ISSN 0240-8759

Vie et Milieu

Life and Environment

Vol. 43 nº 1 – Mars 1993

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 – Life and Environment publie des contributions concernant les divers aspects de l'écologie, la biologie et la systématique dans les milieux marins, lagunaires et terrestres :

- biologie et écologie des organismes, des populations et des écosystèmes
- réseaux trophiques, flux énergétiques
- écologie benthique
- pollution
- écologie numérique, modélisation
- évolution et phylogénie

Un numéro à thème paraît chaque année.

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

Vie et Milieu – Life and Environment publishes contributions in the fields of Ecology, Biology and Systematics with emphasis on marine, lagoonar and terrestrial milieus :

- Organisms, communities and ecosystems biology and ecology
- Trophic webs, energetics
- Benthic ecology
- Pollution
- Numerical ecology, modelling
- Evolutionary biology and phylogeny

Each year, a single or double issue is devoted to a special topic.

The journal is quaterly. 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. A. GUILLE, 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), 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), 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).

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

ABONNEMENTS/SUBSCRIPTIONS 1993

	FRANCE	AUTRES PAYS
Un an (4 numéros) / *Annual subscription (4 issues)*.....	645 F	860 F

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

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

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

Numéros séparés de l'année, volumes antérieurs, suppléments et faunes des Pyrénées-Orientales, collections complètes, disponibles / *Back Issues and volumes, supplements and Faunas of Pyrénées-Orientales, complete collections, available :*

VIE ET MILIEU — Laboratoire Arago — F. 66650 BANYULS-SUR-MER

VIE MILIEU, 1993, 43 (1) : 1-12

VARIATIONS SPATIO-TEMPORELLES DE L'ALIMENTATION DU POLYCHETE *NEREIS VIRENS* EN ZONE INTERTIDALE (Estuaire maritime du Saint-Laurent, Québec)

Spatial and temporal feeding variations on a estuarine polychaete, Nereis virens *(Lower St Lawrence estuary, Quebec)*

M. OLIVIER [1], *G. DESROSIERS* [1], *C. RETIERE* [2] *et J.-C. BRETHES* [1]

[1] *Centre d'Océanographie de Rimouski, Département d'océanographie, Université du Québec à Rimouski, 300 allée des Ursulines, Rimouski, P. de Québec, Canada, G5L 3A1*

[2] *Muséum National d'Histoire Naturelle, Laboratoire Maritime, 17 av George V, B.P. 28, Dinard, France*

ÉCOLOGIE
POLYCHÈTES
ZONE INTERTIDALE
ALIMENTATION
NEREIS VIRENS

RÉSUMÉ – Une étude sur les variations spatio-temporelles de l'alimentation fut réalisée sur le Polychète *Nereis virens*, espèce constante de la communauté littorale à *Macoma balthica* de l'estuaire maritime du Saint-Laurent. L'analyse du contenu digestif des individus révèle un régime alimentaire variant avec les caractéristiques du biotope (altimétrie et édaphisme) et avec l'âge des individus; ainsi, alors que les juvéniles sont presqu'essentiellement déposivores, les adultes sont quasi-exclusivement carnivores. Les variations temporelles du régime alimentaire, reliées aux fluctuations des ressources végétales et animales présentes dans ces milieux, démontrent, au plan alimentaire, le caractère opportuniste de ce Néréidien, du point de vue des tactiques d'alimentation. De plus, les adultes de cette espèce, à travers la pression de prédation et de cannibalisme qu'ils exercent, sont susceptibles d'intervenir dans les processus de régulation des populations macrozoobenthiques de cette communauté intertidale oligospécifique

ECOLOGY
POLYCHAETES
INTERTIDAL
FEEDING
NEREIS VIRENS

ABSTRACT – A study of spatial and temporal variations in the feeding of *Nereis virens* has been carried out; this species is a permanent member of the *Macoma balthica* tidal flat community of the lower St Lawrence estuary. Analysis of the gut content of individuals of this species revealed a diet which varied with the characteristics of the habitat (altimetry and edaphism) and also with the age. Juveniles are essentially deposit feeders and adults are almost exclusively carnivorous. The temporal variation in the feeding regime, linked to fluctuations in animal and plant ressources found in the natural environment, demonstrate the opportunistic nature of the feeding of nereids. Moreover, the adults of this species because they exhibit both predation and cannibalism are likely to intervene in the regulatory processes affecting macrozoobenthic populations of this oligospecific tidal flat community.

INTRODUCTION

Parmi les facteurs biotiques pouvant agir sur la régulation des populations animales, les phénomènes de compétition intra– et interspécifique jouent un rôle important. Ces deux niveaux de compétition peuvent concerner l'espace et les ressources alimentaires disponibles (Barbault, 1981).

Nous connaissons très bien les facteurs abiotiques contrôlant la répartition spatiale de l'Annélide Polychète *Nereis virens* dans les zones intertidales de l'estuaire maritime du Saint-Laurent. Dans des baies orientées en direction N-NE (Anse à l'Orignal, Anse aux Bouleaux), les individus immatures et matures se distribuent selon un gradient altimétrique (Caron, 1991; Desrosiers *et al.*, 1991a,b; Miron, 1988; Miron et Desrosiers, 1990; Olivier, 1990). Par contre, la répartition spatiale des juvéniles et des adultes est différente dans les baies orientées vers le S-O, comme la baie du Ha !Ha ! et l'Anse à Mercier (Caron, 1991; Desrosiers *et al.* 1991b) (Fig. 1).

Des études expérimentales de caractère écoéthologique sur cette espèce (Miron, 1991; Miron *et al.*, 1991a,b) ont montré que les individus défendent leur terrier, qui constitue leur territoire, mais tolèrent le chevauchement de leurs aires d'alimentation à la surface du sédiment. Une compétition intraspécifique intervient pour le partage de

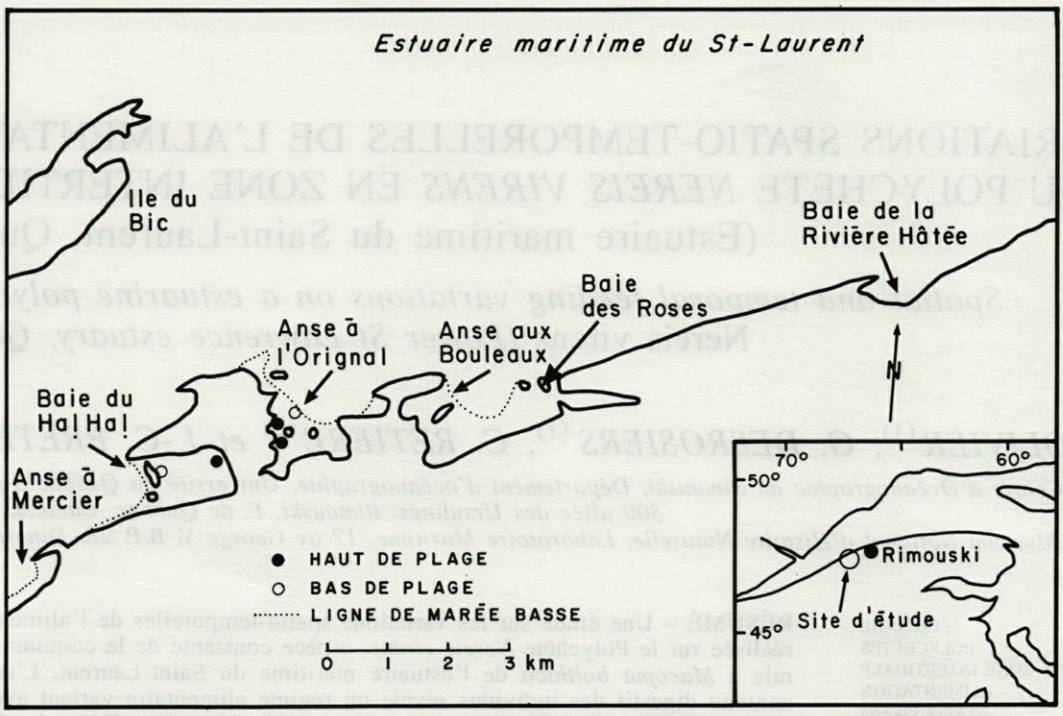


Fig. 1. – Localisation de l'aire d'étude et des sites d'échantillonnage.
Study area and sampling sites

l'espace qui s'effectue dans deux dimensions et se révèle dépendant de la densité. Par ailleurs, la place que tient *N. virens* dans la régulation des populations d'organismes endobenthiques des communautés intertidales a été clairement démontrée par Ambrose (1984 a,b), Commito (1982) et Commito et Shrader (1985). Ces auteurs indiquent en effet qu'il existe une compétition interspécifique pour l'alimentation entre les Polychètes *N. virens* et *Glycera dibranchiata* d'une part et l'Amphipode *Corophium volutator* d'autre part, et qu'une compétition intraspécifique, résulte d'un fort cannibalisme entre adultes et juvéniles de *N. virens*.

Par contre, rares sont les travaux consacrés à l'éthologie alimentaire des Polychètes en général et de *Nereis virens* en particulier. Pourtant, ce type d'étude, réalisée en conditions expérimentales et en milieu naturel, peut aider à connaitre les ressources et les tactiques que l'espèce utilise et développe pour assurer sa croissance. Les observations de Goerke (1971) sur l'appétence exercée par certains aliments prouvent que *N. virens* est en mesure d'ingérer une grande variété de matériel biologique d'origine végétale et animale. Dans leur inventaire des régimes alimentaires des Polychètes, Fauchald et Jumars (1979) classent *N. virens* parmi les omnivores; cependant, cette espèce deviendrait préférentiellement prédatrice à partir d'un certain stade de développement. Toutefois, ces auteurs soulignent que son régime alimentaire est de type strictement herbivore dans la région de Woods Hole (Massachussetts, U.S.A.).

L'objectif du présent travail sera donc d'analyser, aussi fidèlement que possible, par l'étude du contenu digestif, le régime alimentaire de *N. virens* dans l'estuaire maritime du Saint-Laurent. Ces données ainsi acquises seront corrélées à celles existant déjà sur sa répartition spatiale (Caron, 1991; Desrosiers *et al.*, 1991a, b; Miron, 1988; Miron et Desrosiers, 1990; Olivier 1990). Nous chercherons également à vérifier si la nature de l'alimentation varie selon les saisons et la taille des individus, si de telles variations apparaissent, nous tenterons de les mettre en relation avec les paramètres gradient altimétrique et édaphisme, dans la mesure où ceux-ci influencent la répartition spatiale des individus (Anse à l'Orignal). Enfin, sachant que les structures de taille des populations sont différentes selon l'orientation des baies, nous analyserons l'influence de ce facteur « exposition aux agents hydrodynamiques » sur les régimes alimentaires.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les baies Wilson, Rioux, de l'Anse à l'Orignal et du Ha !Ha ! sont situées dans le Parc National du Bic, à environ 16 kms à l'ouest de Rimouski (Fig. 1), sur la rive sud de l'estuaire maritime du Saint-Laurent. Ces baies furent choisies en raison

de leurs orientations géographiques : nord-nord-est pour les baies Wilson et Rioux et ouest pour celle du Ha !Ha ! (Fig. 1). Les zones d'échantillonnage furent déterminées sur deux critères; l'altimétrie (par rapport au niveau moyen des basses mers, NMBM) et la nature du substrat. Ainsi, 3 niveaux ont été sélectionnés dans la baie Wilson (sables fins; haut, +2.0m; moyen, +1.5m; bas, +1.0m), un dans la baie Rioux (vases sableuses; haut, +2.25m) et 2 dans la baie du Ha !Ha ! (sables fins; haut, +1.5m; vases sablo-gravelleuses; bas, +0.98m). Les teneurs en matière organique des sédiments sont relativement élevées en début de saison sur l'ensemble de ces stations (Tabl. I).

Tabl. I. – Composition granulométrique et teneur en matière organique des sédiments des six zones étudiées.

Granulometric composition and organic matter content throughout the six study zones.

Site	niveau	%Graviers	%Sables	%Boues	%Matière organique
Baie Wilson	Haut	5.36	94.43	0.22	2.68
	Milieu	0.45	97.65	1.50	2.44
	Bas	5.81	90.73	3.47	1.48
Baie Rioux	Haut	8.38	58.21	33.41	3.76
Baie du Ha! Ha!	Haut	1.56	83.36	15.08	1.93
	Bas	21.43	73.86	4.71	2.50

Sur chaque site d'échantillonnage, 10 individus complets de *N. virens* furent récoltés au hasard mensuellement de mai 1989 jusqu'à la prise des glaces en novembre. L'étude macroscopique du contenu du tube digestif a été effectuée sur chaque individu. Les débris végétaux et animaux ont été identifiés au niveau taxonomique le plus fin possible et dénombrés. Leur présence et leur pourcentage exprimant leur importance dans l'alimentation ont servi respectivement à la détermination de leur fréquence d'occurrence et au calcul des analyses de classement.

Les teneurs moyennes en matière organique (M.O.) et inorganique (M.I.) du contenu digestif ont été déterminées sur 5 individus par la technique du brûlage à 600 °C pendant 12 heures après passage sur filtres en fibre de verre (GF-100 Whatman).

Nous avons regroupé les constituants du contenu digestif en un certain nombre de sous-ensembles définis comme suit : (1) **débris végétaux** non-identifiés; (2) **Diatomées centriques**; (3) **crochets et soies** de *N. virens*; (4) **palées dorées** de

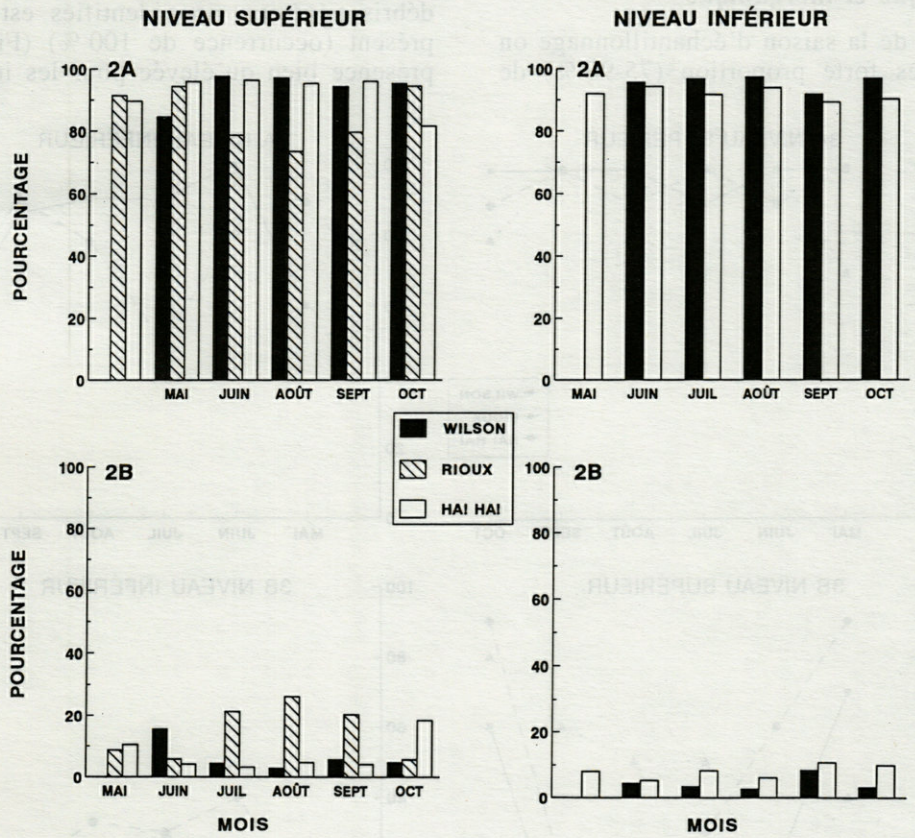


Fig. 2. – A, Taux de matière inorganique trouvés dans le contenu digestif de *N. virens* selon les niveaux altimétriques échantillonnés. B, Taux de matière organique trouvés dans le contenu digestif de *N. virens* selon les niveaux altimétriques échantillonnés.

A, The quantity of inorganic matter found in the gut content of N. virens *as a function of the sampling height. B, The quantity of organic matter found in the gut content of* N. virens *as a function of the sampling height.*

Pectinaire (*Pectinaria granulata*); (5) **Crustacés** (Copépodes Harpacticoïdes, Ostracodes et Amphipodes); (6) **Gastéropodes** (*Littorina obtusata* et *Hydrobia minuta*) et (7) **Hydraires**. L'analyse de ces 7 groupements fut réalisée en fonction des sites et dates de prélèvements au moyen de méthodes statistiques de classement, pour condenser la matrice de données initiales et minimiser la perte d'information. La première méthode utilisée est une analyse par agglomération hiérarchique ascendante. Le logiciel employé est le programme SYSTAT de Macintosh avec la distance *r* de Pearson et une agglomération à liens moyens. La seconde méthode est une analyse factorielle des correspondances qui détermine un système d'axes de référence hiérarchique. Elle cherche la meilleure représentation simultanée des stations et des « groupements alimentaires » dans un système commun d'axes orthogonaux (Legendre et Legendre, 1979). Ce type d'analyse présente l'avantage de ne pas être perturbée par les doubles absences. Le programme utilisé est décrit par Foucard (1989).

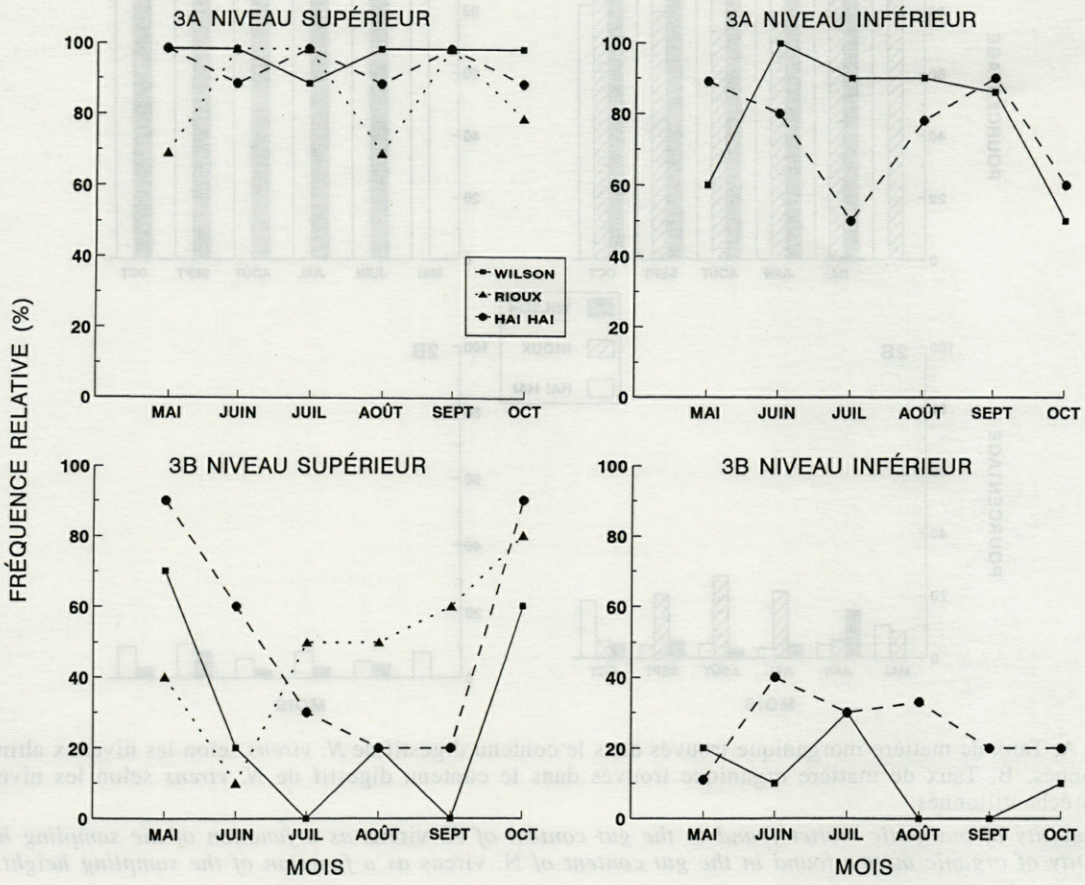
RÉSULTATS

Matière organique et inorganique

Tout au long de la saison d'échantillonnage on observe une très forte proportion (75-98 %) de matériel inorganique dans les tubes digestifs (Fig. 2A). Cette proportion varie toutefois selon le site et l'époque. Les taux sont légèrement plus faibles (85-92 %) en début de saison (mai-juin) dans le haut des zones intertidales des baies Wilson, Rioux et Ha !Ha !. Par la suite, ils demeurent relativement constants et très élevés (≥ 95 %), à l'exception de ceux relatifs à la baie Rioux qui diminuent (75-80 %) durant la période allant de juillet à septembre; en conséquence il en résulte une augmentation de la proportion de matériel organique (20-25 %) dans le tractus digestif des individus (Fig. 2B). Dans le bas des zones intertidales des baies Wilson et Ha !Ha !, les proportions relatives de matière organique et inorganique demeurent constamment élevées de mai à octobre (Fig. 2A, B). Les données correspondant aux prélèvements du milieu de plage de la baie Wilson suivent le même type de variations que celles observées en haut de plage.

Les constituants du régime alimentaire

Dans le tube digestif des individus récoltés dans le sédiment on note une très forte proportion de matériel végétal. Chez les individus des hauts de plage des baies Wilson et Ha !Ha !, le groupe des débris végétaux non identifiés est constamment présent (occurrence de 100 %) (Fig. 3A). Cette présence bien qu'élevée pour les individus de la



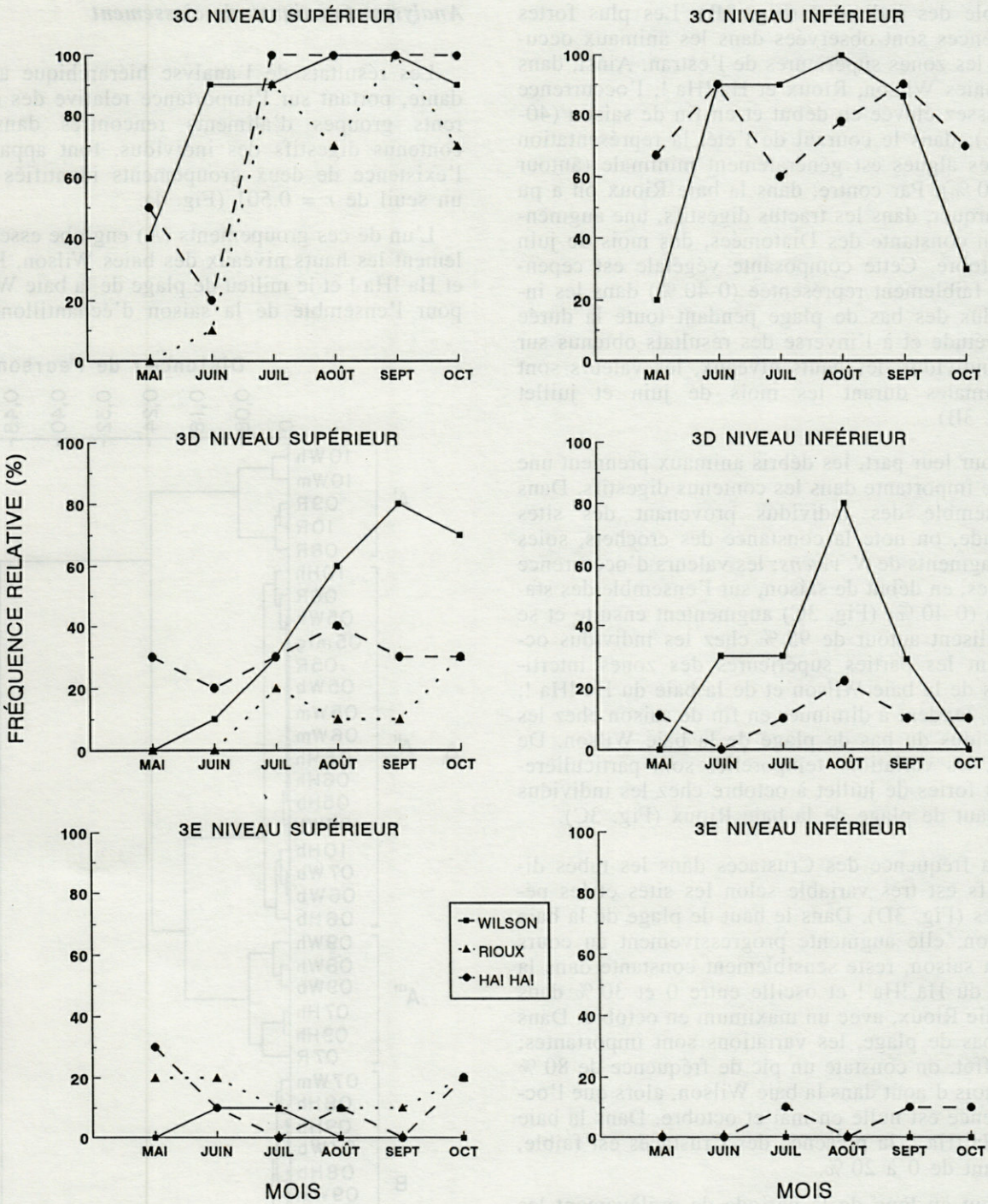


Fig. 3. – Fréquence d'occurrence des débris végétaux et animaux trouvés dans le contenu digestif de *N. virens*, selon les niveaux altimétriques échantillonnés. A, Débris végétaux non identifiés. B, Diatomées centriques. C, Soies et crochets de *N. virens*. D, Débris de crustacés. E, Débris de gastéropodes.

Relative frequency of plant and animal debris found in the gut content of N. virens *as a function of the sampling height* A, *Unknown plant debris.* B, *Diatoms.* C, N. virens *setae and jaws.* D, *Crustacean debris.* E, *Gastropoda debris.*

baie Rioux semble cependant plus variable (70-100 %). En ce qui concerne les individus des bas de plage des baies Wilson et Ha !Ha !, la fréquence d'occurrence est généralement supérieure à 50 % et fluctue pendant la saison de prélèvement avec une diminution en octobre (de l'ordre de 60 %).

Après les débris végétaux, ce sont les Diatomées centriques qui sont les mieux représentées avec des occurrences variables (0-90 %) dans l'en-

semble des individus (Fig. 3B). Les plus fortes présences sont observées dans les animaux occupant les zones supérieures de l'estran. Ainsi, dans les baies Wilson, Rioux et Ha !Ha !, l'occurrence est assez élevée en début et en fin de saison (40-90 %); dans le courant de l'été, la représentation de ces algues est généralement minimale (autour de 20 %). Par contre, dans la baie Rioux on a pu remarquer, dans les tractus digestifs, une augmentation constante des Diatomées, des mois de juin à octobre. Cette composante végétale est cependant faiblement représentée (0-40 %) dans les individus des bas de plage pendant toute la durée de l'étude et à l'inverse des résultats obtenus sur les individus des hauts niveaux, les valeurs sont maximales durant les mois de juin et juillet (Fig. 3B).

Pour leur part, les débris animaux prennent une place importante dans les contenus digestifs. Dans l'ensemble des individus provenant des sites d'étude, on note la constance des crochets, soies et fragments de *N. virens*; les valeurs d'occurrence faibles, en début de saison, sur l'ensemble des stations (0-40 %) (Fig. 3C) augmentent ensuite et se stabilisent autour de 95 % chez les individus occupant les parties supérieures des zones intertidales de la baie Wilson et de la baie du Ha !Ha !; mais, tendent à diminuer en fin de saison chez les individus du bas de plage de la baie Wilson. De plus, les variations temporelles sont particulièrement fortes de juillet à octobre chez les individus du haut de plage de la baie Rioux (Fig. 3C).

La fréquence des Crustacés dans les tubes digestifs est très variable selon les sites et les périodes (Fig. 3D). Dans le haut de plage de la baie Wilson, elle augmente progressivement au cours de la saison, reste sensiblement constante dans la baie du Ha !Ha ! et oscille entre 0 et 30 % dans la baie Rioux, avec un maximum en octobre. Dans les bas de plage, les variations sont importantes; en effet, on constate un pic de fréquence de 80 % au mois d'août dans la baie Wilson, alors que l'occurrence est nulle en mai et octobre. Dans la baie du Ha !Ha !, la présence des Crustacés est faible, variant de 0 à 20 %.

Tout au long de la période de prélèvement les Gastéropodes sont faiblement représentés dans les tubes digestifs (de l'ordre de 20 %) (Fig. 3E). Les variations sont selon les sites et les mois, sans que se dégage une tendance particulière.

A la fin du mois de mai, des observations furent également réalisées sur 23 individus en migration de reproduction : les taux d'occurrence des débris végétaux non identifiés (35 %) des fragments de *N. virens* (4 %) et d'Hydraires (4 %) sont relativement faibles.

Analyses statistiques de classement

Les résultats de l'analyse hiérarchique ascendante, portant sur l'importance relative des différents groupes d'aliments rencontrés dans les contenus digestifs des individus, font apparaitre l'existence de deux groupements identifiés pour un seuil de $r = 0{,}501$ (Fig. 4).

L'un de ces groupements (A) englobe essentiellement les hauts niveaux des baies Wilson, Rioux et Ha !Ha ! et le milieu de plage de la baie Wilson pour l'ensemble de la saison d'échantillonnage;

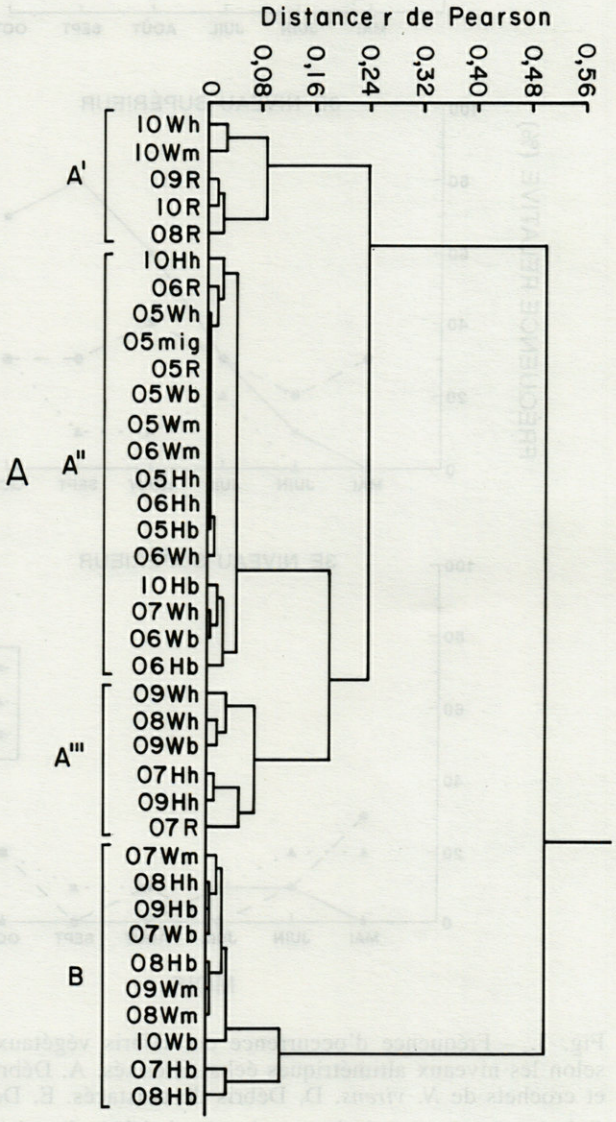


Fig. 4. – Analyse hiérarchique ascendante sur les groupements alimentaires trouvés dans le contenu digestif de *N. virens* en fonction des sites et dates d'échantillonnage.

Dendrogram from normal cluster (sampling sites and dates) of N. virens *food groups.*

les prélèvements de début de saison (juin-juillet) du bas de plage des baies Wilson et Ha !Ha ! y sont également associés; ce groupe apparaît lié aux fortes proportions de matériel végétal trouvé dans les contenus digestifs. Il se subdivise de façon nette à $r = 0{,}240$ en deux sous-groupes. Le premier sous-groupe (A') qui rassemble les fins de saison (octobre) des hauts niveaux des baies Wilson et Rioux et milieu de plage de la baie Wilson serait relié aux fortes fréquences d'occurrence des Diatomées centriques. Le seuil de $r = 0{,}177$ sépare le second sous-groupe en deux (A'' et A'''). Ainsi, dans le premier sous-groupe (A''), peut-on déceler une affinité de l'ensemble des prélèvements de début de saison (mai-juin) pour la totalité des sites étudiés et du mois d'octobre pour le haut et bas de plage de la baie du Ha !Ha ! et de juillet du haut de plage de la baie Wilson; cet ensemble doit sa différenciation aux teneurs maximales de débris végétaux dans les contenus digestifs. L'autre ensemble (A''') se compose des sites des hauts de plage de la baie Wilson (août-septembre), de Rioux (juillet), de Ha !Ha ! (juillet-septembre) ainsi que du bas de plage de la baie Wilson (septembre); il serait relié à l'importance des fragments et débris de soies de *N. virens*.

D'une façon générale, le second groupe (B) associe les prélèvements réalisés dans la partie centrale de la baie Wilson, en mi-saison (juillet, août et septembre), le bas de plage des baies Wilson (juillet, août et octobre) et Ha !Ha ! (juillet, août et septembre) ainsi que ceux recueillis au mois d'août dans le haut de plage de cette dernière baie; ce groupement est fortement influencé par les faibles taux de débris végétaux mais aussi par les proportions les plus élevées de fragments de *N. virens*.

Les 3 premiers axes factoriels de l'analyse des correspondances extraient 84,1 % de la variance totale des données, soit respectivement 49,1 % pour l'axe **1**, 23,5 % pour l'axe **2** et 11,5 % pour l'axe **3** (non illustré). L'interprétation de cette analyse est fondée sur la représentation de la projection dans le plan des 2 premiers axes factoriels (**1** et **2**) des groupes alimentaires, des stations et dates de prélèvements (Fig. 5). Pour les groupes alimentaires, l'axe **1** oppose les groupes des débris de Crustacés et soies de *N. virens*, en abscisse positive, avec une contribution absolue de 72,5 % à la création de cet axe, aux groupes des débris végétaux non-identifiés, en abscisse négative, avec 18,9 % de contribution absolue. L'axe **2** oppose le groupe des débris végétaux, en ordonnée négative, aux groupements des Diatomées centriques et des Hydraires, en ordonnée positive. Les débris végétaux non-identifiés participent alors pour 18,9 % à la création de l'axe **2**, contre 80,6 % pour les deux autres groupes. L'axe **3** est essentiellement créé par les groupes des débris de Gastéropodes et d'Hydraires, avec respectivement 92,6 %

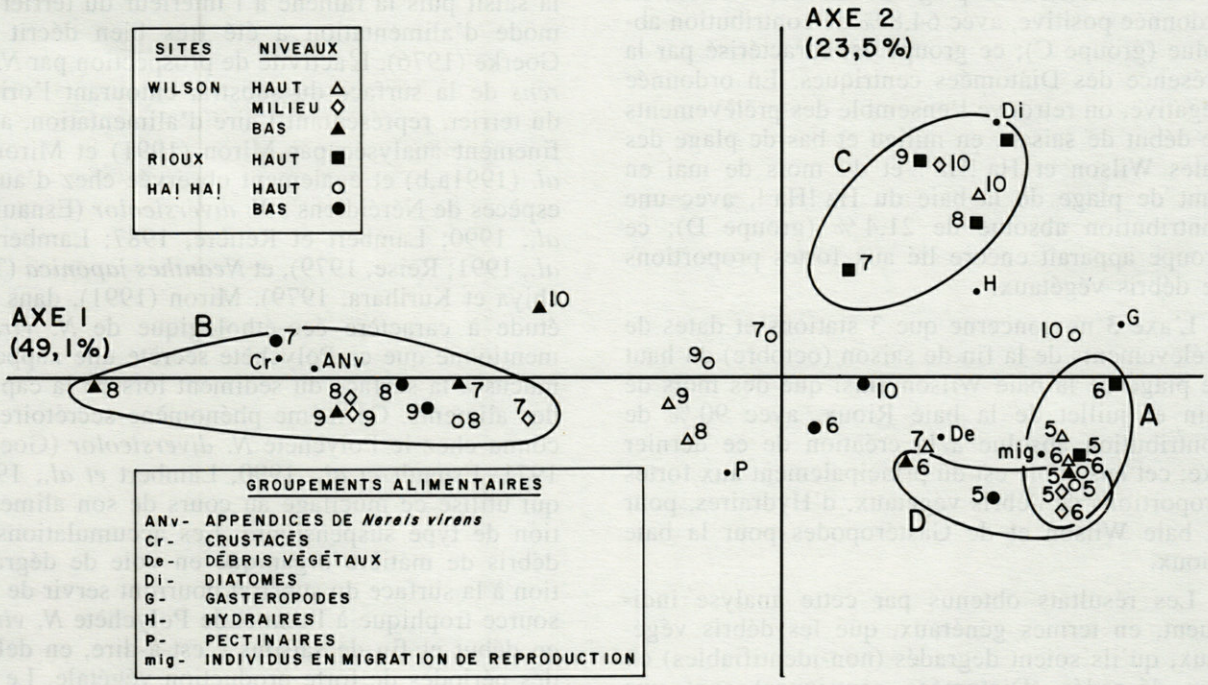


Fig. 5. – Analyse factorielle des correspondances sur les groupements alimentaires trouvés dans le contenu digestif de *N. virens* en fonction des sites et dates d'échantillonnage (les chiffres correspondent aux mois d'échantillonnage).

Factorial analysis of correspondence on N. virens *food groups, as a function of sampling sites and dates (the numbers correspond to the sampling month).*

et 6,1 % de contribution absolue; ces 2 derniers groupes sont opposés aux 4 premiers groupements. Les palées dorées de Pectinaire ne participent que faiblement au système, avec des contributions absolues inférieures à 1 %.

Sur la totalité des stations et dates, 21 stations possèdent des contributions absolues à l'axe **1** égales ou supérieures à 2 %. Cet axe est essentiellement créé par les prélèvements réalisés en début de saison (mai-juin) dans l'ensemble des stations des hauts et moyens niveaux des baies Wilson, Rioux et Ha !Ha !, en abscisse positive, avec un total de 28,7 % de contribution absolue (groupe A); ces contributions sont fortement liées aux taux élevés de débris végétaux dans les contenus digestifs provenant de ces prélèvements. L'axe **1** est également créé par les échantillonnages effectués en mi-saison aux stations du bas de plage des baies Wilson et Ha !Ha !, du milieu de plage de la baie Wilson ainsi que du haut de plage de la baie du Ha !Ha !, au mois d'août, en abscisse négative, avec une contribution de 59,1 % (groupe B); ces contributions sont fortement reliées à la présence des fragments de soies de *N. virens* dans les tubes digestifs des individus colonisant ces bas niveaux et aussi à une forte proportion de débris de Crustacés (Copépodes Harpacticoïdes, Ostracodes et Amphipodes).

L'axe **2** est créé principalement par les échantillonnages du milieu et de la fin de saison en baie Rioux ainsi que ceux réalisés en fin de saison dans le haut et milieu de plage de la baie Wilson, en ordonnée positive, avec 64,8 % de contribution absolue (groupe C); ce groupe est caractérisé par la présence des Diatomées centriques. En ordonnée négative, on retrouve l'ensemble des prélèvements de début de saison, en milieu et bas de plage des baies Wilson et Ha !Ha ! et du mois de mai en haut de plage de la baie du Ha !Ha !, avec une contribution absolue de 21,4 % (groupe D); ce groupe apparaît encore lié aux fortes proportions de débris végétaux.

L'axe **3** ne concerne que 3 stations et dates de prélèvements de la fin de saison (octobre) du haut de plage de la baie Wilson ainsi que des mois de juin et juillet de la baie Rioux, avec 90 % de contribution absolue à la création de ce dernier axe; cet ensemble est dû principalement aux fortes proportions de débris végétaux, d'Hydraires, pour la baie Wilson et de Gastéropodes pour la baie Rioux.

Les résultats obtenus par cette analyse indiquent, en termes généraux, que les débris végétaux, qu'ils soient dégradés (non-identifiables) ou peu dégradés (Diatomées centriques) sont une composante essentielle du bol alimentaire des individus (tous niveaux confondus) particulièrement en début de saison. Par ailleurs, ils autorisent à faire un distinguo, du point de vue des modalités d'alimentation (prédation par rapport au broutage), entre les individus des haut et bas niveaux des sites d'étude, ceux du bas de plage étant plus spécifiquement prédateurs.

