie). *Vie milieu*, 31 : 329-337.
- EICHORN O., 1971. Zur Verbreitung und Okologie der Ameisen der Hauptwaldtypen mitteleuropäischer Gebirgswälder. *Z. angew. Entom.*, 67 : 170-179.
- ELMES G.W., 1971. An experimental study on the distribution of heath land ants. *J. anim. Ecol.*, 40 : 495-499.
- EMBERGER L., 1955. Une classification biogéographique des climats. Rec. Trav. Lab. Bot. Géol. Zoo. Fac. Sci. Montpellier, Botanique, 7 : 3-43.
- ESPADALER GELABERT X., 1979. Citas nuevas o interesantes de hormigas (H.F.) para Espana. *Bol. Assoc. esp. Entom.*, 3 : 95-101.
- ESPADALER X., 1981. *Camponotus universitatis* Forel, 1880, retrouvé en France. *Vie Milieu*, 31 : 341-342.
- ESPADALER GELABERT X., FRANCH BATLLE J., 1978. *Leptothorax nadigi* Kutter, 1925 (H.F.) en Espana. *Bol. Assoc. esp. Entom.*, 1 : 161-162.
- ESPADALER GELABERT X., MUNOZ BATET J., 1979. *Goniomma blanci* (André, 1881) H.F. Descripción de la hembra. *Bol. Asoc. esp. Hist. nat.*, 3 : 11-15.
- ESPADALER X., RESTREPO C., 1983. Els gèneres *Epymyrma* Emery i *Chalepoxenus* Menozzi, formigues parasites socials (H.F.) a la Peninsula ibèrica. Estat acutal del coneixment. *Bol. Inst. cat. Hist. nat.*, 49 (Zoo, 5) : 123-126.

