

ISSN 0240-8759

Vie et Milieu

Vol. 31 n°1 - Mars 1981

Périodique d'écologie - Publication trimestrielle

VIE ET MILIEU
PÉRIODIQUE D'ÉCOLOGIE GÉNÉRALE
LABORATOIRE ARAGO - UNIVERSITÉ P. et M. CURIE

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

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

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

Membres du Comité scientifique international :

A. ANGELIER (Toulouse, France), M. BACESCO (Bucarest, R.P. Roumanie), M. BATTAGLIA (Padoue, Italie), M. BLANC (Paris, France), C.F. BOUDOURESQUE (Marseille, France), P. BOUGIS (Paris, France), C. COMBES (Perpignan, France), C. DELAMARE DEBOUTTEVILLE (Paris, France), P. DRACH (Paris, France), C. DUBOUL-RAZAVET (Perpignan, France), J. FOREST (Paris, France), R. HESSLER (La Jolla, U.S.A.), A. IVANOFF (Paris, France), W. KÜHNELT (Vienne, Autriche), M. KUNST (Prague, Tchécoslovaquie), M. LAMOTTE (Paris, France), L. LAUBIER (Paris, France), P. LUBET (Caen, France), R. MARGALEF (Barcelone, Espagne), M. PAVANS DE CECCATY (Lyon, France), J.M. PÉRÈS (Marseille, France), J. POCHON (Paris, France), P. REY (Toulouse, France), H. SAINT GIRONS (Paris, France), M. VACHON (Paris, France), E. VIVIER (Lille, France).

Abonnements/Subscriptions 1981

Un an (4 numéros) / <i>Annual subscription (4 issues)</i>	FRANCE 320 F	AUTRES PAYS 350 FF
---	-----------------	-----------------------

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

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

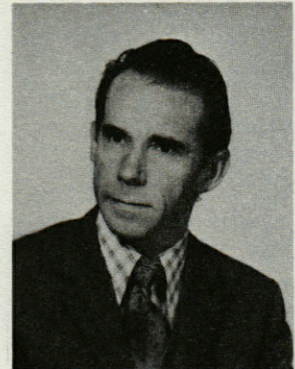
Les abonnements partent du premier numéro de l'année / *Subscriptions begin with the first calendar year*

Le fascicule 1981 :	FRANCE 88 F	ÉTRANGER 109 FF
---------------------	----------------	--------------------

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

RENÉ ORMIÈRES

(1927-1981)



Les participants du 20^e Colloque des Protistologues de langue française (Orsay, 29 mai-1^{er} juin 1981) n'auraient jamais pensé qu'ils voyaient pour la dernière fois leur collègue René Ormières qui y présentait une communication. Il devait en effet décéder brusquement quelques jours plus tard, le 5 juin, des suites d'une crise cardiaque.

Né à Sète le 18 novembre 1927, René Ormières, y fit ses premières études et fréquenta très jeune la Station biologique de cette localité où les Professeurs Odette Tuzet et Louis Euzet l'initièrent à l'étude des parasites d'Invertébrés terrestres ou aquatiques, domaine dans lequel il devait devenir un spécialiste réputé.

Ormières s'occupa des groupes les plus divers : Trichomycètes, Sporozoaires, Microsporidies, Actinomyxidiés, Copépodes etc. C'est surtout l'étude des Sporozoaires (Grégarines et Coccidies) qui eut sa prédilection et sa monographie sur les Sporozoaires de Tuniciers (publiée ici-même en 1965) fut présentée comme doctorat d'Université à la Faculté des Sciences de Montpellier et lui permit d'entrer au CNRS où il gravit tous les échelons de Stagiaire à Maître de Recherche.

L'œuvre protistologique d'Ormières est considérable et la liste de ses publications occuperait plusieurs pages (nous n'indiquons ici que les titres de celles publiées dans la présente revue). Son dernier travail présenté à Orsay (avec A. Marqués) concerne les spores d'Actinomyxidiés et il laisse un important manuscrit sur la phylogénie des Grégarines que nous devons discuter et rédiger définitivement ensemble.

Je connaissais R. Ormières depuis plus de vingt-cinq ans, avais guidé ses premières recherches avant de collaborer avec lui et depuis ce temps lointain nous étions en relation épistolaire permanente (je lui avais encore écrit la veille de son décès). C'était un chercheur de grand talent, isolé, modeste et silencieux qui savait mener à

terme avec ténacité et obstination les recherches souvent difficiles (je pense à celles sur les Actinomyxidiés) qu'il avait entreprises.