DISCUSSION

Les résultats obtenus dans le cadre de la présente étude traduisent la nature principalement omnivore du régime alimentaire des individus immatures et matures de *Nereis virens* et ceci indépendamment des niveaux altimétriques qu'ils occupent, de l'orientation de la baie qu'ils colonisent ou de la période à laquelle ils furent prélevés.

Matière organique et inorganique

Comme l'ont observé Tsuchiya et Kurihara (1979) chez *Neanthes japonica*, on trouve une quantité importante de matière inorganique dans le contenu digestif de l'ensemble des individus de *N. virens* étudiés dont la présence peut-être expliquée par le mode de prise des aliments. En effet, à cette occasion, le Polychète extrait de son terrier environ le tiers de sa longueur corporelle et prospecte, aux alentours, la surface du sédiment. Quand l'animal détecte une particule alimentaire, il éverse son proboscis et à l'aide de ses crochets, la saisit puis la ramène à l'intérieur du terrier; ce mode d'alimentation a été très bien décrit par Goerke (1976). L'activité de prospection par *N. virens* de la surface du substrat entourant l'orifice du terrier, représentant l'aire d'alimentation, a été finement analysée par Miron (1991) et Miron *et al.* (1991a,b) et également observée chez d'autres espèces de Néréidiens : *N. diversicolor* (Esnault *et al.*, 1990; Lambert et Retière, 1987; Lambert *et al.*, 1991; Reise, 1979), et *Neanthes japonica* (Tsuchiya et Kurihara, 1979). Miron (1991), dans son étude à caractère éco-éthologique de *N. virens*, mentionne que ce Polychète sécrète une nappe de mucus à la surface du sédiment lors de la capture des aliments. Ce même phénomène secrétoire est connu chez le Polychète *N. diversicolor* (Goerke, 1971; Esnault *et al.*, 1990; Lambert *et al.*, 1991) qui utilise ce mucilage au cours de son alimentation de type suspensivore. Les accumulations de débris de matière organique en voie de dégradation à la surface du substrat pourront servir de ressource trophique à l'Annélide Polychète *N. virens* en début et fin de saisons c'est-à-dire, en dehors des périodes de forte production végétale. Le fait que l'animal ratisse la surface du sédiment, avec ou sans production de mucus, conduit à l'ingestion d'une part non négligeable de matière inorganique.

Les taux élevés de matière organique des contenus digestifs pourraient être étroitement reliés,

pour leur part, aux conditions environnementales, climatologiques et météorologiques régissant les conditions abiotiques des zones littorales de nos régions. En effet, lors du dégel printanier, ces zones sont enrichies d'un apport massif de matière organique provenant des crues des cours d'eau et de la fonte des neiges. Ce matériel organique, localisé principalement dans le haut de plage, sera ensuite redistribué sur l'ensemble de la zone intertidale par les courants de marées et les tempêtes printanières. Par ailleurs, les tempêtes automnales (octobre) provoquent, l'arrachement et le transport d'une grande quantité de matériel végétal (algues Fucales et Laminariales et débris de Spartines et Zostères) qui soit se répartit sur l'ensemble de la zone littorale soit se concentre préférentiellement dans la partie supérieure des plages de l'estuaire maritime du Saint-Laurent où il constitue des laisses à dessication lente (Pérès, 1967). La distribution spatiale de la matière organique sur les zones intertidales va donc dépendre de la courantologie propre à ces baies : les zones de faible hydrodynamisme, comme la baie Rioux, représenteront des zones d'accumulations tandis que dans les zones de fort hydrodynamisme, en particulier le bas des estrans, les matériaux organiques qui y auront sédimenté peuvent être remis en suspension et retransportés sous l'action des courants et des tempêtes.

Il apparaît que *N. virens* n'est pas sélectif dans la consommation de ce type de matière organique puisque les tubes digestifs contiennent des débris d'algues macroscopiques variés, de la Spartine, *etc.* Il s'agit vraisemblablement d'une espèce opportuniste qui profiterait des divers types de nourriture disponible, suivant leurs variations spatiales et temporelles.

Variations spatio-temporelles de l'alimentation

Les observations faites sur les adultes en phase migratoire lors de la période de reproduction, au mois de mai, indiquent la présence d'aliments dans les tubes digestifs de plusieurs individus. Pourtant, il est bien connu qu'en raison des profondes modifications internes qu'il subit au cours de l'épitoquie, le Polychète *N. virens* perd progressivement sa capacité à se nourrir (Bass, 1970; Bass et Brafield, 1972; Pocock, 1970; Hoeger, 1991). La présence d'aliments dans les tubes digestifs, très fragilisés par la lyse des tissus, de certains individus autorise à se demander si, malgré les transformations anatomiques liées à la phase épitoque, les individus ne continueraient pas d'ingérer des aliments sans pour autant être en mesure de les digérer.

Nos résultats démontrent que le régime de *N. virens*, pour l'ensemble des classes d'âges (individus matures et immatures) des populations intertidales étudiées, est omnivore. Ce Polychète se nourrit à partir d'une grande variété d'organismes végétaux (algues filamenteuses, Diatomées centriques, matériel végétal dégradé, *etc.*) ainsi que de proies animales : Foraminifères, Nématodes, Hydraires, Polychètes (*Nereis virens*, *Nephtys caeca*, *Harmothoe imbricata*, *Pectinaria granulata*), Gastéropodes (*Hydrobia minuta*, *Littorina obtusata*) et Crustacés (Copépodes Harpacticoïdes, Ostracodes, Amphipodes). Cette liste, à l'exception de certaines espèces répertoriées pour la première fois (*H. imbricata*, *P. granulata*), est semblable à celles fournies par Fauchald et Jumars (1979) et Goerke (1971). Cependant, les aliments sont retrouvés en proportions variables selon la localisation géographique des sites et leurs caractéristiques (orientation-altimétrie) ainsi que les périodes d'étude.

Le matériel végétal sous la forme micro et macroscopique est fortement consommé à tous les niveaux de la zone intertidale. Les études écologiques relatives à ces baies, où sont présents des blocs erratiques couverts de Fucales (Breton-Provencher *et al.*, 1979; Miron et Desrosiers, 1990), ont d'ailleurs bien souligné leur richesse en matière organique dégradée ou peu dégradée (Caron, 1991; Desrosiers *et al.*, 1991a,b; Miron, 1988; Miron et Desrosiers, 1990; Olivier, 1990; Olivier *et al.*, 1992). La matière organique a été constamment observée dans le tube digestif des individus provenant des hauts de plages, tandis qu'en bas de plage, la composition du contenu digestif traduit une combinaison variable entre l'ingestion de matière organique et de proies. Les fluctuations dans l'apport du matériel organique peuvent être reliées aux apports saisonniers de débris par la glace, les tempêtes printanières et automnales qui vont accumuler ce matériel principalement en haut de plage. La baie Rioux, où l'hydrodynamisme est faible, représente une zone de dépôt de matériel organique et de particules fines (Desrosiers *et al.*, 1991a,b; Miron, 1988; Miron et Desrosiers, 1990). En été, les apports de matériel organique sont plus faibles.

L'hydrodynamisme semble donc à travers le contrôle qu'il exerce sur la distribution spatiale de certaines algues (Diatomées centriques, Algues filamenteuses, *etc*), être indirectement responsable des variations temporelles mises en évidence dans les patrons de présence de ces végétaux dans les tubes digestifs des individus des hauts niveaux. Une étude de Ferreyra (1987), sur l'apport de la masse planctonique à la communauté benthique de l'Anse à l'Orignal, fait état de l'effet du facteur hydrodynamique dans le déclenchement de la floraison printanière des Diatomées (mai) suivie en fin juillet et début août d'un second « bloom » phytoplanctonique. On observe en mai, dans le tractus digestif des *N. virens* localisés en haut de plages (Wilson, Rioux et Ha !Ha !) de fortes concentrations de Diatomées centriques, proba-

blement en relation avec la floraison printanière. Par la suite, on constate chez les individus du haut de plage, un taux d'occurrence maximal en octobre. Les décalages ou synchronismes entre les fortes occurrences de ces Diatomées et la distribution saisonnière du phytoplancton, pourraient être corrélées, comme mentionné par Ferreyra (1987), aux variations hydrodynamiques globales et annuelles dans l'estuaire maritime du Saint-Laurent; les différences d'occurrence observées entre les hauts et bas de plages des baies étudiées étant peut-être imputable à ces dernières.

L'analyse des débris animaux des contenus digestifs de l'ensemble des *N. virens,* étudiés sur les différents sites, révèle une forte proportion de crochets, de soies et d'individus de la même espèce, qui traduit un comportement cannibale, d'ailleurs suggéré par Goerke (1971). Des études de Miron (1988) et Miron et Desrosiers (1990) montrent une structure de taille différentielle de la population de *N. virens* dans l'Anse à l'Orignal, en fonction de l'altimétrie. La ségrégation de taille serait dépendante en grande partie de la nature édaphique de la couche superficielle du sédiment et de l'épaisseur de la couche colonisable. Ces auteurs ont bien mis en évidence que les petits individus (immatures) sont localisés en haut de plage et les gros individus (matures) en bas. Par contre, dans la baie Wilson, plus ouverte et plus influencée par l'hydrodynamisme, l'épaisseur de la couche colonisable aussi importante en haut qu'en bas de plage expliquerait la présence d'individus de moyennes et grandes tailles dans les hauts niveaux de cette baie. Des conditions similaires, en baie du Ha !Ha !, seraient à l'origine de la structure dimensionnelle homogène aux divers niveaux (Caron, 1991). Des études de Desrosiers *et al.* (1991a,b) et Olivier (1990) indiquent, pour l'Anse à l'Orignal, un effet du facteur hydrodynamique dans le contrôle et le maintien des recrues, de *N. virens* déposées en mai et juin, dans le haut de plage. A l'inverse, ce même facteur entraînerait une dipersion spatiale des recrues susceptibles de coloniser la baie du Ha !Ha ! (Desrosiers *et al.*, 1991b). Les individus de grande taille dans les différentes zones, haut de plage de l'Anse à l'Orignal et centrale de la baie du Ha !Ha !, vont possiblement profiter de ces arrivées massives de recrues, constituant une source alimentaire non négligeable. Lors de l'acquisition de la maturité sexuelle, les individus quittent les hauts niveaux de l'Anse à l'Orignal et entreprennent une migration vers les niveaux inférieurs, où les densités sont moins importantes et où la couche sédimentaire plus épaisse, permet l'élaboration d'un système de galeries plus complexe donc, une occupation spatiale optimale (Miron, 1991; Miron *et al.*, 1991a,b). Les individus matures, déjà en place pourront, à leur tour, profiter de cette immigration d'individus plus petits en tant qu'aliment. Dans l'Anse à l'Orignal, on peut envisager une certaine synchronisation des deux processus, fixation et migration des juvéniles, pour expliquer la similarité des patrons d'occurrence des débris de *N. virens* dans les tubes digestifs entre les deux niveaux. De plus, le comportement cannibale de *N. virens* doit être considéré comme un facteur important dans le contrôle et l'autorégulation des populations des zones littorales (Ambrose, 1984a,b; Commito, 1982; Commito et Shrader, 1985).

Dans la baie du Ha !Ha !, les densités d'individus matures dans le bas de plage (60 individus/m^2), sont particulièrement élevées et très supérieures aux densités évaluées dans le bas de plage de l'Anse à l'Orignal (12 individus/m^2) (Caron, 1991; Miron, 1988; Miron et Desrosiers, 1990). Cette forte abondance peut engendrer une compétition inter-individuelle plus intense que celle qui s'exerce au sein de la population de la baie Wilson et expliquer les occurrences plus élevées et relativement constantes, dans le temps, des débris de *N. virens* dans les tubes digestifs des individus provenant du bas de plage de la baie du Ha !Ha !.

La présence des autres groupements alimentaires identifiés (fragments de Vers Pectinaires et d'autres espèces de Vers non mentionnés, de Crustacés, Gastéropodes et Hydraires) dans les contenus digestifs sont à reliés à la distribution spatio-temporelle de ces espèces dans le milieu. Le Gastéropode *H. minuta*, espèce constante de la communauté boréo-atlantique à *Macoma balthica* (Desrosiers *et al.*, 1980; Desrosiers et Brêthes, 1984), qui est abondamment observé dans le tube digestif des vers récoltés dans la baie Rioux, est une espèce affine de ce type d'environnement saumâtre (Bousfield, 1964).

Les analyses de classement montrent que la nature omnivore du régime alimentaire de *N. virens* varie selon l'orientation des baies où sont établies les populations et selon les saisons auxquelles fut effectuée l'étude des contenus digestifs. Les individus du haut de plage de l'Anse à l'Orignal qui sont des juvéniles de petite taille, comme c'est d'ailleurs le cas dans la baie Rioux, s'alimentent préférentiellement sur les débris végétaux (Caron, 1991; Desrosiers *et al.*, 1991a,b; Miron, 1988; Miron et Desrosiers, 1990; Olivier, 1990), dont les dépôts sont concentrés dans les parties supérieures de l'estran par les courants de flot (Desrosiers *et al.*, 1991b). Le régime alimentaire des juvéniles que l'on peut donc qualifier de brouteur, passe chez les adultes, après migration vers le bas de plage, à un type carnivore.

La structure spatiale de la population de la baie du Ha !Ha !, où coexistent des individus appartenant à des tailles différentes, aboutit à une certaine homogénéité de la nature du régime alimentaire.

Le suivi temporel des contenus digestifs démontre que ces organismes utilisent les ressources trophiques disponibles. Les débris végétaux, accumulés après la fonte des glaces par les tempêtes et les fortes marées printanières et automnales, sont à la base de l'alimentation des populations des deux baies, en particulier des individus des hauts niveaux, en début et fin de ces deux saisons. Les recrues de *N. virens* et d'autres espèces benthiques (Desrosiers *et al.*, 1991a; Olivier, 1990; Olivier *et al.*, 1992) constituent une ressource alimentaire complémentaire. De même, les individus adultes peuvent se nourrir des juvéniles en migration vers le bas de zone intertidale, autour du mois d'octobre (G. Desrosiers, inédit). *N. virens* est donc du point de vue trophique, une espèce opportuniste : elle utilise au cours de sa phase de croissance toutes les ressources disponibles profitant des arrivées massives et cycliques de certains matériaux organiques (végétaux et animaux) qu'ils soient vivants ou non.

CONCLUSION

Les données relatives aux contenus digestifs des individus effectuant leur migration de reproduction laissent penser que *N. virens* peut ingérer, malgré les transformations physiologiques liées à l'épitoquie, des matériaux d'origine animale et végétale sans être en mesure de les assimiler.

En dehors de cette phase particulière de son cycle vital, cette espèce développe deux tactiques d'alimentation : la prédation (Fauchald et Jumars, 1979; Goerke, 1971, 1976) et l'ingestion des dépôts de surface; l'expression de cette dernière est confirmée par les teneurs élevées en matériel inorganique des contenus digestifs. Il reste cependant, à réaliser l'analyse des actes moteurs mis en œuvre lors de ces deux tactiques et à en évaluer les parts respectives. L'enseignement majeur tiré de la présente étude est sans contest la mise en évidence des caractères omnivore et opportuniste de l'espèce au plan alimentaire, *N. virens* s'alimentant à chaque saison des matériaux organiques les plus abondants dans le milieu y compris ceux appartenant à sa propre espèce (comportement cannibale). Ce dernier comportement peut s'avérer très important dans le processus de régulation d'abondance des populations de *N. virens* de la communauté littorale à *Macoma balthica* de l'estuaire maritime du Saint-Laurent.

REMERCIEMENTS – Nous tenons à remercier le Dr. P.J.W.Olive pour ces remarques judicieuses et la traduction anglaise du résumé, Mme J. Noël pour les illustrations et M. R. Castonguay; Directeur du Parc National du Bic, pour nous avoir permis de travailler à l'intérieur des limites du parc.

BIBLIOGRAPHIE

AMBROSE W.G., 1984a. Influence of residents on the development of marine soft-bottom community. *J. Mar. Res.* **42** : 633-654.

AMBROSE W.G., 1984b. Influences of predatory polychaetes and epibenthic predators on the structures of soft-bottom community in a Maine estuary. *J. Mar. Exp. Biol. Ecol.* **81** : 115-145.

BARBAULT R., 1981. Écologie des populations et des peuplements. Eds. Masson. Paris.

BASS N.R., 1970. Aspects of the ecology, behavior and life history of the polychaete *Nereis virens* Sars. Thèse de Ph.D. Département de Biologie. University of London, Londres.

BASS N.R. et A.E. BRAFIELD, 1972. The life cycle of the polychaete *Nereis virens*. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **52** : 701-726.

CARON A., 1991. Variations inter-baies des structures de population de polychètes intertidaux. Mémoire M.Sc. Océanog. Départ. Océanographie, Univ. du Québec à Rimouski, Rimouski.

BOUSFIELD E.L., 1964. Coquillages des côtes canadiennes de l'Atlantique. Musée National du Canada. 89p.

BRETON-PROVENCHER M., J.A. GAGNÉ et A. CARDINAL, 1979. Estimation de la production des algues benthiques médiolittorales dans l'estuaire maritime du Saint-Laurent (Québec). *Nat. Can.* **106** : 199-209.

COMMITO J.A., 1982. Importance of predation by infaunal polychaetes in controlling the structure of a soft-bottom community in Maine, U.S.A. *Mar. Biol.(Berlin)* **68** : 77-81.

COMMITO J.A. et P.B. SHRADER, 1985. Benthic community response to experimental additions of polychaete *Nereis virens*. *Mar. Biol. (Berlin)* **86** : 101-107.

DESROSIERS G., J.-C.F. BRETHES, F. COULOMBE et A. JACQUES, 1980. Étude bionomique de l'endofaune benthique de substrat meuble de la baie de Saint-Fabien-sur Mer (Québec). Univ. du Québec à Rimouski, Départ. Océanog., cahier d'information n°6.

DESROSIERS G. et J.-C.F. BRETHES, 1984. Étude bionomique de la communauté à *Macoma balthica* de la batture de Rimouski. *Sci. Tech. Eau.* **17** : 25-30.

DESROSIERS G., M. OLIVIER et B. VINCENT, 1991a. Variations de la densité et de la croissance des recrues de l'annélide polychète *Nereis virens* (Sars), en zone intertidale. *J. Can. Zool.* **69** : 560-566.

DESROSIERS G., M. OLIVIER, A. CARON, B. VINCENT, V. KOUTITONSKY et S. COTÉ, 1991b. Distribution spatiale des recrues de l'annélide polychète *Nereis virens* dans deux baies d'orientation différente. Données préliminaires et intérêts des travaux expérimentaux.-Colloque « Acquisition de la vie benthique sous conditions contrôlées : Utilisation des enceintes expérimentales. Programme National sur le Déterminisme du recrutement. Dinard. N° 12-13 : 21-25.

ESNAULT G., C. RETIÈRE et R. LAMBERT, 1990. Food ressource partitioning in a population of *Nereis diversicolor* (Annelida, Polychaeta) under experimental condition. *In* : Trophic Relationships in the Marine environment., Proc. 24th Europ. Mar. Biol. Symp. Eds. Margaret Barnes et R.N. Gibson. Aberdeen University Press. : 453-467.

FAUCHALD K. et P.A. JUMARS, 1979. The diet of worm : A study of polychaete feeding guilds. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.* **17** : 193-284.

FERREYRA G., 1987. Étude spatio-temporelle des transports particulaires vers une communauté benthique intertidale du substrat meuble (estuaire maritime du Saint-Laurent). Mém. M.Sc. Océanogr., Départ. Océanogr., Univ. du Québec à Rimouski, Rimouski.

FOUCARD T., 1982. Analyse factorielle-Programmation sur micro-ordinateur. Ed. Masson et Cie.

GOERKE H., 1971. Die Ernährungsweise der *Nereis*-Arten (Polychaeta, Nereidae) der deutschen Küsten. *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh.* **13** : 1-50.

GOERKE H., 1976. *Nereis virens* (Nereidae) Nahrungsaufnahme. Mit 4 Abbidungen. Encyclopedia Cinematographica, Ed. G. Wolf, Institut für den Wissenschaftlichen Film. Göttingen.

HOEGER U., 1991. Hydrolytic enzymes in cœlomic cells of polychaete *Nereis virens* during sexual maturation. *Mar. Biol. (Berlin)* **110** : 7-12.

LAMBERT R. et C. RETIÈRE, 1987. Étude de la territorialité chez les adultes de *Nereis diversicolor* (Annélide Polychète). *C. R. Acad. Sci. Paris.* **305** (3) : 643-647.

LAMBERT R., G. DESROSIERS, C. RETIÈRE et G. MIRON, 1991. Activité de prospection de son aire d'alimentation par le polychète *Nereis diversicolor* (O.F. Müller) : Données préliminaires. *Cah. Biol. Mar.* (Roscoff). **33** : 43-54.

LEGENDRE L. et P. LEGENDRE, 1984. Écologie numérique. tome *II* : La structure des données écologiques. Coll. d'Écologie n°13. Eds. Masson et Cie., Paris.

MIRON G., 1988. Distribution et variations intra-population de trois espèces de polychètes de la baie de l'Anse à l'Orignal, Parc du Bic. Mém. M.Sc. Océanogr., Départ. Océanogr. Univ. du Québec à Rimouski, Rimouski.

MIRON G.,1991. Définition et description du domaine vital et biologie comportementale chez le polychète *Nereis virens* (Sars). Thèse Ph.D. Océanogr., Départ. Océanogr., Univ. du Québec à Rimouski, Rimouski.

MIRON G. et G. DESROSIERS, 1990. Distributions and population structures of two intertidal estuarine polychaetes in the lower St. Lawrence estuary, with special reference to environmental factors. *Mar. Biol. (Berlin).* **105** : 297-306.

MIRON G., G. DESROSIERS, C. RETIÈRE et R. LAMBERT, 1991a. Évolution spatio-temporelle du réseau de galeries chez le polychète *Nereis virens* (Sars) en relation avec la densité. *Can. J. Zool.* **69** : 39-42.

MIRON G., G. DESROSIERS, C. RETIÈRE et R. LAMBERT, 1991b. Dispersion and prospecting behaviour of the polychaete *Nereis virens* (Sars) as a function of density. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **145** : 65-77.

OLIVIER M., 1990. Aperçu du recrutement larvaire benthique et de la première saison de croissance de quatre espèces de la zone intertidale de l'Anse à l'Orignal (Bic), Annelida, Polychaeta : *Nereis virens* (Sars) et *Eteone longa* (Fabricius), Bivalvia, Lamellibranchia : *Macoma balthica* (Linné) et *Mya arenaria* (Linné). Mém. M.Sc. Océanogr., Départ. Océanogr., Univ. du Québec à Rimouski, Rimouski.

OLIVIER M., G. DESROSIERS et B. VINCENT, 1992. Variations in growth and mortality of juveniles of the Phyllodocid *Eteone longa* (Fabricius) on a tidal flat. *Can. J. Zool.* **70** : 663-669.

PÉRÈS J.M., 1967. Les biocénoses benthiques dans le système phytal. *Rec. Trav. St. Mar. Endoume.* **42** (58) : 113 p.

POCOCK D.M.-E., 1970. A comparison of lipids and fatty acids in mature and immature *Nereis virens*. A marine worm (Annelida, Polychaeta). Thèse Ph.D. Départ. Zool., McGill University, Montréal.

REISE K., 1979. Spatial configurations generated by motile benthic polychaetes. *Helgol. Wiss. Meeresunters.* **32** : 55-72.

TSUCHIYA M. et Y. KURIHARA, 1979. The feeding habits and food sources of the deposit-feeding polychaete *Neanthes japonica* (Izuka). *J. Mar. Biol. Ecol.* **36** : 79-89.

Reçu le 21 septembre 1992; received, September 21, 1992
Accepté le 4 décembre 1992; accepted, December 4, 1992

VIE MILIEU, 1993, 43 (1) : 13-26

COURANTS DE MARÉE ET COMMUNAUTÉS PHYTOPLANCTONIQUES DU CANALE DELLE TREZZE (LAGUNE DE VENISE)

Tide streams and phytoplanktonic communities of the Canale delle Trezze (Lagoon of Venice)

C. TOLOMIO

Dipartimento di Biologia, Università degli Studi di Padova, Via Trieste 75, 35121 Padova, Italia

LAGUNE DE VENISE
COURANTS DE MARÉE
PHYTOPLANCTON

RÉSUMÉ – Dans le but de compléter les recherches effectuées dans la Valle di Brenta (Lagune de Venise) et de mieux interpréter l'influence des marées sur les variations qualitatives et quantitatives des cellules phytoplanctoniques, nous avons fait des prélèvements saisonniers, à marées montante et descendante, dans quatre stations choisies le long du canal navigable, dit « delle Trezze », qui alimente le bassin le plus méridional de la lagune. Nous avons pu constater une remarquable différence entre les stations ainsi qu'entre la surface et le fond : ce qui permet de mettre en évidence les effets des facteurs hydrodynamiques (courants de marée) sur la composition et l'abondance du phytoplancton. Les résultats ont confirmé l'absence d'un plancton végétal typiquement et exclusivement saumâtre, tandis que dominent les taxons qui sont capables de supporter les variations considérables des facteurs ambiants. L'étude de l'écosystème a été complétée par analyse multivariée en utilisant toutes les données hydrologiques et biologiques. Cette analyse a confirmé les hypothèses formulées lors d'études précédentes : les gradients sont définis surtout par la concentration haline qui, dans le milieu lagunaire, est un facteur déterminant pour la sélection biologique.

VENICE LAGOON
TIDE STREAMS
PHYTOPLANKTON

ABSTRACT – To integrate previous researches in Valle di Brenta (Lagoon of Venice), in order to a better understanding of the tide influence on the qualitative and quantitative modifications of suspended plant cells, samples were taken seasonnaly during high and low tide at four stations set along the Canale delle Trezze, the main channel supplying the above-mentioned basin. We found clear differencies in the various stations and between the surface and the bottom. Moreover, we pointed out the effects of hydrodynamism (tide streams) on composition and abundance of phytoplankton. The results show clearly the absence of a characteristic and exclusive phytoplankton of brackish waters, confirming the prevalence of those species which can better tolerate the periodical and sharp variations of the environment. The multivariate analysis has been applied to all available hydrological and biological results to complete this environmental study. The suppositions formulated by experience have been confirmed : the gradient structures are mainly determinated by salinity representing the main factors in biological selection in the lagoon environment.

INTRODUCTION

Les marées de la Mer Adriatique sont caractérisées par des amplitudes plus fortes que celles d'autres zones côtières méditerranéennes (Mosetti, 1958); elles atteignent 80 cm en moyenne pendant les périodes de syzygie (Vercelli, 1950). Toutefois une altération des niveaux prévisibles est causée par les seiches (Faganelli, 1954), qui comportent des mouvements oscillatoires dus soit aux valeurs de la pression atmosphérique, soit aux vents ou à d'autres phénomènes météorologiques : en général, en cas de hautes pressions ou de vents qui soufflent des secteurs orientaux, la marée baisse; le niveau de la marée est aussi influencé par les apports des précipitations (Mozzi, 1959).

Dans la lagune de Venise la marée présente des courants plus ou moins rapides (Dorigo, 1961; AA.VV., 1979) et de direction opposée selon les phases de flot et de jusant, qui sont séparées par des périodes de stagnation relative.

La propagation du flot, qui arrive au débouché des canaux (Lido, Malamocco, Chioggia) presque en même temps (Polli, 1952), est influencée, à l'intérieur de la lagune, par la conformation du

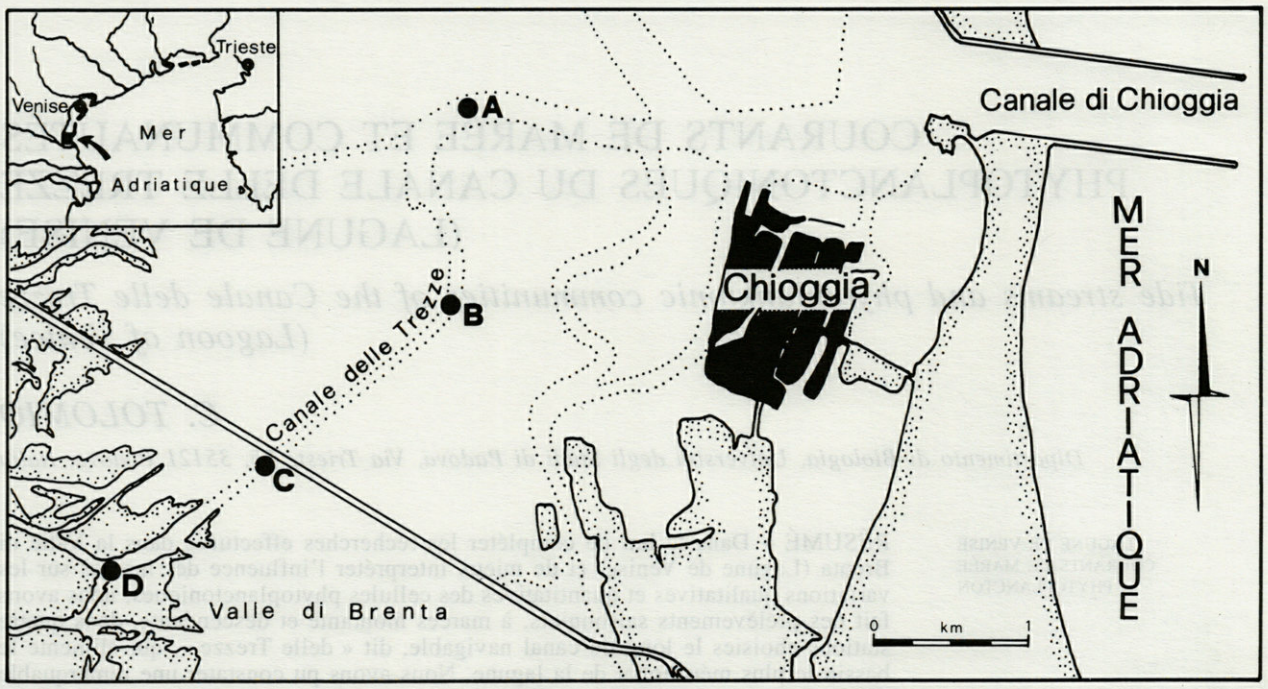


Fig. 1. – Lagune de Venise (bassin méridional) : distribution des stations (●) le long du Canale delle Trezze.
The lagoon of Venice (southern basin) : distribution of the sampling stations (●) along the Canale delle Trezze.

bassin (De Marchi 1904), c'est-à-dire par la présence de lignes de partage des eaux, par le réseau des canaux et donc par leur profondeur, longueur et direction, par la morphologie des affleurements sableux, etc. Grâce à des données expérimentales, on a élaboré un modèle hydrodynamique (Cescon *et al.*, 1978) dans le but de déterminer des interventions d'assainissement des eaux.

La différenciation des eaux, à partir des canaux de communication avec la mer vers la bande périphérique revêt un grand intérêt. En plus de variations des facteurs physiques et chimiques (Faganelli, 1950, 1954; Barillari *et al.*, 1985), dans ces masses d'eau strictement subordonnées aux marées, surtout dans les zones les plus proches de la mer, on constate de grands changements de structure et de densité des communautés phytoplanctoniques (D'Ancona *et al.*, 1951; Marchesoni, 1954; Voltolina, 1973, 1975; Socal *et al.*, 1985).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Dans ce travail, qui complète une recherche de deux années sur le phytoplancton de la Valle di Brenta (Tolomio, 1988), on a examiné le Canale delle Trezze, qui constitue une des alimentations en eau du secteur le plus méridional de la Lagune de Venise.

Le long du canal quatre stations ont été fixées (Fig. 1) : dans chaque station on a effectué des prélèvements saisonniers (mars, juin, septembre et décembre 1981, en période de syzygie) et on a étudié deux niveaux (surface et fond) dans les phases de flot et de jusant (Fig. 2).

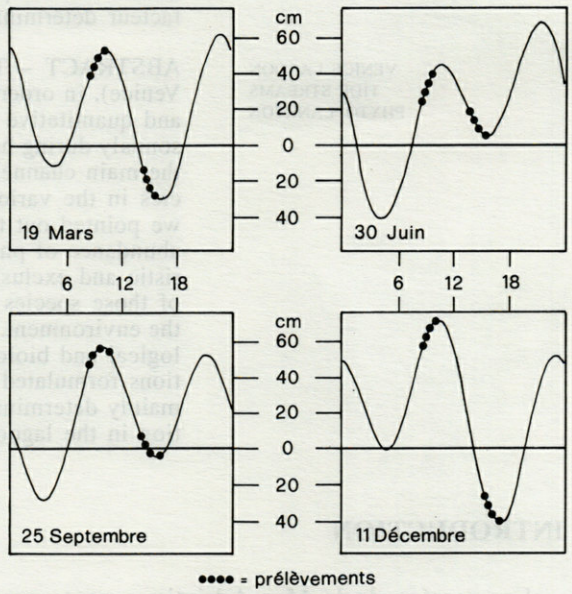


Fig. 2. – Amplitudes des marées les jours de prélèvement (de : « Previsioni delle altezze di marea per il bacino di S. Marco. Valori astronomici. 1982 ». Comune di Venezia e Ministero dei Lavori Pubblici – Uff. Idrogr. del Magistrato alle Acque di Venezia).

Ranges of the tides in the sampling days (from : « Previsioni delle altezze di marea per il bacino di S. Marco. Valori astronomici. 1982 ». Comune di Venezia e Ministero dei Lavori Pubblici – Uff. Idrogr. del Magistrato alle Acque di Venezia).

Nous avons considéré les paramètres suivants : transparence (disque de Secchi), température (thermomètre, bouteille Ruttner), chlorinité (méthode de Mohr), oxygène dissous (méthode de Winkler), pourcentage de saturation en O_2 (Green et Carrit, 1967).

Les échantillons du phytoplancton, fixés au formol (concentration finale = 4 %), ont été observés au microscope inversé suivant la méthode de Utermöhl (1958), en laissant déposer le matériel présent en suspension dans une quantité d'eau comprise entre 10 et 25 ml.

Pour la classification taxinomique nous avons consulté les travaux mentionnés par Lenzi Grillini *et al.* (1978). Pour obtenir des informations synthétiques sur la structure des communautés phytoplanctoniques nous avons calculé l'indice de diversité (Shannon, 1948).

L'analyse multivariée a été effectuée d'après Lagonegro et Feoli (1985). Toutes les données ont été normalisées, sans tests préalables (il n'y avait pas de données redondantes), et utilisées pour la *cluster analysis* effectuée au moyen de la distance euclidienne parmi les stations. Nous avons effectué aussi une analyse de la dispersion des données hydrologiques par rapport à la moyenne de la matrice et à l'écart quadratique moyen. Pour l'analyse en composantes principales (A.C.P.) on a suivi la technique « biplot », qui permet d'ordonner de manière simultanée les stations et les variables; on a obtenu une classification non hiérarchique avec la méthode M.T.S. (*Minimum Spanning Tree*).

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Facteurs hydrologiques

Les eaux examinées se sont révélées peu transparentes par rapport aux résultats obtenus par Vercelli (1950) dans d'autres zones de la lagune vénitienne. Les valeurs, comprises entre 0,5 et 3,5 m, sont liées surtout à la phase de marée (moins élevées au jusant : Polli, 1955), à l'abondance du phytoplancton (Brunetti *et al.*, 1977) et à quelques

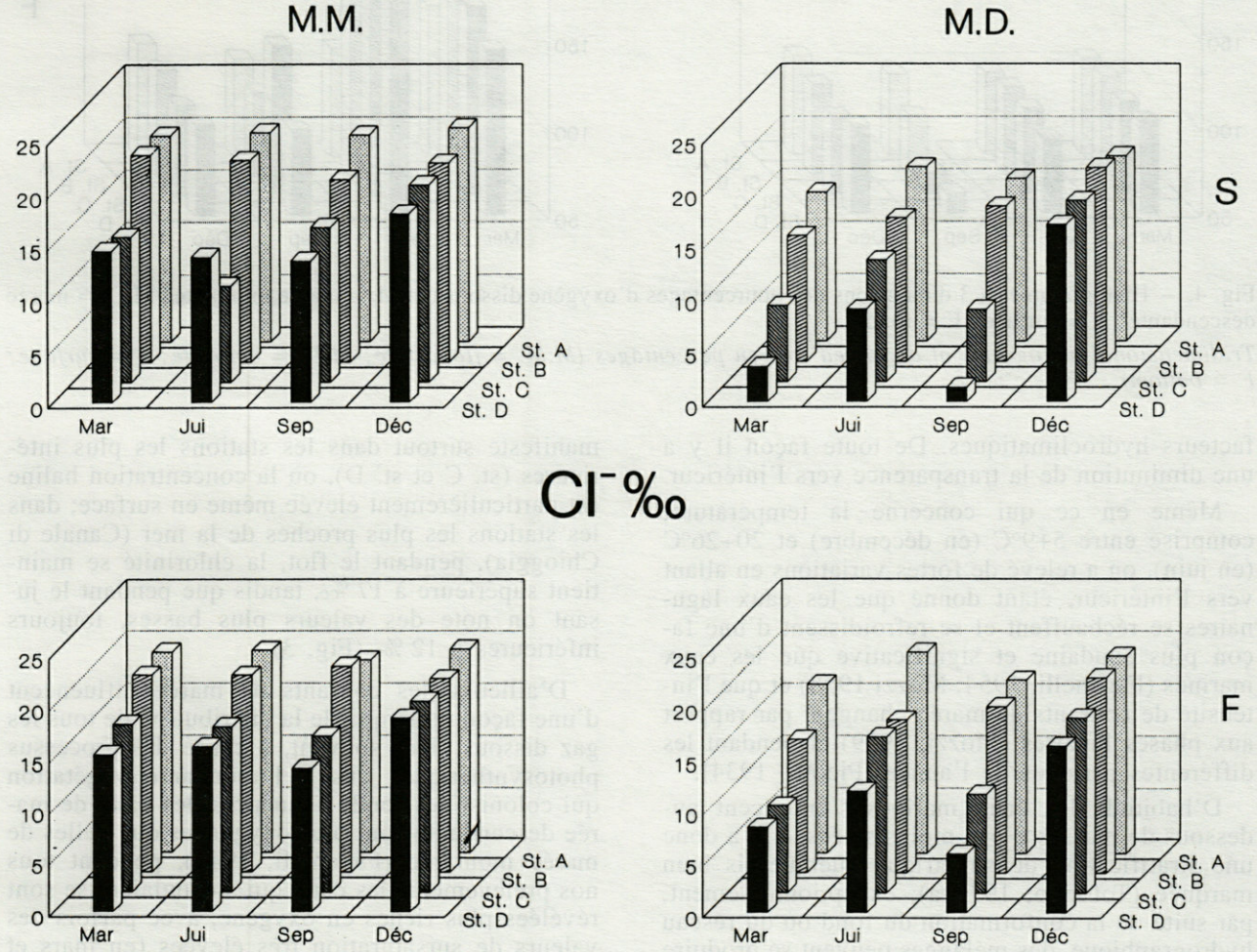


Fig. 3. – Histogrammes à 3 dimensions des valeurs de chlorinité; (marée montante = M.M.; marée descendante = M.D.; surface = S; fond = F).

Tridimensional histograms of chlorinity values; (flood-tide = M.M.; ebb-tide = M.D.; surface = S; bottom = F).