- ESPADALER X., RODA F., 1984. Els sistemes naturals de les illes Medes. 12. Formigues (H.F.) de la Meda gran. *J. Ros. I. Olivella & J.M. Gili; Arxius Seccio Ciències*, 73 : 245-254.
- FABRE A., GUERRIER G., 1980. Analyse factorielle en composantes principales de données climatologiques dans les Pyrénées orientales. *Vie Milieu*, 30 : 105-111.
- FERNANDEZ HAEGER, J. RODRIGUEZ GONZALEZ A., 1982. Les peuplements de fourmis dans la Sierra Morena centrale (Espagne). Rapports avec l'exposition et la végétation. *Insect. soc.*, 29 : 358-368.
- FONS R., LIBOIS R., SAINT GIRONS M.C., 1980. Les micromammifères dans le département des Pyrénées-orientales. Essai de répartition altitudinale en liaison avec les étages de végétation. *Vie Milieu*, 30 : 285-299.
- FRANCOEUR A., 1966. La faune myrmécologique de l'érablière à sucre de la région de Québec. *Natural. can.*, 93 : 444-472.
- FURON R., 1950. L'érosion du sol, conséquence de l'activité humaine. Application à la région du vignoble de Banyuls. *Vie Milieu*, 1 : 446-473.
- GALLE L., 1966. Ecological and zoocenotical investigation of the Formicoidea fauna of the flood area of the Tisza river. *Tscia II Szeged.*, 2 : 113-118.
- GASPAR C., 1966. Etude myrmécologique des tourbières dans les Hautes-Fagnes en Belgique (H.F.). *Revue Ecol. Biol. Sol.*, 3 : 301-312.
- GASPAR C., 1968. Les fourmis de la Drôme et des Basses Alpes, en France (H.F.). *Naturaliste can.*, 95 : 747-766.
- GASPAR C., 1971. Les fourmis de la Famenne. I. Une étude zoogéographique. *Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg.*, 47 : 1-116.
- GASPAR C., 1972. Les fourmis de la Famenne. III. Une étude écologique. *Revue Ecol. Biol. Sol.*, 9 : 99-125.
- GAUSSEN H., 1926. Végétation de la moitié orientale des Pyrénées. Sol, climat, végétation. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, 55 : 1-564.
- GAUSSEN H., 1962. Divisions géographiques des Pyrénées. Actes 2ème Congrès int. Etudes pyrénéennes, 5 : 43-54.
- GAUSSEN H. 1972. Carte de la végétation de la France. Perpignan, CNRS, 2e ed.
- GEYMARD C., 1975. Influence de la topographie sur la distribution du rayonnement solaire. Calcul théorique, cartographie et application pratique pour le massif des Albères (P.O.) DEA Univ. Montpellier, 64 p.
- GILABERT C., REGAGNON J.P., 1973. Recherches de géographie physique dans la partie orientale des Albères françaises. Mem. Maîtrise, UPS Toulouse, 187 p.
- GODRON M., POISSONET J., 1972. Quatre thèmes complémentaires pour la cartographie de la végétation et du milieu. *Bull. Soc. languedoc. Géogr.*, 6 : 329-356.
- GOSSWALD K., 1932. Okologische Studien über die Ameisengauna des mittleren Maingebietes. *Z. f. wiss. Zool.*, 142 : 1-156.
- GOSSWALD K., KNEITZ G., PIRNKE F.R., 1968. Zur Verbreitung der Waldameisen (*F. formica*) in einem Gebirgsmassiv der Steiermark. *Waldhygiene*, 7 : 166-189.
- GREGG R.E., 1947. Altitudinal indicators among the Formicidae. *Univ. Colorado Studies*, serie D2 : 385-403.
- HEADS P.A., LAWTON J.H., 1985. Braken, ants and extrafloral nectaries. III. How insect herbivores avoid ant predation. *Evol. entom.*, 10 : 29-42.
- HERBERS J.M., 1985. Seasonal structuring of a North temperate ant community. *Insect. soc.*, 32 : 224-240.
- HOLLOBLER B., 1983. Chemical manipulation ennemy specification and intercolony communication in ant communities. Neuroethology and Behavioral Physiology, F. Huber & H. Markl eds. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, p. 354-365.
- HUGUES I.G., 1975. Changing altitude and habitat preferences of two species of wood ant (*F. rufa* and *F. lugubris*(H.F.) in North Wales and Salop (Shropshire, England). *Trans. r. ent. Soc. London*, 127 : 227-239.
- IPINZA REGLA J.H., CORVARRUBIAS-BERRIOS R., LADRON DE GUEVARA R.F., 1983. Distribucion altitudinal de Formicidae en Los Andes de Chile central. *Folia ent. mex.*, 55 : 103-128.
- KING A., 1981. Ant hills and grassland history. *Biogeogr.*, 8 : 329-334.
- KUTTER H., 1977. Formicidae. Insecta Helvetica Fauna Schweiz. Ent.Ges., 6 : 298 p.
- KUTTER H., 1978. Fromicidae. Insecta Helvetica Fauna. Schweiz. Ent. Ges., 6a : 404 fig.
- LEDOUX A., 1967. Action de la température sur l'activité d'*Aphaenogaster senilis* Mayr (H.F.). *Insect. soc.*, 14 : 131-156.
- LEDOUX A., 1971. Un nouveau mode de bouturage de société chez la fourmi *Aphaenogaster senilis* Mayr. *C.R. Acad. Sci., Paris*, 273 : 83-85.
- LEDOUX A., 1973. A propos du bouturage de société chez la fourmi *Aphaenogaster senilis* Mayr. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 277, sér. D : 2199-2200.
- LE MASNE G., 1953. Observations sur les relations entre le couvain et les adultes chez les fourmis. *Annls Sci. nat. Zoo.*, 11e sér., 15 : 1-56.
- LE MASNE G., 1956a. Recherches sur les fourmis parasites « *Plagiolepis grassei* » et l'évolution des « *Plagiolepis* » parasites. *C.R. Acad. Sci., Paris*, 243 : 673-675.
- LE MASNE G., 1956b. Recherches sur les fourmis parasites. Le parasitisme social double. *C.R. Acad. Sci., Paris*, 243 : 1243-1246.
- LE MASNE G., 1970a. Recherches sur la biologie des fourmis parasites. Les relations des ouvrières de *Chalepoxenus* avec leurs hôtes. *C.R.Acad.Sci., Paris*, 271 : 1038-1041.
- LE MASNE G., 1970b. Recherches sur la biologie des fourmis parasites. Le comportement agressif des ouvrières de *Chalepoxenus*. *C.R. Acad. Sci., Paris*, 271 : 1119-1121.
- LE MASNE G., TOROSSIAN C., 1965. Observation sur le comportement du Coléoptère myrmécophile *Amorphocephalus coronatus* Gemar (*Brenthidae*), hôte des *Camponotus*. *Insect. soc.*, 12 : 185-194.
- LETENDRE M., PILON J.G., 1973a. La faune myrmécologique des différents peuplements forestiers caractérisant la zone des Basses Laurentides, Québec (H.F.). *Naturaliste can.*, 100 : 195-235.
- LETENDRE M., PILON J.G., 1973b. Nids et micromilieus de nidification utilisés par les fourmis dans les peuplements forestiers des Basses Laurentides, Québec. *Naturaliste can.*, 100 : 234-246.
- LEVIEUX J., 1969. L'échantillonnage des peuplements de fourmis terricoles. *Problèmes d'Ecologie*, 9 : 289-300.
- LEVIEUX J., 1971. Mise en évidence de la structure des nids et de l'implantation des zones de chasse de deux espèces de *Camponotus* (H.F.) à l'aide de radio-isotopes. *Insect. soc.*, 18 : 29-48.