Sa disparition est une grande perte pour la protistologie et la parasitologie françaises et pour tous ses collègues et amis. Que Madame Ormières et ses enfants soient assurés de notre fidélité à sa mémoire.

Jean Théodoridès

Travaux de R. Ormières publiés dans *Vie et Milieu*

1954. – Sur un *Pharodes* (Copépode Chondracanthidae) parasite de *Blennius pavo* Risso (avec O. Tuzet). 5 : 71-73, 5 figs.
1958. – Quelques Eugrégarines parasites d'arthropodes de la région de Banyuls (avec J. Théodoridès). 8 : 310-324, 10 figs.
1961. – *Alacrinella limnoriae* n.g.n.sp. Trichomycète Eccrinidae parasite du rectum de *Limnoria tripunctata* (Isopode) (avec J.F. Manier). 12 : 285-295, 4 figs.
1962. – *Arundinella galathea* n.sp. et *Toeniella galathea* n.sp. Trichomycètes Eccrinacées parasites de *Galathea stri-gosa* L (Crustacé Décapode) (avec J.F. Manier). 13 : 453-466, 3 figs. 2 pl.
1964. – *Selenidium productum* nom. nov. pour *Selenidium flabelligerae* Tuz. et Orm. 1958 préoccupé (avec O. Tuzet). 15 : 801-802.
1965. – Recherches sur les Sporozoaires parasites de Tuniciers. 15 : 823-946, 27 figs. 8 pl. h.t.
1966. – Eugrégarines nouvelles ou peu connues parasites de Coléoptères. 17 (2 C) : 765-774, 2 pl.
1967. – A propos de quelques Grégarines de *Blaps* de Grèce. 18 (1 C) : 247-250.
1970. – *Epicavus araeoceri* n.g.n.sp. Eugrégarine parasite d'*Araeocerus fasciculatus* De Geer (Col. Anthribidae) avec J. Daumal). 21 (1 C) : 105-114, 2 pl.

CROISSANCE, DYNAMIQUE DU « STOCK » ET DE LA BIOMASSE DE *TURBO SETOSUS* (GASTROPODE-TURBINIDAE) Atoll de Hao (Tuamotu, Polynésie Française)

Laurent VILLIERS

Direction des Centres d'Expérimentations Nucléaires -
Service Mixte de Contrôle Biologique,
B.P. 16 - 91310 Monthléry

CROISSANCE
DYNAMIQUE DU « STOCK »
GASTROPODE
ATOLL
POLYNÉSIE FRANÇAISE

RÉSUMÉ. - Une population de *Turbo setosus* (Gastropode, Turbinidae) a été échantillonnée régulièrement, de mai 1978 à août 1979, sur la crête algale du récif de Hao (atoll de l'archipel des Tuamotu). Dix prélèvements ont été réalisés sur une zone couvrant 1400 m²; 2885 individus ont été mesurés et pesés. L'exploitation biométrique des données brutes selon la technique des moindres carrés a permis de formuler 10 équations d'allométrie permettant de passer d'une dimension à une autre. L'importance relative des parties molles et calcifiées a été également étudiée. Les caractéristiques moyennes de la croissance sont estimées à partir d'expériences de marquages-recaptures. L'étalement des composantes gaussiennes, issues de l'analyse des distributions de fréquence de la hauteur, par la courbe de Von Bertalanffy (1938) déterminée par le calcul, a permis d'identifier 5 classes d'âge dans la structure démographique. Les fluctuations du « stock » et de la biomasse, au cours d'un cycle annuel des *Turbo* sont étudiées suivant une méthode inspirée de Jolly (1965). La dynamique de population au cours d'un cycle annuel met en évidence une phase de recrutement de novembre à mars, en relation avec l'élévation de la température; cette phase passe par des maxima quand le soleil est au zénith.