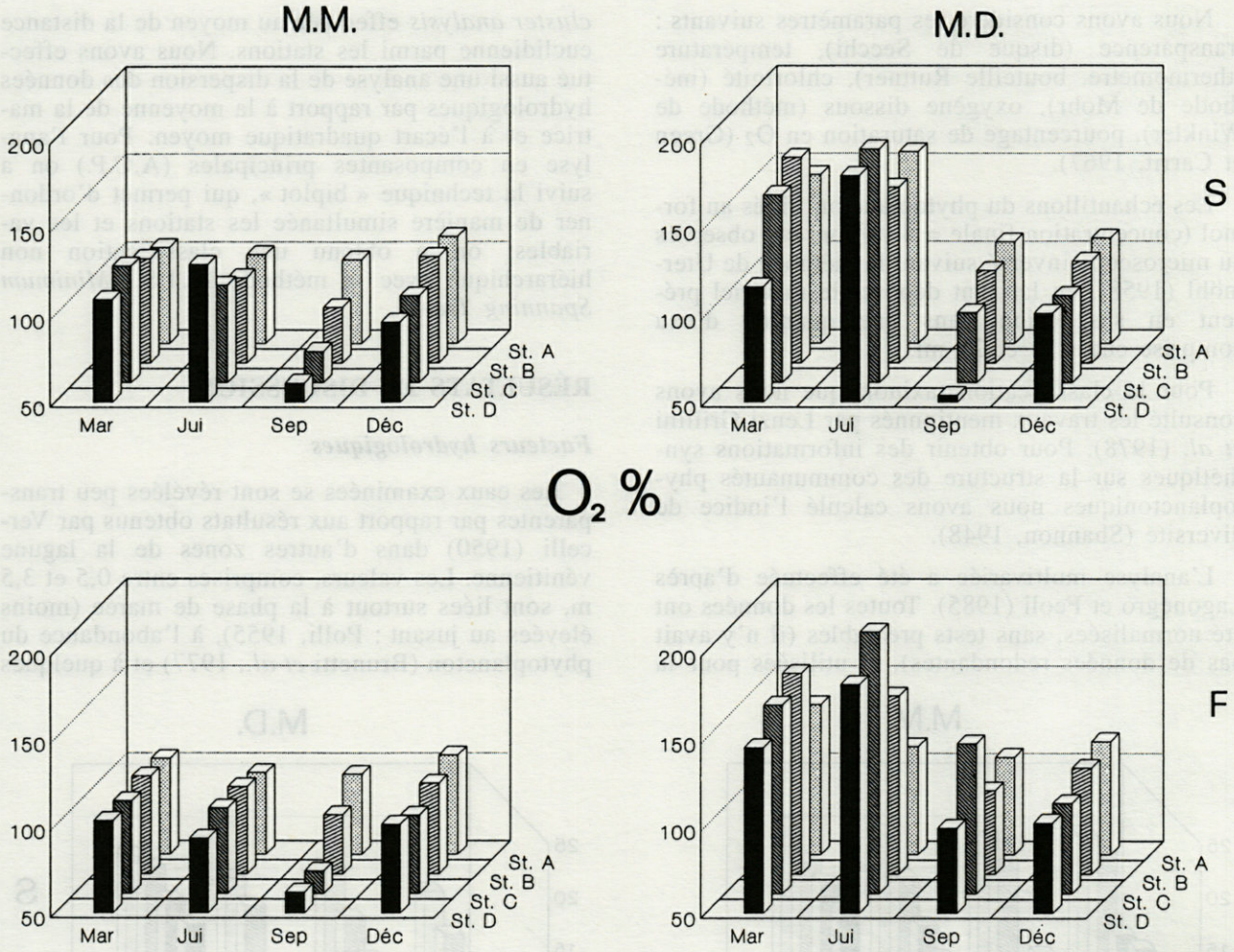


Fig. 4. – Histogrammes à 3 dimensions des pourcentages d'oxygène dissous (M.M. = marée montante; M.D. = marée descendante; S = surface; F = fond).

Tridimensional histograms of dissolved oxygen percentages (M.M. = flood-tide; M.D. = ebb-tide; S = surface; F = bottom).

facteurs hydroclimatiques. De toute façon il y a une diminution de la transparence vers l'intérieur.

Même en ce qui concerne la température, comprise entre 5+9°C (en décembre) et 20+26°C (en juin), on a relevé de fortes variations en allant vers l'intérieur, étant donné que les eaux lagunaires se réchauffent et se refroidissent d'une façon plus soudaine et significative que les eaux marines (Faganelli, 1954; Mozzi 1958) et que l'intensité de courants de marée changent par rapport aux phases lunaires (Mozzi, 1959) et pendant les différentes périodes de l'année (Picotti, 1934).

D'habitude les eaux marines s'enfoncent au-dessous de masses d'eau moins salées. Il y a donc une stratification densimétrique quelquefois bien marquée (Tolomio, 1976 a); exceptionnellement, par suite de la conformation du fond ou du réseau hydrographique, des mélanges peuvent se produire en provoquant la rupture de « l'état d'équilibre dynamique ». L'influence plus marquée des marées de syzygie, par rapport à celles de quadrature, se manifeste surtout dans les stations les plus intérieures (st. C et st. D), où la concentration haline est particulièrement élevée même en surface; dans les stations les plus proches de la mer (Canale di Chioggia), pendant le flot, la chlorinité se maintient supérieure à 17 ‰, tandis que pendant le jusant on note des valeurs plus basses, toujours inférieures à 12 ‰ (Fig. 3).

D'ailleurs, les courants de marée influencent d'une façon remarquable la distribution de tous les gaz dissous. Très souvent, à cause des processus photosynthétiques dus à l'abondante végétation qui colonise les fonds lagunaires, les eaux de marée descendante sont plus oxygénées que celles de marée montante (Faganelli, 1949); pendant tous nos prélèvements les eaux qui s'écoulaient se sont révélées plus riches en oxygène, avec parfois des valeurs de sursaturation très élevées (en mars et en juin : Fig. 4). Une relation entre oxygénation et quantité de phytoplancton n'a pas été mise en évidence, même si quelquefois nous avons trouvé

Tabl. I. – Liste des taxons trouvés dans les quatre stations examinées pendant la marée montante (M.M.) et la marée descendante (M.D.) : + = présence; – = absence.

List of taxa found in the four stations during flood-tide (M.M.) and ebb-tide (M.D.) : + = presence; – = absence.

St.	A	M. M. B	M. M. C	D	A	M. D. B	M. D. C	D
CYANOPHYCEAE								
Merismopedia cf. *punctata* Meyen	–	–	–	+	–	–	–	–
EUGLENOPHYCEAE								
Eutreptiella marina Da Cunha	+	+	+	+	+	+	+	+
DINOPHYCEAE								
Prorocentrum micans Ehr.	–	+	–	–	+	–	–	–
Dinophysis caudata Sav.-	–	+	–	–	–	–	–	–
Dinophysis sacculus Stein	+	–	–	–	–	–	–	–
Pyrophacus horologicum Stein	–	+	–	–	–	–	–	–
Glenodinium elpatiewskii (Ostf.) Sch.	–	–	–	+	–	–	–	–
Protoperidinium brevipes (Paul.) Balech	–	–	+	–	–	–	–	–
Protoperidinium diabolus (Cl.)	–	+	–	–	–	–	–	–
Peridinium incospicuum Lemm.	–	–	+	+	+	+	+	+
Peridinium palustre (Lind.) Lefévre	–	–	–	+	–	+	+	+
Peridinium trochoideum (Lemm.) Stein	–	–	–	–	–	+	–	–
Peridinium volzii Lemm.	–	–	–	+	+	+	+	+
Peridinium willei Huitf.-Kaas	–	–	–	–	–	–	+	–
Goniaulax cf. *catenata* (Lev.) Kof.	–	–	–	+	–	–	–	–
Goniaulax spinifera (Clap. et Lach.) Dies.	–	–	–	+	–	–	–	–
Ceratium fusus Ehr.	–	–	+	–	–	–	–	–
Ceratiun trichoceros (Ehr.) Kof.	+	–	–	–	–	–	–	–
Centrodinium maximum Pav.	+	–	–	–	–	–	–	–
CHRYSOPHYCEAE								
Dictyocha fibula Ehr.	+	+	+	+	+	–	–	–
Dictyocha speculum Ehr.	+	–	+	–	–	–	–	–
Cannopilus hemisphaericus (Ehr.) Haeck.	+	–	–	–	–	–	–	–
Ebria tripartita (Schum.) Lemm.	+	–	+	+	+	+	+	+
DIATOMEAE								
Melosira granulata (Ehr.) Ralfs	–	–	–	–	–	–	–	+
Melosira juergensii Ag.	–	–	–	–	–	–	+	+
Melosira varians Ag.	–	+	+	–	–	+	–	+
Skeletonema costatum (Grev.) Cl.	+	+	+	+	+	+	+	+
Thalassiosira fallax Meun.	+	+	–	+	+	+	+	+
Thalassiosira rotula Meun.	+	+	+	+	+	+	–	–
Thalassiosira cf. *subtilis* (Ostf.) Gran.	–	–	–	+	–	–	–	–
Cyclotella bodanica Eul.	+	–	+	+	+	+	+	+
Cyclotella meneghiniana Kg.	–	–	+	+	+	–	+	+
Stephanodiscus dubius (Fricke) Hust.	–	–	–	+	–	–	–	–
Leptocylindrus danicus Cl.	+	+	–	–	+	–	–	–
Leptocylindrus minimus Gran.	+	–	–	–	+	–	–	–
Guinardia flaccida (Castr.) Per.	+	–	–	–	–	–	–	–
Rhizosolenia alata f. *gracillima* (Cl.) Grun.	+	–	–	–	–	–	–	–
Rhizosolenia calcar avis Schultze	+	–	–	–	–	–	–	–
Rhizosolenia fragilissima Berg.	+	+	+	–	+	–	–	–
Rhizosolenia stolterfothii Per.	+	+	+	–	+	+	–	–
Rhizosolenia styliformis Brightw.	+	–	–	–	–	–	–	–
Bacteriastrum comosum Pav.	+	–	–	–	–	–	–	–
Bacteriastrum delicatulum Cl.	+	+	–	+	+	–	–	–
Bacteriastrum elongatum Cl.	–	+	–	–	–	–	–	–
Bacteriastrum cf. *hyalinum* Laud.	–	+	–	–	–	–	–	–
Bacteriastrum varians Laud.	+	+	–	–	–	–	–	–
Chaetoceros affinis Laud.	+	+	+	+	–	–	+	+
Chaetoceros brevis Schütt	+	+	–	–	+	–	–	–
Chaetoceros ceratosporum Ostf.	–	+	+	+	+	+	+	–
Chaetoceros compressus Laud.	–	–	–	–	+	–	–	–
Chaetoceros cf. *costatus* Pav.	–	–	+	–	–	–	–	–
Chaetoceros curvisetus Cl.	+	+	+	+	+	+	+	–
Chaetoceros decipiens Cl.	+	–	+	–	–	–	–	+
Chaetoceros delicatulus Ostf.	+	–	+	–	–	–	–	–
Chaetoceros dipyrenops Meun.	+	–	–	–	–	–	–	–
Chaetoceros fragilis Meun.	+	–	+	+	–	–	+	–
Chaetoceros lorenzianus Grun.	+	+	+	+	–	+	–	+
Chaetoceros muelleri Lemm.	–	–	+	–	+	+	+	–
Chaetoceros neogracilis Van Land.	–	–	+	+	+	+	+	+
Chaetoceros paulseni Ostf.	–	–	+	+	–	+	+	+
Chaetoceros cf. *perpusillus* Cl.	–	–	–	–	–	–	–	+
Chaetoceros pseudocrinitus Ostf.	+	–	–	+	–	–	–	+
Chaetoceros radians Schütt	+	+	+	+	+	+	+	+
Chaetoceros simplex Ostf.	+	–	+	+	+	+	–	+
Chaetoceros socialis Laud.	+	+	+	+	+	–	+	+
Chaetoceros vistulae Apst.	+	+	+	–	–	–	–	–
Chaetoceros wigami Brightw.	–	–	+	+	+	+	–	+
Cerataulina pelagica Per.	–	+	–	–	–	–	–	–
Hemiaulus hauckii Grun.	–	+	–	–	–	–	–	–
Hemiaulus sinensis Grev.	+	+	–	–	–	–	–	–
Striatella unipunctata (Lyngb.) Ag.	–	–	–	–	+	–	–	–
Grammatophora oceanica (Ehr.) Grun.	+	+	+	+	–	+	+	+
Licmophora dalmatica (Kg.) Grun.	–	+	+	+	+	+	–	+
Licmophora hyalina (Kg.) Grun.	+	+	–	–	–	–	–	–
Licmophora jurgensi Ag.	–	+	–	–	–	–	–	–
Licmophora tenuis (Kg.) Grun.	–	–	+	–	–	–	–	–
Fragilaria hyalina (Kg.) Grun.	+	+	+	–	–	–	–	+
Fragilaria striatula Lyngb.	–	–	–	–	–	–	+	–
Ceratoneis arcus (Ehr.) Kg.	–	–	+	+	+	+	+	+
Synedra amphycephala Kg.	–	–	–	–	–	–	–	+
Synedra fulgens (Grev.) Sm.	–	+	–	–	–	–	–	–
Synedra gailloni (Bory) Ehr.	–	+	–	–	+	–	–	+
Synedra pulchella (Ralfs) Kg.	–	–	–	–	–	+	+	+
Synedra tabulata (Ag.) Kg.	–	–	+	–	+	+	+	–
Synedra ulna (Nitz.) Ehr.	–	–	–	–	–	–	–	+
Thalassiothrix mediterranea Pav.	+	+	–	–	–	–	–	–
Asterionella japonica Cl.	+	+	–	–	–	+	–	–
Asterionella notata Grun.	–	–	–	–	+	–	–	–
Cocconeis pellucida Grun.	–	–	–	+	–	+	–	–
Cocconeis placentula v. *lineata* (Ehr.) Cl.	–	–	–	–	–	+	+	+
Cocconeis scutellum Ehr.	+	+	+	+	+	+	+	+
Achnanthes longipes Ag.	–	–	–	–	+	–	–	–
Diploneis didyma Ehr.	–	–	–	–	–	–	+	–
Diploneis interrupta (Kg.) Cl.	–	–	–	–	–	–	+	–
Navicula anglica v. *subsalina* Grun.	–	–	–	–	–	–	–	+
Navicula bottnica Grun.	–	–	–	+	–	–	+	–
Navicula cancellata v. *retusa* (Bréb.) Cl.	–	–	–	–	–	–	+	–
Navicula cf. *cincta* (Ehr.) Ralfs	–	–	–	–	–	+	–	–
Navicula cf. *clementis* Grun.	–	–	–	+	–	–	–	–
Navicula crucifera Grun.	+	–	–	–	–	–	–	–
Navicula cf. *crucifera* Grun.	–	–	+	–	–	–	–	–
Navicula cryptocephala Kg.	+	+	+	+	+	+	+	+
Navicula cryptocephala v. *veneta* (Kg.) Rab.	+	+	+	+	+	+	+	+
Navicula dicephala Ehr.	–	–	–	–	–	–	+	–
Navicula hyalina Donk.	+	+	+	–	–	–	–	–
Navicula lanceolata (Ag.) Kg.	+	+	+	+	+	+	+	+
Navicula cf. *lanceolata* (Ag.) Kg.	–	–	+	–	–	+	–	–
Navicula mutica Kg.	–	–	+	+	–	+	+	+
Navicula cf. *palpebralis* Bréb.	–	–	–	–	–	+	–	+
Navicula rhynchocephala Kg.	+	+	+	–	–	–	+	+
Navicula salinarum Grun.	+	–	+	+	–	–	+	+
Navicula viridula (Kg.) Ehr.	–	+	–	–	–	–	–	–
Caloneis subsalina (Donk.) Hendey	–	–	+	–	–	–	–	–
Pleurosigma australe Grun.	–	–	–	–	–	–	+	–
Pleurosigma elongatum Sm.	–	+	–	–	–	+	–	–
Pleurosigma javanicum Grun.	–	+	–	–	–	–	–	–
Pleurosigma naviculaceum Bréb.	–	+	+	+	+	+	+	–
Pleurosigma speciosum Sm.	–	–	+	–	–	–	–	–
Gyrosigma acuminatum v. *gallica* (Grun.) Cl.	–	+	–	–	–	–	–	–
Gyrosigma fasciola (Ehr.) Griff. & Hen.	+	+	+	–	+	+	–	+
Gyrosigma hippocampus (Ehr.) Hassal	–	+	–	–	–	–	–	–
Gyrosigma cf. *littorale* (Sm.) Griff & Hen.	–	+	–	–	–	–	–	–
Gyrosigma rectum (Donk.) Cl.	–	+	–	–	–	–	–	–
Tropidoneis lepidoptera (Greg.) Cl.	–	+	+	+	+	–	+	–
Amphiprora gigantea v. *decussata* (Grun.) Cl.	–	+	+	–	–	–	–	+
Amphiprora paludosa Sm.	–	–	+	+	–	+	+	+
Amphora angusta Greg.	+	+	+	+	–	+	+	–
Amphora angusta v. *ventricosa* (Greg.) Cl.	–	–	–	–	–	–	+	+
Amphora bacillaris Greg.	–	+	–	–	–	–	+	–
Amphora coffeaeformis (Ag.) Kg.	+	+	+	+	+	+	+	+
Amphora coffeaeformis v. *acutiuscola* (Kg.) Hust.	–	–	–	–	–	–	+	–
Amphora coffeaeformis v. *angularis* (H.V.H.) Cl.	–	–	–	+	–	–	–	–
Amphora costata Sm.	–	–	+	–	–	+	+	–
Amphora cymbelloides Grun.	–	–	+	–	+	–	–	+
Amphora exigua Greg.	+	+	+	+	+	+	+	+
Amphora hyalina Kg.	–	–	–	–	–	+	+	+
Amphora laevis v. *perminuta* (Grun.) Cl.	–	–	–	–	–	–	+	–
Amphora lineolata Ehr.	–	–	+	+	–	+	+	+
Amphora marina (Sm.) H.V.H.	–	–	–	–	+	–	–	–
Amphora pusilla Greg.	–	–	–	+	+	–	+	+
Amphora cf. *pusio* v. *parvula* Floeg.	+	–	–	–	–	–	–	–
Amphora turgida Greg.	–	–	+	–	+	–	–	–
Amphora veneta Kg.	–	+	–	+	+	+	–	+
Gomphonema constrictum Ehr.	–	+	+	+	+	+	+	+
Gomphonema olivaceum (Lyngb.) Desm.	+	+	+	+	+	+	+	+
Gomphonema parvulum (Kg.) Kg.	–	+	+	–	–	+	–	–
Bacillaria paradoxa Gmel.	–	+	–	–	–	–	+	–
Nitzschia acicularis (Kg.) Sm.	–	+	+	+	+	+	+	+
Nitzschia angularis Sm.	–	–	–	+	–	–	+	–
Nitzschia apiculata (Greg.) Grun.	–	–	–	+	–	–	+	–
Nitzschia behrei Hust.	–	–	–	–	–	–	+	–
Nitzschia constricta (Kg.) Ralfs	+	–	–	+	–	–	–	–
Nitzschia fonticola Grun.	+	–	+	+	–	–	–	–
Nitzschia hungarica Grun.	–	–	–	–	–	–	+	+
Nitzschia longissima (Bréb.) Grun.	–	–	+	–	–	+	–	+
Nitzschia longissima f. *parva* Grun.	+	+	+	+	+	+	+	+
Nitzschia lorenziana Grun.	–	–	–	–	–	–	+	+
Nitzschia lorenziana v. *incurva* Grun.	–	–	–	–	–	+	–	–
Nitzschia panduriformis Greg.	+	+	+	+	+	+	+	+
Nitzschia pseudofonticola Hust.	+	–	+	+	+	+	+	–
Nitzschia cf. *seriata* Cl.	+	+	+	+	+	+	+	+
Nitzschia sigma (Kg.) Sm.	–	–	–	–	+	–	–	–
Nitzschia socialis Greg.	–	+	–	–	–	–	–	–
Cylindrotheca closterium (Ehr.) Reim. & Lew.	+	+	+	+	+	+	+	+
CHLOROPHYCEAE								
Sphaerocystis schroeteri Chodat	–	–	–	–	–	–	+	–
Pediastrum boryanum (Turp.) Menegh.	–	–	–	–	–	–	–	+
Dictyosphaerium ehrenbergianum Naeg.	–	–	–	–	–	–	–	+
Ankistrodesmus falcatus (Corda) Ralfs	–	–	+	+	+	+	+	+
Selenastrum bibraianum Reinsch	–	–	–	–	–	–	–	+
Selenastrum gracile Reinsch	–	–	–	–	–	–	+	+
Selenastrum westii G.M. Sm.	–	–	–	–	–	–	–	+
Kirchneriella lunaris (Kirchn.) Moeb.	–	–	+	+	+	+	+	+
Kirchneriella obesa (West.) Schmidle	–	–	–	–	–	–	+	+
Tetraëdron minimum (A. Br.) Hengs.	–	–	–	–	–	–	–	+
Tetraëdron moebiusi Brunnth.	–	–	–	–	–	–	–	+
Scenedesmus antennatus Bréb.	–	–	+	–	–	–	–	–
Scenedesmus opoliensis Richt.	–	–	–	–	–	–	–	+
Scenedesmus quadricauda (Turp.) Bréb.	–	–	+	+	+	+	+	+
Crucigenia irregularis Wille	–	–	+	–	–	–	+	+
Crucigenia quadrata Morren	–	–	–	–	–	–	+	–
Crucigenia rectangularis (A. Br.) Gay	–	–	–	+	–	–	–	+
Crucigenia tetrapedia (Kirchn.) West & West	–	–	–	+	–	–	+	+
Micractinium pusillum Fres.	–	–	–	–	–	–	+	–

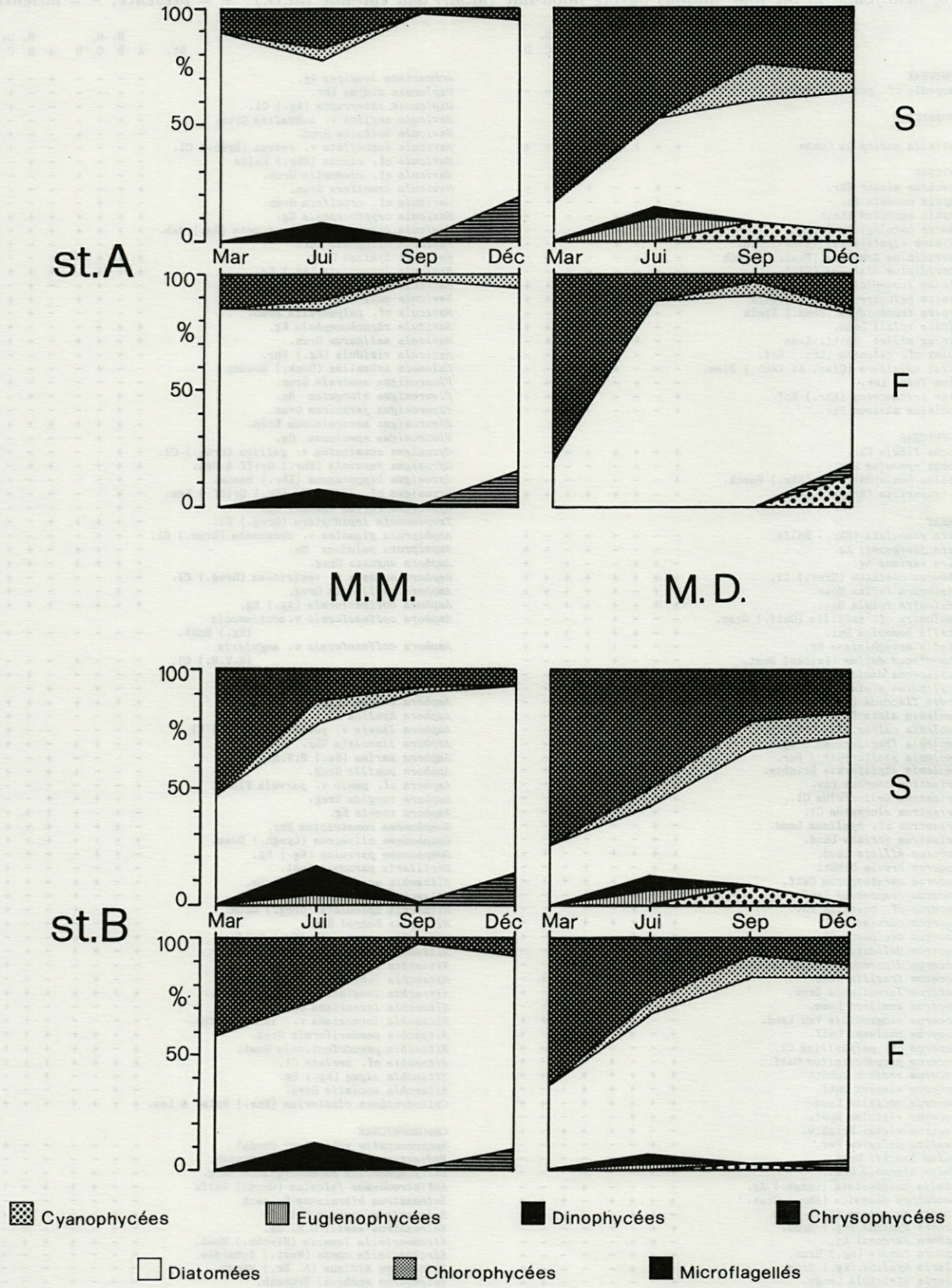


Fig. 5. – Variations de la composition (%) des groupes systématiques dans les stations A et B pendant la marée montante (M.M.) et la marée descendante (M.D.), en surface (S) et au fond (F).

Variations of the percent composition of the taxa found in the A and B stations, at the surface (S) and at the bottom (F) of the water layer during flood-tide (M.M.) and ebb-tide (M.D.)

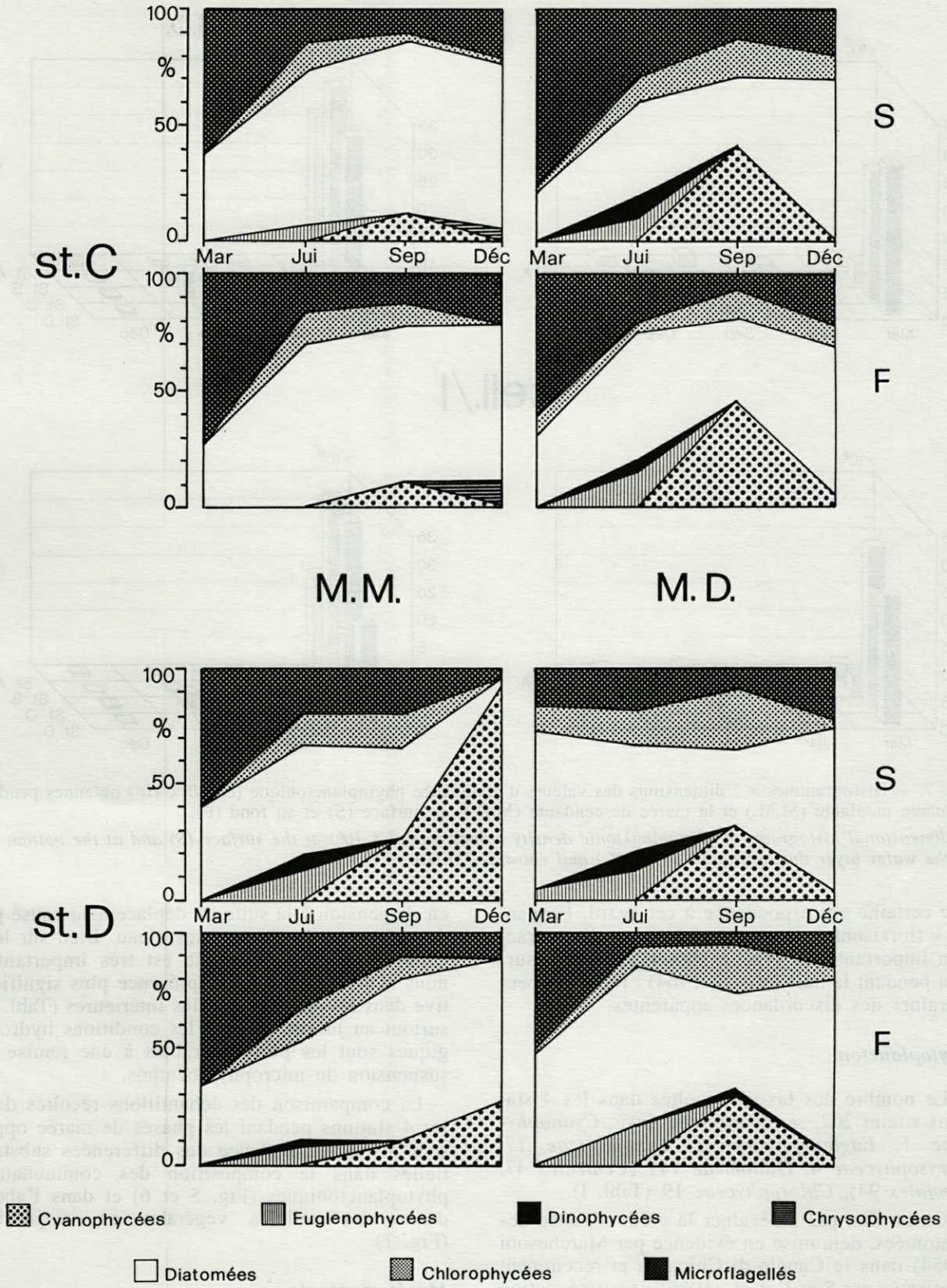


Fig. 6. – Variations de la composition (%) des groupes systématiques dans les stations C et D pendant la marée montante (M.M.) et la marée descendante (M.D.) en surface (S) et au fond (F).

Variations of the percent composition of the taxa found in the C and D stations, at the surface (S) and at the bottom (F) of the water layer during flood-tide (M.M.) and ebb-tide (M.D.).

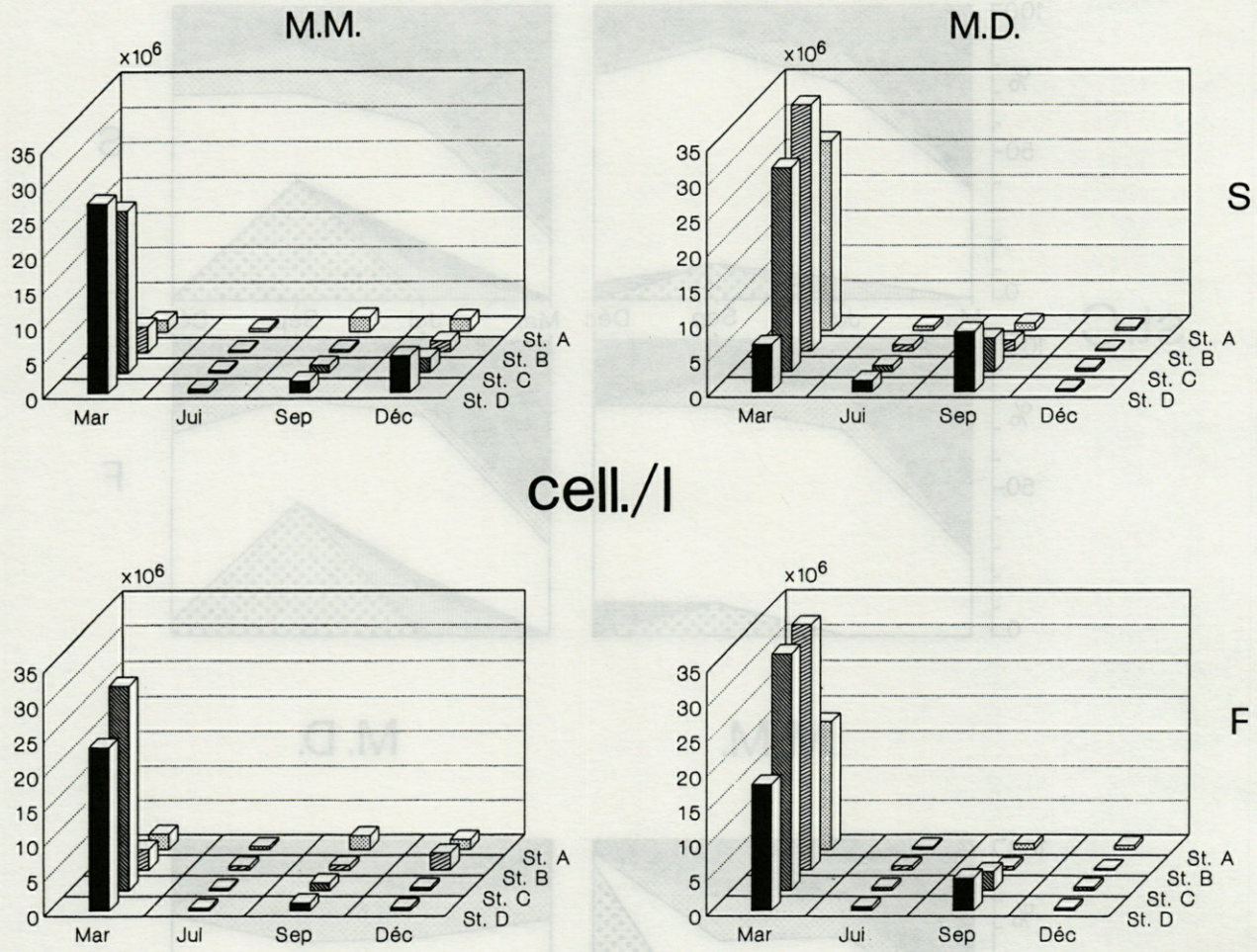


Fig. 7. – Histogrammes à 3 dimensions des valeurs d'abondance phytoplanctonique (cell./l x 10^6) obtenues pendant la marée montante (M.M.) et la marée descendante (M.D.), en surface (S) et au fond (F).

Tridimensional histograms of phytoplanktonic density values (cell./l x 10^6) at the surface (S) and at the bottom (F) of the water layer during flood-tide (M.M.) and ebb-tide (M.D.).

une certaine correspondance à cet égard. Pendant les « floraisons », il y a consommation d'une fraction importante d'oxygène photosynthétique, surtout pendant la nuit (Mozzi, 1964) : tout cela peut entraîner des discordances apparentes.

Phytoplancton

Le nombre des taxons récoltés dans les 4 stations atteint 202, se répartissant ainsi : *Cyanophyceae* 1, *Euglenophyceae* 1, *Dinophyceae* 17, *Chrysophyceae* 4, *Diatomeae* 141 (*Centrales* 47, *Pennales* 94), *Chlorophyceae* 19 (Tabl. I).

On ne doit pas surévaluer la prédominance des Diatomées, déjà mise en évidence par Marchesoni (1954) dans le Canale di Chioggia et récemment confirmée par Socal *et al.* (1986) dans une station le long du Canale delle Fosse. Dans cette classe, à côté d'espèces typiquement pélagiques, il y a beaucoup d'espèces le plus souvent benthiques ou épiphytes, qui appartiennent pour la plupart aux genres *Amphora* et *Nitzschia* et qu'on peut trouver en suspension à la suite du déplacement causé par des mouvements des masses d'eau. Bien sûr leur contribution à la biomasse est très importante : nous avons remarqué une présence plus significative dans les stations les plus intérieures (Tabl. I), surtout au jusant, lorsque les conditions hydrologiques sont les plus favorables à une remise en suspension du microphytobenthos.

La comparaison des échantillons récoltés dans les 4 stations pendant les phases de marée opposées a mis en évidence des différences substantielles dans la composition des communautés phytoplanctoniques (Fig. 5 et 6) et dans l'abondance des cellules végétales en suspension (Fig. 7).

Marée montante

Au fur et à mesure qu'on avance à l'intérieur de la lagune on remarque une diminution des Diatomées au bénéfice d'autres classes ou groupes systématiques comme, par exemple, les Cyano-

Tabl. II. Indices de diversité (bits) calculés dans les quatre stations pendant la marée montante (M.M.) et la marée descendante (M.D.), en surface (S) et au fond (F).

Diversity index calculated in the four stations at the surface (S) and at the bottom (F) of the water layer during flood-tide (M.M.) and ebb-tide (M.D.).

		MARS		JUIN		SEPTEMBRE		DECEMBRE	
		M.M.	M.D.	M.M.	M.D.	M.M.	M.D.	M.M.	M.D.
STATION A	S	1,90	0,90	2,24	3,23	3,64	4,51	2,02	3,60
	F	2,11	1,06	2,05	2,64	3,81	3,98	1,73	3,66
STATION B	S	1,68	1,33	2,79	3,61	3,77	3,68	1,94	3,45
	F	2,06	1,08	3,18	4,22	3,42	4,07	2,41	3,45
STATION C	S	1,47	1,35	3,49	4,46	4,00	4,16	3,47	3,80
	F	1,22	1,95	3,87	4,46	3,91	4,01	3,12	3,52
STATION D	S	1,43	2,91	3,59	4,79	4,25	4,45	0,75	3,59
	F	1,43	2,04	3,57	4,42	4,30	3,98	3,48	3,60

phycées en septembre et les Microflagellés en mars (Fig. 4). Beaucoup de formes, très petites (1-5 µm) et difficiles à classer (Throndsen, 1980), ont été ainsi dénommées; elles ont été signalées plusieurs fois et en grande quantité dans les milieux saumâtres de la Mer Adriatique septentrionale (Marzocchi *et al.*, 1980; Tolomio *et al.*, 1981; Solazzi *et al.*, 1981; Tolomio, 1988) et quelquefois elles peuvent jouer un rôle très important dans la biomasse végétale planctonique (Andreoli et Tolomio, 1985). Les Chlorophycées apparaissent pendant la saison d'été, en augmentant non seulement en pourcentage mais aussi en nombre d'espèces dans les stations C et D.

En juin les Dinophycées et les Euglénophycées présentent une répartition spatiale inverse; les Dinophycées sont plus abondantes dans la zone la plus proche du canal de communication avec la mer, à l'exception de quelques espèces signalées plus souvent dans les eaux oligohalines (*Peridinium incospicuum* Lemm., *P. volzii* Lemm.); les Euglenophycées, au contraire, se développent davantage dans les eaux moins salées provenant de l'arrière-pays.

Au cours des saisons, même parmi les Diatomées il y a des communautés différentes, comme la communauté à *Chaetoceros* en mars (la même chose a été signalée par Marchesoni (1954) dans la zone du Canale di Chioggia) et la communauté à *Rhizosolenia* en septembre.

Quelques espèces peuvent être très abondantes puisqu'elles sont déjà fréquentes dans les eaux marines en face de la lagune, comme, par exemple, *Leptocylindrus danicus* Cl., *Chaetoceros curvisetus* Cl.(en décembre seulement dans la st. A) et *Nitzschia seriata* Cl. (cette dénomination regroupe toutes les espèces de *Nitzschia*, qui appartiennent à la section *Pseudonitzschia*, groupe *seriata* : (Hasle, 1965), signalée dans toute la Mer Adriatique septentrionale (Voltolina 1969, 1970, 1971 a, 1971 b); dans d'autres cas, elles s'adaptent facilement aux conditions des eaux saumâtres comme *Skeletonema costatum* (Grev.) Cl., qui se développe d'une façon massive dans des eaux avec une salinité comprise entre 14 et 18 ‰ (Blanc et Leveau, 1970 a, 1970 b).

Marée descendante

La structure des populations est différente de celle qu'on peut observer pendant la marée montante surtout dans les stations extrêmes (St. A et St. D), où les variations qualitatives sont plus évidentes (Fig. 5 et 6).

Au mois de mars les Microflagellés dominent dans toutes les stations, à l'exception des eaux superficielles de la station D, où les Diatomées sont les plus nombreuses (Fig. 4), surtout avec *Skeletonema costatum* et quelques espèces du genre *Chaetoceros* (*Ch. fragilis* Meun., *Ch. paulseni* Ostf., *Ch. socialis* Laud., *Ch. wighami* Brightw.).

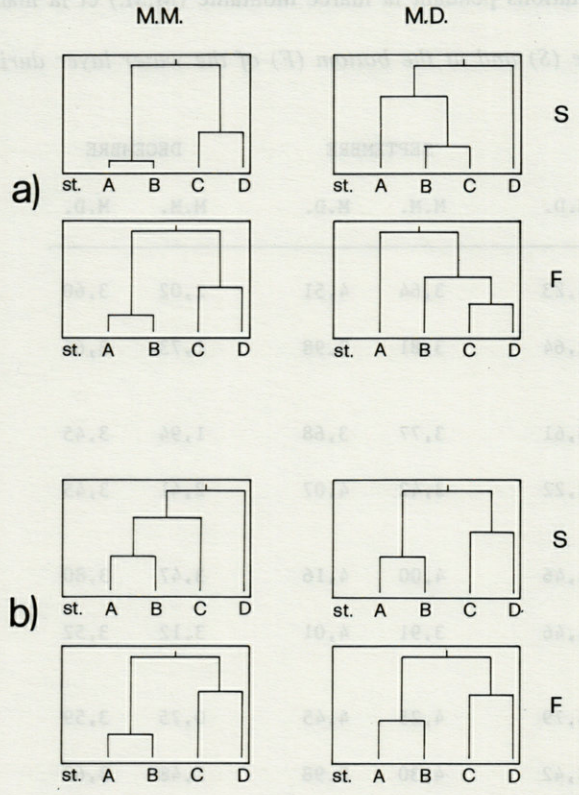


Fig. 8. – Dendogrammes de la classification hiérarchique des stations, obtenus par la matrice de distance qui décrit les paramètres ambiants (a) et le phytoplancton (b) dans chaque station au cours de la recherche (M.M. = marée montante; M.D. = marée descendante; S = surface; F = fond).