- LEVIEUX J., 1972. Le rôle des fourmis dans les réseaux trophiques d'une savane préforestière de Côte d'Ivoire. *Annls Univ. Abidjan*, sér. E, 5 : 143-240.
- LEVIEUX J., 1973. Etude du peuplement en fourmis terricoles d'une savane préforestière de Côte d'Ivoire. *Revue Ecol. Biol. Sol.*, 10 : 379-428.
- LEVIEUX J., DIOMANDE T., 1985. Evolution des peuplements de fourmis terricoles selon l'âge de la végétation dans une forêt de Côte d'Ivoire intacte ou soumise à l'action humaine. *Insect. soc.*, 32 : 128-139.
- LEVINGS S.C., TRANIELLO K.F.A., 1981. Territoriality nest dispersion and community structure in ants. *Psyche*, 88 : 265-320.
- LEVINGS S.C., FRANKS N.R., 1982. Patterns of nest dispersion in a tropical ground ant community. *Ecology*, 63 : 338-344.
- LORBER D.E., 1982. Exemple de l'importance de l'humidité, la nature du sol et la végétation dans la distribution des fourmis du groupe *Formica rufa* (H.F.). *Insect. soc.*, 29 : 195-208.
- LUMARET J.P., 1979. Biogéographie et écologie des Scarabéides coprophages du Sud de la France. II. Analyse synécologique des répartitions. *Vie Milieu*, 28-29 (C) : 179-201.
- MABELIS A.A., 1984. Interference between wood ants and other ant species (H.F.). *Neth. Zoo.*, 34 : 1-20.
- MAJER J.D., 1978. Preliminary survey of the epigeic invertebrate fauna with particular reference to ants, in areas of different land-use at Dwelling up, Western Australia. *For. Ecol. Manag.*, 1 : 321-334.
- MAJER J.D., 1983. Ants, useful bio indicators of mine site rehabilitation, land-use and land conservation. *Envir. Manag. Aust.*, 7 : 375-383.
- MAJER J.D., 1984. Recolonization by ants in rehabilitated open cut mines in northern Australia. *Reclam. Reveg. Res.*, 2 : 279-298.
- MAJER J.D., 1985. Recolonization by ants of rehabilitated mineral sand mines of Northern Stradbroke Island, Queensland, with particular reference to seed removal. *Aust. J. Ecol.*, 10 : 31-48.
- MAJER J.D., DAY J.E., KABAY E.D., PERRIMAN S.W., 1984. Recolonization by ants in bauxine mines rehabilitated by number of different methods. *J. appl. Ecol.*, 21 : 355-375.
- MARTINEZ IBANEZ M.D., SERRANO TALAVERA J.M., 1985. Contribucion al conocimiento de las hormigas (H.F.) del Sabinar espanol. Acta II Congr. Iberico Ent. : 33-41.
- MORILLO C., 1981. Inventario y fenologia de los Formicidae de un encinar de Espana central. *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, 18 : 243-251.
- OVAZZA M., 1950. Contribution à la connaissance des fourmis des Pyrénées-Orientales récoltées par J. Hamon. *Vie Milieu*, 1 : 93-94.
- PARACHIVESCU D., 1972. Die Ameisenfauna des Naturschutzgebiets im Retezatgebirge (Süd Karpaten). *Waldhygiene*, 9 : 213-222.
- PASSERA L., 1963. Le cycle évolutif de la fourmi *Plagiolepis pygmaea* (Latr.) (H.F.F.). *Insect. soc.*, 10 : 59-70.
- PASSERA L., 1969. Biologie de la reproduction chez *Plagiolepis pygmaea* (Latr.) et ses deux parasites sociaux *Plagiolepis grassei* Le Masne et *Plagiolepis xene* Stärke (H.F.). *Annls Sci. nat. Zoo.*, 11 : 327-482.
- PASSERA L., 1974. Différenciation des soldats chez la fourmi *Pheidole pallidula* Nyl. (F.M.). *Insect. soc.*, 21 : 71-86.
- PASTEELS J.M., ROISIN Y., DENEUBOURG J.L., GOSS S., 1986. Individual and collective foraging in *Tetramorium caespitum*. 10th International Congress IUSI, Munich; Abstract, 4 (3,L-09) : 164.
- PATER A.M., 1981. Etude de l'impact du feu sur la végétation de l'étage méditerranéen des Albères (P.O.). *Mem. ENITA*, Dijon, 57 p.
- PLATEAUX L., 1959. Sur l'hygropréférence de *Leptothorax nylanderi* Foerster (H.F.). *Bull. Biol. Fr. Belg.*, 93 : 288-298.
- PLATEAUX L., 1976. Hybridation expérimentale de deux espèces de fourmis *Leptothorax*. *Arch. Zoo. exp. gén.*, 117 : 255-271.
- PLATEAUX L., 1977. L'isolement reproductif de quelques fourmis du genre *Leptothorax*. Proc. VIIIe Congr. IUSI Wageningen : 130-131.
- PLATEAUX L., 1978. L'essaimage de quelques fourmis *Leptothorax* : rôles de l'éclaircissement et de divers autres facteurs. Effets sur l'isolement reproductif et la répartition géographique. *Annls. Sci. nat. Zoo.*, 12e sér. 20 : 129-164.
- PLATEAUX L., 1983. Répartition et compétition sur le terrain des deux fourmis *Leptothorax nylanderi* et *L. parvulus*. Colloque UIEIS, Les Eyzies : 191-201.
- PUIG J.N., 1981. La répartition de la végétation dans la réserve naturelle de La Massane. *Congr. Soc. sav.*, 149-158.
- RESTREPO C., ESPADALER X., DE HARO A., 1985. Contribucion al conocimiento faunístico de los formicidos del Macizo de Ganaf (Barcelona). *Orsis*, 1 : 113-129.
- RIOUX J., PIGNATTI S., 1955. Les associations littorales des Albères (étude critique). *Vie Milieu*, 4 : 1-37.
- SEIFERT B., 1983. The taxonomical and ecological status of *Lasius myops* Forel (H.F.) and first description of its males. *Abh. Ber. Naturkundemus, Görlitz*, 57 : 1-16.
- SMALLWOOD J., 1982. The effect of shade and competition on emigration rate in the ant *Aphaenogaster rudis*. *Ecology*, 63 : 124-134.
- SMITH V.G., 1966. Animal community of the deciduous forest succession. *Ecology*, 9 : 479-500.
- SONOBE R., 1977. Ant fauna of Miyagi Prefecture, Japan. *Jap. J. Ecol.*, 27 : 111-116.
- SOULIE J., 1961a. Quelques notes éthologiques sur la vie dans le nid chez deux espèces méditerranéennes de *Cremastogaster* (H.F.). *Insect. soc.*, 8 : 95-98.
- SOULIE J., 1961b. Les nids et le comportement nidificateur des fourmis du genre *Cremastogaster* d'Europe, d'Afrique du Nord et d'Asie du Sud est. *Insect. soc.*, 8 : 213-297.
- SOULIE J., 1962. Recherches écologiques sur quelques espèces de fourmis du genre *Cremastogaster* de l'ancien Monde (Europe, Afrique du Nord, Asie du Sud est). *Annls. Sci. nat. Zoo.*, 12e sér., 4 : 669-825.
- TINAUT A., 1982. Evolution anual de la myrmecocenosis de un encinar. *Bol. Estac. cent. Ecol.*, 11 : 49-56.
- TOROSSIAN C., 1960. Biologie de la fourmi *Dolichoderus quadripunctatus* (H.F.D.). *Insect. soc.*, 7 : 383-393.
- TOROSSIAN C., 1977. Les fourmis rousses des bois (*Formica rufa*) indicateurs biologiques de dégradation des forêts de montagne des Pyrénées-Orientales. *Bull. Ecol.*, 8 : 333-348.
- TOROSSIAN C., 1980. Les fourmis du groupe *Formica rufa*, indicateur biologique de dégradation de l'écosystème forestier montagnard sous l'action humaine. Contrat Faune et Flore, 77/105, Minist. Environnement, 186 p.