GROWTH
STOCK DYNAMICS
GASTROPOD
ATOLL
FRENCH POLYNESIA

ABSTRACT. - A population of *Turbo setosus* (Gastropod, Turbinidae) was sampled regularly from May 1978 to August 1979, on an algal ridge of the Hao reef (atoll of the Tuamotu Archipelago). Ten samplings were made in a zone covering 1400 m²; 2885 individuals were measured and weighed. A Biometric analysis of the raw data, using the least square technique, led to the formulation of allometric equations, permitting the transfer from one dimension to another. The relative importance of soft and calcified parts was also studied. The mean growth characteristics were estimated from the results of labelling-recapturing experiments. By standardizing the gaussian components, obtained by an analysis of the frequency distribution of the total height, using Von Bertalanffy's growth curve, determined by calculation, 5 age groups have been identified in the demographical structure. Stock and biomass fluctuations of *Turbo* during an annual cycle were studied, using a method derived from Jolly (1965). During one annual cycle, population dynamics showed a recruiting stage from November to March, related to a rise in temperature. This recruiting stage reaches a maximum when the sun is at its zenith.

I. INTRODUCTION

Dans le domaine de l'écologie récifale, les travaux des dix dernières années tendent à démontrer l'importance des peuplements malacologiques.

Ils visent principalement à établir les distributions bionomiques des Mollusques dans les atolls et îles hautes (Richard, 1970; Richard et Salvat, 1971; Salvat, 1970, 1971). En 1977 et 1978, Richard étudie l'abondance, la croissance et la production « biological productivity » de deux bivalves lagonaires bien représentés dans l'atoll de Takapoto (Tuamotu, Polynésie) : *Tridacna maxima* et *Arca ventricosa*.

Il nous a semblé intéressant d'étudier le peuplement d'une espèce de Gastropode récifal : le *Turbo setosus* (Turbinidae), afin d'apporter une contribution aux travaux dont l'objectif principal est d'évaluer la productivité des animaux du récif.

Le *T. setosus* est l'une des trois espèces du genre *Turbo* que compte la Polynésie française, sur les 80 recensées de par le monde (Salvat et Rives, 1975). Ce turbinidae, commun et ubiquiste, occupe presque exclusivement les zones frontales des récifs extérieurs d'atolls ou d'îles hautes soumises à l'action dynamique des vagues déferlantes. Il peut constituer près de 90% de la biomasse malacologique de ces zones (Salvat, 1970) lorsque les conditions de développement sont optimales.

A notre connaissance, les seules recherches écologiques sur le genre *Turbo* sont essentiellement l'œuvre des Coréens et des Japonais et portent sur une espèce paléarctique, *T. cornutus* (Ino et Kametaka, 1943; Ino, 1949, 1958; Uno, 1962; Ai *et al.*, 1964; Ai, 1965; Chung, 1976; Rho, 1976; Kim et Lee, 1978 a et b; Lee et Lee, 1978, 1979 a et b; Lee *et al.*, 1978; Yamaguchi et Ogata, 1978).

La présente analyse porte sur l'étude de la dynamique de population du *T. setosus*. Nous avons étudié tout particulièrement d'une part la croissance individuelle de ce Mollusque, d'autre part les variations du « stock » et de la biomasse de la population en place dans le milieu considéré, au cours d'un cycle annuel. Notre but est essentiellement de définir l'importance d'un élément de la production malacologique dans l'écologie globale du milieu récifal.

II. LIEU DE TRAVAIL. MATÉRIEL ET MÉTHODES

a) Situation géographique et description de l'ensemble

L'atoll de Hao, par 140°55' de longitude ouest et 18°10' de latitude sud, est une île basse de l'archipel des Tuamotu, située à 870 km au sud-ouest de Tahiti (fig. 1). Cette formation orientée sud-ouest nord-est, dans le sens

des alizés dominants, est étroite et ses dimensions maximales sont de 57,2 km pour la longueur et 15,4 km pour la largeur (bordures récifales comprises). La couronne récifale est discontinue, la bordure orientale est formée de deux longs « motu » (petit îlot constitué de matériel détritique de dimensions variables pouvant inclure des blocs et situé sur la couronne récifale d'un atoll ou sur une barrière récifale d'île haute. Les motu sont généralement situés en chapelets séparés par des hoa) de plusieurs kilomètres. Par contre, la bordure occidentale est composée d'un chapelet de « motu » de taille plus réduite. Les eaux du lagon sont donc largement en communication avec l'océan par de très nombreux « hoa » (sur les couronnes récifales ou les barrières récifales à motu, dépression entaillant la partie interne du platier et pouvant assurer des échanges entre l'océan et le lagon par l'intermédiaire de l'ensellement. Il existe des hoa non fonctionnels (les hoa alternent avec les motu (Battistini *et al.*, 1975)), fonctionnant plus ou moins régulièrement, et par la passe du Nord.