Dendrograms classifying the sampling stations obtained by differences matrices describing the environmental parameters (a) and the phytoplankton (b) for every station (M.M. = flood-tide; M.D = ebb-tide; S = surface; F = bottom).

En juin on note une considérable diminution de l'abondance phytoplanctonique due avant tout à la disparition de*Chaetoceros*, mais aussi à la diminution sensible des Microflagellés. Par ailleurs d'autres taxons, considérés comme thermophiles, apparaissent ou deviennent plus abondants comme les Chlorophycées (en particulier *Pediastrum boryanum* (Turp.) Menegh., *Ankistrodesmus falcatus* (Corda) Ralfs, *Crucigenia irregularis* Wille), quelques Euglenophycées (*Eutreptiella marina* Da Cunha) et, dans les stations les plus intérieures, *Peridinium incospicuum* Lemm. et *P. volzii* Lemm., 2 Dinophycées déjà mentionnées en marée montante.

En septembre on remarque le développement des Cyanophycées (*Chroococcus* sp., *Merismopedia* sp.), présentes, quelquefois d'une façon importante (plus de 2 x 10^6 cell./l), presque exclusivement dans les stations les plus intérieures (st. C et st. D). Les Diatomées présentent un grand nombre d'espèces, même si aucune ne prédomine : la preuve en est que l'indice de diversité est alors très élevé (Tabl. II : H > 3,5).

Dans la saison froide (décembre) on remarque une régression de beaucoup de taxons et une diminution quantitative de toute la population phytoplanctonique (Fig. 7) : seules, quelques *Pennales* naviculoïdes sont présentes de manière significative.

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Nous avons déjà confirmé l'absence d'un phytoplancton typique et exclusif des milieux saumâtres (Tolomio, 1976 a, 1977); néanmoins, parmi les espèces les plus tolérantes au point de vue écologique nous pouvons signaler des formes qui montrent, de part leur abondance et diffusion, une préférence nette pour les eaux mixohalines (Tolomio, 1978) et une présence constante aussi bien en marée montante qu'en marée descendante (*Navicula cryptocephala* Kg., *Amphora exigua* Greg., *Cylindrotheca closterium* (Ehr.) Reim. et Lew). A part ces espèces, le long du Canale delle Trezze, les communautés phytoplanctoniques changent par rapport à la direction du courant de marée étant donné que dans la même zone les espèces marines alternent périodiquement avec les espèces oligohalines. Ceci est très évident y compris à l'entrée d'autres bassins saumâtres de la Mer Adriatique (Tolomio, 1976 b, 1990; Cavolo *et al.*, 1986).

La « vivification » du bassin est liée, pour une bonne part, à des mécanismes de dispersion des particules à partir du canal vers les zones limitrophes : il y a un phénomène de « pompage » pendant le flot et de « piégeage » pendant le jusant (Di Silvio et d'Alpaos, 1972). D'autre part, pendant les périodes de syzygie, il y a un échange des eaux presque complet; ceci est très important non seulement pour les organismes sessiles mais aussi pour les organismes planctoniques, sujets à une sélection naturelle marquée (D'Ancona et Battaglia, 1962).

Les données obtenues par l'analyse des échantillons ont mis en évidence ce processus de différentiation. La prédominance d'un groupe systématique plutôt qu'un autre n'est pas liée seulement à la succession saisonnière, mais aussi au milieu, entendu comme espace, qui joue un rôle déterminant sur la survie des organismes les plus tolérants et sur la régression de ceux qui sont moins bien adaptés.

Bien que l'intensité des courants en syzygie ne permette pas une stratification très nette (Socal *et al.*, 1985), nous avons observé plusieurs fois une grande diversité structurelle entre les communautés de la surface et celles du fond (Fig. 5 et 6).

La permanence des espèces phytoplanctoniques dans les masses d'eau d'origine facilite leur survie, mais pas leur développement à l'extérieur du biotope et, en outre, justifie leur abondance dans les eaux exportées (Tolomio, 1976 b). Ceci contribue à expliquer quelques résultats, apparemment anormaux, relevés au cours des recherches effectuées sur le phytoplancton de la Valle di Brenta (Tolomio, 1988).

Le traitement informatique (*cluster analysis*) utilisé pour obtenir des classifications hiérarchiques, c'est-à-dire des classifications qui définissent des classes à mesure plus inclusives, a confirmé, au moyen du traitement automatique de toutes les informations disponibles, les hypothèses formulées à ce propos.

Les dendrogrammes relatifs aux données hydrologiques (Fig. 8 a) en marée montante mettent en évidence deux groupes de stations, aussi bien en surface qu'au fond : cette subdivision correspond à des caractéristiques bien distinctes de deux masses d'eau. Au contraire, en marée descendante la station D se distingue des autres stations en surface, la station A au fond : celles-ci sont situées respectivement dans la zone la plus éloignée et la plus proche de la communication avec la mer.

Les dendrogrammes relatifs au phytoplancton (Fig. 8 b) montrent toujours deux groupes de stations, constitués respectivement des stations les plus intérieures (st. C et st. D) et des stations les plus soumises à l'influence de la mer (st. A et st. B); en surface seulement, pendant le flot, la st. D est alors séparée des autres.

Dans les diagrammes de dispersion relatifs aux valeurs moyennes des variables ambiantes (Fig. 9), on peut identifier deux groupes distincts qui comprennent les quatre stations (surface et fond) dans les deux phases de marée.

L'ordonnance des matrices des variables du milieu (P.C.A.) relevées en marée montante prouve que la température et l'oxygène sont toujours liés par une relation inverse, avec une structure à gradient facile à trouver entre la st. C et la st. D. La chlorinité, qui présente les valeurs maximales à la st. A, tend toujours à diminuer vers l'intérieur (Fig. 10 a). En effet, l'ordonnance des stations reflète la description effectuée par la classification hyérarchique, où il est possible de distinguer deux groupes de stations.

Pendant la marée descendante l'oxygénation en surface est plus élevée à la st. C, en baissant vers l'intérieur et vers la st. A; pour la chlorinité on remarque le même comportement pendant la marée montante. Au fond, pour aucune des variables considérées, il n'existe de gradient (Fig. 10 a).

En ce qui concerne les populations phytoplanctoniques pendant le flot, l'ordonnance des matrices relatives aux classes taxinomiques (Fig. 10 b) a mis en évidence une structure comportant un gradient des Cyanophycées, des Euglenophycées et des Chlorophycées avec une diminution au fur et à mesure que l'on avance de la st. D à la st. A, en confirmation de leurs caractéristiques oligohalines. Le contraire se produit pour les Diatomées, surtout pour les espèces eupélagiques. Les Microflagellés, qui, pendant la marée montante, présentent le maximum à la st. C, au jusant dans les eaux de surface montrent un gradient de la st. A à la st. D. Au contraire, pour les autres classes, il n'est pas possible de définir un gradient, peut-être à cause de conditions hydrologiques particulières qui se produisent pendant les phases d'inversion de direction du courant de marée. Au fond on peut reconnaître un gradient pour les Chlorophycées (de la st. D à la st. A) et, dans le sens opposé, pour les Chrysophycées.

En conclusion, la distribution des cellules phytoplanctoniques, même sur une petite échelle, est influencée surtout par la concentration haline, qui représente dans tous les bassins saumâtres un facteur très important pour la sé-

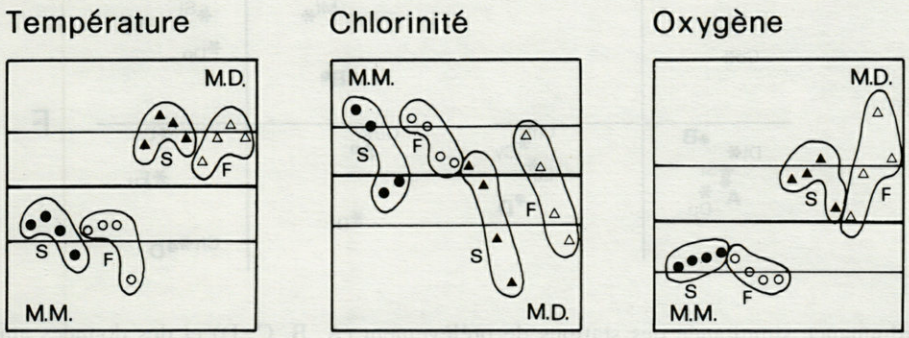


Fig. 9. – Diagrammes de dispersion relatifs aux valeurs moyennes des variations ambiantes (température, chlorinité, oxygène dissous) dans les quatre stations pendant la marée montante (● = eaux de surface; ○ = eaux de fond) et la marée descendante (▲ = eaux de surface : △ = eaux de fond).

Straggling diagrams relative to the average values of environmental parameters (temperature, chlorinity, dissolved oxygen) in the four stations at the surface of the water (● = flood-tide; ▲ = ebb-tide) and at the bottom (○ = flood-tide; △ = ebb-tide).

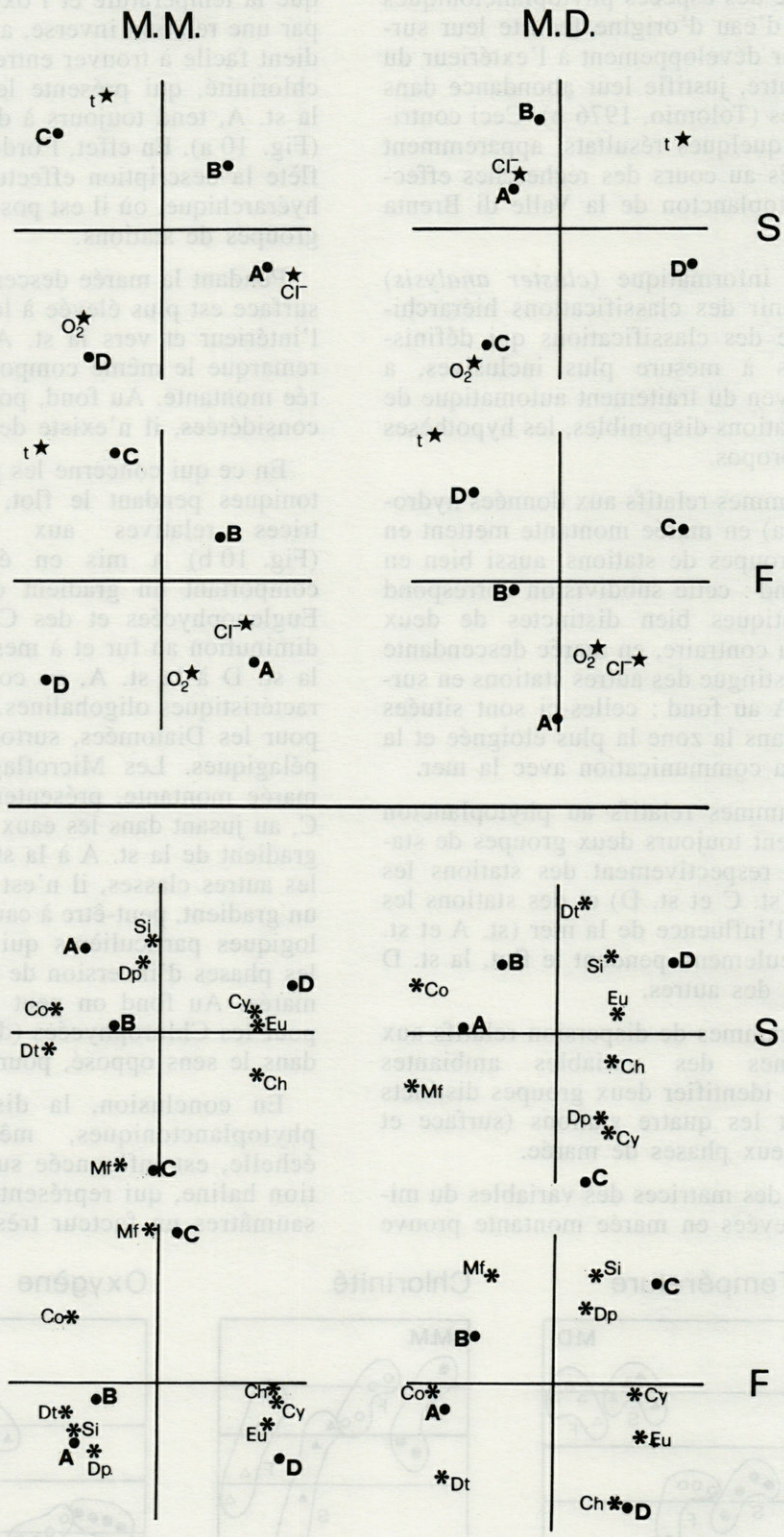


Fig. 10. – a, Ordonnance simultanée des stations de prélèvement (A, B, C, D) et des données ambiantes (t °C, Cl^-, O_2), obtenue par la technique « biplot »; b, ordonnance simultanée des stations de prélèvement (A, B, D, D) et des données relatives au phytoplancton (Cy = Cyanophycées; Eu = Euglénophycées; Dp = Dinophycées; Dt = Diatomées; Si = Silicoflagellés; Co = Coccolithophorides; Ch = Chlorophycées; Mf = Microflagellés).

a, Simultaneous arrangement of the sampling stations (A, B, C, D) with the environmental parameters (t °C, Cl^-, O_2), obtained by « biplot technique »; b, simultaneous arrangement of the sampling stations (A, B, C, d) with the phytoplanktonic data (Cy = Cyanophyceae; Eu = Euglenophyceae; Dp = Dinophyceae; Di = Diatomophyceae; Si = Silicoflagellatae; Co = Coccolithinae; Ch = Chlorophyceae; Mf = Microflagellatae).

lection biologique. D'ailleurs, l'indice de diversité baisse le plus souvent lorsque la salinité augmente (Socal *et al.*, 1987); en effet, en avançant vers des zones caractérisées par des eaux diluées, même s'il y a une régression de nombreuses espèces marines, la contribution des taxons d'eau douce, répandus passivement dans le bassin lagunaire, est considérable et souvent bien plus importante.

BIBLIOGRAPHIE

ANDREOLI C.et C. TOLOMIO, 1985. Indagine preliminare sulla biomassa fitoplanctonica in Val Dogà (Laguna di Venezia). *Oebalia* **11** : 157-165.

AA.VV., 1979. Le correnti di marea nella Laguna di Venezia. Ministero Lavori Pubblici (Ed.), Ist. Idraulica Univ. Padova : 1-95.

BARILLARI A., F. BIANCHI, A. BOLDRIN, F. CIOCE, A. COMASCHI SCARAMUZZA, S. RABITTI et G. SOCAL, 1985. Variazioni dei parametri idrologici, del particellato e della biomassa fitoplanctonica durante un ciclo tidale nella laguna di Venezia. Atti VI° Congr. A.I.O.L. : 227-234.

BLANC F. et M. LEVEAU, 1970 a. Effets de l'eutrophie et de la dessalure sur les populations phytoplanctoniques. *Mar. Biol.* **5** : 283-293.

BLANC F. et M. LEVEAU, 1970 b. Eco-physiologie des populations phytoplanctoniques dans les milieux eutrophiques. *Tethys* **2** : 321-328.

BRUNETTI R., M. MARIN, L. BEGHI et M. BRESSAN, 1983. Study of the pollution in the Venetian Lagoon's lower basin during the period 1974-1981. *Riv. Idrobiol.* **22** : 27-58.

CAVOLO F., M. MARZOCCHI, A. SOLAZZI, C. TOLOMIO, 1986. Ciclo nictemerale del fitoplancton e dei principali fattori chimico-fisici nella Sacca del Canarin (giugno 1978). *Archo Oceanogr. Limnol.* **20** : 245-257.

CESCON B., U. DE ANGELIS, L. IOVENITTI, A. ISOLATI, S. ALFASSIO GRIMALDI et G. MAGAZZU', 1978. The modelling of the trophic behaviour of the Venice lagoon. Math. Models Mar. Ecosystems Messina oct. 1978 : 135-156.

D'ANCONA U., A. FAGANELLI et F. RENZOLI, 1951. Il trofismo della Laguna Veneta e la vivificazione marina. *Verh. Int. Verein. Limnol.* **11** : 88-123.

D'ANCONA U. et B. BATTAGLIA, 1962. Le lagune salmastre dell'Alto Adriatico, ambiente di popolamento e di selezione. *Pubbl. Staz. Zool. Napoli* **32** : 315-335.

DE MARCHI L., 1904. La morfologia lagunare e il regime stazionario di marea. *Atti R. Ist. Ven. Sci. Lett. Arti* **64** : 683-714.

DI SILVIO G. et L. D'ALPAOS, 1972. Il comportamento della Laguna di Venezia esaminato col metodo propagatorio unidimensionale. Ist. Ven. Sci. Rapporti e Studi **5** : 107-139.

DORIGO L., 1961. Le correnti di marea nei porti e nella laguna di Venezia. *Ist. Ven. Sci. Lett. Arti Rapporti Preliminari* **1** : 127-175.

FAGANELLI A., 1949. Osservazioni sull'andamento della salinità e della ossigenazione nel porto-canale e nella laguna di Chioggia. *Atti Ist. Ven. Sci. Lett. Arti* **108** : 55-63.

FAGANELLI A., 1950. Influenza della marea su alcune caratteristiche chimiche delle acque lagunari. *Atti Ist. Ven. Sci. Lett. Arti* **109** : 327-331.

FAGANELLI A., 1954. Il trofismo della Laguna Veneta e la vivificazione marina, I° – Ricerche idrografiche. *Archo Oceanogr. Limnol.* **9** : 19-112.

GREEN E.J. et D.E. CARRIT, 1967. New tables for oxygen saturation of sea water. *J. Mar. Res.* **25** : 140-147.

HASLE G.R., 1965. *Nitzschia* and *Fragilariopsis* species studied in the light and electron microscopes. II. The Group *Pseudonitzschia. Skr. Norske Vidensk. Akad. Oslo I. Mat. Nat. Kl. N.S.* **16** : 1-48.

LAGONEGRO M. et E. FEOLI, 1986. Analisi multivariata di dati. Libreria Goliardica Press, Trieste, 182 p.

LENZI GRILLINI C., A. SOLAZZI et C. TOLOMIO, 1978. Norme per la raccolta, la conservazione e lo studio del fitoplancton. *In* : Metodi per lo studio del plancton e della produzione primaria. Ed. par G. Magazzù, Edizioni GM, Messina, 9-18.

MARCHESONI V., 1954. Il trofismo della Laguna Veneta e la vivificazione marina. III – Ricerche sulle variazioni quantitative del fitoplancton. *Archo Oceanogr. Limnol.* **9** : 153-285.

MARZCCHI M., C. TOLOMIO, A. SOLAZZI et F. CAVOLO, 1980. Delta del Po. I° – Ricerche fitoplanctoniche e idrologiche nella Sacca de Canarin (Novembre 1976 – Ottobre 1977). *Nova Thalassia* **4** : 17-29.

MOSETTI F., 1958. Le maree dell'Adriatico. *Atti Ist. Ven. Sci. Lett. Arti* **117** : 291-306.

MOZZI C., 1958. Alotermogramma delle acque della Laguna di Venezia. Atti Ist. Ven. Sci. Lett. Arti **116** : 193-202.

MOZZI C., 1959. Osservazioni sull'andamento della temperatura e della salinità delle acque lagunari di Chioggia in rapporto alle fasi lunari durante il 1957. *Atti Ist. Ven. Sci. Lett. Arti* **117** : 27-37.

MOZZI C., 1964. Osservazioni sul contenuto in ossigeno disciolto delle acque delle valli da pesca durante l'estate in occasione di « fioriture » di fitoplancton. *Atti Ist. Ven. Sci. Lett. Arti* **122** : 459-472.

PICOTTI M., 1934. Il regime termico delle acque della Laguna Veneta. *Atti Ist. Ven. Sci. Lett. Arti* **94** : 87-103.

POLLI S., 1952. Propagazione della marea nella Laguna di Venezia. *Ann. Geofisica* **5** : 273-292.

POLLI S., 1955. Ambiente luminoso subacqueo nella Laguna di Venezia. *Archo Oceanogr. Limnol.* **10** : 1-27.

SHANNON C.E., 1948. A mathematical theory of communication. *Bell Syst. Tech. J.* **27** : 379-423.

SOCAL G., L. GHETTI, A. BOLDRIN et F. BIANCHI, 1985. Ciclo annuale e diversità del fitoplancton nel porto-canale di Malamocco (Laguna di Venezia). *Atti Ist. Ven. Sci. Lett. Arti* **143** : 15-30.

SOCAL G., M. PELLIZZATO, L. DA ROS, 1986. Analisi qualitativa del fitoplancton in acque utilizzate per la molluschicoltura (Laguna di Venezia-Bacino Meridionale). Soc. Ven. Sc. Nat. **11** : 143-150.

SOCAL G., F. BIANCHI, A. COMASCHI SCARAMUZZA et F. CIOCE, 1987. Spatial distribution of plankton communities along a salinity gradient in the Venice lagoon. *Archo Oceanogr. Limnol.* **21** : 19-43.

SOLAZZI A., C. TOLOMIO, M. MARZOCCHI, C. SALAFIA, F. CAVOLO et M. MONTRESOR, 1981. Delta del Po. I° – Ricerche fitoplanctoniche e idrologiche nella Sacca del Canarin (Novembre 1978 – Ottobre 1979). *Nova Thalassia* **5** : 19-30.

THRONDSEN J., 1980. Bestemmese av marine nakne flagellater. *Blyttia* **38** : 189-207.

TOLOMIO C., 1976 a. Problematica e dinamica del fitoplancton nelle acque salmastre. *Archo Oceanogr. Limnol.* **18** suppl. : 343-356.

TOLOMIO C., 1976 b. Su la vivificazione marina attraverso il porto-canale di Primero (Laguna di Grado). *Boll. Pesca, Piscicol. e Idrobiol.* **16** : 319-327.

TOLOMIO C., 1977. La laguna salmastra e le sue alghe. *Natura e Montagna* **3** : 31-39.

TOLOMIO C., 1978. Catalogo delle Diatomee e delle Peridinee più significative segnalate nelle acque salmastre italiane. *Mem. Biol. Mar. e Oceanogr.* **8** : 129-150.

TOLOMIO C., 1988. Il fitoplancton della Valle di Brenta (Laguna di Venezia). Indagini stagionali : Giugno 1980-Marzo 1982. *Archo Oceanogr. Limnol.* **21** : 117-150.

TOLOMIO C., 1990. Premières observations sur le phytoplancton du lac côtier de Varano (Foggia). Eté 1983. *Cah. Biol. Mar.* **31** : 65-74.

TOLOMIO C., F. CAVOLO, M. MARZOCCHI et A. SOLAZZI, 1981. Delta del Po II° – Ricerche fitoplanctoniche e idrologiche nella Sacca del Canarin (Novembre 1977 – Ottobre 1978). *Nova Thalassia* **5** : 5-17.

UTERMOHL H., 1958. Zur Vervollkommung der quantitative Phytoplankton-Methodik. *Mitt. Int. Verein. Limnol.* **9** : 1-38.

VERCELLI F., 1950. Trasparenza e colore delle acque della Laguna di Venezia. *Archo Oceanogr. Limnol.* **7** : 3-16.

VOLTOLINA D., 1969. Distribuzione quantitativa e qualitativa del fitoplancton nell'Adriatico settentrionale. I : estate 1965. *Archo Oceanogr. Limnol.* **16** : 173-187.

VOLTOLINA D., 1970. Distribuzione quantitativa e qualitativa del fitoplancton nell'Adriatico settentrionale. II : autunno 1965. *Archo Oceanogr. Limnol.* **16** : 227-246.

VOLTOLINA D., 1971 a. Distribuzione quantitativa e qualitativa del fitoplancton nell'Adriatico settentrionale. III : inverno 1966. *Archo Oceanogr. Limnol.* **17** : 71-93.

VOLTOLINA D., 1971 b. Distribuzione quantitativa e qualitativa del fitoplancton nell'Adriatico settentrionale. IV : primavera 1966. *Archo Oceanogr. Limnol.* **17** : 169-177.

VOLTOLINA D., 1973. Phytoplankton concentration in the Malamocco Channel of the Lagoon of Venice. *Archo Oceanogr. Limnol.* **18** : 1-18.

VOLTOLINA D., 1975. The phytoplankton of the Lagoon of Venice : November 1971-November 1972. *Publ. Staz. Zool. Napoli* **39** : 206-340.

Reçu le 10 juin 1991; received June 10, 1991
Accepté le 2 mars 1992; accepted March 2, 1992

VIE MILIEU, 1993, 43 (1) : 27-41

THE USE OF HISTORICAL DATA IN THE ECOLOGICAL ZONATION OF RIVERS : THE CASE OF THE 'TERN ZONE'

J. ROCHÉ

Laboratoire d'Ecologie de l'Université de Bourgogne, BP 138, 21004 Dijon and Comité Départemental de Protection de la Nature et de l'Environnement de Loir-et-Cher, Centre Administratif, 41011 Blois Cédex, France

Address for contact : Maison du Fumemorte, Route du Vaccarès, 13200 Arles, France

RIVIÈRES
ZONATION ÉCOLOGIQUE
STERNES
PAYSAGES FLUVIAUX
HISTOIRE
MOULINS-BATEAUX

RÉSUMÉ – L'étude de la distribution ancienne et actuelle des colonies de reproduction de la Sterne Pierregarin (*Sterna hirundo)* le long des cours d'eau d'Europe révèle l'existence d'une «zone à Sternes» située dans les cours moyens inférieurs des grands fleuves. Indicatrice d'un style de dynamique fluviale anastomosé, l'espèce est aussi un descripteur de l'instabilité du milieu. Des moulins-bateaux, étudiés par divers auteurs dans le cadre de recherche en archéologie industrielle, ont flotté sur les fleuves entre les Xe et XIXe siècles; ils sont aussi présentés comme des descripteurs de cette instabilité et montrent une grande analogie de distribution avec les Sternes. Ce sont en outre des «traceurs historiques» qui peuvent témoigner de cette instabilité avant les grands aménagements du XIXe siècle (endiguement, canalisation...) et par conséquent renseigner sur la distribution probable des Sternes le long des fleuves il y a près d'un millier d'années. L'étude valide ainsi un modèle de zonation ornithologique proposé par ailleurs (Roché et Frochot 1989) et plaide en faveur d'une approche pluridisciplinaire des écosystèmes fluviaux intégrant la dimension historique (la molinologie notamment).

RIVERS
ECOLOGICAL ZONATION
TERNS
ALLUVIAL LANDSCAPE
HISTORICAL DATAS
BOAT-MILLS

ABSTRACT – Distribution of ancient and actual colonies of Common Tern (*Sterna hirundo*) is studied along European watercourses and lead to the concept of a "Tern zone", generally situated in the lower middle reaches of large rivers. *Sterna hirundo* is considered as a good indicator of anastomosed river pattern and chanel instability so as boat-mills, an original type of water mill which was floating on rivers from Xth to XIXth century. Both show similar distribution pattern. Boat-mills are also witnesses of this instability during a period of history without important hydraulic engineering and suggest a picture of the probable distribution of *Sterna hirundo* along european rivers during the last millenary. The present paper is a contribution to a general ornithological zonation described elsewere (Roché & Frochot 1989), and invites to multidisciplinary research upon fluvial ecosystem where history, and particularly molinology, takes a good place.

INTRODUCTION

The animal and plant populations of rivers, and particularly the invertebrates and fish, have frequently been described in terms of ecological zones. This approach, that aims to identify supposedly homogeneous stretches of river within the upstream-downstream gradient, has tended to be abandoned over the last ten years in favour of more subtle theories adapted to the concept of gradient, such as that of the "river continuum concept" (Vannote *et al.* 1980, Minshall *et al.* 1985) or of "nutrient spiralling" (Newbold *et al.* 1981, Elwood *et al.* 1983).

Zonation does however remain an interesting concept in the case of riverine birds. The perception that these semi-aquatic animals have of their environment includes both the water course itself and its surroundings, which makes them particularly good indicators of the interactions between the river and its valley. Nevertheless, this approach has been little explored in the riverine environment. Ornithological studies on habitat subdivision (Blondel 1980), on connections between habitats (Joachim 1987) and of edge effects (Frochot & Lobreau 1987) have gained interest with the development of research on "landscape ecology" (Forman & Godron 1981), but they have usually been situated away from riverine areas;

whereas works carried out on riverine landscapes (Amoros *et al.* 1988; Décamps & Naiman 1989) provide information on their structure and dynamics (Pautou & Decamps 1985), but rarely involve studies of birds (Joachim 1986, Roché 1986, Décamps *et al.* 1987).

In a previous work (Roché & Frochot 1989), a proposal was made to establish a parallel between the four main types of fluvial dynamics (torrents, braided rivers, anastomosing rivers and meanders), Huet's (1949) four fish zones (the *Salmo trutta, Thymallus thymallus, Barbus barbus* and *Abramis brama* zones), and four ornithological zones (the *Cinclus cinclus*, *Actitis hypoleucos*, *Sterna* spp. and *Fulica atra* zones). Few references have been made to such analogies. A few works have attempted to find relations between various zonation schemes (e.g. Illies 1961), but most try to define a classification that is as general as possible, using pertinent criteria such as the physical properties of the water course (Illies 1961, Statzner & Higler 1986), the fish populations (Huet 1949), or invertebrates (Vaillant 1967, Verneaux 1973), or else discuss the possibilities of applying existing zonations to various regions of the world (Harrison 1975, Culp & Davies 1982).

These zones are also frequently altered by many types of engineering works (canalisation, bank protection, gravel extraction, etc...), some of them ancient (e.g. mediaeval embankments), which make it difficult to describe their true ecological potential. We are only starting to understand, from a historical perspective, what effect such management has on habitats and riverine communities : on the configuration of water courses in urban environments (Fortuné 1986), on the dynamics of fluvial landscapes (Décamps *et al.* 1988), on aquatic ecosystems and plant succession (Bravard *et al.* 1986), on invertebrate populations (C.T.G.R.E.F. 1976) or on fish (Sedell & Luchesa 1981, Thibault & Rainelli 1986).

The subject of this work will be considered from both the ecological and the historical perspectives. The first aim is to confirm the ornithological zonation scheme on water courses. The existence of a common sandpiper (*Actitis hypoleucos*) zone of French and European rivers has previously been demonstrated (Roché 1989) and its analogy with the grayling (*Thymallus thymallus*) zone and the braided river zone has been discussed. In this work, a test will be made of existence of a "tern zone" by analysing the distribution of the common tern (*Sterna hirundo*) throughout Europe. The second aim will be to show how, on the basis of the ecological requirements of the species, and via fluvial archaeology, it is possible to advance hypotheses on the past distribution and therefore the extent of the tern zone. Thirdly, a wider historical approach to fluvial activities will provide information on the probable changes to the bird communities of this very unusual zone in the altitudinal gradient of rivers, which is particularly threatened at present.

1. FROM THE BIOLOGICAL INDICATOR TO THE FUNCTION DESCRIBER

1.1. The problem

The common tern is a widely distributed species in Europe, but is mainly coastal (Cramp 1985, Géroudet 1972, Glutz & Bauer 1982). It can nest in very varied habitats, including rivers, where it has been recorded as from the 19th century (e.g. Millet 1828, Ternier 1897). Studies on the riverine environment are however recent and concern mainly the abundance of populations and breeding biology. Very few authors have yet envisaged describing the fluvial habitat.

With their altitudinal gradient, rivers lend themselves to the study of ecological niches and the habitat amplitude of species. For this reason, research has been carried out with the aim of defining the distribution of populations of the common tern in natural sites along water courses in Europe, with the view of assessing the indicator value of the species.

1.2. Methods

The only distribution maps currently available for the whole of Europe are those of Voous (1960) and Cramp (1985), which are too diagrammatic for the purposes envisaged here.

The various national atlases are better sources. These exist for France (Spitz 1963, Muselet 1983), Benelux (Rappe 1969), Romania (Papadopol 1966), Central Europe (Glutz & Bauer 1982), Italy (Bogliani 1986), Switzerland (Bruderer & Schmid 1988). As the populations are on the whole well monitored by observers at the present time, questionnaires sent to ornithologists likely to provide information stressed the search for old breeding records, so as to provide as wide a possible impression of the ecological niche of this species on water courses.

1.3. Results

The review of information on the past and present distribution of the common tern (Fig. 1) de-

Fig. 1. – Geographical distribution of Common Tern (*Sterna hirundo*) colonies mentioned along European rivers from mid XIXth century to the end of XXth century. • Mention of a precise site. ...?... Mention of a river section (site not precised).

monstrates the importance of the following habitat features :

— The size of the water course : the largest rivers are the most frequented. Five main river courses (Loire, Rhine, Danube, Po and Vistula) with some of their major tributaries harbour almost all the colonies. In total, common terns are or have been recorded on about fifty rivers in Europe (Table 1), totalling 4000 km of river course. The fluvial habitat of this tern seems extremely restricted compared to the total length of the hydrographic network.

— The hydrological regime : this can be very varied, from the *nival* type (middle Rhine and Danube), *nivo-pluvial* (Po), *pluvio-nival* (Vistula) to *pluvio-oceanic* (middle Loire) (Pardé 1933). Terns can therefore adapt their breeding to very different flooding regimes, including those with peak discharges in April, May and June. Mediterranean river courses are not however favoured. In part this results from their geographical location (from the data of Cramp (1985), numbers decrease from north to south on the whole), but also no doubt because of their violent and fluctuating hydrological regime.

— The fluvial dynamics : this is the main factor explaining the distribution of colonies. Terns generally exploit a restricted part of the altitudinal gradient of rivers : the lower middle reaches. At this level, the river comprises not only a main course, with many islands and sand banks, but also numerous interconnected side branches, that are stable, have slow currents and fine sediments and provide conditions allowing the colonisation of various belts of aquatic vegetation on flat shorelines. Such formations, known as anastomosing channels by geomorphologists (Fig. 2), occur where the conditions of slope, discharge and sediment load do not yet allow the formation of true meanders, but lead the river to make many wanderings in the valley (Schumm 1977). This intermingling of the river and the adjacent habitats distinguishes the anastomosing zone from that of braided channel, which is situated further upstream and where the side channels are more mobile, are contained within the river bed and only enclose small islands. In contrast, in the anastomosing channel zone, the entire flood plain is greatly modelled by the river dynamics. The branches of the river show different stages of development, largely determined by their type and the degree of connection that they have with the main channel (Bravard *et al.* 1986, Amoros *et al.* 1988). Such fluvial dynamics provide terns with several advantages :

1) the islands in the river are renewed sufficiently often to remain in an immature, bare state, suitable for the installation of colonies, and are sufficiently numerous to provide room for viable populations. They also provide protection from terrestrial predators and human disturbance. In addition, they are nesting sites that are not favoured by other gulls and terns, except for the little tern (*Sterna albifrons*), which is smaller, breeds later and whose colonies are located closer to the water (Bobliani & Barbieri 1982, Talpeanu 1965).

2) the interconnecting branches provide varied fishing grounds where competition for food is lower than in true meanders that are colonized by many insectivorous and piscivorous birds. Competition with the little tern even seems to be limited by different daily activity patterns : on the Vistula in summer, for example, little terns visit the side channels mainly in the afternoon and the common tern mainly in the evening (Dobrowolski 1964).

3) the diversity of river bed morphology and the many edge effects created by the ramifications of the river channel across the flood plain, make this a zone with great biological productivity, greater than that of the braided channel zone and capable of supporting populations of colonial water birds.

Detailed research on the distribution of colonies along the River Po (Fasola & Bogliani) largely confirm the above statements. These authors correlated the abundance of terns along this river with four main factors : the extent of sand and gravel banks (essential), the abundance of large islands, the development of a great length of gently sloping shoreline and the existence of areas of water away from the main channel. The extent of shallow water would also appear very important for fishing. What is called here the "tern zone" along a river course, thus corresponds fairly well with what geomorphologists call the "anastomosing river zone". The distribution of terns (*S. hirundo* and also *S. albifrons*), along river courses is thus mainly determined by that of the anastomosing river zone, with colonies grouped into one main zone (Loire, Vistula, Warta) or spread over several area such as on the Po (Bogliani & Barbieri 1982, Fasola & Bogliani 1984)

Examination of the fluvial distribution of the common tern shows that these birds are not only biological indicators (*sensu* Blandin 1986) restricted to particular types of fluvial landscape, but also function describers (*sensu* Bournaud & Amoros 1984), because the survival of their populations depends on the dynamics of the fluvial system, particularly the maintenance of its instability. The frequent shifts of colonies between sites, and the high frequency of replacement clutches, show the extent to which these birds are adapted to breeding in a constantly changing environment.

1.4. Application

Monitoring breeding populations of common terns could be a method for assessing the "state

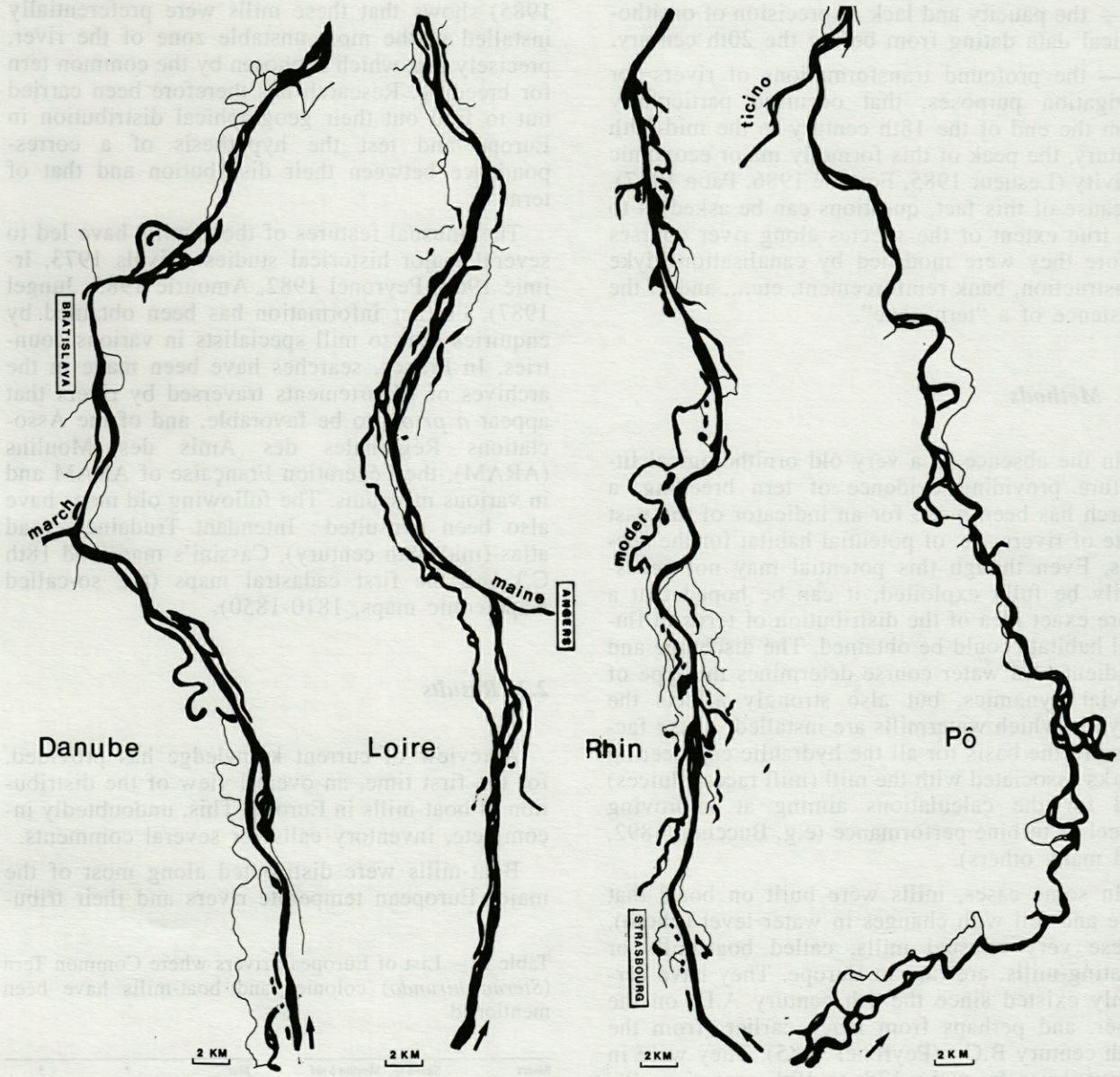


Fig. 2. – Four examples of anastomosed section of large European rivers along which Common Tern (*Sterna hirundo*) is breeding.

of health" of anastomosing river courses. Although many causes, such as mortality on migration or on the wintering grounds, or illegal shooting, could explain fluctuations in fluvial populations, the main causes at present are habitat degradation : canalisation of minor channels, discharge regulation, stabilisation of islands, drainage and siltation of former river channels. Annual censuses of the remaining large fluvial populations (Vistula, Danube, Po and Loire basins) would provide information on the changes in habitat quality and fluvial dynamics, particularly when major engineering projects are envisaged (major dams on the Loire, Allier and Danube, wide berth canals).