- TOROSSIAN C., GION J.S., 1983. Les fourmis du groupe « *Formica rufa* » et leurs relations avec les milieux forestiers d'altitude. Biocénoses d'altitude . 1. La forêt subalpine : Pyrénées. *Acta Biologica montana*, 2-3 : 383-404.
- TOROSSIAN C., GION C., ROQUES L., 1979. Etude qualitative et quantitative des populations de fourmis du groupe *Formica rufa* du Bois du Chapitre (environs de Gap). *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, 115 : 383-388.
- TOROSSIAN C., ROQUES L., 1984. Les réponses de *Formica lugubris* Zett. à la dégradation anthropique des forêts de l'étage subalpin français. *Bull. Ecol.*, 14 : 77-90.
- TORRES J.A., 1984. Diversity and distribution of ant communities in Puerto Rico. *Biotropica*, 16 : 296-303.
- TRAVE J., 1963. Ecologie et biologie des Oribates (Acaréens) saxicoles et arboricoles. *Vie Milieu*, suppl. 14 : 267 p.
- VAN HEERDT P.F., KRAMER K.V., 1952. Observations biocénologiques dans la garrigue près de Banyuls-sur-Mer et dans la région des dunes de l'étang du Canet près de St Cyprien (P.O.). *Vie Milieu*, 3 : 349-369.
- WILSON E.O., 1955. A monographic revision of the ant genus *Lasius*. *Bull. Mus. comp. Zoo. Harvard*, 113 : 205 p.
- WOODROFF S., MAJER J.D., 1981. Colonization of ants on the exposed banks of the Canning Dam Reservoir. *Aust. Entom. Mag.*, 8 : 41-46.