b) Zone de prélèvement

La station d'étude choisie correspond au biotope préférentiel du *T. setosus*. C'est la zone frontale du récif externe, milieu très battu où déferlent les vagues; il s'agit d'un bourrelet de quelques mètres de large, formé d'algues calcaires (Lithothamniées), essentiellement *Porolithon onkodes*. La faune malacologique caractéristique associée à cette formation est principalement composée de *Drupa ricinus*, *Patella stelleriformis* et *T. setosus*. Notre station balisée par des repères métalliques s'étend sur 212 m; la largeur moyenne de la crête algale étant de 6,50 m, la surface prospectée est voisine de 1 378 m².

c) Organisation sur le terrain et mesures

Les missions (10) ont été effectuées de mai 1978 à août 1979. Les *Turbo* sont collectés à marée basse, de jour comme de nuit et mesurés au pied à coulisse (mensurations linéaires au 1/10 de mm) et pesés au gramme près (poids frais); sur la coquille, un numéro d'identification individuelle est gravé à l'aide d'une fraise dentaire. Ces manipulations sont effectuées aussitôt après la collecte. Les animaux sont ensuite relâchés dans le secteur de capture.

Pour l'étude particulière de biométrie, 395 Mollusques ont été sacrifiés et les paramètres suivant relevés (fig. 2) : h (hauteur de la coquille suivant l'axe collumellaire), l_{coq} (largeur de la coquille), l_{op} (longueur de l'opercule), e_{op} (épaisseur de l'opercule), w_t (poids total), $w_{p.m}$ (poids des parties molles), w_c (poids de la coquille), w_{op} (poids de l'opercule).

d) Traitement des données brutes

L'exploitation biométrique a été faite selon la technique des moindres carrés (Sokal et Rohlf, 1969).