2. FROM THE FUNCTION DESCRIBERS TO THE "HISTORICAL TRACER"

2.1. The problem

The description of the distribution of the common tern in riverine habitats meets with two main difficulties :

— the paucity and lack of precision of ornithological data dating from before the 20th century.

— the profound transformations of rivers for navigation purposes, that occurred particularly from the end of the 18th century to the mid-19th century, the peak of this formerly major economic activity (Lesueur 1985, Fortuné 1986, Paon 1987). Because of this fact, questions can be asked as to the true extent of the species along river courses before they were modified by canalisation, dyke construction, bank reinforcement, etc..., and of the existence of a "tern zone".

2.2. *Methods*

In the absence of a very old ornithological literature providing evidence of tern breeding, a search has been made for an indicator of the past state of rivers, i.e. of potential habitat for the species. Even though this potential may not necessarily be fully exploited, it can be hoped that a more exact idea of the distribution of terns in fluvial habitats could be obtained. The discharge and gradient of a water course determines the type of fluvial dynamics, but also strongly affects the ways in which watermills are installed. These factors are the basis for all the hydraulic engineering works associated with the mill (mill races, sluices) and for the calculations aiming at improving wheel or turbine performance (e.g. Buccheti 1892, and many others).

In some cases, mills were built on boats that rose and fell with changes in water level (photo). These very unusual mills, called boat-mills or floating-mills, are rare in Europe. They have certainly existed since the 7th century A.D. on the Tiber, and perhaps from much earlier (from the 10th century B.C.) (Peyronel 1985). They were in frequent use from the 12th to 19th centuries, disappeared in France at the start of the 20th century (Roché 1985), but survived in a few regions of Europe, notably Yugoslavia, where they have just been rediscovered (Rivals 1990). Research carried out on the lower reaches of the Doubs (Roché 1985) shows that these mills were preferentially installed in the most unstable zone of the river, precisely that which is chosen by the common tern for breeding. Research has therefore been carried out to find out their geographical distribution in Europe and test the hypothesis of a correspondence between their distribution and that of terns.

The unusual features of these mills have led to several major historical studies (Rivals 1973, Irimie 1969, Peyronel 1982, Amouric 1985, Jungel 1987). Further information has been obtained by enquiries sent to mill specialists in various countries. In France, searches have been made in the archives of départements traversed by rivers that appear *a priori* to be favorable, and of the Associations Régionales des Amis des Moulins (ARAM), the Fédération Française of ARAM and in various museums. The following old maps have also been consulted : Intendant Trudaine's road atlas (mid-18th century), Cassini's map (end 18th C.) and the first cadastral maps (the so-called Napoleonic maps, 1810-1850).

2.3. *Results*

A review of current knowledge has provided, for the first time, an overall view of the distribution of boat-mills in Europe. This, undoubtedly incomplete, inventory calls for several comments.

Boat-mills were distributed along most of the major European temperate rivers and their tribu-

Table I. – List of European rivers where Common Tern (*Sterna hirundo*) colonies and boat-mills have been mentioned.

Rivers	Sterna sp.	Moulins à nef
Aar	**	•
Adige	•	***
Agoût	-	•
Ain	(*)	•
Allier	**	•
Bodrog	-	•
Brenta	-	•
Bug	**	-
Cher	-	•
Danube (Donau)	***	***
Dordogne	-	•
Doubs	•	**
Drava	•	•
Duero	-	•
Durance	**	•
Ebro	•	•
Elbe (Labe)	•	•
Enns	-	•
Enza	•	-
Garonne	•	***
Guadiana	(*)	•
Hron	•	-
Inn	•	•
Isar	•	•
Isère	-	•
Koros	•	•
Lech	•	-
Loire	***	***
Lot	-	•
Malina	•	-
Marne	-	•
Meuse (Maas)	-	•
Morava (CSK)	-	•
Morava (YU)	-	•
Mulde	-	•
Mur	•	•
Muresul (Maros)	-	•
Narew	**	-
Odra (Oder)	•	•
Olful	•	•
Piave	•	-
Parma	•	-
Pilica	•	-
Pô	***	***
Poprad	•	-
Rhin (Rhein)	***	***
Rhône	•	***
Salzach	•	•
Saône	•	•
Save	•	•
Seine	-	•
Siretul	-	•
Somesul (Szamos)	-	•
Stura	•	-
Tagliamento	•	-
Tanaro	•	**
Tarn	-	•
Taro	**	-
Tevere	-	•
Thaya (Dyje)	•	•
Ticino	•	-
Tisza	**	•
Torysa	•	-
Touvre	-	•
Vah	**	•
Warta	***	-
Weser	-	•
Wisly	***	•

*** Très abondant ** Abondant * Rare
( ) Sterna albifrons

Fig. 3. – Geographical distribution of boat-mills mentioned along European rivers from IXth century to the beginning of XXth century. • Mention of a precise site ...?... Mention of a river section (site not precised).

taries : the Garonne, Loire, Rhône and Seine in France and the Rhine, Danube, Po, Vistula and Elbe in the rest of Europe (Fig.3). In total about fifty water courses are involved (Table I), which is very few compared to the total hydraulic power available from European rivers. The factors that best explain this distribution and those which determine the precise sites of installation, seem closely related to the instability of the water regime. Several arguments support this assertion :

1) Floating mills occurred mainly on the lower-mid reaches of major rivers. They were abundant in the plain areas with a strong gradient (0.2 to 1 % on the Rhine, 0.2 to 0.3 % on the Elbe, 0.5 to 1 % on the Mulde and 0.3 % on the Weser), which corresponds well with the anastomosing zone. The boat-mills were difficult to install in the braided river zone situated upstream for various reasons, including : the low discharge, the shallowness making it difficult to move the mill, the use of the river for unrafted log floating (e.g. on the Yonne, Cure and Bienne in France) and especially because at this degree of gradient, torrential tributaries occur, on which it is possible to install fixed mills, that are less fragile and more productive. Downstream, in the meander zone, the floating-mill is less effective. Attempts to use such mills on the lower reaches of the Thames in the 16th and then 18th centuries thus met with failure (Peyronel 1982) as they did on the lower Rhône near Arles in 1778 "*la pente des eaux n'étant pas assez forte ni près la ville ni au quartier appelé la Cape pour faire tourner les rouages*" (in Amouric 1985). On the lower Loire, fixed mills on the banks are specifically mentioned (Fraysse & Fraysse 1967), whereas there is no such mention for the middle reaches. Wherever they were installed these mills considerably hindered navigation. They were a necessary evil that numerous laws attempted to restrict. For all these reasons, the number of floating mills remained low on the furthest upstream and downstream parts of rivers.

2) They used a very specialised technology. They could have one or two wheels, one or two boats, and could be anchored either to the bank, to a stake set in mid-stream, or underneath a bridge, but in all cases the boat was designed to derive maximum advantage from the extremely variable energy available in certain sections of rivers. Wherever the water regime allowed (moderate to low instability), fixed installations on the banks replaced them. The mills on the upper reaches of the Garonne at Toulouse were a good example of this phenomenon : they appeared very early (end of the 11th century) in considerable numbers (more than 60) in a braided channel zone rather than an anastomosing river section, and nearly all disappeared in less than a century to be replaced by fixed mills (Peyronel 1982, Fortuné 1986).

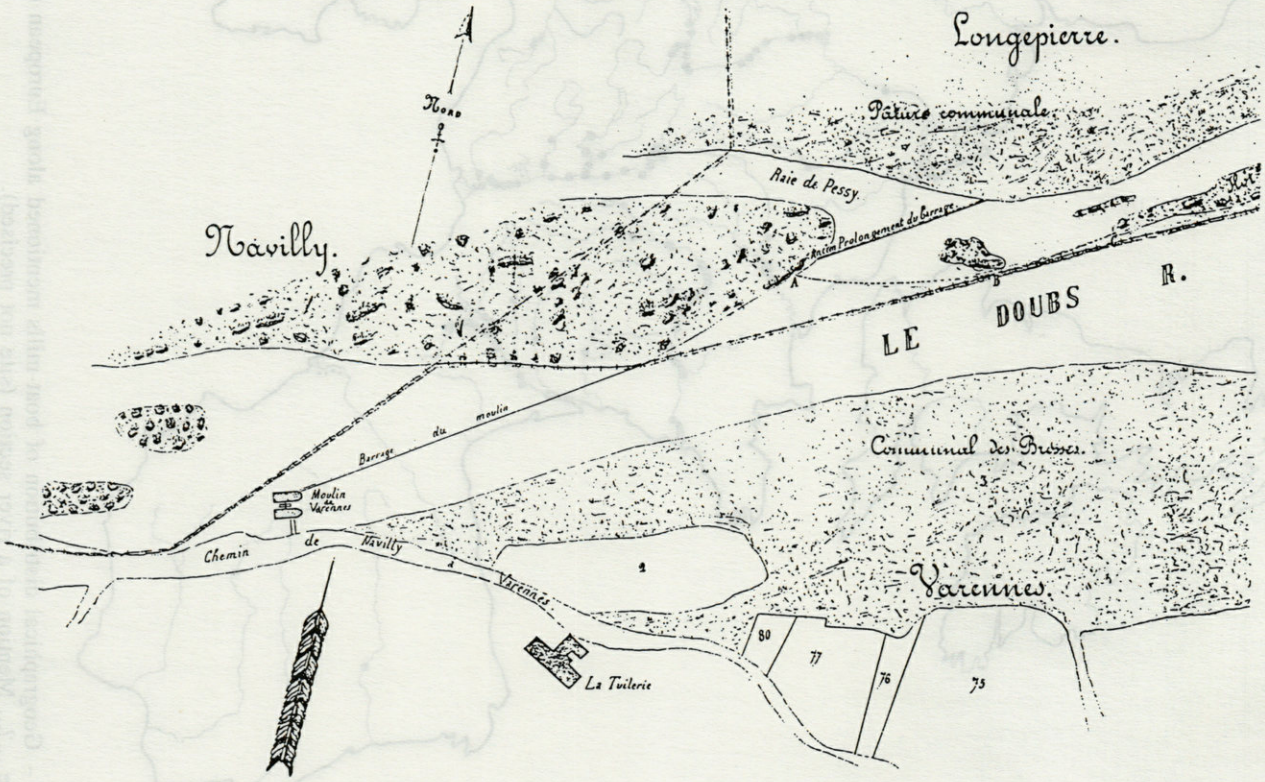


Fig. 4. – Map of a boat-mill site at Varennes-sur-le-Doubs (river Doubs, France) drawn during the drawing up of this mill's statutes in 1847.

3) Natural local factors clearly influenced the choice of installation site. Changes in slope (e.g. on the lower Rhône), areas with strong currents downstream of confluences (Loire-Maine, Garonne-Tarn, Danube-Morava, Rhine-Aar, Po-Adda, etc...) and natural millraces (river branches caused by the presence of islands) were all skilfully used by millers to draw the maximum power from the river – frequently even in contravention of regulations in force – or to make a proposed installation seem more profitable for public authorities. The relatively rich illustrative evidence, in the form of plans appended to water regulations (Fig. 4), sketches, paintings or more rarely photographs, confirms this point of view. The distribution of floating mills is also well correlated with other factors, particularly demographic factors. The great mediaeval riverside cities used these mills, often in great numbers, to meet the flour requirements of a large and increasing population. But this only accounts for their existence at a few sites such as Paris, Cologne, Dresden, Prague, Warsaw and Rome. Cultural factors also undoubtedly played a role in the spread of the technology. The predominance of the horizontal-wheeled watermill in southern France (Rivals 1984) could in part explain the rarity of boat-mills (in which the wheel is vertical) along Mediterranean river courses. As far as possible competition from windmills is concerned, this is unlikely to have been a major factor, since the latter often occurred side by side or even supplemented the power of the watermill, and windmills occur preferentially along the major river valleys in France such as the Seine, Loire and Garonne (Rivals 1984). It seems therefore that the geographical distribution of boat-mills can be largely explained in terms of river hydrodynamics. These not only affected their installation, but also their survival : violent floods, ice-floes, and various calamities very frequently led to the disappearance of the mill (Defarges 1973, Chauney 1979, Amouric 1985). The many, and frequently infringed, regulations usually only gave the *coup de grâce* to a technology that had become obsolete. The historical timing demonstrates this : "all the water courses that had possessed floating mills, other than those that had only seen isolated, unsuccessful attempts, lost them only in the 19th, or more rarely 18th or 20th centuries..." (Peyronel 1982). Although this technology was particularly fragile and challenged over the centuries, this did not prevent it from being remarkably dynamic. The boat-mill seems therefore to be both a good biological indicator (river on the plain, with a strong gradient, large discharge, often with scattered islands and anastomoses) and a good function describer (instability of the water regime). Are there therefore similarities between the distribution of common terns and boat-mills since both these indicators reveal the presence of the anastomosing zone along rivers ? Three results would appear to confirm this similarity :

— 41 % of rivers inventoried share both common terns and boat-mills. If the approximate abundance ("very abundant", "abundant" or "rare") of terns and mills on these rivers is taken into account, the similarity expressed by the Steinhaus index increases to 54 % (Table 1).

— the length of the water courses occupied largely overlap (Figs. 1 and 3), at least on the main river courses.

— the changes in abundance along the same water course are in certain cases remarkably similar (Fig. 5).

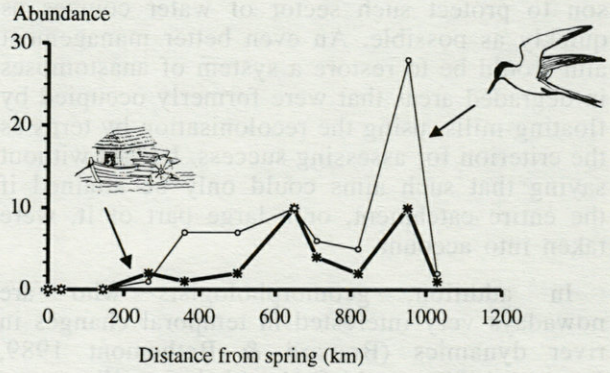


Fig. 5. – Number of Common Tern (*Sterna hirundo*) colonies and boat-mills mentioned along river Loire. Each point takes into account the available datas in each french "département".

On the whole, the "ecological niche" of the boat-mill is somewhat more extensive than that of the common tern. Upstream it can overlap with the grayling/common sandpiper zone (e.g. rivers Somesul and Oltul in Romania, upper Rhine in Switzerland), and downstream with the bream/coot zone (lower Saône, Rhine and Seine). It is possible that these differences can be explained by technological variants of the mills, the least stable systems (mills comprising one boat with a wheel either side) being installed on the calmer sections of rivers (e.g. the meander zones on the Seine and Saône). In addition, some differences in distribution could become similarities if the areas along rivers occupied by little terns are included in the tern zone (lower valley of the Ain, France and the middle reaches of the Guadiana, Spain).

2.4. Application

Despite some exceptions, the analogy between the tern zone, the anastomosing zone and the boat-mill zone retains a value in several fields.

The distribution of boat-mills provides the ornithologist with information on those sections of river that were probably used by terns for several centuries, when river management was still very restricted. It can be estimated that up until the 18th century, the extent of favourable sections in Europe was about 7000 to 8000 km, or twice as great as the length occupied today. This simple estimate shows that the sector of rivers with numerous branches (which are often called "wild rivers") were formerly much less extensive than had previously been believed.

Managers of natural habitats (such as local authorities, and government and non-governmental conservation bodies) will find this another reason to protect such sector of water courses as quickly as possible. An even better management aim would be to restore a system of anastomoses in degraded areas that were formerly occupied by floating-mills, using the recolonisation by terns as the criterion for assessing success. It goes without saying that such aims could only be attained if the entire catchment, or a large part of it, were taken into account.

In addition, geomorphologists who are nowadays very interested in temporal changes in river dynamics (Bravard & Bethemont 1989, Bravard 1989), could find with boat-mills an archival source likely to provide them with information on the past configuration of water courses (illustrations) and fluctuations in their regime (floods, ice-floes, etc...). As an example, Trafas (1975) (in Bravard 1989) considered that braided channels had been replaced by meanders on the upper Vistula over about the last 200 years. A detailed study of "populations" of boat-mills in this sector would probably provide information on this hypothesis. The fact that boat-mills survived for several centuries and were adapted to the aquatic environment makes them a historical tracer adapted to this type of problem and their use in ecology would appear promising.

3. FROM THE HISTORICAL TRACER TO THE HISTORY OF BIRD POPULATIONS

It is difficult, if not impossible, to find information on fluctuations in the abundance of bird populations over past centuries because of the lack of scientific studies or sufficiently precise and old indices of abundance. We will therefore restrict ourselves here to what may have been the ornithological impact of fluvial activities on the populations of breeding birds in the tern zone.

3.1. Navigation

Navigation, undertaken almost exclusively at periods of high water level, probably had little direct effect on birds breeding on sand banks or on the shores (observations carried out recently also confirm that passing boats cause little disturbance). On the other hand, the engineering works that navigation required were more destructive than the activity itself :

— The canalisation of the river channel restricted the wanderings of the river, decreased the number of islands, the connections with the flood plain and the length of shoreline per unit length of course (Fortuné, 1988), all of which, as we have seen, are important for tern populations.

— The stabilisation of the banks by rock protection, which led to the disappearance of steep banks, only affected a few species (those that built tunnels nests in the bank, such as the kingfisher, sand martin or bee-eater) which are in any case not very sensitive to such modifications so long as they do not occur everywhere. The impact is therefore recent (start of 20th century).

— Towing of boats from a tow path required regular vegetation cutting (Défontaines 1932 in Décamps *et al.* 1988) which would have favoured shrubdwelling species such as warblers and thrushes at the expense of tree-nesting species such as woodpeckers, herons and pigeons.

— Canals, that followed along the river valleys, cut off the anastomoses from the main channel, favouring siltation and were in the long term detrimental to most aquatic species that require open water, such as ducks, herons and grebes. These new aquatic habitats of low ecological value are nowadays exploited by the most ubiquitous species such as moorhen and coot. In addition, the densities of breeding riverine species along canals is lower than that recorded on rivers (Marchant & Hyde 1980).

3.2. Boat-mills

Their impact was almost certainly negligible when the river channel was not obstructed. Sometimes a dam of stakes planted in the river bed directed the current towards the wheels (Allier, Loire). If the channel was completely obstructed, a dam and a true waterfall could appear (e.g. a 1 m fall on the Doubs). The many complaints of boatmen demonstrate the impact that these dams could have by recording the appearance, upstream of sand and gravel deposits, dangerous for navigation (Ligeron 1977). The impact of these dams was not always local. On the Doubs, for example, a 1 m high dam would (because of the gradient) cause the river to back up over a length of about

1 km. With 12 mills spread over the 55 km of anastomosing channel in the 18th century, about 12 km or 20 to 25 % of this zone would therefore have been disturbed. Did this contribute to the decline of running water species, such as terns and little ringed plover, and favour those of still water, such as Rallidae and ducks ?

3.3. Log floating

This was carried out in two ways. Floating with unrafted logs (the tree trunks floating separately down the river) was used on the upper reaches, and particularly, it would appear, on the river sections where the fluvial dynamics were of the braided channel type. The zone involved by this type of log floating would therefore have been the grayling/common sandpiper zone (Roché 1989). Raft floating (logs formed into guided rafts) was more frequent on the lower reaches (anastomosing and meander zones). As these activities were, like navigation, carried out at seasons of high water levels, they probably had little impact on breeding bird populations.

3.4. Agriculture and urbanisation

Agriculture and urbanisation in the Middle Ages, by creating new types of habitat in formely heterogeneous valleys, that were however probably dominated by forest cover, must have greatly contributed to the diversification of the breeding bird populations. This hypothesis is supported by the results of censures carried out using the same methods (*Indice Ponctuel d'Abondance*, I.B.C.C. 1977), in Burgundy (France), which showed that at present the habitat with the most diverse bird fauna is the river bank (Fig. 6). This results from the great diversity of the landscape : the variety of habitats present at any one locality, the many edge effects, the high degree of connection between habitats (compensating for the impoverishing effect caused by partitioning). Agriculture and urbanisation, that previously favoured population diversification, have more recently caused serious disruption because of :

— intensification : the harmful effects of agricultural modernisation on the avifauna have already been highlighted (Broyer 1989),

— the major engineering works, such as dyke construction and flood plain drainage, that they engender. Dyke construction has not only modified the fluvial dynamics, the habitats, and indirectly the bird populations, but has also formed major access routes which contribute directly to the decline of many species by the disturbance that they produce (Talpeanu 1968). This brief review shows that, in ornithological terms, the impact of former fluvial activities were more often caused by associated engineering works, rather than by the activities themselves. This tendency seems to be completely reversed in modern times, when major engineering works, such as dams, only disturb the environment locally, but allow a range of activities such as irrigated agriculture, urbanisation of the valley bottom, and leisure activities, that can transform the landscape and therefore the bird populations in the entire catchment area, usually in a detrimental manner.

CONCLUSION

This work that was initially a study of fluvial ornithology, relies of four approaches of a more general nature :

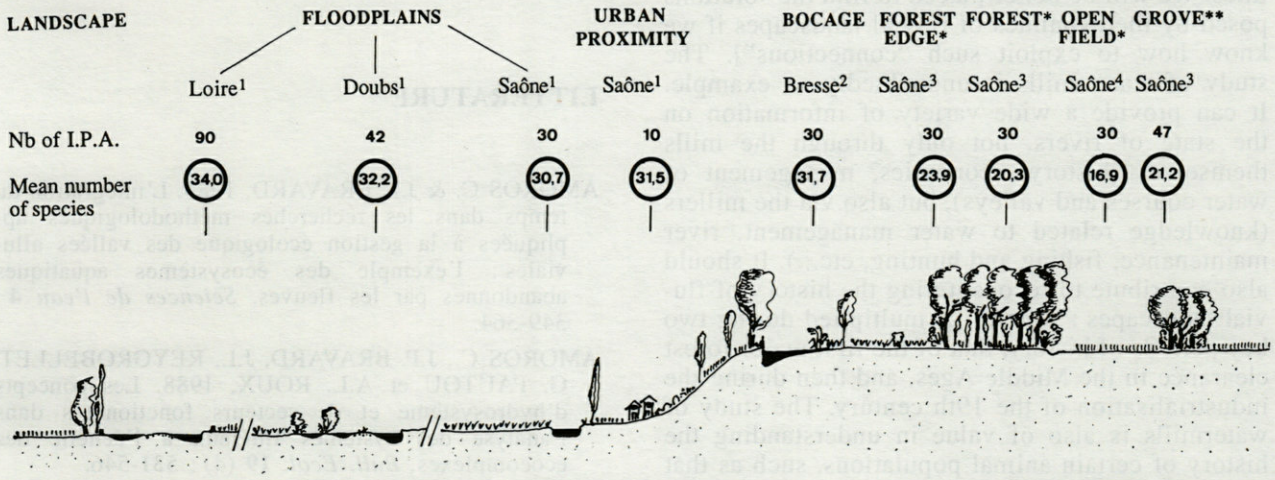


Fig. 6. – Mean number of breeding bird species in different landscapes of Burgundy (France). *from Frochot & Lobreau (1987), **from Hermant (1989) I.P.A. : Indice Ponctuel d'Abondance (for census methodology see I.B.C.C., 1977) 1 : edge of rivers, 2 : edge of ponds, 3 : coppice-with-standards, 4 : cereals.

— the validation of a model : terns are a good indicator of a type of river, to the extent that areal "tern zone" can be identified. This result supports the concept of a general ornithological zonation scheme for running water courses, and also of a more general ecological zonation scheme. It seems, in fact, that whatever approach is taken, there exist four zones along the major European river courses, the most remarkable of which, both because of its very restricted area and because of its landscape complexity, is the anastomosing zone.

— The search for analogies : the comparison between describers of fluvial system functioning, which are correlated with one another, can be rich sources of insight, especially when the describers are derived from distant disciplines. By comparing an aquatic describer (the grayling) and a terrestrial describer (the common sandpiper), problems of ecology, biogeography and speciation have been raised (Roché 1989). By comparing an ecological describer with a "historical tracer" it is possible to raise problems relating to local habitat evolution over the centuries. This search for analogies is propitious for stimulating a multidisciplinary approach and for furthering understanding of systems that are as complex as river valleys, where past and present, natural and human factors interfere widely with one another.

— The search for "connections" between disciplines : according to Décamps (1990) "*La diversité des approches est nécessaire, elle est aussi insuffisante. Elle doit encore être enrichie par la recherche de passages, d'articulations entre disciplines. Nous répondrons d'autant mieux aux problèmes posés par la dynamique des paysages fluviaux que nous saurons exploiter ces "articulations"*". [A diversity of approaches is necessary, but is also insufficient. It must be enriched by the search for links, for connections, between disciplines. We will be better placed to find the solutions posed by the dynamics of fluvial landscapes if we know how to exploit such "connections"]. The study of water mills is undoubtedly an example. It can provide a wide variety of information on the state of rivers, not only through the mills themselves (history, economics, management of water courses and valleys), but also via the millers (knowledge related to water management, river maintenance, fishing and hunting, etc...). It should also contribute to reconstituting the history of fluvial landscapes : watermills multiplied during two key periods of history, that of the first major forest clearance in the Middle Ages, and then during the industrialisation of the 19th century. The study of watermills is also of value in understanding the history of certain animal populations, such as that of the Atlantic salmon, which is related to that of watermills in some regions (Thibault & Vinot 1989). In the urban environment Guillerme (1983, 1990) has shown the formerly important position that mills occupied in the management of water and has attempted to define their environmental impact. In many respects, the history of watermills (particularly boat-mills, that are so closely related to rivers) involves us in the history of the river valley landscape.

— Taking into account the past : historical ornithology has until now developped over time scales of either decades or millenia, each period involving different problems. Very little is known, however, of bird populations in past centuries. At this time scale, how can a start be made to study "mediaeval ornithology" ? Two complementary routes seem possible : the search for historical indicators likely to provide information on the state and functioning of ecological systems in the Middle Ages – this is the route taken here – and the search for a site that has retained its mediaeval fauna, particularly its birds – this is the route explored recently by Vigne *et al.* (1991) in a chapel on the Lavezzi Islands. These new approaches will meet with two main difficulties : the multidisciplinarity already mentioned, and the suitability of the techniques being used for time scales of centuries and for the frequently fragmentary nature of the available data. If these two obstacles could be overcome, "mediaeval ornithology" could undoubtedly furnish interesting results.

AKNOWLEDGEMENTS – I thank J.P. Bravard for his advices about the manuscript. I am grateful to the following people for sending to me informations about : Boat – mills : M. Mme Ch. Barrault, Ch. Chatard, M.J. Garniche-Mérit, Melle C. Gorget, F. Vignier. MM : R. Agrech, A. Bosso, J. Bruggeman, P. Cattin, J. d'Orléans, A. Gaucheron, A. Gasnault, P. Gérard, R. Giblin, D. Grisel, R. Guilloit, J.P. Harris, M. Hayez, E. Jahn (DDR), K. Jungel (DDR), J.J. Lete, J. Meuge, B. Moog (CH), G.H. Penet, M. Raclin, D. Tranchard, E. Wächter (DDR), O. Ward (GB), C. Wildsdorf.

LITTERATURE

AMOROS C. & J.P. BRAVARD, 1985. L'intégration du temps dans les recherches méthodologiques appliquées à la gestion écologique des vallées alluviales : l'exemple des écosystèmes aquatiques abandonnés par les fleuves. *Sciences de l'eau* **4** : 349-364.

AMOROS C., J.P. BRAVARD, J.L. REYGROBELLET, G. PAUTOU et A.L. ROUX, 1988. Les concepts d'hydrosystème et de secteurs fonctionnels dans l'analyse des systèmes fluviaux à l'échelle des écocomplexes. *Bull. Ecol.* **19** (4) : 531-546.

AMOURIC H., 1985. Les moulins à nef du Bas-Rhône (XII-XIXème siècle). *Le monde alpin et rhodanien* **4** : 55-65.

BLANDIN P., 1986. Bioindicateurs et diagnostic des systèmes écologiques. *Bull. Ecol.* **17** (4) : 257-267.

BLONDEL J., 1980. L'influence du paysage sur la structure des communautés. *Acta Oecol./Oecol. Gener.* **1** : 91-100.

BOGLIANI G., 1986. Sterna commune Sterna hirundo Linnaeus, 1758. Distribuzione e populazione dei Laridi e Sternidi nidificanti in Italia. *Suppl. Ricerche Biologia Selvagina* **11** : 93-106.

BOGLIANI G. et F. BARBIEIRI, 1982. Nidificazione di Sterna comune, Sterna hirundo, e Fraticello, S. albifrons, sul Fiume Pô. *Riv. ital. Orn. Milano* **52** (1-2) : 91-109.

BOURNAUD M. et C. AMOROS, 1984. Des indicateurs biologiques aux descripteurs de fonctionnement : quelques exemples dans un système fluvial. *Bull. Ecol.* **15** (1) : 57-66.

BRAVARD J.P., C. AMOROS et G.PAUTOU, 1986. Impact of civil engineering works on the successions of communities in a fluvial system. A methodological and predictive approach applied to a section of the Upper Rhône river, France. *Oïkos* **47** : 92-111.

BRAVARD J.P. et J. BETHEMONT, 1989. Cartography of rivers in France. *In* "Historical change of large alluvial rivers : western Europe". Ed. by G.E. Petts – Wiley & son Ltd. – p 95-111.

BRAVARD J.P., 1989. La métamorphose des rivières des Alpes françaises à la fin du Moyen-Age et à l'époque moderne. *Bull. Soc. Geog. Liège* **25** : 145-157.

BROYER J., 1989. Dépérissement des populations d'oiseaux nicheurs dans les sites cultivés et prairiaux : les responsabilités de la modernité agricole. FRAPNA/Ministère de l'Environnement (SRETIE) 192 p.

BRUDERER D. et H. SCHMID, 1988. Die situation der Flussesschwalbe *Sterna hirundo* in der Schweiz und im angreuzenden Ausland 1976-1987. *Orn. Beob.* **85** : 159-172.

BUCCHETI J., 1892. Les moteurs hydrauliques actuels. Traité théorique et pratique. Paris, 176 p.

CHAUNEY A., 1979. Note sur les moulins à nef à Chalon et à Macon du XVème au XVIIIème siècles. Actes 50ème congr. Assoc. Bourguignonne Sociétés Savantes **2** : 151-158.

CRAMP S., 1985. Handbook of the bird of Europe, the Middle East and North Africa Vol. IV – Turns to woodpeckers, Oxford University Press, 960 p.

CTGREF, 1976. Effets biologiques et écologiques des extractions de matériaux dans le lit des cours d'eau. Observations réalisées sur le cours inférieur du Doubs. Rapport préliminaire. DQEPP. Antony (France).

CULP J.M. & R.W. DAVIES, 1982. Analysis of longitudinal zonation and the river continuum concept in the Oldman – South Saskatchewan river system. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **39** : 1258-1266.

DECAMPS H., 1984. Toward a landscape ecology of river valleys. *In* "Trends in ecological research for the 1980s". J.H. Cooly & F.B. Golley Ed., Plenum Publishing Corporation.

DECAMPS H., 1990. La dynamique des paysages fluviaux. *In* "Le grand livre de l'eau" : 240 – 245. La Manufacture.

DECAMPS H., J. JOACHIM & J. LAUGA, 1987. The importance for birds of the riparian woodlands within the alluvial corridor of the river Garonne, SW France. *Regulated Rivers* **1** : 301-316.

DECAMPS H., M. FORTUNE, F. GAZELLE & G. PAUTOU, 1988. Historical influence of man on the riparian dynamics of a fluvial landscape. *Landscape Ecology* **1** (3) : 163-173.

DECAMPS H. & R.J. NAIMAN, 1989. L'écologie des fleuves. *La Recherche* **20** : 310-319.

DEFARGUES B., 1973. Les moulins à nef sur la Loire. *Bulletin Assoc. Fr. Amis Moulins* **2** : 16-18.

DOBROWOLSKI A., 1964. Studies on ecological adaptations of birds of the Vistula river. *Ekol. Pol. Ser. A* **12** (33) : 615-651.

ELWOOD J.W., J.D. NEWBOLD, R.V. O'NEILL & W. VAN WINKLE, 1983. Resource spiraling : an operational paradigm for analysing lotic ecosystems. *In* Barnes and Minshall Eds, 1983 "Stream ecology – Application and testing of general ecological theory" Plenum press publ. p. 7-27.

FASOLA M. & G. BOGLIANI, 1984. Habitat selection and distribution of nesting Common and Little Terns on the Pô river (Italy). *Colonial waterbirds* **7** : 127-133.

FORMAN R.T.T. & M. GODRON, 1981. Patches and structural components for a landscape ecology. *Bioscience* **31** : 733-740.

FORTUNE M., 1986. Usages passés et écologie de la Garonne. Thèse, INP Toulouse, 162 p.

FORTUNE M., 1988. Historical changes of a large river in a urban area : the Garonne river, Toulouse, France. *Regulated rivers* **2** : 179-186.

FRAYSSE J. & C. FRAYSSE, 1967. Loire angevine et Maine. Mariniers et riverains d'autrefois. 186 p.

FROCHOT B. & J.P. LOBREAU, 1987. Synergism in bird communities : a method to measure edge effect. *Acta Oecol./Oecol. Gener.* **8** (2) : 253-258.

GEROUDET P., 1972. Les palmipèdes. Delachaux et Niestlé. 284 p.

GLUTZ VON BLOTZHEIM U. & K. BAUER, 1982. Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Tome 8. Vol. II p 803-811.

GUILLERME A., 1983. Les temps de l'eau. Ed. du Champ Vallon. 263 p.

GUILLERME A., 1990. Eaux vives et eaux mortes entre Moyen Age et Renaissance. *In* "Le grand livre de l'eau" : 106 – 114. La Manufacture.

HARRISSON A.D., 1975. River zonation in southern Africa. *Arch. Hydrobiol.* **61** (3) : 380-386.

HERMANT D., 1989. Peuplements d'oiseaux des boqueteaux : étude quantitative de l'isolement, de la dimension de l'habitat et des effets de lisières. DEA Univ. Bourgogne, 54 p.

HUET M., 1949. Aperçu des relations entre la pente et les populations piscicoles des eaux courantes. *Schweiz Z. Hydrol.* **11** (3-4) : 322-351.

International Bird Census Committee (1977) Censusing breeding bird by the IPA method. *Polish Ecological Studies* **3** : 15-17.

ILLIES J., 1961. Versuch einer allgemeinen biozonotischen Gliederung der Fliengewasser. *Internat. Rev. Ges. Hydrobiol.* **46** : 205-213.

IRIMIE C., 1969. Floating mills on boats in Romania. IIème Symposium international de molinologie de la TIMS (International Molinological Society). Danemark.

JOACHIM J., 1986. Influence du morcellement forestier sur les peuplements d'oiseaux nicheurs dans le couloir alluvial garonnais. Thèse, Univ. Toulouse III, 165 p.

JOACHIM J., 1987. La mésange nonnette (*Parus palustris*) dans les ripisylves garonnaises. *Alauda* **55** : 112-115.

JUNGEL K., 1987. Schiffmülhen. Eine Flotte, die fas immer vor Anker lag. Landschaftmuseum der Dubener Heide. Bad Duben. 96 p.

LESUEUR B., 1985. Batellerie et bateliers de France, Horvath.

LIGERON M., 1977. Moulins sur bateaux. *In* "A travers notre folklore et nos dialectes" (Bourgogne) : 190-191.

MARCHANT J. & HYDE, 1980. Aspects of the distribution of riparian birds on Waterways in Britain and Ireland. *Bird Study* **27** : 183-202.

MILLET P.A., 1828. Faune de Maine et Loire. Tome 2, Pavie, Angers.

MINSHALL G.W., K.W. CUMMINS, R.C. PETERSEN, C.E. CUSHING, D.A. BRUNS, S.R. SEDELL & R.L. VANNOTE, 1985. Developments in stream ecosystem theory. *Can J. Fish. Aquat. Sci.* **42** : 1045-1055.

MUSELET D., 1983. Répartition et effectif de la Sterne pierregarin (*Sterna hirundo*) et de la Sterne naine (*Sterna albifrons*) nicheuses en France pour l'année 1982. *ORFO* **53** : 309-322.

NEWBOLD J.D., J.W. ELWOOD, R.V. O'NEILL & W. VAN WINKLE, 1981. Measuring nutrient spiralling in streams. *Can J. Fish. Aquat. Sci.* **38** : 860-863.

PAPADOPOL A., 1966. Les Charadriiformes de Roumanie. Considérations systématiques, zoogéographiques et écologiques. *Trav. Mus. Hist. Nat. "Grigore Antipa"* **6** : 227-247.

PAON R., 1987. Marine de rivière : Images de la Batellerie. Horvath. 208 p.

PARDE M., 1933. Fleuves et rivières. Armand Colin. 224 p.

PAUTOU G. & H. DECAMPS, 1985. Ecological interaction between the alluvial forests and hydrology of the Upper Rhône. *Arch. Hydrobiol.* **104** (1) : 13-37.

PEYRONEL A., 1982. Moulins bateaux. Les Moulins de France, n° spécial (7 et 8), 144 p.

PEYRONEL A., 1985. Les moulins bateaux. Des bateliers immobiles sur les fleuves d'Europe. *Le chasse marée* : 36-54.

RAPPE A., 1969. Réflexions sur les effectifs de Laridés nicheurs d'Allemagne, Belgique, France, Grand Duché du Luxembourg et Hollande. *Aves* **6** : 104-110.

RIVALS C., 1973. Moulins sur bateaux en France. IIIème Symposium international de molinologie de la TIMS (International Molinological Society). Pays-Bas.

RIVALS C., 1984. Divisions géographiques de la France indiquées par une analyse de l'état des moulins en 1809. *Rev. Géog. Pyr. S.O.* **55** (3) : 367-384.

RIVALS C., 1990. Est-ce le dernier moulin flottant ? Sur la Morava comme sur la Garonne autrefois... Dépêches 28/10/90.

ROCHÉ J., 1985. Quelques aspects techniques des moulins à eau en Bresse bourguignonne du milieu du XIXème siècle à nos jours. Ministère de la Culture/Ecomusée de la Bresse, 70 p.

ROCHÉ J., 1986. Les oiseaux nicheurs du bassin de la Saône : étude écologique des peuplements le long du gradient amont-aval. Thèse, Univ. Bourgogne, 187 p.

ROCHÉ J., 1989. Distribution du Chevalier guignette (*Actitis hypoleucos*) et de l'Ombre commun (*Thymallus thymallus*) le long des rivières de France et d'Europe. *Bull. Ecol.* **20** (3) : 231-236.

ROCHÉ J. et B. FROCHOT, 1989. Zonation ornithologique des cours d'eau. Actes du colloque "Gestion des systèmes écologiques". AFIE/Société d'Ecologie. Bordeaux 14-16 Mai 1986.

SCHUMM S.A., 1977. The fluvial system. Wiley & Son Ed.

SEDDELL J.R. & K.J. LUCCHESA, 1981. Using the historical record as an aid to salmonid habitat enhancement. Symposium on aquisition and utilisation of Aquatic Habitat Inventory Information. 23-28 oct. Portland, Oregon, USA.

SPITZ F., 1963. Esquisse du statut des Laridés nicheurs de France. *Oiseaux de France* **13** (38) : 1-19.

STATZNER B. & B. HIGLER, 1986. Stream hydraulics as a major determinant of benthic invertebrate zonation pattern. *Freswater Biol.* **16** : 127-139.

TALPEANU M., 1965. Avifaune de la région inondable du Danube en Olténie. *Trav. Mus. Hist. Nat. "Grigore Antipa"* **5** : 293-317.

TALPEANU M., 1968. Influence des endiguements de la région inondable du Danube sur l'ornithofaune, dans le secteur de Calafat – Corabia. *Trav. Mus. Hist. Nat., "Grigore Antipa"* **8** : 939-946.

TERNIER L., 1897. Distribution géographique en France de l'Hirondelle de mer Pierregarin. *Ornis* **9** : 285-296.