Reçu le 27 juillet 1987; received July 27, 1987
Accepté le 4 avril 1988; accepted April 4, 1988

VIE ET MILIEU : Volume 38

TABLE DES MATIERES - TABLE OF CONTENTS

M. BHAUD. La biologie larvaire chez les Invertébrés marins : une question d'actualité (notes de lecture et commentaires) <i>Larval biology in marine Invertebrates : a topical question (reading comments)</i>	9
L. BIGOT et A. GALLISSIAN. Les communautés d'Oligochètes lumbricidae et d'Arthropodes ripicoles des interfaces air-eau-sol de la retenue de Sainte-Croix (Bas Verdon, Alpes de Haute-Provence) <i>Riparian Oligochaeta and Arthropoda communities inhabiting air-water-soil interfaces of the Sainte-Croix Reservoir (lower Verdon, Alpes de Haute-Provence, France)</i>	311
C. BOUTIN et M. MESSOULI. <i>Metacrangonyx gineti</i> n. sp. d'une source du Haut-Atlas marocain et la famille des Metacrangonyctidae n. fam. (Crustacés Amphipodes Stygobies) <i>Metacrangonyx gineti n. sp. a new species of the genus Metacrangonyx Chevreux, 1909, from a spring in the High-Atlas, Morocco, and the family Metacrangonyctidae n. fam. (Crustacea, Amphipoda)</i>	67
F. de BOVEE (de). Dynamique des peuplements méiobenthiques sublittoraux. I. Les facteurs du milieu <i>Dynamics of sublittoral meiobenthic communities. I. Environmental factors</i>	25
F. de BOVEE (de). Dynamique des peuplements méiobenthiques sublittoraux. II. Le peuplement des Nématodes libres marins <i>Dynamics of sublittoral meiobenthic communities. II. The free-living marine nematodes communities</i>	115
M. BRESSAN, cf. R. BRUNETTI	123
R. BRUNETTI, M. BRESSAN, M. MARIN and M. LIBRALATO. On the ecology and biology of <i>Diplosoma listerianum</i> (Milne Edwards, 1841)(Ascidiacea, Didemnidae)	123
V.U. CECCHERELLI. Trois nouvelles espèces de Copépodes Harpacticoïdes des lagunes de l'Adriatique du nord, Italie. <i>Three new species of Harpacticoid Copepods from North Adriatic lagoons, Italy</i>	155
M. CERVELLI et G. FAVA. Variations génétiques dans une population lagunaire de l'Isopode <i>Idotea baltica</i> (Pallas). Période de quatre années. <i>Genetic variations in a lagoon population of the isopod Idotea baltica (Pallas) in a four years period</i>	227
H. CAGNIANT, cf. F. SOMMER	321
R. CAMPENY et A. MONTORI. Période de reproduction, ponte et distribution spatiale d'une population de <i>Bufo bufo spinosus</i> dans le Nord-Est Ibérique. <i>Breeding period, spawn and spatial distribution of a Bufo bufo spinosus population from N.E. of the Iberian peninsula</i>	101
A. CASTRIC-FEY. Les facteurs limitants des peuplements sessiles sublittoraux en Baie de Concarneau (Sud-Finistère). <i>Sublittoral rocky bottom communities in the Concarneau area, and their limiting ecological factors</i>	1
D. DANIELOPOL, cf. P. MARMONIER	35
J.C. DAUVIN, cf. F. GENTIL	207
L. DAVID, cf. Z. LI	237
L. DEVOS, cf. J. NEVEUX	251
G. DUCLAUX, F. LAFARGUE and M. WAHL. First report of <i>Prochloron</i> in association with the genus <i>Polysyncraton</i> Didemnid Ascidian (Tunicata)	145
G.DULCAUX, cf. J. NEVEUX	145

X. ESPADALER, <i>cf.</i> J. FRANCH	149
G. FAVA, <i>cf.</i> M. CERVELLI	227
C. FELIU, <i>cf.</i> R. FONS	259
R. FONS, I. GRABULOSA, M.C. SAINT GIRONS, M.Th. GALAN-PUCHADES, et C. FELIU. Incendie et cicatrization des écosystèmes méditerranéens. Dynamique du repeuplement en Micromammifères <i>Fire and regeneration of Mediterranean ecosystems. Dynamics of micromammals repopulation</i>	259
A.-J. FRANCEZ. Le peuplement de Rotifères libres de deux lacs-tourbières du Puy-de-Dôme (France) <i>Rotifer communities in two peat-bog lakes in the Puy-de-Dôme (France)</i>	281
J.FRANCH et X. ESPADALER. Ants as colonizing agents of pine stumps in San Juan de la Peña (Huesca, Spain)	149
N. FRILIGOS et M. KARYDIS. Nutrients and phytoplankton distributions during spring in the Aegean Sea	133
M.Th. GALAN-PUCHADES, <i>cf.</i> R. FONS	259
A. GALLISSIAN, <i>cf.</i> L. BIGOT	311
F. GENTIL et J.C. DAUVIN. Peut-on estimer le nombre total d'espèces d'un peuplement Macrobenthique ? Application aux peuplements de substrat meuble de la Manche. <i>Is it possible to estimate the total species number of a macrobenthic community ? Application to several soft-bottom communities from the English Channel</i>	207
I. GRABULOSA, <i>cf.</i> R. FONS	259
B. HEULIN. Reproduction and sexual and agonistic behaviour in <i>Lacerta vivipara</i>	177
M.M. KANDEEL, <i>cf.</i> M.A.H. SAAD	59
M. KARYDIS, <i>cf.</i> N. FRILIGOS	133
F. LAFARGUE, <i>cf.</i> A. RAMOS	95
F. LAFARGUE, <i>cf.</i> G. DUCLAUX	145
F. LAFARGUE, <i>cf.</i> J. NEVEUX	251
Z. LI, S. POUYET et L. DAVID. Bryozoaires du Pater Noster (Indonésie, Pacifique Ouest) <i>Bryozoa from Pater Noster (Indonesia, West Pacific)</i>	237
M. LIBRALATO, <i>cf.</i> R. BRUNETTI	123
J. LLUCH, <i>cf.</i> V. ROCA	201
J. MARCOT-COQUEUGNIOT. Sur quelques Peyssonneliaceae (Rodophyceae) récoltées en profondeur au large des côtes du Brésil <i>Some Peyssonneliaceae (Rhodophyceae) collected in depth off the coast of Brazil</i>	299
M. MARIN, <i>cf.</i> R. BRUNETTI	123
P. MARMONIER et D. DANIELOPOL. Découverte de <i>Nannocandona faba</i> Eckman (Ostracoda, Candoninae) en basse Autriche. Son origine et son adaptation au milieu interstitiel. <i>Discovery of Nannocandona faba Eckman (Ostracoda, Candoninae) in Austria. Its origin and adaptation to interstitial habitats</i>	35
Y. MASLIN-LENY. Tolérance expérimentale à la salinité de deux espèces de Trichodines (Ciliés, Pérित्रiches, Urceolariidae) épibiontes de Poissons des lagunes du Sud Bénin <i>Experimentation on the tolerance to salinity of two epibiontic species Trichodinids (Ciliata, Peritricha, Urceolariidae) living on fish in South-Benin lagoons</i>	245
M. MESSOULI, <i>cf.</i> C. BOUTIN	67
A. MONTORI, <i>cf.</i> R. CAMPENY	101
J. NEVEUX, G. DUCLAUX, F. LAFARGUE, M. WAHL et L. DEVOS. Pigments of some symbiotic Cyanobacteria	251
M. POLLS PELAZ et R. POURRIOT. Une approche de la fonction de filtration des Têtards de Grenouille verte (<i>Rana ridibunda</i>) <i>An approach to the function of filtration in tadpoles of the european green frog Rana ridibunda</i>	293
R. POURRIOT, <i>cf.</i> M. POLLS PELAZ	293
S. POUYET, <i>cf.</i> Z. LI	237