THIBAULT M. & P. RAINELLI, 1986. Interaction entre les activités humaines et l'écosystème des eaux courantes à Saumon atlantique; étude de deux bassins versants en Bretagne (Scorff, Morbihan et Trieux, Côtes du Nord) depuis 1950. Société Hydrotechnique de France. XIXèmes journées de l'hydraulique. Paris, 9, 11 sept. 1986.

THIBAULT M. & C. VINOT, 1989. Les moulins à eau sur les cours d'eau à Saumon atlantique de Bretagne. Evolution et diversification des implantations : modification de l'écosystème. *Rev. Géog. Lyon* **64** (4) : 204-212.

TOMIALOJC L., 1990. Ptaki Polski. Rozmieszczesnie i liczebnosc. Warzawa. Panstwowe Widawnictwo Naukowe.

VAILLANT F., 1967. Sur le choix des espèces indicatrices pour une zonation des eaux courantes. *Trav. Lab. Hydrobiol. Grenoble* **57-58** : 7-15

VANNOTE R.L., G.W. MINSHALL, K.W. CUMMINS, J.R. SEDELL & C.E. CUSHING, 1980. The river continuum concept. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **37** : 130-137.

VERNEAUX J., 1973. Recherches écologiques sur le réseau hydrographique du Doubs. Essai de biotypologie. Thèse, Univ. Besançon, 257 p.

VIGNE J.D., C. LEFEVRE, J.C. THIBAUT & I. GUYOT, 1991. Contribution archéozoologique à l'histoire récente des oiseaux marins de l'île Lavezzi (Corse, XIVème – XXème siècles). *Alauda* **59** (1) : 11-21.

VOOUS K.H., 1960. Atlas of european birds. Nelson, 284 p.

Reçu le 30 avril 1992; received April 30, 1992
Accepté le 6 novembre 1992; accepted November 6, 1992

VIE MILIEU, 1993, 43 (1) : 43-51

RECONSTITUTION APRÈS INCENDIE DE COMMUNAUTÉS LIGNEUSES DES ALBÈRES (PYRÉNÉES-ORIENTALES FRANÇAISES)

Post-fire recovery of some woody communities in the Albères (Western French Pyrénées)

L. TRABAUD

Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, CNRS, Route de Mende, BP 5051, 34033 Montpellier, France

DYNAMIQUE
FEU
COMMUNAUTÉS LIGNEUSES
ALBÈRES

RÉSUMÉ – La reconstitution, à la fois floristique et structurale, a été étudiée après incendie dans des communautés ligneuses caractéristiques des Albères. La richesse floristique, maximale au cours de la deuxième et troisième années après incendie, est due surtout à la présence de nombreuses espèces annuelles, qui ne persistent pas et ne constituent pas une biomasse importante. Les espèces ligneuses qui composeront, par la suite, la communauté reconstituée, sont immédiatement présentes. Les stades adultes des communautés sont floristiquement pauvres. Malgré le feu, chaque type de communauté conserve son individualité. Ainsi, certaines espèces ont été rencontrées dans tous les types de communautés, mais d'autres caractérisent plus particulièrement certaines formations. La reconstitution de la structure des communautés est progressive, débutant d'abord par les strates basses, puis devenant plus complexe, tendant à ressembler à celle des stades adultes non incendiés.

DYNAMICS
FIRE
WOODY COMMUNITIES
ALBERES

ABSTRACT – Post-fire recovery of burned woody communities has been studied both floristically and structurally in the Albères. Floristic richness reached its maximum during the second and third years after fire, this was primarily due to the presence of numerous annual species which did not persist and did not constitute an important biomass. Woody species that will thereafter constitute the mature communities were immediately present on the sites. The stages of mature communities were species-poor. In spite of the fire effect, each type of community maintained its peculiarity. Some species have been encountered in all the types of communities, whereas others characterized more particularly some ones. The recovery of community structure was progressive, starting from lower strata, then becoming more complex with a tendency to revert towards a structure similar to the one of adult unburned stages.

INTRODUCTION

Du fait de leur fréquence passée et actuelle, les incendies constituent un facteur écologique influençant la dynamique des communautés végétales de la région méditerranéenne. En France, divers auteurs (Braun-Blanquet 1936; Kuhnholtz-Lordat 1938, 1958; Kornas 1958; Barry 1960) avaient considéré l'évolution de la végétation sous la forme d'une succession de stades dans les séries régressives. Toutefois, ces propositions avaient été faites à partir d'observations effectuées sans qu'il soit question de suivre réellement le devenir de la végétation après le traumatisme créé par le feu.

Or, pour savoir quel est le devenir réel des phytocénoses après incendie, il est essentiel de suivre leur évolution dans la nature sur des placettes qui ont subi des feux sauvages dont la date exacte du dernier incendie est bien connue. Ainsi, les modifications qui apparaitront au cours des ans seront parfaitement analysées et reconstituées.

Des travaux antérieurs avaient été réalisés pendant une dizaine d'années sur les principales phytocénoses du Bas-Languedoc (Trabaud & Lepart 1980; Trabaud 1983 b, 1984). Toutefois, ces travaux n'avaient trait qu'à des communautés croissant sur des terrains calcaires. Les incendies récents dans les Albères offraient l'occasion d'en-

treprendre des études concernant des communautés installées sur des terrains siliceux.

Des recherches similaires ont été aussi réalisées dans d'autres régions possédant un climat méditerranéen sur des communautés analogues : dans le chaparral californien (Sampson 1944; Horton & Kraebel 1955; Keeley & Keeley 1981), dans le scrub australien (Specht 1981) et le fynbos sud-africain (Kruger & Bigalke 1984). Depuis une dizaine d'années, plusieurs travaux ont été entrepris dans les pays du Bassin méditerranéen (Arianoutsou 1984; Casal 1987; De Lillis & Testi 1990). Plus près, Prodon *et al.* (1984) ont étudié la dynamique post-incendie de la végétation des Albères, mais plus particulièrement dans les forêts de Chêne liège (*Quercus suber*) et surtout celle des communautés animales.

Le processus de reconstitution, après incendie, des écosystèmes des zones siliceuses est-il le même que celui des communautés situées sur des zones calcaires ? Y-a-t-il des stades intermédiaires qui apparaitront, compte tenu des potentialités différentes des milieux ? Quels seront les changements survenant dans la composition floristique et la structure des communautés incendiées ? La comparaison simultanée des phénomènes de cicatrisation dans des communautés incendiées avec des communautés identiques non brûlées permettra de mettre en évidence la dynamique après feu.

L'étude concerne principalement les quatre premières années qui suivent les incendies, elles sont capitales, car c'est pendant cette période que la reconstitution de la végétation est la plus spectaculaire et de nombreux auteurs ont aussi porté leur attention sur cette période (Bock & Bock 1984; De Benedetti & Parsons 1984; Keeley & Keeley 1984; Forgeard & Tallur 1986).

ZONE ET MÉTHODES D'ÉTUDE

Le massif des Albères est situé à l'extrémité orientale de la chaîne des Pyrénées (3°10'E, 42°30'N). La zone d'étude est localisée sur les versants maritimes entre 200 et 600 m d'altitude. Ancien massif hercynien, ce chaînon est constitué essentiellement de roches siliceuses : schistes cambriens donnant des sols peu profonds (< 50 cm d'épaisseur en moyenne), à pH acide : 5,2 (Zeller 1958; Athias-Binche & Saulnier 1986). Le climat est méditerranéen sub-humide selon la classification d'Emberger (1955), doux avec des précipitations allant de 600 à 1000 mm. A Banyuls (station météorologique la plus proche de la zone d'étude) la température moyenne du mois le plus chaud est 23,7 (juillet), tandis que celle du mois le plus froid est de 8,7°C (décembre).

Ces dernières années, deux grands incendies (> 1000 ha chacun de superficie) ont brûlé de vastes étendues de végétation homogène. Le premier a parcouru en août 1983 une vieille (> 100 ans) futaie de *Quercus ilex* (Chêne vert), ainsi que des taillis plus ouverts de cette même espèce; le second en juillet 1984 a brûlé un maquis élevé (environ 30 ans d'âge) d'*Erica arborea* et *Ulex parviflorus*. Ces deux incendies laissèrent, toutefois, des zones non brûlées. Douze parcelles ont été installées pour suivre l'évolution de la flore et de la végétation pendant les premières années après le feu :

— 4 parcelles ont été situées dans la vieille forêt de *Quercus ilex* (2 dans la zone non brûlée, 2 dans la zone incendiée);

— 3 parcelles ont été installées dans les taillis de *Q. ilex* brûlés;

— 5 parcelles ont été placées dans le maquis élevé à *Erica arborea* (2 dans une zone non brûlée, 3 dans la zone incendiée).

Pour suivre les étapes de la reconstitution de la végétation, la méthode diachronique, ou directe (Pavillard 1935), a été utilisée. Il s'agit de suivre au cours du temps les modifications apparaissant dans la végétation sur des placettes permanentes. Cette méthode, assez contraignante, permet de mettre en évidence des variations à la fois floristiques et structurales relativement détaillées.

Après reconnaissance sur le terrain, le critère du choix des stations d'étude a été déterminé par l'homogénéité apparente des différents types de peuplements.

La placette d'observation consiste en un transect permanent de 20 m de long et de 1 m de large. Les piquets repères sont scellés dans le sol (Trabaud & Lepart 1980; Trabaud 1983 b). Il est apparu rapidement évident que la méthode utilisée dans le Bas-Languedoc ne pouvait pas être strictement appliquée dans les Albères : les communautés végétales y sont plus denses, plus difficilement pénétrables, plus hautes; et la vigueur de la régénération après incendie y est extrêmement forte. Au lieu d'effectuer des lectures de segments et de points quadrats, le recouvrement de chaque espèce présente dans chaque strate identifiée a été estimé visuellement sur 20 carrés contigus de 1m^2 chacun. La moyenne de 20 carrés représente une bonne estimation du degré de recouvrement de chaque espèce inventoriée dans chaque strate pour chaque site observé.

Les strates définies sont les suivantes (d'après Godron *et al.* 1968) : strate 1 : 0-25 cm, strate 2 : 25-50 cm, strate 3 : 50-100 cm, strate 4 : 100-200 cm, strate 5 : 200-400 cm, strate 6 : 400-800 cm.

En plus de ces mesures, une liste floristique de tous les taxons présents au moment du relevé des carrés est effectuée sur une superficie de 100 m^2

située immédiatement de part et d'autre du transect analysé.

Les observations ont été réalisées régulièrement tous les ans au printemps.

RÉSULTATS

Evolution de la composition floristique

La richesse floristique d'une placette est représentée par le nombre d'espèces rencontrées dans leurs formes épigées vivantes au cours des inventaires selon le dispositif décrit auparavant. Le niveau taxonomique retenu est celui des espèces telles qu'elles sont décrites dans « Flora Europaea » (Tutin *et al.* 1964-1976).

Au cours des années qui suivent le feu, la richesse floristique de chaque placette (Tabl. I A) des différentes communautés suit un modèle identique. Immédiatement après l'incendie, le terrain est complétement dénudé; les végétaux vont alors apparaître progressivement. La première année, le nombre d'espèces présentes est plus faible que celui des autres années. Cette richesse est maximale la deuxième année après l'incendie, puis décroit progressivement au fur et à mesure du « vieillissement » de la communauté, pour être minimale dans les stades adultes. Les communautés à l'âge adulte possèdent peu d'espèces. Il faut remarquer en particulier la pauvreté spécifique de la vieille futaie de *Q. ilex*.

Bien qu'à l'âge adulte ce sont les maquis qui présentent le plus grand nombre d'espèces, après incendie, les autres types de communautés sont aussi riches floristiquement. Cette richesse est due aux espèces qui occupent provisoirement l'espace incendié (libéré momentanément par les plantes autochtones) et qui sont pour la plupart des annuelles étrangères à ces communautés. Ainsi, les chiffres, mis entre parenthèses dans le Tableau I A correspondent aux nombres d'espèces qui sont présentes dans les zones incendiées mais qui n'ont pas été observées dans les stades adultes. Ces végétaux transitoires représentent 75 à 90 % des espèces inventoriées dans la futaie de *Q. ilex* et 50 à 67 % dans les maquis. Ces différences de pourcentages entre les deux types de communautés sont dues au nombre plus élevé d'espèces rencontrées dans les maquis adultes que dans la vieille futaie et qui se réinstallent très rapidement.

Cette évolution de la richesse floristique est fonction du nombre et de l'époque de présence des annuelles (Tableau I B). Le moment où les annuelles sont les plus nombreuses est situé au cours de la deuxième année après l'incendie; par la suite, il y a une diminution progressive du nombre de celles-ci entrainant une disparition de ce type de plantes dans la vieille futaie et une faible présence dans le maquis non incendié. Le nombre d'espèces pérennes, ligneuses ou herbacées, reste pratiquement identique tout le temps, quel que soit le type de communauté : le nombre de ces espèces présentes dans les sites brûlés est quasiment le même un an après l'incendie que celui observé dans les stades adultes.

Tabl. I. – Changements de la richesse floristique des communautés incendiées des Albères au cours du temps. A, nombres totaux de taxons observés et nombres (entre parenthèses) des taxons seulement observés dans les parcelles incendiées mais non dans les communautés adultes correspondantes. B, évolution du nombre moyen de types de végétaux par parcelle.

Changes in time of floristic richness of the burned communities in the Albères. A, total numbers of observed taxa and numbers (into parentheses) of taxa observed only in the burned sites but not in the unburned corresponding adult communities. B, changes of the numbers of plant life forms in the study sites.

A

		Nombre d'années après l'incendie			
	adulte	1	2	3	4
Futaie de *Quercus ilex*					
non brûlée	16				
	9				
brûlée		24 (18)	39 (35)	35 (29)	31 (26)
		17 (13)	46 (35)	35 (28)	35 (28)
Taillis de *Quercus ilex*					
brûlé		35	42	39	41
		26	38	30	27
		22	33	30	26
Maquis d'*Erica* et *Ulex*					
non brûlé	25				
	25				
brûlé		34 (18)	39 (23)	36 (24)	
		28 (14)	39 (24)	30 (19)	
		32 (19)	42 (24)	41 (26)	

B

Communautés Types de végétaux	Nombre d'années après l'incendie				
	1	2	3	4	adulte
Futaie de *Quercus ilex*					
ligneux	8,0	11,0	9,0	9,5	8,0
herbacés vivaces	5,0	9,0	8,0	9,5	4,5
annuels	7,5	22,5	18,0	14,0	0,0
Taillis de *Quercus ilex*					
ligneux	11,7	12,0	12,7	13,3	
herbacés vivaces	6,0	6,0	6,7	7,7	
annuels	10,0	19,7	13,7	10,3	
Maquis d'*Erica* et *Ulex*					
ligneux	9,0	10,3	9,7		9,0
herbacés vivaces	12,7	13,7	9,3		15,0
annuels	9,7	16,0	16,7		1,0

Identité spatiale et temporelle des communautés

Malgré la perturbation induite par le feu, et l'introduction passagère de nouvelles espèces, chacun des sites conserve une forte identité. Les placettes conservent, tout au long de la période d'observation, des caractères floristiques qui, à la fois, les rapprochent et les distinguent nettement les unes des autres. Le coefficient de similitude (Sorensen 1948) a été calculé entre tous les relevés correspondant à tous les types de communautés et pour toutes les années d'observation. Dans le Tableau II sont seulement portées les valeurs extrêmes (mi-

nimales et maximales) des coefficients de similitude afférant à chaque type comparé. Ces coefficients sont toujours les plus élevés lorsque sont comparés entre eux les types de communautés ayant subi la même influence (perturbé ou non) et appartenant à la même communauté; ils sont d'autant plus faibles que les types de communautés appartiennent à des formations d'autant plus éloignées floristiquement et structurellement dans la succession théorique vers la forêt. Ainsi, respectivement les 2 relevés effectués dans la futaie non incendiée, et les 2 relevés réalisés dans le maquis non incendié ont des coefficients supérieurs à 60. Les coefficients de la futaie incendiée s'échelonnent de 30 à 81; ceux des taillis incendiés sont compris entre 30 et 69; et ceux des maquis incendiés vont de 32 à 81. A l'intérieur de chacun des types de communautés incendiées, les valeurs sont d'autant plus élevées que les comparaisons sont effectuées (entre années) sur une même parcelle, et que la végétation en voie de reconstitution avance en âge. Par ailleurs, les comparaisons entre les relevés de la futaie non incendiée et ceux des maquis incendiés donnent les coefficients les plus faibles situés entre 0 (aucune similitude entre les relevés de ces deux types de communautés) et 16.

Les valeurs (parfois élevées) obtenues entre les types de communautés incendiées sont dues aux espèces annuelles dont certaines peuvent apparaître simultanément dans différents sites. Les formations forestières, incendiées ou non, sont plus proches floristiquement entre elles (futaie et taillis) qu'avec le maquis. Les zones incendiées sont floristiquement plus proches entre elles qu'avec les zones non incendiées; ainsi, les coefficients sont plus élevés entre le taillis incendié et le maquis incendié qu'entre le taillis et le maquis adulte, ou entre la futaie incendiée et le maquis adulte (Tabl. II). Le maquis non incendié a de très fortes affinités floristiques avec le maquis incendié. Ces affinités, entre mêmes types de formations, sont dues à la présence simultanée des espèces dominantes respectivement caractéristiques de chacun d'eux et qui réapparaissent, puis persistent après l'incendie.

Tabl. II. – Demi-matrice des valeurs extrêmes (minimales et maximales) des coefficients de similitude (Sorensen 1948) entre les parcelles observées dans les Albères.

Half-matrix of minimal and maximal values of similarity coefficients (Sorensen 1948) between sites in the Albères.

	Futaie	Futaie incendiée	Taillis incendié	Maquis	Maquis incendié
Futaie	64,00				
Futaie incendiée	15,45-30,30	30,51-81,55			
Taillis incendié	16,73-35,29	35,48-68,42	30,77-68,83		
Maquis	14,63-29,41	10,91-26,79	19,05-40,91	60,24	
Maquis incendié	0,00-16,64	17,46-47,33	21,95-57,66	32,73-55,19	32,25-81,38

Comportement des espèces

Sur l'ensemble des 88 espèces recensées au cours des observations seules celles qui ont été rencontrées dans plus de 10 % des relevés (soit 52) ont été prises en compte pour préciser leur comportement vis-à-vis des types de formations et du feu. Les formations ont été regroupées en 3 catégories selon l'espèce dominante et leur aspect structurel, qu'elles aient été incendiées ou non : la futaie, le taillis, et le maquis (Tableau III). Le degré de présence de chacune des espèces (nombre de relevés dans lesquels elle a été observée) dans chaque catégorie a été transformé en pourcentage afin de permettre une comparaison relative de leur préférence d'habitat.

Certaines espèces sont observées dans les trois types de formations. C'est le groupe dominé principalement par les *Cistus* (*C. monspeliensis, C. salvifolius*), constitué préférentiellement de phanérophytes (75,0 %). Ces espèces appartiennent au cortège floristique des trois types de formations méditerranéennes, ou sont considérées comme des plantes envahissantes après les incendies (Flahault 1924; Braun-Blanquet 1935; Kuhnholtz-Lordat 1938). Beaucoup, comme les *Cistus* et *Ulex* ne se reproduisent que par graine après incendie.

Un autre groupe, caractérisé par *Carex hallerana*, est présent partout, mais avec une nette tendance dans les formations forestières (futaie et taillis). Tandis qu'un troisième (celui d'*Euphorbia characias*) est plutôt observé dans le taillis ou le maquis. Enfin, bien que présent dans les autres formations, un quatrième groupe, comprenant *Teucrium scorodonia* et *Erica scoparia*, serait plutôt localisé dans le maquis.

Un groupe constitué exclusivement de phanérophytes (57,1 %) et d'hémicryptophytes (42,8 %) dans lequel dominent *Quercus ilex* et *Phillyrea latifolia*, n'est observé que dans les formations forestières. Ces végétaux ne sont habituellement rencontrés que dans des communautés arborées ou sont des plantes sciaphiles.

Certaines espèces n'apparaissent à la fois que dans la futaie et le maquis. Ce sont, généralement, des espèces de sous-bois et plus particulièrement des phanérophytes lianiformes comme *Hedera helix* et *Smilax aspera*. Un arbre tel *Viburnum tinus* n'apparait que dans la futaie; alors que *Rosa sempervirens* n'est présente que dans le maquis. *Anthoxanthum odoratum* a été observée plus fréquemment dans les taillis.

Un groupe d'espèces n'a été rencontré que dans le taillis et le maquis; il est dominé par des petits (< 2 m de hauteur) phanérophytes (40 %) tels que *Daphne gnidium*, ou des chaméphytes (60 %) tel *Brachypodium retusum*. A partir de ce groupe l'influence forestière commence à disparaître tandis que celle du maquis tend à devenir prédominante.

Tabl. III. – Pourcentages de présence dans chaque catégorie de communauté et types biologiques des espèces les plus fréquentes.

Percentages of presence in each type of community and life forms of the most frequent species.

	Types biologiques	Formations Futaie	Taillis	Maquis
Espèces vivaces				
Cistus monspeliensis	P	80,0	100,0	81,8
Cistus salvifolius	P	70,0	66,7	81,8
Rubia peregrina	C	80,0	83,3	72,7
Rubus sp	P	70,0	58,3	54,5
Cistus albidus	P	40,0	91,7	72,7
Ulex parviflorus	P	50,0	33,3	100,0
Erica arborea	P	30,0	100,0	63,6
Dactylis glomerata	H	70,0	66,7	54,5
Carex hallerana	H	90,0	91,7	18,2
Cytisus scoparius	P	80,0	66,7	9,1
Rhamnus alaternus	P	30,0	50,0	9,1
Euphorbia characias	C	20,0	91,7	54,5
Clematis flammula	P	10,0	58,3	27,3
Asparagus acutifolius	C	10,0	58,3	9,1
Teucrium scorodonia	C	20,0	33,3	72,7
Erica scoparia	P	20,0	50,0	63,6
Ranunculus monspeliacus	G	10,0	41,7	63,6
Quercus ilex	P	100,0	100,0	
Phillyrea latifolia	P	100,0	100,0	
Calycotome spinosa	P	70,0	100,0	
Melica pyramidalis	H	40,0	50,0	
Crataegus monogyna	P	10,0	41,7	
Luzula forsteri	H	30,0	8,3	
Umbilicus pendulinus	H	10,0	33,3	
Hedera helix	P	20,0		9,1
Smilax aspera	P	20,0		9,1
Asplenium adiantum-nigrum	H	60,0		9,1
Sedum sediforme	C	10,0		36,4
Viburnum tinus	P	40,0		
Rosa sempervirens	P		33,3	
Anthoxanthum odoratum	H		33,3	9,1
Daphne gnidium	P		50,0	100,0
Brachypodium retusum	C		50,0	100,0
Teucrium chamaedrys	C		8,3	100,0
Lavandula stoechas	C		33,3	63,6
Prunus spinosa	P		16,7	27,3
Quercus coccifera	P			100,0
Asphodelus ramosus	G			90,9
Pteridium aquilinum	G			54,5
Festuca duriuscula	H			54,5
Galium maritimum	C			54,5
Arrhenatherum elatius	H			45,5
Lonicera implexa	P			36,4
Thapsia villosa	H			36,4
Anthericum liliago	G			27,3
Espèces annuelles				
Conyza cf canadensis	T	70,0	91,7	27,3
Viola tricolor	T	70,0	41,7	81,8
Geranium columbinum	T	30,0	50,0	18,2
Arabidopsis thaliana	T	10,0	8,3	36,4
Gerarium purpureum	T	70,0	58,3	
Geranium rotundifolium	T	30,0	33,3	
Lamium amplexicaule	T			45,5

Types biologiques : P : phanérophytes ; C : chaméphytes ; G : géophytes ; T : thérophytes H : hémicryptophytes ;

Enfin, parmi les espèces vivaces, un groupe n'a été observé que dans le maquis. C'est celui de *Quercus coccifera* et *Asphodelus ramosus*, chez lequel dominent les géophytes (33,3 %) et les hémicryptophytes (33,3 %). Dans les Albères, ces espèces sont plus particulièrement rencontrées dans des formations buissonnantes (Prodon *et al.* 1984).

Les espèces annuelles n'ont été observées que dans les stations incendiées. Elles essayent de s'installer grâce à l'ouverture de la végétation créée par le feu. Certaines ont été rencontrées dans les trois types de formations comme *Conyza canadensis*, caractéristique de ce groupe et fréquemment observée dans les stades post-incendie (Trabaud 1970, 1980). Quelques-unes sont cantonnées dans les formations forestières tel *Geranium purpureum*. D'autres, enfin, apparaissent exclusivement dans le maquis, c'est le cas de *Lamium amplexicaule*. Après incendie, toutes ces annuelles ont été notées à la fois dans les Albères silicieuses et le Bas-Languedoc calcaire.

Rétablissement de la structure végétale

Le passage du feu influence non seulement la composition floristique des communautés, mais il modifie aussi l'agencement des végétaux. L'agencement correspond à la répartition spatiale, aussi bien sur le plan vertical qu'horizontal, des différents végétaux qui constituent les communautés.

Le recouvrement d'une espèce représente l'espace qu'elle occupe; ce couvert peut être évalué dans chaque strate. En faisant la somme des recouvrements de toutes les espèces présentes dans une strate, il est possible d'avoir une approximation de la quantité de matériel végétal qui occupe cette strate, et donc, indirectement, de la phytomasse aérienne de la végétation.

Dans les communautés non incendiées, le recouvrement de la végétation est surtout important dans les strates supérieures (Fig. 1), au-dessus de 50 cm (3e strate) pour les maquis hauts, et plus particulièrement au-dessus de 4 m (6e strate) pour la vieille futaie où le recouvrement des deux seules espèces composant cette strate est compris entre 50 et 80 %. Dans la Figure 1, le dessin représentant cette futaie montre bien la structure de cette formation où le sous-bois est pratiquement inexistant; seuls les troncs ou des branches mortes constituent les strates 2 à 4. Puis la végétation s'épanouit au niveau des cimes où s'étale le feuillage de *Q. ilex* et *P. latifolia*.

Au contraire, immédiatement après l'incendie, la masse végétale est située principalement dans les strates basses (Fig. 1). En effet, assez rapidement après la perturbation, la végétation réapparait et recouvre la surface du sol, soit à partir de rejets soit de jeunes plantules issues de graines.

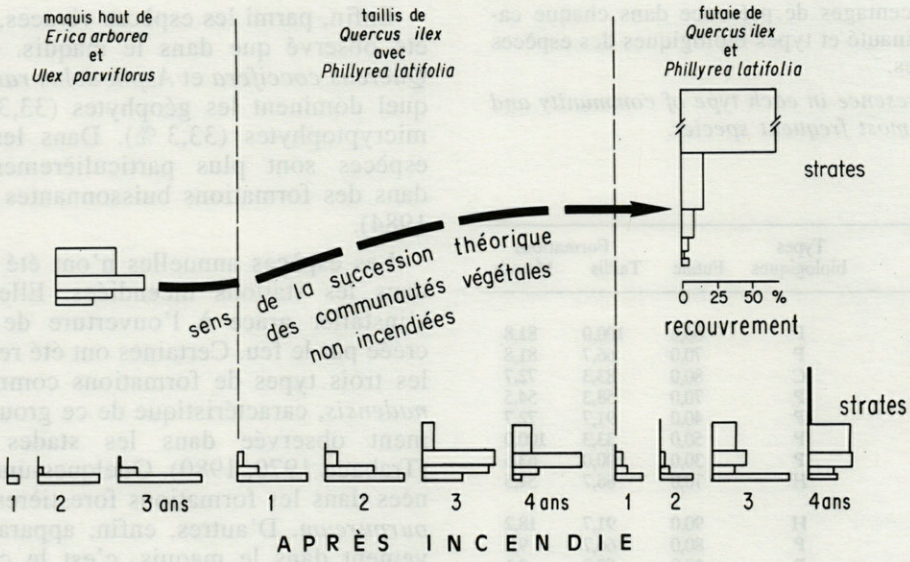


Fig. 1. – Structure de la végétation (recouvrement cumulé des végétaux par strate) dans les communautés incendiées et non incendiées des Albères.

Structure of the vegetation (cumulative cover of plants according to strata) in the burned and unburned communities.

Puis, dans toutes les communautés étudiées, au fur et à mesure que le temps passe, il y a une tendance à l'apparition et à un accroissement du matériel végétal vers des niveaux de plus en plus élevés, tandis que ce matériel tend à diminuer dans les strates basses (Fig. 1). Ainsi, tout de suite après le feu, apparait la strate 1 qui va prédominer pendant les 3 premières années, puis cette prédominance s'estompera au fil des ans.

Chez les formations forestières, la tendance vers un retour à un état structural comparable à celui qui existait avant l'incendie est nette à partir de la 4e année. Il y a une diminution progressive du recouvrement des strates basses (< 50 cm), tandis que le recouvrement des strates hautes (> 1 m) s'accroit. En quatre ans, dans la futaie, les rejets de *Q. ilex* et *P. latifolia* dépassent 3 m de haut. La persistance, relativement importante, des strates inférieures à 50 cm, est due aux nombreux rejets émis promptement après le feu et qui n'ont pas encore disparu.

La reconstitution de la structure des maquis est plus lente. Bien que la 3e strate soit présente dès la première année, 3 ans après le feu cette strate est à peine notable. Les végétaux ligneux (en particulier les *Erica*) ont produit de hauts rejets qui ont grandi mais n'occupent pas tout l'espace à ce niveau.

DISCUSSION

La richesse floristique des communautés incendiées est donc relativement faible au cours de la première année. Puis, elle croît graduellement. Ce phénomène est comparable à celui observé dans les communautés du Bas-Languedoc (Trabaud & Lepart 1980) où la richesse floristique maximale est atteinte entre 1 et 3 ans après le feu. Cette richesse diminue par la suite. Il doit en être de même dans les communautés croissant sur sol siliceux des Albères, pour, progressivement au cours des ans, atteindre une richesse floristique voisine de celle des communautés adultes.

Après le feu, les espèces pérennes qui étaient auparavant présentes dans les communautés réapparaissent. Des annuelles et des bisannuelles les accompagnent et tentent souvent de s'installer; elles persistent aussi longtemps que les végétaux appartenant aux communautés en place ne les dépassent en taille et que l'accumulation de litière empêche toute germination. Le nombre, généralement plus élevé, des espèces pendant les trois premières années peut être attribué à l'ouverture du couvert végétal créé par le feu, à la disparition de la litière et des espèces concurrentes, ainsi qu'à une plus grande quantité de nutriments disponibles dans la couche supérieure du sol (Trabaud 1983 a), autant de conditions qui accroissent les potentialités d'accueil du milieu pour de nombreuses espèces opportunistes. La majorité de ces végétaux peut être étrangère à la communauté initiale : ces espèces, d'origine exogène, disparaissent par la suite au fur et à mesure que le peuplement vieillit. Cela a été également constaté dans des milieux aussi éloignés et dissemblables que les forêts australiennes d'*Eucalyptus* (Purdie 1977) et les matorrals espagnols (Casal *et al.* 1986). Les espèces qui essayent d'envahir les zones brûlées sont nombreuses, quelquefois elles peuvent atteindre un nombre double ou triple (en particulier pour la vieille futaie) de celui des espèces présentes dans

les communautés adultes. Il y a donc de nombreuses plantes qui tentent de s'établir dans les zones incendiées. Par la suite, elles seront progressivement éliminées par les espèces des communautés initiales qui réoccuperont l'espace incendié.

En fait, il n'y a pas succession au sens de remplacement d'un groupement par un autre, mais seulement réapparition progressive des espèces présentes antérieurement avec une superposition d'espèces exogènes. Ces plantes étrangères aux communautés en place (principalement des thérophytes) sont proportionnellement beaucoup plus nombreuses dans la futaie (où la végétation qui colonise après le feu est plus ouverte au niveau des strates basses) que dans le maquis (où cette végétation est plus dense).

Ces résultats peuvent être rapprochés de ceux obtenus par les chercheurs américains sur le chaparral californien (végétation similaire à celle du massif des Albères), lequel se succède à lui-même (Sampson 1944; Horton & Kraebel 1955; Hanes 1971), ou australiens dans les forêts d'*Eucalyptus* (Purdie & Slatyer 1976); ainsi que des résultats obtenus dans la région du Bas-Languedoc (Trabaud & Lepart 1980; Trabaud 1983 b).

Toutefois, la participation des espèces exogènes (thérophytes, par exemple) y est nettement plus importante que dans les communautés du Bas-Languedoc. Ce phénomène doit être dû au fait que les strates basses des communautés étudiées sur terrain siliceux sont moins densément occupées par la végétation que celles des phytocénoses poussant sur terrain calcaire.

Si après le feu, la richesse floristique des communautés incendiées est importante et ne parait pas très différente (au cours des 4 premières années) entre les trois types de communautés, les affinités floristiques sont distinctes entre les formations forestières et le maquis. En outre, une comparaison effectuée avec le coefficient de similitude de Sorensen, entre les relevés de cette étude et ceux de Zeller (1958) pour le maquis uniquement (seule communauté comparable étudiée par cet auteur), se révèle significative. Pour le maquis non brûlé les coefficients se répartissent entre 63 et 85,5, ce qui indique de fortes affinités floristiques entre ces milieux des deux études; mais lorsque les stations incendiées sont prises en compte, l'amplitude des coefficients de similitude est comprise entre 24 et 46,2. Les différences dans ce cas proviennent du fait que les comparaisons sont effectuées entre des listes d'individus d'association « en équilibre » et bien caractérisées, d'une part (Zeller 1958), et d'autre part, des listes floristiques établies lors des toutes premières étapes de la cicatrisation de la végétation après le bouleversement provoqué par le feu (présente étude).

Le modèle d'occupation de l'espace après incendie chez les communautés siliceuses des Albères est identique à celui observé dans les communautés étudiées en Bas-Languedoc. Toutefois, la vitalité de croissance de la végétation est beaucoup plus forte dans les communautés forestières des Albères qui, en l'espace de trois ans, atteignent une strate 4, phénomène qui n'apparaissait qu'au bout de 5 ans en Bas-Languedoc (Trabaud 1983 b). Ce phénomène décèle un plus fort dynamisme des végétaux sur silice.

La différence de vigueur de régénération entre les communautés forestières et le maquis pourraient provenir de la date d'apparition des incendies, quoique survenus tous les deux en été, mais lors de deux années différentes, et bien que les deux incendies aient été qualifiés d'« intenses » par les services de lutte qui participèrent à leur extinction.

Au fur et à mesure que le temps passera, les strates élevées continueront à avoir un recouvrement de plus en plus important, avec une diminution concomitante de celui des strates basses. Cette remontée du couvert des strates basses vers les strates hautes, ainsi que l'apparition d'une multiplicité de strates, est déjà très nette dès la troisième année. Ainsi donc, après le feu, il y a un retour, plus ou moins rapide selon les communautés, vers un état structural complexe comparable à celui qui existait avant l'incendie.

Il faut noter qu'avant l'incendie la masse végétale la plus importante (le recouvrement cumulé des espèces) est constitué par 2 espèces seulement dans la futaie au niveau de la cinquième strate, tandis qu'environ 8 espèces occupent la strate 1 avec un faible recouvrement. Cette disposition est moins nette pour le maquis. Dans ce cas, un nombre plus élevé d'espèces participe à chaque strate, même si le plus grand nombre d'espèces est situé dans les strates basses (1 et 2) où le recouvrement y est plus faible (Fig. 1).

Au contraire, après incendie, les espèces sont plus nombreuses là où le recouvrement cumulé est le plus grand quelles que soient les communautés (Fig. 1), c'est-à-dire au niveau des strates basses. L'exception n'apparait seulement qu'à partir de la troisième année pour la futaie incendiée : 3 espèces uniquement (*Q. ilex, P. latifolia, Cytisus scoparius*) constituent la strate 4, or le recouvrement cumulé y est aussi important que pour les strates 2 et 3.

CONCLUSIONS

Les résultats obtenus mettent en évidence que l'évolution de la végétation des Albères après le feu suit le modèle appelé par Egler (1954) : mo-

dèle de la « composition floristique initiale », c'est-à-dire que toutes les espèces des communautés finales sont présentes immédiatement sur les sites après l'incendie, même si, par la suite, l'abondance relative des individus change quelque peu. De sorte qu'il n'y a pas d'apparition de relais floristiques, ou de communautés différentes, au sens d'une suite successive d'espèces occupant les mêmes sites, comme c'est le cas dans une succession secondaire. Le modèle d'« inhibition », proposé par Connell & Slatyer (1977) peut être également appliqué à ce type de succession.

C'est grâce aux types de régénération qu'ils utilisent que les végétaux qui existaient avant le feu se maintiennent : soit principalement par des organes végétatifs de survie, soit à un moindre degré, par des semences résiduelles enfouies dans le sol ou celles provenant des zones de mêmes communautés non incendiées.

Le processus de la recolonisation du terrain par la végétation est caractérisé par les traits suivants :

La plus grande partie de la régénération commence dès les premières années qui suivent le feu grâce à une réponse végétative à partir des organes souterrains de survie;

Il y a accroissement progressif de la phytomasse, ainsi qu'une modification de la proportion du matériel végétal des strates basses vers les strates plus élevées. Le retour vers un état structural comparable à celui qui pré-existait au feu est progressif, tandis que la reconstitution du cortège floristique est quasi immédiate avec toutefois une superposition temporaire de plantes annuelles.

Malgré la présence des annuelles et des herbacées vivaces, l'influence architecturale des espèces ligneuses est prédominante tout au long de la cicatrisation des trois types de communautés.

REMERCIEMENTS – L'auteur remercie MM. J.P. Clara et R. Prodon pour leur aide lors du repérage et du choix des stations ainsi que pour leur participation aux relevés.

BIBLIOGRAPHIE

ARIANOUTSOU M., 1984. Post-fire successional recovery of a phryganic (east Mediterranean) ecosystem. *Acta Oecologica, Oecol. Plant.* **5** : 387-394.

ATHIAS-BINCHE F. & L. SAULNIER, 1986. Modalités de cicatrisation des écosystèmes méditerranéens après incendie : cas de certains Arthropodes du sol. I. Introduction, stations d'étude. *Vie et Milieu* **36** : 117-124.

BARRY J.P., 1960. Contribution à l'étude de la végétation de la région de Nimes. *Année Biologique* **36** : 311-550.

BOCK J.H. & C.E. BOCK, 1984. Effect of fires on woody vegetation in the pine-grassland ecotone of the southern Black Hills. *Amer. Midland Natur.* **112** : 35-42.

BRAUN-BLANQUET J., 1935. Un problème économique et forestier de la garrigue languedocienne. *Com. Soc. Internat. Géobotanique Méditer.Alpine* **35** : 11-22.

BRAUN-BLANQUET J., 1936. La forêt d'yeuse languedocienne (Quercion ilicis). Monographie phytosociologique. *Mém. soc. Et. Sci. Nat. Nimes* **5** : 147 p.

CASAL M., 1987. Post-fire dynamics of shrublands dominated by Papilionaceae plants. Influence of Fire on the Stability of Mediterranean Forest Ecosystems. *Ecologia Mediterranea* **13** : 87-98.

CASAL M., M. BASANTA & F. GARCIA NOVO, 1986. Sucesion secundaria de la vegetacion herbacea tras el incendio del matorral bajo replobacion forestal de *Pinus. Bol. Soc. Espan. Hist. Nat. Biol.* **82** : 25-34.

CONNELL J.H. & R.O. SLATYER, 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *Amer. Natur.* **111** : 1119-1144.

DE BENEDETTI S.H. & D.J. PARSONS, 1984. Postfire succession in a Sierran subalpine meadow. *Amer. Midl. Natur.* **111** : 118-125.

DE LILLIS M. & A. TESTI, 1990. Post-fire dynamics in a disturbed mediterranean community in central Italy. *In* : Fire in Ecosystem Dynamics J.G. Goldammer, M.J. Jenkins (eds). SPB Academic Publishing The Hague 53-62.

EGLER F.E., 1954. Vegetation science concepts. I : Initial floristic composition, a factor in old field vegetation development. *Vegetatio* **4** : 412-417.

EMBERGER L., 1955. Une classification biogéographique des climats. Rec. Trav. Labor. Bot., Géol. Zool., Fac. Sc., Montpellier, Série Botanique 3-45.

FLAHAULT C., 1924. Les incendies de forêts. *Rev. Bot. Appl. Agr. Trop.* **4** : 1-20.

FORGEARD F. & R. TALLUR, 1986. La recolonisation végétale dans une lande incendiée : étude de l'évolution de la structure de la végétation. *Acta Oecologica, Oecol. Plant.* **7** : 15-30.