A. RAMOS, X. TURON et F. LAFARGUE. <i>Cratostigma campoyi</i> n. sp. (Asciidiacea, Pyuridae) en Méditerranée Occidentale. Observations sur le Genre <i>Cratostigma</i> C. et F. Moniot, 1961	95
<i>Cratostigma Campoyi</i> n. sp. (Asciidiacea, Pyuridae) in the western Mediterranean. Observation on the genus <i>Cratostigma</i> C. et F. Moniot, 1961	
F. RESTITUITO, cf. J.C. ROMAGOUX	49
V. ROCA et J. LLUCH. L'Helminthofaune des Lacertidae (Reptilia) de la zone thermoméditerranéenne de l'est de l'Espagne. Aspects écologiques	
<i>Ecological survey on the Helminths parasitizing Lacertidae (Reptilia) on the east of Spain</i>	201
J.C. ROMAGOUX et F. RESTITUITO. Conditions physicochimiques d'enkystement de Chrysophycées et Dinophycées en milieu lacustre	
<i>Chemical conditions of Chrysophyceae and Dinophyceae encystements in a lake</i>	49
M.A.H. SAAD and M.M. KANDEEL. Oceanographic investigations on the Red Sea waters in front of Al-Ghardaqa. II. Nutrients	59
M.C. SAINT GIRONS, cf. R.FONS	259
F. SOMMER et H. CAGNIANT. Peuplements de Fourmis des Albères Orientales (Pyrénées-Orientales, France)(Première partie)	
<i>Ants populations of eastern Albères (Pyrénées-Orientales, France)(Part one)</i>	189
F. SOMMER et H. CAGNIANT. Etude des peuplements de Fourmis des Albères Orientales (Pyrénées-Orientales, France)(Seconde partie)	
<i>Studies on Ants popultions of eastern Albères (Pyrénées-Orientales, France)(Part two)</i>	321
G. TABERLY. Cycle de vie de <i>Platynothrus peltifer</i> (Koch)(Acarien, Oribate). Influence de la température et mise en évidence d'un seuil thermique supra-optimal	
<i>Life cycle of Platynothrus peltifer (Koch)(Acari, Oribatei). Influence of temperature and the detection of a supra-optimal thermal threshold</i>	85
G. TABERLY. Quelques observations éthologiques sur <i>Platynothrus peltifer</i> (Koch)(Acarien, Oribate)	
<i>Some ethological observations on Platynothrus peltifer (Koch)(Acari, Oribatei)</i>	173
X. TURON, cf. A. RAMOS	95
I. VIDAKOVIC. Meio- and Nematofauna from Rasa Bay (North Adriatic Sea, Yugoslavia)	145
M. WAHL, cf. G. DUCLAUX	251
M. WAHL, cf. J. NEVEUX	221
J. WELLS, cf. J.M. WELLS	221
J.M. WELLS et J. WELLS. Fluid flow into the gut of Octopus	221

Les référés suivants ont examiné les manuscrits publiés dans le tome 38. La rédaction leur exprime sa reconnaissance pour leurs analyses critiques.

The following persons have reviewed manuscripts published in volume 38. Their constructive comments have been valuable for the authors and are greatly appreciated by the editorial board.

Bachelet G., Arcachon - Barbault P., Paris - Bauwens D., Hasselt - Bodiou J.Y., Banyuls-sur-Mer - Boucaud-Camon E., Caen - Boucher G., Paris - Bouché M., Montpellier - Boyle P.R., Aberdeen - Brian M.V., Dorset - Cariou M.L., Gif-sur-Yvette - Castel J., Arcachon - Chardez D., Osmal - Coineau N., Banyuls-sur-Mer - Combes C., Perpignan - Coste B., Marseille - Croset G., Montpellier - D'Hondt J.L., Paris - Denizot M., Montpellier - Hawkins S.J., Liverpool - Heip C., Gent - Hiscock K., Peterborough - Husmann S., Schlitz - Lafargue F., Banyuls-sur-Mer - Lambert J. - Lescure J., Paris - Léviex M., Orléans - Magne F., Paris - Mather-Kott P., South Brisbane - Petter F., Paris - Rostan J.C., Villeurbanne - Seale D., Milwaukee - Sorgelos P., Ostende - Sournia A., Roscoff - Travé J., Banyuls-sur-Mer - Tréguer P., Brest.

92 A. RAMOS, X. TURON et F. LAPARQUE. *Catantegus campoyi* n. sp. (Ascidacea, Pholidae) en Méditerranée Occidentale. Observations sur le Genre *Catantegus* C. et F. Monart, 1861

49 *Catantegus Campoyi* n. sp. (Ascidacea, Pholidae) in the western Mediterranean. Observation on the genus *Catantegus* C. et F. Monart, 1861

F. RESTUITO et J.C. ROMAGOUX

V. ROCA et J. LLUCH. L'Helminthofaune des Laccinidae (Rhopalia) de la zone thermoméditerranéenne de l'est de l'Espagne. Aspects écologiques

201 Ecological survey on the Helminths parasitizing Laccinidae (Rhopalia) on the east of Spain

J.C. ROMAGOUX et F. RESTUITO. Conditions physicochimiques d'enkystement de Chytridophytes et Dinophytes en milieu lacustre

49 Chemical conditions of Chytridophyte and Dinophyte encystment in a lake

M.A.H. SAAD and M.M. KANDEEL. Oceanographic investigations on the Red Sea waters in front of Al-Gharbada, H. Intermittent

29

M.C. SAINT GIRON, G. RIBON

F. SOMMER et H. CAGNIANT. Peuplements de Fourmis des Alpes Orientales (Pyrénées-Orientales, France) (Part one)

189 Ant populations of eastern Alps (Pyrénées-Orientales, France) (Part one)

F. SOMMER et H. CAGNIANT. Etude des peuplements de Fourmis des Alpes Orientales (Pyrénées-Orientales, France) (Seconde partie)