GODRON M., P. DAGET, L. EMBERGER, G. LONG, E. LE FLOCH, J. POISSONET, C. SAUVAGE & J.P. WACQUANT, 1968. Code pour le relevé méthodique de la végétation et du milieu. C.N.R.S. Paris, 292 p.

HANES T.L., 1971. Succession after fire in the chaparral of Southern California. *Ecol. Monogr.* **41** : 27-52.

HORTON J.S. & C.J. KRAEBEL, 1955. Development of vegetation after fire in the chamise chaparral of southern California. *Ecology* **36** : 244-262.

KEELEY J.E. & S.C. KEELEY, 1981. Post-fire regeneration of southern California chaparral. *Amer. J. Bot.* **68** : 524-530.

KEELEY J.E. & S.C. KEELEY, 1984. Postfire recovery of California coastal sage scrub. *Amer. Midl. Natur.* **111** : 105-117.

KORNAS J., 1958. Succession régressive de la végétation de garrigue sur calcaires compacts dans la Mon-

tagne de la Gardiole près de Montpellier. *Acta Soc. Bot. Poloniae* **27** : 563-596.

KRUGER F.J. & R.C. BIGALKE, 1984. Fire in fynbos. *In* : Ecological Effects of Fire in South African Ecosystems. P. de V. Booysen, N.M. Tainton (eds), Springer-Verlag, Berlin 67-114.

KUHNHOLTZ-LORDAT G., 1938. La terre incendiée. Essai d'agronomie comparée. Maison Carrée, Nimes 361 p.

KUHNHOLTZ-LORDAT G., 1958. L'écran vert. *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat.* **9** : 276 p.

PAVILLARD J., 1935. Eléments de sociologie végétale. Herman, Paris, 102 p.

PRODON R., R. FONS & A.M. PETER, 1984. L'impact du feu sur la végétation, les oiseaux et les micromammifères dans diverses formations méditerranéennes des Pyrénées-Orientales : premiers résultats. *Rev. Ecol. Terre Vie* **39** : 129-158.

PURDIE R.W., 1977. Early stages of regeneration after burning in dry sclerophyll vegetation. 2. Regeneration by seed germination. *Austral. J. Bot.* **25** : 35-46.

PURDIE R.W. & R.O. SLATYER, 1976. Vegetation succession after fire in sclerophyll woodland communities in south-eastern Australia. *Aust. J. Ecol.* **1** : 223-236.

SAMPSON A.W., 1944. Plant succession in burned chaparral lands in northern California. California Agricultural Experiment Station Bulletin 685, 144 p.

SPECHT R.L., 1981. Response to fire in heathlands and related shrublands. *In* : Fire and Australian Biota. A.M. Gill, R.H. Groves, I.R. Noble (eds). Australian Academy of Sciences, Canberra, 395-415.

TRABAUD L., 1970. Quelques valeurs et observations sur la phyto-dynamique des surfaces incendiées dans le Bas-Languedoc. *Natur. Monspel.* **21** : 231-242.

TRABAUD L., 1980. Influence du feu sur les semences enfouies dans les couches superficielles du sol d'une garrigue de chêne kermes. *Natur. Monspel.* **39** : 1-12.

TRABAUD L., 1983 a. The effects of different fire regimes on soil nutrient levels in *Quercus coccifera* garrigue. Mediterranean-Type Ecosystems. Role of Nutrients. F.J. Kruger, D.T. Mitchell, J.U.M. Jarvis (Eds). Ecological Studies 43 : 233-243. Springer-Verlag, Berlin.

TRABAUD L., 1983 b. Evolution après incendie de la structure de quelques phytocénoses méditerranéennes du Bas-Languedoc (Sud de la France). *Ann. Sci. Forest.* **40** : 177-195.

TRABAUD L., 1984. Changements structuraux apparaissant dans une garrigue de chêne kermès soumise à différents régimes de feux contrôlés. *Acta Oecologica, Oecol. Appl.* **5** : 127-143.

TRABAUD L. & J.LEPART, 1980. Diversity and stability in garrigue ecosystem after fire. *Vegetatio* **43** : 49-57.

TUTIN T.G., V.H. HEYWOOD, N.A. BURGES, D.M. MOORE, D.H. VALENTINE, S.M. WALTERS & D.A. WEBB, 1964-1976. Flora Europaea. Cambridge University Press.

ZELLER W., 1958. Etude phytosociologique du chêne liège en Catalogne. *Pirineos* **14** : 7-194.

Reçu le 18 juin 1992; received June 18, 1992
Accepté le 19 octobre 1992; accepted October 19, 1992

Ligne de la Gardiole près de Montpellier. Acta Soc. Bot. Pétrolière 27 : 563-569.

KRUGER F.J. & R.C. BIGALKE, 1984. Fire in fynbos. In : Ecological Effects of Fire in South African Ecosystems. D. de V. Booysen, N.M. Tainton (eds), Springer-Verlag, Berlin 67-114.

KUHNHOLTZ-LORDAT G., 1938. La terre incendiée. Essai d'agronomie comparée. Maison Carrée, Nîmes 301 p.

KUHNHOLTZ-LORDAT G., 1958. L'écran vert. Mém. Mus. Nat. Hist. Nat. 9 : 276 p.

PAVILLARD J., 1935. Éléments de sociologie végétale. Hermann, Paris, 102 p.

PRODON R., R. FONS & A.M. PETER, 1984. L'impact du feu sur la végétation, les oiseaux et les microarthropodes dans diverses formations méditerranéennes des Pyrénées Orientales : premiers résultats. Rev. Ecol. Terre Vie 39 : 129-158.

PURDIE R.W., 1977. Early stages of regeneration after burning in dry sclerophyll vegetation. 2. Regeneration by seed germination. Aust. J. Bot. 25 : 45-60.

PURDIE R.W. & R.O. SLATYER, 1976. Vegetation succession after fire in sclerophyll woodland communities in south-eastern Australia. Aust. J. Ecol. 1 : 223-236.

SAMPSON A.W., 1944. Plant succession in burned chaparral lands in northern California. California Agricultural Experiment Station Bulletin 685, 144 p.

SPECHT R.L., 1981. Response to fire in heathlands and related shrublands. In : Fire and Australian Biota. A.M. Gill, R.H. Groves, I.R. Noble (eds), Australian Academy of Sciences, Canberra, 395-415.

TRABAUD L., 1970. Quelques valeurs et observations sur la phyto-dynamique des surfaces incendiées dans le Bas-Languedoc. Nature Monspel. 21 : 231-242.

TRABAUD L., 1980. Influence du feu sur les semences enfouies dans les couches superficielles du sol d'une garrigue de chêne kermès. Nature Monspel. 39 : 1-12.

TRABAUD L., 1983 a. The effects of different fire regimes on soil nutrient levels in Quercus coccifera garrigue. Mediterranean-Type Ecosystems. Role of Nutrients. F.J. Kruger, D.T. Mitchell, J.U.M. Jarvis (Eds): Ecological Studies 43 : 233-243. Springer-Verlag, Berlin.

TRABAUD L., 1983 b. Evolution après incendie de la structure de quelques phytocénoses méditerranéennes du Bas-Languedoc (Sud de la France). Ann. Sci. Forest. 40 : 177-195.

TRABAUD L., 1984. Changements structuraux apparaissant dans une garrigue de chêne kermès soumise à différents régimes de feux contrôlés. Acta Oecologica, Oecol. Appl. 5 : 127-143.

TRABAUD L. & J. LEFART, 1980. Diversity and stability in garrigue ecosystem after fire. Vegetatio 43 : 49-57.

TUTIN T.G., V.H. HEYWOOD, N.A. BURGES, D.M. MOORE, D.H. VALENTINE, S.M. WALTERS & D.A. WEBB, 1964-1976. Flora Europaea. Cambridge University Press.

ZELLER W., 1958. Étude phytosociologique du chêne liège en Catalogne. Pirineos 14 : 7-194.

Reçu le 18 juin 1992; received June 18, 1992
Accepté le 19 octobre 1992; accepted October 19, 1992

VIE MILIEU, 1993, 43 (1) : 53-57

TRIDIDEMNUM PEDUNCULATUM N. SP. (ASCIDIE APLOUSOBRANCHE) DE LA RIVE ESPAGNOLE DU DETROIT DE GIBRALTAR

Trididemnum pedunculatum *n. sp. (Ascidiacea, Aplousobranchia) from the Spanish side of the Gibraltar Strait*

F. LAFARGUE[1], *A.A. RAMOS-ESPLA*[2], *V. BUENCUERPO*[3], *E. VAZQUEZ*[4]

[1] *Observatoire Océanologique de Banyuls, Laboratoire Arago, Université P. et M. Curie (Paris VI), C.N.R.S. UA 117, 66650 Banyuls-sur-Mer, France*

[2] *Institut d'Ecologia Litoral, Crta de Benimagrell, s/n, 03560 El Campello, Alicante, Espagne*

[3] *Departamento de Biologia Animal I, Fac. Biologia, Univ. Complutense de Madrid, Espagne*

[4] *Departamento de Bioloxia Animal, Fac. Bioloxia, Univ. de Santiago de Compostela, 15706 Santiago de Compostela, A Coruna, Espagne*

TUNICIERS
ASCIDIES DIDEMNIDAE
GIBRALTAR
MÉDITERRANÉE

RÉSUMÉ – Au cours de deux campagnes de récoltes en plongée sur la rive espagnole du détroit de Gibraltar, une espèce nouvelle d'Ascidie Didemnidae *Trididemnum pedunculatum* a été trouvée. Sa description est suivie d'une clé tabulaire des espèces européennes de *Trididemnum*.

TUNICATA
DIDEMNID ASCIDIAN
GIBRALTAR
MEDITERRANEA

ABSTRACT – During two diving trips along the Spanish coast of the Straight of Gibraltar, a new species of didemnid ascidian, *Trididemnum pedunculatum* was found. The species is described and this new description is incorporated into a tabular key with the other European species of *Trididemnum*.

DESCRIPTION

Les types sont déposés au Laboratoire Arago : Holotype n° 2088, zoïdes mûrs et larves; Paratype n° 2089 immature.

Colonie d'un blanc légèrement jaune sur le vivant, de couleur blanche dans le formol (Pl : 1A). L'holotype mesure 4 cm x 2,4 cm; le paratype est légèrement plus petit. La surface est lisse mais non plane, vallonnée. L'épaisseur est de 2 à 4 mm. La surface est opaque, les spicules sont répartis de manière très dense, ne laissant pas voir le réseau cloacal sous-jacent (Pl. 1 B).

Les ouvertures buccales sont régulièrement espacées. Les spicules sont répartis dans toute l'épaisseur de la colonie. Leur taille est de 40 à 50 µm. Leur forme est étoilée (Fig. 1 D). Ils présentent 14 à 20 sommets à extrémité arrondie.

Les ouvertures cloacales communes de forme circulaire sont au nombre de deux et espacées de 2 cm.

La taille du zoïde est de 1600 µm, 720 pour le thorax et 960 pour l'abdomen (Fig. 1 A1). Il y a 3 rangs de stigmates branchiaux. Le nombre de stigmates par demi-rang est de 10 pour le premier rang, 7 pour le deuxième, 7 pour le troisième. Le tube cloacal se dresse au niveau du deuxième rang de stigmates.

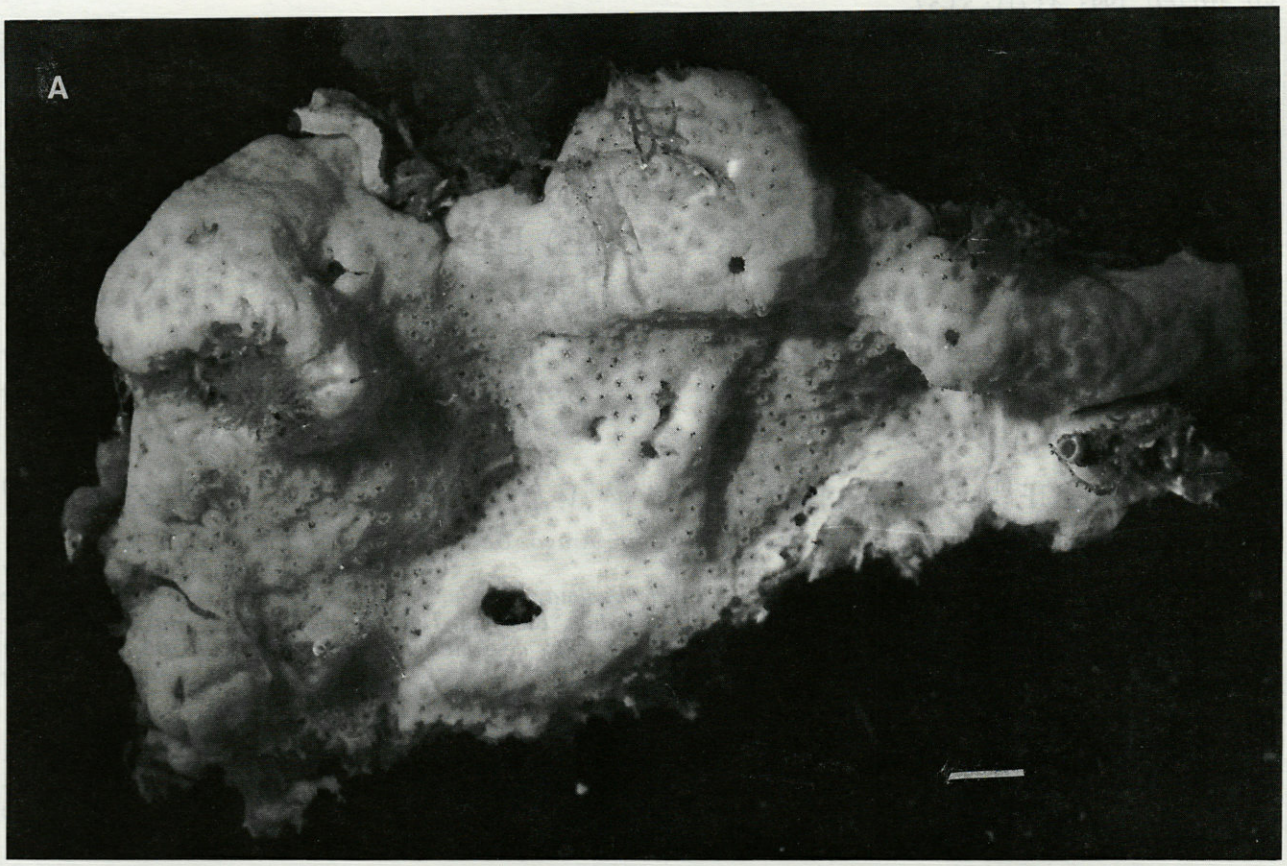
La couronne tentaculaire n'a pu être observée.

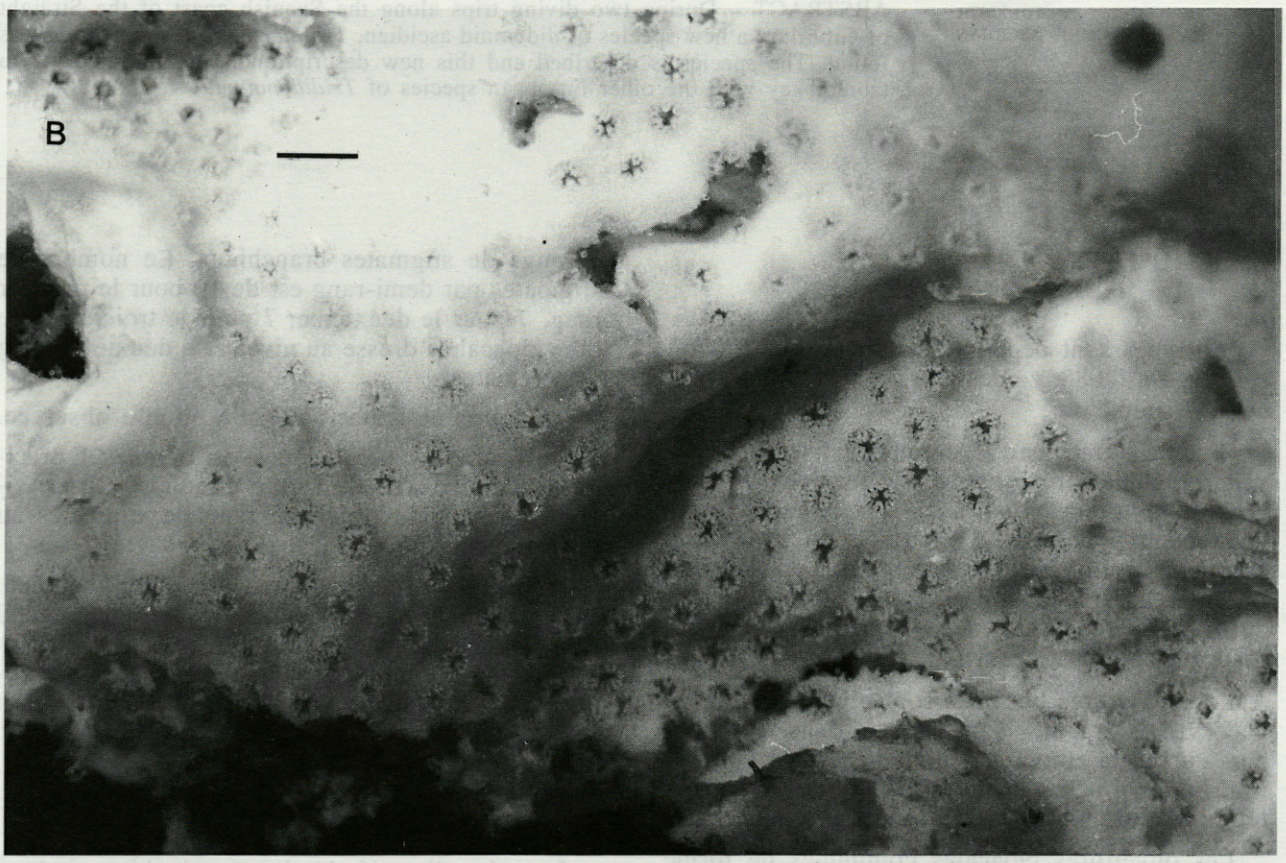
Les organes spiculogènes ou organes thoraciques latéraux sont de forme circulaire. Ils se situent en haut du troisième rang de stigmates au voisinage du tube cloacal.

L'appendice fixateur plus court que l'abdomen, s'insère au niveau du pédoncule oesophagorectal d'où le nom de l'espèce (Fig. 1 A2). Ce point d'insertion est identique à celui des espèces de *Didemnum*. Chez les espèces de *Trididemnum* il est sous-endostylaire.

Le spermiducte en fin de spermatogenèse décrit 5 à 6 tours de spire. Le testicule est simple. L'ovaire est conforme au type de la famille.

Le tube digestif décrit une double courbure (Fig. 1 C). L'oesophage est cylindrique. L'estomac circulaire se prolonge par un post-estomac allongé. L'intestin moyen est circulaire, l'intestin terminal sinueux.





Pl. 1. – *Trididemnum pedunculatum* n. sp., A, vue d'ensemble de la colonie, barre : 0,25 cm; B, vue de détail, barre : 0,1 cm. Photos J. Lecomte CNRS.

Trididemnum pedunculatum *n. sp., colony, A, general view, scale : 0,25 cm; B, close-up view, scale : 0,1 cm. Photos J. Lecomte, CNRS.*

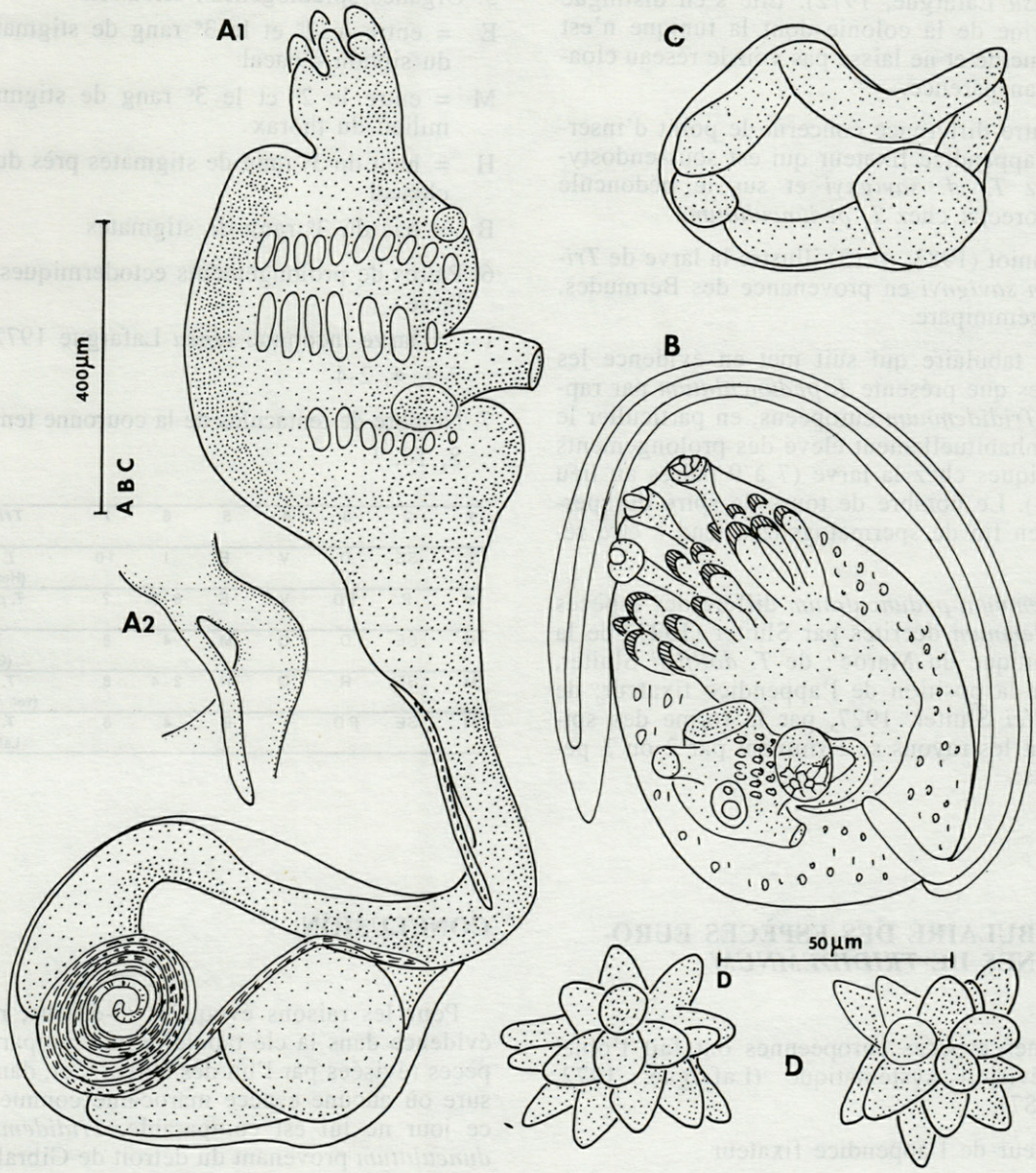


Fig. 1. – *Trididemnum pedunculatum* n. sp., A1, zoïde en vue latérale gauche; A2 détail de l'insertion de l'appendice fixateur; B, larve; C, tube digestif; D, spicules.

Trididemnum pedunculatum *n. sp., A1, zooid, left side; A2 close-up view of insertion of the thoracic appendix; B, larva; C, digestive tube; D, spicules.*

La larve (Fig. 1 B) mesure 680 µm x 480 µm. La vésicule sensorielle présente un ocelle et un otolithe. Il n'y a pas de blastozoïde. Il y a 7 à 9 paires de prolongements ectodermiques et 3 papilles adhésives. L'oozoïde est recouvert en partie par le vitellus. Ces observations sont basées sur l'examen d'une dizaine de larves.

Stations

Holotype station G2 (11-1-3), Faro Tarifa E, 35°59. 9'N/05°36. 5'W, 29/8/89. Biocoenose de grotte semi-obscure, roche 14-17 m. Facies : Eponges, Hydraires, Anthozoaires, Balanidés.

Paratype station G1 (2-1-1), Cabo Trafalgar, 36°10. 7'N/06°01. 6'W, 22/3/89. Biocoenose de Roche Sciaphile Calme, 4-10 m. Facies : *Peyssonnelia, Udotea.*

DISCUSSION

Cette espèce a pour caractéristique un appendice fixateur de longueur moyenne qui la rapproche de *Trididemnum cf. savignyi* (Herdman,

1886, *sensu* Lafargue, 1972). Elle s'en distingue par la forme de la colonie dont la tunique n'est pas translucide et ne laisse pas voir le réseau cloacal par transparence.

Une autre différence concerne le point d'insertion de l'appendice fixateur qui est sous-endostylaire chez *T. cf. savignyi* et sur le pédoncule oesophagorectal chez *T. pedunculatum.*

F. Monniot (1983, p. 13) illustre la larve de *Trididemnum savignyi* en provenance des Bermudes. Elle est gemmipare.

La clé tabulaire qui suit met en évidence les différences que présente *T. pedunculatum* par rapport aux *Trididemnum* européens, en particulier le nombre inhabituellement élevé des prolongements ectodermiques chez la larve (7 à 9 paires au lieu de 2-4, 4). Le nombre de tours de spire du spermiducte en fin de spermatogenèse tend à être réduit.

Trididemnum pedunculatum diffère des espèces de *Trididemnum* décrites par Sluiter (1927) de la côte atlantique du Maroc : de *T. dollfusi* Sluiter, 1927, par la position de l'appendice fixateur; de *T. liouvillei* Sluiter, 1927, par la forme des spicules dont les rayons se terminent par 2 ou 3 petites dents.

CLÉ TABULAIRE DES ESPÈCES EUROPÉENNES DE *TRIDIDEMNUM*

Certaines espèces européennes ont fait l'objet d'une révision systématique (Lafargue, 1972, 1974, 1987).

1. Longueur de l'appendice fixateur

L = long

m = longueur moyenne

M = minuscule

2. Insertion de l'appendice fixateur

SE = sous l'endostyle

P = au niveau du pédoncule oesophagorectal

3. Densité de répartition des spicules

TD = très dense

D = dense

PD = peu dense

R = spicules rares

4. Nombre de rayons des spicules

Q = quinzaine

V = vingtaine

I = innombrable

5. Organes spiculogènes : situation

E = entre le 2e et le 3e rang de stigmates près du siphon cloacal

M = entre le 2e et le 3e rang de stigmates, au milieu du thorax

H = haut du 3e rang de stigmates près du siphon cloacal

B = bas du 3e rang de stigmates

6. Paires de prolongements ectodermiques chez la larve

I = larve inconnue *sensu* Lafargue 1972 p. 124

7-9, 4, 2-4

7. Nombre de tentacules de la couronne tentaculaire

8, 10, ?

1	2	3	4	5	6	7	*Trididemnum*
L	SE	D	V	E	I	10	*T. cf. savignyi* (Herdman, 1886)
m	P	TD	V	E	8-9	?	*T. pedunculatum n. sp.*
M	SE	D	Q	M	4	8	*T. cereum* (Giard,1872)
M	SE	R	Q	H	2-4	8	*T. inarmatum* (von Drasche, 1883)
M	SE	PD	I	B	4	8	*T. delesseriae* Lafargue, 1968

CONCLUSION

Pour les raisons évoquées ci-dessus, mises en évidence dans la clé tabulaire qui compare les espèces révisées par l'un des auteurs, et, dans la mesure où aucune espèce marocaine connue jusqu'à ce jour ne lui est comparable, *Trididemnum pedunculatum* provenant du détroit de Gibraltar (rive espagnole) peut être considérée comme une espèce nouvelle d'Ascidie Didemnidae.

REMERCIEMENTS – Les campagnes de récoltes en plongées des Ascidies de Gibraltar (programme PB/87-0051-CO2 del Ministerio de Educacion y Ciencia) ont été financées par la »Direccion General de Investigation Cientifica y Technica » (D.G.I.C.Y.T.), Espagne.

BIBLIOGRAPHIE

GIARD A.M., 1872. Recherches sur les Ascidies composées ou Synascidies. *Arch. Zool. exp.* **1** : 501-709, pls XXI-XXX.

HERDMAN W.A., 1886. Report on the Tunicata collected during the voyage of H.M.S. Challenger during the years 1873-76. Part II. Ascidiae Compositae.

Rep. Sci. Res. Voy. H.M.S. Challenger, *Zool.*, Edinburg, **14** (38) : 1-432, pls I-XLIX, carte 1.

LAFARGUE F., 1968. Les peuplements sessiles de l'archipel de Glénan. II. Les Didemnidae.Systématique. Ecologie. *Vie Milieu* **19** (2 A) : 353-446, Figs. 1-17.

LAFARGUE F., 1972. Les Didemnidae de Port-Cros (Ascidies Composées). Deux espèces nouvelles pour les côtes de France. *Ann. Soc. Sc. nat. Arch. Toulon Var*, **24** : 120-140, Figs. 1-6.

LAFARGUE F., 1974. Révision taxonomique des Didemnidae des côtes de France (Ascidies Composées). Description des espèces de Banyuls-sur-Mer. Généralités. Genre *Trididemnum. Ann. Inst. océanogr.*, Paris, **50** (2) : 173-184, Figs. 1-4.

LAFARGUE F. and M. WAHL, 1987. The Didemnid Ascidian Fauna of France. *Ann. Inst. océanogr.*, Paris, **63** (1) : 1-46, Figs 1-9, pls 1-XII.

MONNIOT F., 1983. Ascidies littorales de Guadeloupe I. Didemnidae. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, Paris (Ser. 4), Section A (1) : 5-49.

SLUITER C.Ph., 1927. Les Ascidies de la côte Atlantique du Maroc, d'après les recherches de l'office de faunistique du Maroc. *Bull. Soc. Sci. nat.* Maroc Rabat, **7** (1-3) : 50-99.

VON DRASCHE R., 1883. Die Synascidien der Bucht von Rovigno (Adria). Wien : 1-41, pls. I-XI

Reçu le 21 janvier 1992; received January 21, 1992
Accepté le 12 avril 1992; accepted April 12, 1992

VIE MILIEU, 1993, 43 (1) : 59-61

FIRST REPORT OF QUESTIDAE (ANNELIDA, POLYCHAETA) IN THE MEDITERRANEAN SEA : *QUESTA CAUDICIRRA* HARTMAN

A. SOMASCHINI and M.F. GRAVINA

Dip. Biologia Animale e dell'Uomo, Universita "La Sapienza", Viale dell'Universita, 32. 00185 Roma, Italy

QUESTIDAE
POLYCHAETA
MER MÉDITERRANÉE

RÉSUMÉ – Première signalisation de la famille des Questidae pour la Mer Méditerranée. Dix-sept exemplaires de l'espèce *Questa caudicirra* Hartman, 1966 ont été recueillis dans les sables grossiers et dans la matte de *Posidonia oceanica* (L.) Delile dans une prairie située sur les côtes de l'Italie centrale (Mer Tyrrhénienne).

QUESTIDAE
POLYCHAETA
MEDITERRANEAN SEA

ABSTRACT – The first record of the family Questidae (Annelida Polychaeta) from the Mediterranean Sea is reported. Seventeen specimens belonging to the species *Questa caudicirra* Hartman, 1966 were found along the Italian coast in the sediment trapped among the rhizomes of *Posidonia oceanica* and in the coarse sand.

INTRODUCTION

The family Questidae was erected by Hartman (1966) to contain the new species *Questa caudicirra* from Eastern Pacific coast (Southern California). These worms are characterized by some oligochaetoid features especially in the mode of reproduction : the cocoon containing eggs and embryos is typical for most oligochaetes; the clitellar girdle is characteristic of oligochaetes (but in Questidae is in a different position); the spermathecae are commonly known from oligochaetes. Giere and Riser (1981) extensively discussed the morphology and the systematic position of Questidae, and concluded that they represent aberrant polychaetes adapted to interstitial life. In fact, they are small and slender bodied worms resembling the Orbiniidae and Paraonidae, and for this reason they are included in the order Orbiniida (Fauchald, 1977). Their diagnostic features consist in their small size and in their bifid or trifid crochets.

Up to now four species of Questidae are described. Three of them belong to the genus *Questa* : *Q. caudicirra* Hartman, 1966, *Q. media* Westheide, 1981, *Q. ersei* Jamieson and Webb, 1984, and one species to the genus *Novaquesta* : *N. trifurcata* Hobson, 1970. The presence of caudal branchiae and anal cirri distinguishes the genus *Questa*. The furcate setae of *Q. media* Westheide, 1981 are different in morphology from the trifurcate setae present in *Novaquesta*. Such trifurcate setae are also found in the intermediate "Genus A", described by Taylor and Gathof (1984) from the Gulf of Mexico, which also bears caudal branchiae and anal cirri.

From the available data, Questidae are distributed as follows : *Q. caudicirra* along the Eastern Pacific and Western Atlantic coasts (California, British Columbia, Mexico); *Q. media* from Galapagos; *Q. ersei* from Great Barrier Reef of Australia; *N. trifurcata* along the Western Atlantic coasts (New Brunswick, Maine, Massachusetts, Mexico) (Jamieson and Webb, 1984; Taylor and Gathof, 1984; Westheide, 1981).

The aim of the present paper is to report the first record of the family Questidae and of the species *Questa caudicirra* from the Mediterranean Sea.

MATERIAL AND METHODS

14 specimens of *Questa caudicirra* were collected in a sea-grass bed – *Posidonia oceanica*, (L.) Delile – along the coast of Ponza island and three specimens were found in coarse sand at the coast of Zannone island (Italy, Latium).

Sampling stations were located at 5-10 and 20 m of depth. Samples of sediment trapped among rhizomes were collected in June 1989, cutting out a piece of turf of a volume of 6,000 cm^3 (20x20x15 cm). Samples of soft bottom were taken by means of a grab of 50 l of volume. Sampled material was washed through of 1 mm and 0.45 mm mesh screens, the examined specimens were found in the 1-0.45 mm fraction and fixed in 10 % buffered formalin. The studied specimens are maintained, in the personal collections of the authors.

DESCRIPTION OF EXAMINED MATERIAL

Entire worms are 5.5-7 mm long and possess 37-55 setigers, to the exclusion of prostomium and pygidium (Fig. 1a).

Prostomium subtriangular, devoid of eyes and appendages. Peristomium biannulate and asetigerous. The following segments (except for the pygidium) bearing 1-5 capillary setae and 1 bifid crochet in the notopodia and neuropodia (Fig. 1c). Capillary setae are ornamented by a series of transverse wrinkles (Fig. 1d). Bifid crochets are present from the first setiger, as reported by Taylor and Gathof (1984). Two dorsal cirriform branchiae are present on the posterior segments. The pygidium bears two dorsal and two ventral anal cirri (Fig. 1b).

Habitat

Q. caudicirra inhabits soft bottoms. The species was found in calcareous ooze and in coarse sand along the Pacific coast, 7-124 m (Hartman, 1966) and in medium sand off Florida, 36 m (Taylor and Gathof, 1984). The Mediterranean specimens were collected in the coarse sand and in the sediment trapped among the rhizomes of *Posidonia oceanica*.

DISCUSSION

Our individuals correspond to the description of *Q. caudicirra* Hartman, 1966, but the occurrence of bifid crochets on the first setiger agrees with Taylor and Gathof (1984), who rectified the Hartman's description.

Mediterranean specimens are distinguished from the description of *Q. media* Westheide, 1981 by lacking trifid setae. Fewer differences exist in the external morphology between *Q. caudicirra* and *Q. ersei* Jamieson and Webbs, 1984, except in the setation (males of *Q. ersei* have 13-14 segments and a prepygidial asetigerous segment). The absence of the trifid setae and the presence of the caudal branchiae and the anal cirri on the pygidium distinguish our specimens from *Novaquesta*.

The few records of this species could be due to its small size. Notwithstanding, at present *Q. caudicirra* appears widely dispersed (Pacific,

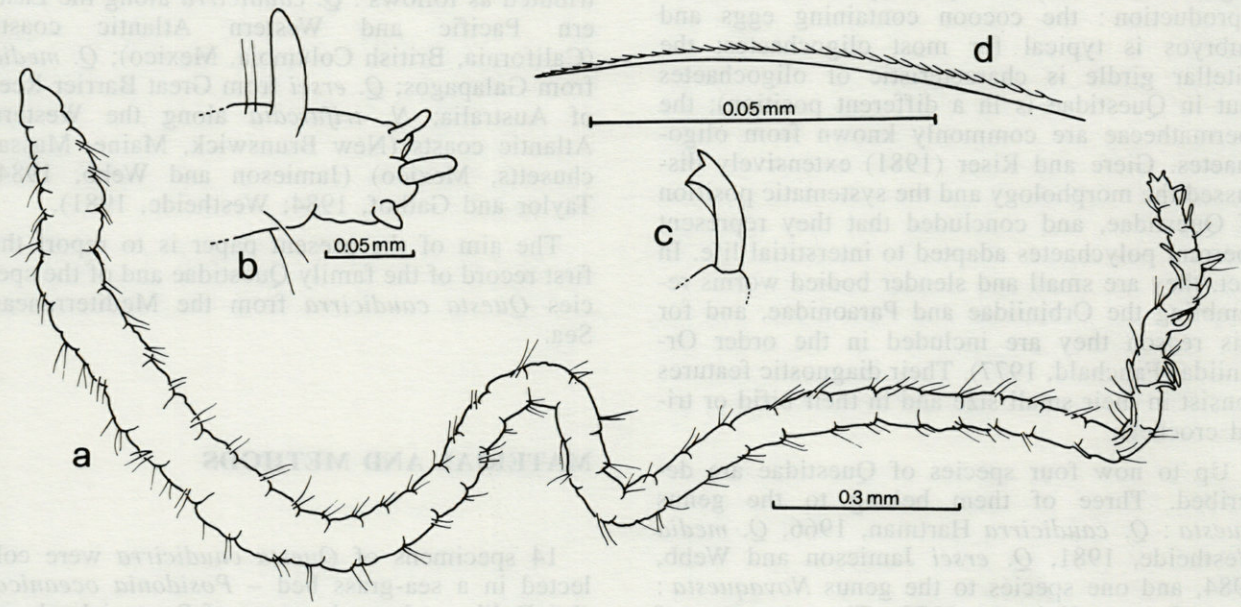


Fig. 1. – *Questa caudicirra*. a, entire worm; b, posterior end, dorsal view; c, bidentate crochet; d, capillary saeta.

Atlantic Oceans, and Mediterranean Sea) and would be a cosmopolitan species. Such a worldwide distribution is not uncommon among many polychaete taxa, which may go back to a relic of a single fauna already differentiated and distributed at Pangeal times (Fauchald, 1984).

REFERENCES

FAUCHALD K., 1977. The Polychaete worms. Definitions and keys to the Orders, Families and Genera. Natural History Museum of Los Angeles County. *Sciences Series* **28** : 1-188.

FAUCHALD K., 1984. Polychaete distribution pattern, or : can animals with Palaeozoic cousins show large-scale geographic pattern ? *In* Proceeding of the First International Polychaete Conference. Hutching P.A. Ed., The Linnean Society of New South Wales, Australia : 1-6.

GIERE O.W. and N.W. RISER, 1981. Questidae-Polychaetes with Oligochaetoid Morphology and Development. *Zoologica Scripta* **10** : 95-103.

HARTMAN G., 1966. Quantitative survey of the benthos of San Pedro Basin, Southern California. Part II. Final results and conclusions. *Allan Hancock Pac. Exped.* **19** (2) : 187-456.

JAMIESON B.G.M. and R.I. WEBB, 1984. The morphology, spermatozoal ultrastructure and phylogenetic affinities of a new species of Questid (Polychaeta, Annelida). *In* Proceeding of the First International Polychaete Conference. Edited by P.A. Hutchings, The Linnean Society of New South Wales, Australia : 21-34.

TAYLOR J.L. and J.M. GATHOF, 1984. Family Questidae Hartman, 1966. *In* Taxonomic guide to the Polychaetes of the Northern Gulf of Mexico. Edited by J.M. Uebelacker and P.G. Johnson, Barry A. Vittor & Associates, Inc., Mobile, Alabama. I Vol. : 3/1-3/7.

WESTHEIDE W., 1981. Interstitielle Fauna von Galapagos. XXVI. Questidae, Cirratulidae, Acrocirridae, Ctenodrilidae (Polychaeta). *Mikrofauna Meeresboden* **82** : 61-80.

Reçu le 6 Août 1991; received August 6, 1991
Accepté le 3 février 1992; accepted February 3, 1992

Atlantic Oceans, and Mediterranean Sea) and would be a cosmopolitan species. Such a world-wide distribution is not uncommon among many polychaete taxa, which may go back to a relic of a single fauna already differentiated and distributed in Pangaeal times (Fauchald, 1984).

REFERENCES

FAUCHALD K., 1977. The Polychaete worms. Definitions and keys to the Orders, Families and Genera. Natural History Museum of Los Angeles County, Science Series 28 : 1-188.

FAUCHALD K., 1984. Polychaete distribution pattern, or : can animals with Palaeozoic cousins show large-scale geographic pattern ? *In* Proceeding of the First International Polychaete Conference. Hutchings P.A. Ed., The Linnean Society of New South Wales, Australia : 1-6.

GIERE O.W. and N.W. RISER, 1981. Questidae-Polychaetes with Oligochaetoid Morphology and Development. Zoologica Scripta **10** : 95-103.

HARTMAN O., 1966. Quantitative survey of the benthos of San Pedro Basin, Southern California. Part II. Final results and conclusions. Allan Hancock Found. Exped. 19 (2) : 187-456.

JAMIESON B.G.M. and R.L. WEBB, 1984. The morphology, spermatozoal ultrastructure and phylogenetic affinities of a new species of Questid (Polychaeta, Annelida). *In* Proceeding of the First International Polychaete Conference. Edited by P.A. Hutchings. The Linnean Society of New South Wales, Australia : 21-34.

TAYLOR J.L. and J.M. GATHOF, 1984. Family Questidae Hartman, 1966. *In* Taxonomic guide to the Polychaetes of the Northern Gulf of Mexico. Edited by J.M. Uebelacker and P.G. Johnson. Barry A. Vittor & Associates, Inc., Mobile, Alabama, 1 Vol. : 371-374.

WESTHEIDE W., 1981. Interstitielle Fauna von Galapagos. XXVI. Questidae, Cirratulidae, Acrocirridae, Ctenodrilidae (Polychaeta). Mikrofauna Meeresboden 82 : 61-80.

Reçu le 6 Août 1991; received August 6, 1991
Accepté le 3 février 1992; accepted February 3, 1992

VIE MILIEU, 1993, 43 (1) : 63-68

RELATIONSHIPS BETWEEN ANTS AND APHIDS IN THE PROVINCE OF LEON (SPAIN) (*HYM : FORMICIDAE; HOM : APHIDIDAE*)

TIZADO, E. J.[(1)], *A. TINAUT*[(2)] *and J.M. NIETO NAFRIA*[(1)]

[(1)] *Departamento de Biología Animal, Universidad de León, León, Spain*
[(2)] *Departamento de Biología Animal, Universidad de Granada, Granada, Spain*

INTERACTIONS
FORMICIDAE
APHIDIDAE
ESPAGNE

RÉSUMÉ – Un lot de 1.091 échantillons d'Aphidiens de la province du León (Espagne), a permis d'étudier les relations entre Fourmis et Aphidiens. L'analyse de la mirmécophilie des différents genres d' Aphidiens, nous amène à établir deux groupes fondamentaux : l'un mirmécophile, et l'autre, mirmécophobe. En outre, l'affinité des Fourmis pour différents Aphidiens est testée en vue de mettre en évidence les causes possibles pour l' établissement d' une association déterminée entre une espèce de fourmi et une espèce d'Aphidien.

RELATIONSHIPS
FORMICIDAE
APHIDIDAE
SPAIN

SUMMARY – A study of 1.091 samples of aphids collected in the province of León (Spain) analyses the relationships between ants and aphids. Two basic groups of aphids were established : myrmecophiles and myrmecophobes. In addition, the affinity of ants for aphids was examined in an attempt to explain the causes for a particular species of ant to associate with a particular species of aphid.

INTRODUCTION

The relationships of ants with *Homoptera* in general, and with aphids in particular, have been treated in many works since the 1950s (see revisions in Way, 1963 and in Hölldobler & Wilson, 1990), mainly exploring the behaviour and the benefits involved in these relationships. Ants benefit from harvesting aphid honeydew, which adds a form of carbohydrate to the ant diet, while the aphids benefit from ant behaviour such as : cleaning away excretions and thereby reducing pathogens; defense against predators; transport to propitious food environments; and sheltering adults and eggs during the winter. These relationships, possibly of recent origin, have given rise to morphological and behavioural adaptations in aphids, while almost exclusively ethological changes in ants (Wheeler, 1910).

Ants that attend aphids belong largely to the most evolved subfamilies Myrmicinae, Formicinae and Dolichoderinae. Only one species is known from the less evolved subfamily Ponerinae (Evans & Leston, 1971).

While not all aphids accept the care of ants, myrmecophile species of aphids occur in many subfamilies such as Anoeciinae, Thelaxinae, Chaitophorinae, Lachninae, Pterocommatinae, and Aphidinae without any apparent evolutionary link. Many species of aphids, including those less evolved, display morphological and/or ethological adaptations which optimize their relationships with ants (Wheeler, 1910). Among the most apparent adaptations are the loss in agility of individuals, the formation of dense colonies, the disappearance or reduced development of cornicules and the reduction of waxy secretions.

Data available on these relationships at the species level are quite scattered. Way (1963) cites various examples of specificity or selectivity among certain species of ants and aphids, although he does not represent this behaviour as being a generality. Evans & Leston (1971) describe a similar situation between *Odontomachus haematodus* (L., 1758) and *Toxoptera aurantii* (Boyer de Fonscolombe, 1841). Other authors such as Stary (1966, 1969), Ebbers & Barrows (1980), Sudd (1983), and Dorow & Maschwitz (1990) have suggested that certain species of ants select certain species of aphids, while, according to Addicott (1978), some aphids may compete to attract ants.

In Spain the few works published on this subject have been limited primarily to those species that could have an impact on agriculture (Garcia Mercet, 1923; Ruiz Castro, 1941). The first work

to investigate this type of relationship from a purely biological standpoint was by Alsina *et al.*, (1988), who studied the diet of *Camponotus cruentatus* (Latreille, 1802) and found that this species depends to a large extent (82 % of its food) upon the deposits of two species of aphids : *Cinara maritimae* (Dufour, 1833) and *Aphis fabae* Scopoli, 1763. Nunez Perez & Nieto Nafria (1991) have studied aphids and their accompanying ant species on cultivated plants in the province of León. The present study, in sharing a larger framework (Tizado, 1990), represents the first work on these types of relationships to be carried out on Iberian fauna which attempts to understand the relationships between the different species of ants and aphids, as well as the role played by the host plants in those relationships.

METHODS

In two representative zones of the province of León, the greatest possible number of aphid species and accompanying ants were collected. A total of 1.091 samples were collected (specimens collected in the same locallity, date and plant, it could present several species of aphids and/or species of ants), of which 325 contained ants. The ants collected were all found in aphid colonies, although it is not absolutely certain that all the ants were attending aphids; some may have been gathering honeydew from the plant surface without offering any kind of attention to the aphids.

The field work was carried out between 1987 and 1989 in two areas with marked differences : one, lying in the Euro-siberian phytogeographical zone, is a mountainous area between 950 m. and 2,189 m in altitud, with highly varied vegetation rich in beech (*Fagus sylvatica*) and oak (*Quercus pyrenaica*, and relictic *Q. rotundifolia*). By contrast, the other area, lying in the Mediterranean phytogeographical zone, is a mesa between 750 m and 980 m in altitud, where the vegetation is dominated by dry cultivated grains with patches of oaks (*Quercus rotundifolia*, and *Q. faginea*) and, along the banks of the Esla River, various species of willow (*Salix* spp.), and poplar (*Populus* spp.).

The material used is now kept in the collection of the Department of Animal Biology (University of León), and partially, with respect to the ants, in the Department of Animal Biology at the University of Granada.

The data were analysed by the homogeneity test using the G statistical test, given its characteristics of complete additivity (Sokal & Rohlf,1980). For the different tables the following questions were answered : 1)Are the proportions of the genera homogeneous and similar to the general proportions of the sample ? For these the G of heterogeneity is calculated (G_H); and 2) Which genera differ from the expected proportions of the sample ? For this either the individual G were calculated or the exact binomial probabilities in the case of Table I. In all cases a confidence level of 0.05 was used, if not indicated otherwise.

To test the hypothesis concerning the specificity of the relationships at different levels, such as the affinity between aphidophile ants and the plants where they occurred, the plants were divided into five categories : trees, shrubs, thistles, herbaceous plants, and roots.

RESULTS

Table I lists the most representative aphids found with or without ants, and Table II indicates the relationships of ants with the aphid genera tended as well as types of plants visited.

Table I. – Relationships between aphid genera collected for this work, indicating the number of samples with and without ants.

	with	without	total
Acyrtosiphon	0	38	38
Aphis (Aphis)	171	166	337
Aphis (Protaphis)	17	11	28
Aulacorthum	1	14	15
Brachycaudus	55	55	110
Brevicoryne	1	34	35
Cavariella	2	21	23
Chaitophorus	15	18	33
Cryptomyzus	0	7	7
Dysaphis	13	18	31
Hyadaphis	1	8	9
Hyperomyzus	1	30	31
Lachnus	11	0	11
Macrosiphoniella	3	19	22
Macrosiphum	9	58	67
Metopeuron	4	2	6
Myzus	6	58	67
Nasonovia	1	18	19
Ovatus	0	10	10
Pterocomma	5	0	5
Rhopalosiphum	0	14	14
Semiaphis	6	1	7
Sitobion	2	29	31
Therioaphis	0	9	9
Uroleucon	3	70	73
Total of colonies	327	708	1035

Table II. – Number of aphid colonies from each genera which were considered to be myrmecophile and which were attended by ants, and number of aphid colonies collected from different vegetal types. The G value has been obtained under the hypothesis : proportion of aphid colonies attended by each ant species is 180:18:55:17:12:4:5:6 and proportion of aphid colonies attended in each vegetal types by each ant species is 173:78:18:59:17. (AA: *Aphis* (*A*); AP : *Aphis* (*Protaphis*); Br : *Brachycaudus*; Ch : *Chaitophorus*; La : *Lachnus*; Me : *Metopeuron*; Pt : *Pterocomma* and Se : *Semiaphis*. He : herbaceous plant; Th : thistle; Sh : shrub; Tr : tree; and Ro : roots). (* = p < 0.05; ** = p < 0.01).

	AA	AP	Br	Ch	La	Me	Pt	Se	Total	G	He	Th	Sh	Tr	Ro	Total	G
Camponotus aethiops	2	.	.	2	3	.	.	.	7	17.59**	.	2	.	6	.	8	18.14**
Camponotus cruentatus	.	.	.	.	2	.	.	.	2	12.84**	.	.	.	2	.	2	7.06**
Camponotus piceus	1	.	2	.	1	.	.	.	4	5.85*	.	3	.	1	.	4	7.95**
Camponotus pilicornis	.	.	.	.	2	.	.	.	2	12.84**	.	.	.	1	.	1	3.53**
Formica cunicularia	3	.	2	.	.	.	.	.	5	3.02**	.	4	1	.	.	5	12.80**
Formica decipiens	14	.	2	3	.	1	2	2	24	14.75**	16	.	3	7	.	26	17.67**
Formica dusmeti	1	.	1	.	1	.	.	.	3	4.20*	.	2	.	2	.	4	7.47**
Formica fusca	9	.	1	.	.	.	.	.	10	5.89**	11	.	.	.	1	12	14.32**
Formica gerardi	6	1	2	1	.	.	.	.	10	2.31	4	7	.	1	.	12	8.57**
Formica lemani	15	.	7	3	.	.	.	1	26	9.26**	19	4	3	5	.	31	6.26*
Formica polyctena	3	.	2	.	.	.	.	.	5	3.02	4	2	.	2	.	8	1.90
Formica pratensis	5	.	.	.	1	1	1	1	9	12.56**	5	1	2	3	2	13	5.87*
Formica rufibarbis	5	.	2	.	.	.	.	.	7	3.38*	5	3	.	1	.	9	2.49
Formica subrufa	3	.	.	.	.	.	.	1	4	6.31*	3	2	.	1	.	6	1.48
Lasius alienus	3	.	2	.	.	.	1	.	6	5.78*	2	5	.	1	.	8	6.76**
Lasius fuliginosus	2	.	.	.	.	.	.	.	2	2.00	.	1	.	3	.	4	9.07**
Lasius niger	51	.	13	1	.	.	.	.	65	25.71**	39	17	8	6	.	70	14.90**
Plagiolepis pygmaea	3	.	2	.	.	.	.	.	5	3.02	5	2	.	.	.	7	4.47*
Tapinoma nigerrimun	34	12	9	7	2	.	1	1	66	16.50**	27	14	.	17	12	70	24.24**
Crematogaster auberti	5	1	.	.	.	.	.	.	6	5.21*	4	.	1	.	1	6	7.04**
Leptothorax sp.	2	.	.	.	.	.	.	.	2	2.00	3	.	.	.	.	3	4.14*
Myrmica ruginodis	5	.	2	.	.	2	.	.	9	11.07**	8	3	.	.	.	11	7.07**
Myrmica scabrinodis	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	6.02*
Pheidole pallidula	2	1	1	.	.	.	.	.	4	2.67	3	1	.	.	.	4	2.62
Tetramorium caespitum	2	2	4	.	.	.	.	.	8	10.07**	11	2	.	.	.	13	9.97**
Tetramorium hispanicum	4	1	1	.	.	.	.	.	6	2.58	4	3	.	.	.	7	4.88*
Total of colonies	180	18	55	17	12	4	5	6	297		173	78	18	59	17	345	

Because the ants of this province have not been throroughly studied, we do not know whether the lack of data about certain species of ants reflects their scarcity in the sample areas or their lack of aphidophilia. In all, we collected 26 species of ants belonging to 10 genera of the three subfamilies, Myrmicinae, Formicinae and Dolichoderinae. These were found in colonies of 87 species of aphids belonging to 25 genera of the subfamilies Anoeciinae, Aphidinae, Chaitophorinae, Lachninae, Pterocommatinae and Thelaxinae.

Aphid-Ant relationships

Aphid colonies were divided into those with and those without ants (Table I) to test the hypothesis that all genera of aphids homogeneously accept the attention of ants (theoretical proportion of samples with ants p= 325/1091= 0.298). A general analysis of the table with 24 freedom degrees leads us to reject the hypothesis (G_H = 330.03; p 0.001), and a individual analysis of each genus by means of binomial probabilities reveals three types of aphid genera in relation to ants : myrmecophobic, myrmecophile, and uncertain genera.

Myrmecophobic genera

Those which are less frequented by ants than expected for the proportions in the study (proportion of samples with ants p_1 p= 0.298), and which generally refuse the attention of ants. Myrmecophobia is not meant to imply that these genera never accept the attention of ants under any circumstances, or that ants collect the honeydew without ever offering any kind of attention to the aphids. In this category are included : *Acyrthosiphon, Aulacorthum, Brevicoryne, Cavariella, Cryptomizus* (p= 0.084), *Hyperomyzus, Macrosiphoniella* (p= 0.071), *Macrosiphum, Myzus, Nasonovia, Ovatus, Rhopalosiphum, Sitobion, Therioaphis* and *Uroleucon*.

All these genera except *Therioaphis* belong to the subfamily Aphidinae; they are highly evolved and are found on herbaceous plants, at least as secondary hosts. *Macrosiphoniella* is a genus with myrmecophobic tendencies, although 2 of the 11 species collected, *M. absinthii* and *tanacetaria*, apparently are myrmecophile.

In the majority of myrmecophobic species, as opposed to myrmecophile ones, we found characteristics indicated by Wheeler (1910), such as not forming dense colonies, being agile and having large cornicules or producing wax. Some myrme-

cophobic genera are typical of grasses, where it is rare to find ants attending non-radicicolous aphids.

Myrmecophile genera

Those which are more frequented by ants than expected for the proportion in the study (proportion of samples with ants $p_2 > p = 0.298$), and which show a preference for the company of ants. In this category are included : *Aphis* (subgenera *Aphis* and *Protaphis)*, *Brachydacaudus, Chaitophorus, Lachnus, Metopeuron* ($p = 0.069$), *Pterocomma* and *Semiaphis*.

Of all of these, the most striking is *Aphis* (*A.*) spp, in which 34 of the 49 species collected were attended by all species of ants (except *Camponotus cruentatus, C. pilicornis* Roger, 1859 and *Myrmica scabrinodis* Nylander, 1846, possibly due to the low number of samples). In *Brachycaudus* spp., 7 of the 8 species collected were associated with ants. These two genera, belonging to the subfamily Aphidinae, display the most adaptations and modifications that favor association with ants. Apart from those already mentioned, one adaptation is the exploitation of a great number of different plants of varying size. The genera *Chaitophorus*, *Lachnus* and *Pterocomma*, basically arboreal and almost strictly monophagus, belong to subfamilies older than Aphidinae and have been found exclusively with Dolichoderinae and Formicinae.

Uncertain genera

Those which show no significant differences in the proportion between the colonies being attended and not being attended by ants and the proportion expected in the study. Two genera occupy this category : *Dysaphis* and *Hyadaphis*.

The genus *Hyadaphis* was found attended by ants on only one occasion and on the same plant with *Aphis* (*A.*) *craccivora* Koch, 1854 and *Semiaphis daucis* (F., 1775), two myrmecophile genera which were probably the true objects of the ants' attention. If we eliminate this datum from Table I a probability of 0.054 is obtained, which could be considered an indication of myrmecophobia.

The genus *Dysaphis* contains dioecious species, with alternation of host plants within their annual cycla. We are therefore uncertain whether species belonging to this genus are myrmecophobic in one host but not in another, or whether some species are myrmecophile and others are myrmecophobic. Neither possibility allows us to describe any of the species as myrmecophile in either of the two host plants. Consequently, for this genus we cannot determine the myrmecophilia or even under what conditions it occurs, possibly because of its being often radicicolous in the secondary host plant. For these reasons, a special study should be made of this genus in the future.

Ant-Aphid relationships

The number of aphid species attended by one ant species can vary greatly, although we have obtained a mean value of 8.38 aphid species per ant species. Three ant species attended a very wide variety of aphids : *Lasius niger* (L., 1758) attending 33 species of aphids; *Tapinoma nigerrimun* (Nylander, 1886), attending 29 species of aphids; and *Formica lemani* Bondroit, 1917 attending 20 species of aphids.

The subfamily Formicinae contains the greatest number of species that attend aphids (18 species belonging to 5 genera), and is the most aphidophile, being present in 199 samples. The subfamily Myrmicinae, though interacting with 7 aphid species belonging to 5 genera, is the least aphidophile, being present in only 40 samples. The average number of species of aphids frequented by a species of ant is greater in Formicinae than in Myrmicinae (8.2 as opposed to 6.4). Some genera of ants, in exceeding this mean value, can be considered to be more aphidophile, such as *Tapinoma, Lasius, Formica* and *Tetramorium*, with each have a mean value greater than 8 species of aphid per species of ant.

We observed no constant relationship between any ant species and any aphid species. Although we found the ant *Camponotus cruentatus* exclusively with the aphid *Lachnus roboris* (L. 1758), we cannot consider this a specific relationship because (aside from the low number of specimens collected) it has been cited by Alsina *et al.*, (1988) with two other species of aphids : *Cinara maritimae* and *Aphis fabae*.

Even for the same location and date, the same ant species can be found with different aphid species. *Lasius niger* was found with seven different species of aphids; *Formica subrufa* Roger, 1859 was collected with five of the six aphid species cited, in the same location and on the same date, including three of these on the same species of plant; and finally *Formica dusmeti* Emery, 1909 was found with four different aphid species in two different locations, but perhaps important to selectivity on only one species of plant in each location.

Having found a low species-to-species affinity, we investigated the affinity of ant species for myrmecophile aphid genera. For each ant species Table II shows the number of aphid colonies collected in each myrmecophile genus. To test the hypothesis that different species of ants homogeneously attend all genera of aphids, we obtained a value of $G_H = 2069.9$ with 168 degrees of freedom ($p < 0.001$). This lead us to conclude

that a particular ant species tends to frequent particular aphid genera.

The analysis of individual G values show the existence of certain preferences such as :

Camponotus aethiops (Latreille, 1798) (G = 17.59; $p < 0.01$) appears to be particularly associated with arboreal aphids in the genus *Chaitophorus* on *Populus* and *Lachnus* on *Quercus*. This seems characteristic of all the other species of this genus which frequent *Lachnus* on *Quercus*.

Formica decipiens Bondroit, 1918 (G= 14.75; $p < 0.01$) seems to prefer *Chaitophorus* and *Pterocomma* in trees, attending the species of *Brachycaudus* less than expected.

Lasius niger (G = 25.71; $p < 0.01$) has shown a preference for *Aphis* (*A.*) spp., mainly in herbaceous plants and thistles; it has not been found attending radicicolous aphids and has seldom been found attending arboreal aphids.

Tapinoma nigerrimun (G= 16.5; $p < 0.01$) more often than expected attends the arboreal aphids of the genus *Chaitophorus* on *Salix* and *Populus* and radicicolous aphids from the subgenus *Protaphis*.

Consequently we can discard the idea of constant species-to-species relationships but not the affinity of certain species of ants for certain genera of aphids. This affinity may, however, derive not from the characteristics of the aphids but instead from the type of habitat. In an effort to clarify this point, we tested the hypothesis that different species of ants attend homogeneously aphids in any type of plant defined under Methods, using the host plant to indicate habitat.

Ant-Plant relationships

An overall analysis of Table II leads us to conclude that ants select the types of plants where they will search for aphids (G_H = 216.7, d.f. = 100; $p < 0.001$). Each type of ant showed particular affinities, apart from those mentioned above, such as : *Tetramorium caespitum* (L., 1758) (G = 9.97; $p < 0.01$) and *Formica fusca* (L., 1758) (G = 14.32; $p < 0.01$) preferred small plants; *Tapinoma nigerrimun* (G= 24.24; p) occurred more often than expected in trees and roots, but was not found in shrubs; *Camponotus aethiops* (G = 18.14; $p < 0.01$) was found mainly in trees; and *Formica decipiens* (G = 17.67; $p < 0.01$) was not found on thistles.

Ant species found attending aphids in trees were also found on thistles but not on shrubs or herbaceous plants. Apparently, the single axis and relative simple braching of both trees and thistles constitute a favorable structure for ants to carry out their searches, as opposed to the complicated structures of shrubs and small herbaceous plants.

CONCLUSIONS

The apparent specificity in ant and aphid relationships may be due to the combination of two characteristics in ants : the territoriality displayed by many species, and the fact pointed out by Ebbers & Barrows (1980) that ants from the same colony tend to visit only one aphid colony, or very few. These characteristics can be confused, in our opinion, with specificity in ant-aphid relationships.

After analysing our data we conclude that ants, rather than developing species-to-species relationships with aphids, show affinities for aphid genera. This association depends upon a common geographical range and plant preference. Therefore, in general terms these relationships seem to be the result of coexistence rather than interdependence.

ACKNOWLEDGEMENTS – We wish to thank the anonymous referee for helping to improve the manuscript, and David Nesbitt for help with the English translation.

REFERENCES

ADDICOTT J. F., 1978. Competition for mutualists : aphids and ants. *Can. J. Zool.* **56** : 2093-2096.

ALSINA A., X. CERDA, J. RETANA, J.BOSCH, 1988.Foraging ecology of the afid-tending ant *Camponotus cruentatus* (Hymenoptera, Formicidae) in a savanna-like grassland. *Misc. Zool.*, **12** : 195-204.

DOROW W. H. O., U. MASCHWITZ, 1990. The arachne-group of Polyrhachis (Formicidae, Formicinae) : waver ants cultivating Homoptera on bamboo. *Insectes Soc.* **37 :** 73-89.

EBBERS B. C., E. M. BARROWS, 1980. Individual ants specialize on particular aphid herds (Hymenoptera : Formicidae; Homoptera : Aphididae). *Proc. Entomol. Soc. Wash.* **82** : 405-407.

EVANS H. C., D. LESTON, 1971. A Ponerinae ant (Hym., Formicidae) associated with Homoptera on cocoa in Ghana. *Bull. ent. Res.* **61** : 357-362

GARCIA MERCET R., 1923. Sobre la Icerya purchasi y la hormiga argentina (nota). *Bol.R.Soc.Esp.Hist.Nat.* **23** : 14-15.

HÖLLDOBLER B., E.O. WILSON, 1990.The ants. Belknap Press. Cambridge, Massachusets. 732 p.

NUÑEZ PEREZ E., J. M. NIETO NAFRIA, 1990. Aphids living on cultivated plants in the province of León (Spain). Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica. **25 (1-4)** : 439-446.

RUIZ CASTRO A., 1941. El melazo (P. citri Risso) en los parrales de Almería. *Bol.Pat. V. Ent. Agr.* **10** : 157-216.

SOKAL R. R., F. J. ROHLF, 1979. Biometría. Principios y métodos estadísticos en la investigación biológica. H. Blume Ediciones, Madrid. 832 p.

STARY P., 1966. Aphid parasites (Hym., Aphidiidae) and their relationship to aphid attending ants, with respect to biological control. *Insectes Soc.* **13** : 185-202.

STARY P., 1969. Aphids-ant-parasite relationship in Iraq. *Insectes Soc.* **16** : 269-278.

SUDD J. H., 1983. The distribution of foraging wood-ants (Formica lugubris Zett.) in relation to the distribution of Aphids. *Insectes Soc.* **30** : 298-307.

TIZADO MORALES J., 1990. Estudio comparado de la fauna y la biología de pulgones (Hom.), Afidiinos (Hym.) y otros insectos acompañantes en dos áreas de la provincia de León. Tesis doctoral. Universidad de León. 295 p.

WAY M. J., 1963. Mutualism between ants and honey-dew-producing homoptera. *Ann. Rev. Entom.* **8** : 307-344.

WHEELER W. M. 1910. Ants, their structure, development and behaviour. Columbia University Press, New York. 663 p.

Reçu le 19 août 1991; received August 19, 1991
Accepté le 24 mars 1992; accepted March 24, 1992

VIE MILIEU, 1993, 43 (1) : 69-71

ANALYSES D'OUVRAGES
BOOK REVIEWS

MANTOURA, R.F.C., J.M. MARTIN & R. WOLLAST, 1991. Ocean margin processes in global change; Dahlem Workshop Reports, John Wiley & Sons Ltd, Chichester 486p.

Les marges océaniques ne représentent qu'un dixième de la surface totale des océans. Cependant leur importance dans les grands cycles biogéochimiques ne saurait être réduite à cette simple proportion. Les marges constituent en effet des zones très productives et très sensibles qui jouent un rôle majeur dans les transferts de matériaux du continent vers l'océan. Ces considérations justifient pleinement la tenue d'un atelier concernant leur rôle dans le changement global. Cette réunion s'est tenue à Berlin du 18 au 23 mars 1990 dans le cadre des « Dahlem conference ».

L'ouvrage « Ocean Margin processes in Global Change » rend compte des échanges tenus lors de cet atelier. Il est divisé en 4 parties qui regroupent chacune plusieurs articles écrits par des auteurs invités, et les réflexions plus spécifiques formulées par les groupes de travail correspondants. Les 4 principales questions abordées sont les suivantes :

1) Quels sont les mécanismes régulant les flux transitant par les marges océaniques ?

2) Quels sont les mécanismes déterminant le devenir des matériaux au sein des marges océaniques ?

3) Quelles sont les réponses des marges océaniques à des pertubations naturelles ou anthropiques ?

4) Quelle est la contribution des marges océaniques au changement global ?

Régulation des flux. Cette partie commence par une série de 5 articles qui concernent les flux entrants (fluviaux et atmospériques) dans les marges océaniques. Les cas de la matière organique (dissoute et particulaire), des principaux nutrilithes (N, P, Si), des éléments traces, du sédiment, et de l'eau sont successivement abordés. Le groupe de travail correspondant a identifié trois catégories de facteurs susceptibles de contrôler les flux entrant dans les marges océaniques : les évènements extrêmes (par exemple des crues exceptionnelles), les instabilités chimiques (par exemple le processus d'anoxie, ou la floraison d'algues toxiques), et les effets anthropogéniques (qui engendrent à la fois des modifications quantitatives et qualitatives). Ce même groupe souligne la nécessité de mieux évaluer les différentes voies de transfert des matériaux vers et à partir des marges océaniques (en particulier le cas des upwellings). Il aborde ensuite les problèmes liés à : 1) l'évolution temporelle de la nature des mécanismes de contrôle, 2) la généralisation géographique, et 3) la relation entre ces flux et le changement global.

Devenir des matériaux. La seconde partie débute par une série de 5 articles concernant le rôle des processus biologiques, le rôle des processus physiques (circulation), le rôle des processus géochimiques (en particulier ceux intervenant à l'interface eau-sédiment), et le problème du carbone organique dissous. Le groupe de travail correspondant a principalement considéré 6 problèmes : (1) Comment la bathymétrie, l'hydrodynamique et les décharges contrôlent-elles les cycles biogéochimiques ? (2) Comment les facteurs limitant la production primaire varient-ils (à l'intérieur de la marge ou en fonction de ses caractéristiques) ? (3) Quelle est la localisation du processus de régénération ? (4) Quel est l'impact de la nature moléculaire des matières organiques particulaires et dissoutes sur leur devenir ? (5) Quelles sont les causes de l'enfouissement de la matière organique dans le sédiment des marges océaniques, cet enfouissement concerne-t-il la fraction susceptible d'être dégradée par les microorganismes ? (6) Comment accéder à la mesure de flux nets, puis comment valider ces mesures par des observations de terrain ?

Réponses aux pertubations. Cette partie commence par une série de 5 articles concernant plus particulièrement : la théorie des fractals, l'eutrophisation, la capacité des marges à supporter des apports de matières supplémentaires, l'impact des activités humaines sur l'hydrologie, et les effets morphologiques et écologiques de l'élévation du niveau des océans. Le groupe de travail correspondant s'est principalement attaché à faire la distinction entre : pertubations naturelles et anthropiques, évènements et tendances (problème de l'échelle temporelle), évènements localisés et généralisés (problème de l'échelle spaciale). Il a ensuite abordé des problèmes méthodologiques plus spécifiques (méthodes de mesure, utilisation de la variabilité spatiale).

Contribution au changement global. La dernière série d'articles concerne, le cycle du car-

bone, la modèlisation des DMS et du cycle du Soufre, la généralisation des modèles de fonctionnement des marges, et la géophysiologie des océans. Elle conduit à une évaluation du rôle des marges dans le changement global.

La principale conclusion (ou plutôt confirmation) de cet atelier est que les marges océaniques ne peuvent pas être ignorées si l'on veut concevoir des modèles globaux des flux de matière dans l'océan.

En résumé, cet ouvrage présente, de manière claire, l'« état de l'art » des recherches concernant les flux de matière transitant par les marges océaniques. Les seules restrictions concernent : 1) le très faible nombre des processus biologiques pris en compte (en fait pratiquement la seule production primaire), et 2) le lien entre les rapports des groupes de travail et les articles présentés (parfait pour les deux premières parties, parfois légèrement plus discutable ensuite).

Antoine GREMARE

DEMERS, S. ed., Particle analysis in oceanography, 1991. NATO ASI Series, Series G : Ecological Sciences, Vol. 27, Springer-Verlag GmbH & Co, 416 p.

Cet ouvrage édité à l'occasion du congrès de l'OTAN « Advanced Study Institute on individual cell and particle analysis in oceanography » comporte une présentation d'excellente qualité des méthodologies nouvelles utilisées en Océanographie, notamment de la cytométrie en flux et de l'analyse d'images. Les principes de fonctionnement des appareils sont développés et illustrés. Le problème de la standardisation des appareils et de validation des mesures réalisées est évoqué et permet de mieux fixer leurs limites analytiques.

A l'appui de ces bases techniques, des articles très spécialisés sont présentés sur des travaux de recherche portant sur l'analyse pigmentaire des cellules phytoplanctoniques en milieu marin, sur l'analyse des particules biotiques et abiotiques en relation avec leurs propriétés optiques, sur l'analyse des relations entre bactéries et particules organiques à des échelles d'observation très fines. On regrette le manque de références aux particules virales dont les abondances en milieu marin sont susceptibles de modifier les flux de carbone dans les écosystèmes océaniques.

Les concepts développés dans cet ouvrage sont ceux qui sont utilisés à l'heure actuelle par les océanographes et font la synthèse des travaux les plus pertinents dans le domaine de l'étude des particules en milieu marin. Je le recommande pour des étudiants en troisième cycle universitaire et pour l'ensemble des chercheurs océanographes. Il représente un document de travail d'excellente qualité pour toute personne ayant des connaissances de base en écologie marine.

L'ouvrage est de très bonne qualité et comprend 416 pages.

Philippe LEBARON

ARRIGNON, J., 1991. L'écrevisse et son élevage. Lavoisier. Technique et Documentation, 224 p, broché, 15,5 x 24, 2e édition, 225 F.

Préfacée par H. Hoestlandt, cette réédition, actualisée et complétée, répond à la demande des Astacologistes scientifiques, amateurs et éleveurs.

L'ouvrage présente une synthèse des connaissances concernant l'astacologie et l'astaciculture accumulées principalement lors de 7 congrès internationaux tenus aux USA ou en Europe, entre 1972 et 1990, et réunissant biologistes, éleveurs, praticiens et amateurs. Les acquis des derniers travaux parus par ailleurs sont également pris en compte. Réunir l'ensemble des aspects théoriques et appliqués peut sembler une entreprise périlleuse, ici pleinement réussie.

Trois parties constituent ce livre.

La première (111 p), la plus volumineuse, traite les points suivants : paléogéographie; peuplements des eaux douces; connaissances de l'Ecrevisse (position systématique, morphologie externe et anatomie fonctionnelle); identification et distribution des espèces autochtones et allochtones; et un vaste chapitre biologique et écologique qui envisage successivement la reproduction, le développement, la croissance, le comportement individuel et grégaire, l'écologie comparée de 6 espèces d'Europe et d'Amérique, la structure et la dynamique des populations, les causes de la décimation des Ecrevisses (pollutions, maladies, prédateurs).

Vient ensuite la seconde partie consacrée à l'élevage : principes généraux (exigences spécifiques, choix des espèces); les installations (site, plan d'eau, dispositifs, accessoires et annexes, écloseries); les méthodes d'élevage (élevages extensif et intensif, stockage); la rentabilité (cas des élevages de repeuplement ou mixtes, revenus d'un élevage type d'Ecrevisses de repeuplement ou de consommation).

La 3e partie concerne les aspects économiques et développe successivement les courants et tendances dans le monde, le marché français, l'évolution du marché de consommation, l'Ecrevisse et l'économie des loisirs et enfin, les stratégies d'aménagement et de gestion des peuplements.

Outre une illustration abondante et de qualité comprenant 163 figures, photographies et tableaux, l'ouvrage fournit, après la bibliographie, la liste des périodiques, revues et volumes cités traitant d'astacologie, ainsi qu'un index alphabétique.

Fruit des longues années de recherches scientifiques de l'auteur et de sa bonne expérience pra-

tique complétant les acquisitions théoriques et techniques jusqu'alors dispersées, ce livre de référence comble un vide bibliographique; apporte une somme importante de documents, offrant désormais une base scientifique complète accessible et indispensable à ceux qui se heurtent aux problèmes de l'élevage ou du repeuplement de ce Crustacé qui restait mal connu et qui se trouve menacé par les bouleversements écologiques, les maladies et les nuisances.

Ainsi que l'indique fort bien le « schéma des interventions dans la gestion d'un patrimoine astacicole », cet ouvrage richement documenté s'adresse aussi bien aux chercheurs, enseignants et ingénieurs qu'aux aménageurs, décideurs, éleveurs, pêcheurs et amateurs.

N. COINEAU

Studies on Amphipoda, Crustaceana, supplément 13, 1988. E.J. Brill, Leiden. 285 p.

Ce volume correspond aux « Proceedings of the VIth International Colloquium on Amphipod Crustaceans, Ambleteuse, France », 28 juin-3 juillet 1985. Il rassemble 19 articles auxquels s'ajoutent 10 abstracts.

Les auteurs de 13 pays (Allemagne, Belgique, Canada, Danemark, Finlande, France, Grèce, Ireland, Maroc, Pays-Bas, Pologne et USA) contribuent à ce recueil.

Six articles concernent la systématique, dont quatre abordent la cladistique; l'un d'entre eux compare les résultats obtenus par la phénétique et la méthode phylogénétique. Dix articles traitent de la répartition et la biogéographie; d'autres appuient leurs hypothèses de Biogéographie historique sur leurs résultats obtenus selon les méthodes phylogénétiques. Une synthèse sur les *Ampelisca* du Nord-Est Atlantique relate les acquis au sujet de la systématique, la phénétique, la biogéographie, l'écologie, la biologie et la répartition bathymétrique. La morphologie fine est représentée par quatre contributions ayant trait à différents groupes d'Amphipodes. Plusieurs articles traitent de l'éthologie, de biologie et d'écologie de divers groupes.

Certains articles offrent une portée générale de sorte que ce volume peut intéresser non seulement les spécialistes travaillant sur les Amphipodes mais aussi l'ensemble de la communauté scientifique carcinologique.

N. COINEAU

Directeur gérant de la publication : A. GUILLE

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 1er 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 : 1er trimestre 1993* *Commission paritaire n° 22217*

Imprimerie Louis-Jean, 05002 GAP cedex — Dépôt légal 270 — Mars 1993

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 pour le lettrage et la numérotation, dont la taille tient compte de la réduction à supporter. Les figures sont regroupées au maximum en planches dont la justification pleine page est 17 × 24,35 cm une fois réduites (penser à retrancher la légende de ces dimensions); largeur d'une colonne : 8,1 cm. Méthode des « rectangles homologues » pour la réduction : tracer les diagonales d'un rectangle de 17/24,35 cm, les prolonger; tout rectangle admettant ces prolongements comme diagonales correspondra à la justification après réduction. Indiquer le numéro d'ordre des figures en chiffres arabes et le nom de l'auteur au crayon bleu au recto ou au dos. Ne pas inscrire de légende sur les illustrations.

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

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

ÉPREUVES ET TIRÉS À PART

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

Les tirages à part, facturés directement par l'imprimeur, doivent être commandés dès réception de l'imprimé spécial joint aux épreuves.

INSTRUCTIONS TO AUTHORS

TEXT

The manuscript should by 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. As far as possible, figures should be grouped in plates of 17 × 24.35 cm final size (generally the explanations are included in this frame); the width of a single column is 8.1 cm. Prepare figures using the "homologous rectangles" rule; indicate the number of the figure and the author's name with blue pencil on the back of the figure. Do not write explanations on the figure.

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

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

GALLEY-PROOFS AND REPRINTS

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

Reprints can be ordered by using the form enclosed with the galley-proofs.

VIE ET MILIEU, 1993, 43 (1)

Life and Environment

SOMMAIRE – *CONTENTS*

Variations spatio-temporelles de l'alimentation du Polychète *Nereis virens* en zone intertidale (estuaire maritime du Saint-Laurent, Québec)
Spatio-temporal feeding variations on a estuarine polychaete, Nereis virens, *(lower St Lawrence estuary, Quebec)*
M. OLIVIER, G. DESROSIERS, C. RETIERE, J.C. BRETHES 1

Courants de marée et communautés phytoplanctoniques du canale delle Trezze (lagune de Venise)
Tide streams and phytoplanktonic communities of the canale delle Trezze (Lagoon of Venice) C. TOLOMIO 13

The use of historical data in the ecological zonation of rivers : the case of the « Tern Zone » J. ROCHE 27

Reconstitution après incendie de communautés ligneuses des Albères (Pyrénées-Orientales Françaises)
Post-fire recovery of some woody communities in the Albères (Eastern French Pyrénées) L. TRABAUD 43

Trididemnum pedunculatum n. sp. (Ascidie Aplousobranche) de la Rive Espagnole du Détroit de Gibraltar
Trididemnum pedunculatum *n. sp. (Ascidiacea, Aplousobranchia) from the Spanish side of the Gibraltar Strait*
F. LAFARGUE, A.A. RAMOS-ESPLA, V. BUENCUERPO, E. VAZQUEZ 53

First report of Questidae (Annelida, Polychaeta) in the Mediterranean sea : *Questa caudicirra* Hartman
A. SOMASCHINI and M.F. GRAVINA 59

Relationships between ants and aphids in the Province of Leon (Spain) (*Hym. : Formicidae; Hom : Aphididae*)
TIZADO, E. JORGE, A. TINAUT, J.M. NIETO NAFRIA 63

Analyses d'ouvrages/*Book reviews* 69

Analysé dans / *indexed in :* Biological Abstracts, Bulletin signalétique du CNRS, Aquatic Sciences and Fisheries Abstracts, Animal Behaviourial Abstracts, Marine Science Contents Tables, Current awareness in Biological Sciences, Excerpta Medica, Bowker international Serials Data base.