321 Studies on ants populations of eastern Alps (Pyrénées-Orientales, France) (Part two)

G. TABERY. Cycle de vie de *Platyedon peltifer* (Koch) (Acarien, Oribatei). Influence de la température et mise en évidence d'un seuil thermique supra-optimal

88 Life cycle of *Platyedon peltifer* (Koch) (Acarien, Oribatei). Influence of temperature and the detection of a supra-optimal thermal threshold

G. TABERY. Quelques observations écologiques sur *Platyedon peltifer* (Koch) (Acarien, Oribatei)

173 Some ecological observations on *Platyedon peltifer* (Koch) (Acarien, Oribatei)

X. TURON, G. A. RAMOS

J. VIDAKOVIC. Meio- and Nematofauna from Raza Bay (North Adriatic Sea, Yugoslavia)

145

M. WAHL et G. DUCLAUX

221 M. WAHL et J. NEVEUX

221 J. WELLS et J.M. WELLS

221 J.M. WELLS et J. WELLS. Fluid flow into the gut of *Ocotopus*

Directeur gérant de la publication : J. SOYER

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

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

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

Printed in France

Dépôt légal : 1^{er} trimestre 1989

Commission paritaire n° 22217

Imprimerie Louis-Jean, 05002 GAP cedex — Dépôt légal n° 66 — Janvier 1989

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 réduite (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, 1988, 38 (3/4)

SOMMAIRE - SUMMARY

Peut-on estimer le nombre total d'espèces d'un peuplement Macrobenthique ? Application aux peuplements de substrat meuble de la Manche. <i>Is it possible to estimate the total species number of a macrobenthic community ? Application to several soft-bottom communities from the English Channel</i>	F. GENTIL et J.C. DAUVIN	207
Meio- and Nematofauna from Rasa Bay (North Adriatic Sea, Yugoslavia)	J. VIDAKOVIC	213
Fluid flow into the gut of Octopus	M.J. WELLS and J. WELLS	221
Variations génétiques dans une population lagunaire de l'Isopode <i>Idotea baltica</i> (Pallas). Période de quatre années <i>Genetic variations in a lagoon population of the isopod Idotea baltica (Pallas) in a four years period</i>	M. CERVELLI et G. FAVA	227
Bryozoaires du Pater Noster (Indonésie, Pacifique Ouest) <i>Bryozoa from Pater Noster (Indonesia, West Pacific)</i>	Z. LI, S. POUYET et L.DAVID	237
Tolérance expérimentale à la salinité de deux espèces de Trichodines (Ciliés, Pérित्रiches, Urceolariidae) épibiontes de Poissons des lagunes du Sud Bénin <i>Experimentation on the tolerance to salinity of two epibiotic species Trichodinids (Ciliata, Peritricha, Urceolariidae) living on fish in South-Benin lagoons</i>	Y. MASLIN-LENY	245
Pigments of some symbiotic Cyanobacteria J. NEVEUX, G. DUCLAUX, F. LAFARGUE, M. WAHL and L. DEVOS		251
Incendie et cicatrization des écosystèmes méditerranéens. Dynamique du repeuplement en Micromammifères <i>Fire and regeneration of Mediterranean ecosystems. Dynamics of micromammals repopulation</i>	R. FONS, I. GRABULOSA, M.C. SAINT GIRONS, M.T. GALAN PUCHADES et C. FELIU	259
Le peuplement de rotifères libres de deux lacs-tourbières du Puy-de-Dôme (France) <i>Rotifer communities in two peat-bog lakes in the Puy-de-Dôme (France)</i>	A.-J. FRANCEZ	281
Une approche de la fonction de filtration des Têtards de Grenouille verte (<i>Rana rididunda</i>) <i>An approach to the function of filtration in tadpoles of the european green frog Rana ridibunda</i>	M. POLLS PELAZ et R. POURRIOT	293
Sur quelques Peyssonneliaceae (Rodophyceae) récoltées en profondeur au large des côtes du Brésil <i>Some Peyssonneliaceae (Rhodophyceae) collected in depth off the coast of Brazil</i>	J. MARCOT-COQUEUGNIOT	299
Les communautés d'Oligochètes lumbricidae et d'Arthropodes ripicoles des interfaces air-eau-sol de la retenue de Sainte-Croix (Bas Verdon, Alpes de Haute-Provence) <i>Riparian Oligochaeta and Arthropoda communities inhabiting air-water-soil interfaces of the Sainte-Croix Reservoir (lower Verdon, Alpes de Haute-Provence, France)</i>	L. BIGOT ET A. GALLISSIAN	311
Etude des peuplements de Fourmis des Albères Orientales (Pyrénées-Orientales, France)(Seconde partie) <i>Studies on Ants populations of eastern Albères (Pyrénées-Orientales, France)(Part two)</i>	F. SOMMER et H. CAGNIANT	321