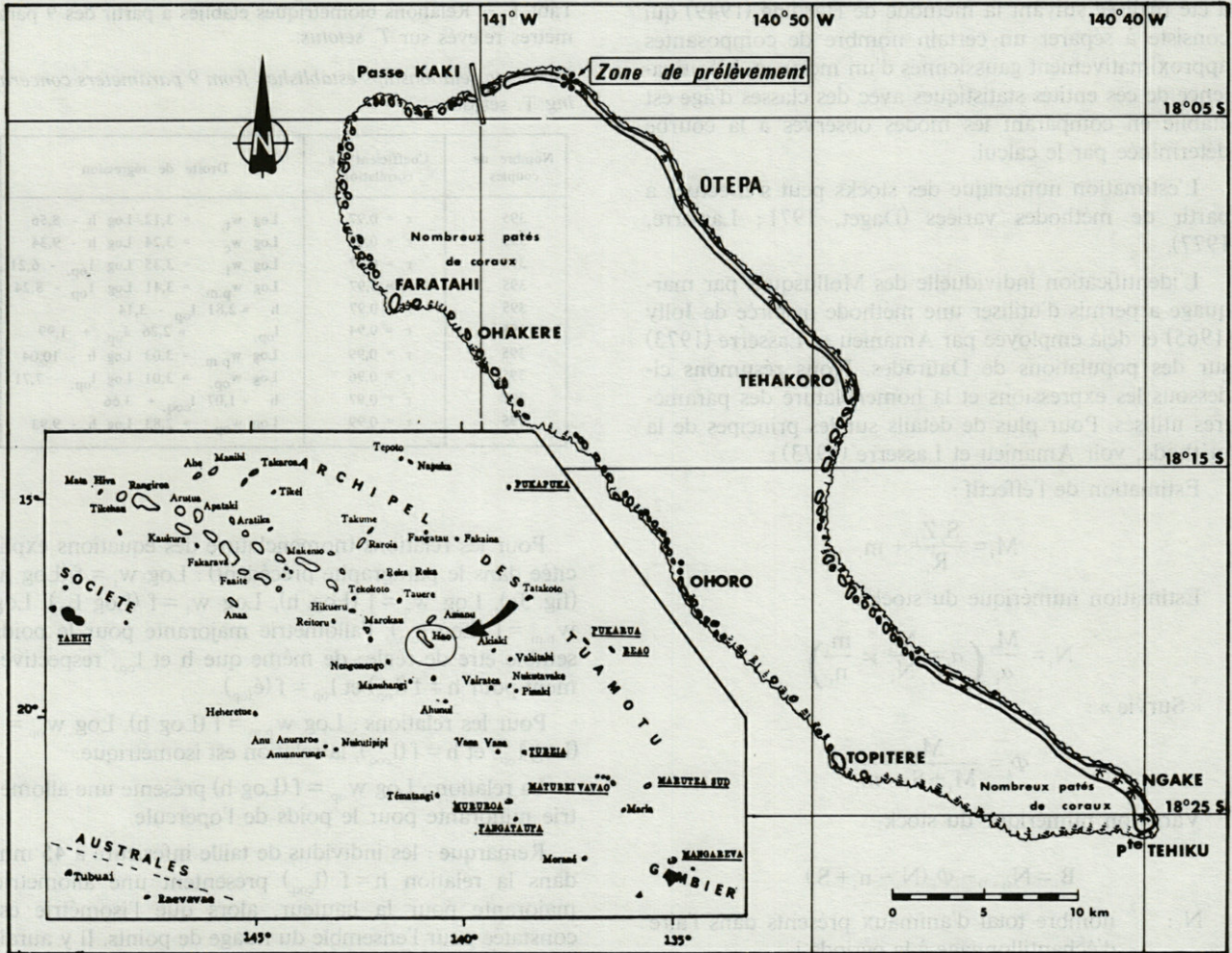


Fig. 1. - Situation géographique de l'atoll de Hao (Tuamotu, Polynésie) et zone de prélèvement.

Geographical situation of the Hao atoll (Tuamotu, French Polynesia) and sampling zone.

Notre choix du modèle de croissance s'est porté sur l'expression empirique de Von Bertalanffy (1938) que nous utiliserons avec les annotations suivantes : $h_t = H_\infty (1 - \exp(-K(t - t_0)))$, h_t (hauteur de la coquille au temps t), H_∞ (hauteur asymptotique, $t \rightarrow \infty$), t (âge),

t_0 (temps hypothétique pour lequel $h_t = 0$), K (taux de croissance indiquant la vitesse avec laquelle la hauteur se rapproche de la valeur H_∞). Les paramètres de croissance (H_∞ , K) nécessaires à sa formulation ont été obtenus en suivant une méthode préconisée par Gulland (1969) qui utilise les résultats de marquages. Nous portons sur un graphique les taux instantanés de croissance $h_2 - h_1 / t_2 - t_1$ (h_2 et h_1 sont les hauteurs aux temps t_1 et t_2) en fonction de la hauteur moyenne $1/2 (h_1 + h_2)$. L'intersection de cette courbe avec l'abscisse donne une estimation de H_∞ , et sa pente une estimation de $-K$.

L'analyse de la structure d'âge, à partir des variations temporelles des distributions de fréquence de la hauteur,

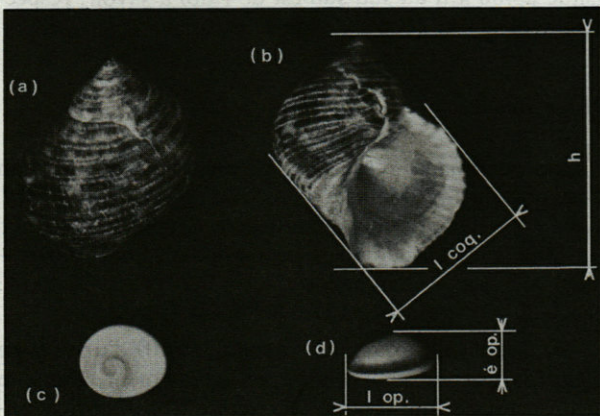


Fig. 2. - Parties calcifiées et mesures linéaires de *T. setosus*; a : vue dorsale de la coquille; b : vue ventrale de la coquille; c : vue dorsale de l'opercule; d : vue de profil de l'opercule.

*Calcified parts and linear measurements of *T. setosus*; a : dorsal view of the shell; b : ventral view of the shell; c : dorsal view of the operculum; d : profile view of the operculum.*

a été réalisée suivant la méthode de Harding (1949) qui consiste à séparer un certain nombre de composantes approximativement gaussiennes d'un mélange. L'équivalence de ces entités statistiques avec des classes d'âge est établie en comparant les modes observés à la courbe déterminée par le calcul.

L'estimation numérique des stocks peut s'effectuer à partir de méthodes variées (Daget, 1971; Lasserre, 1977).

L'identification individuelle des Mollusques par marquage a permis d'utiliser une méthode inspirée de Jolly (1965) et déjà employée par Amanieu et Lasserre (1973) sur des populations de Daurades. Nous résumons ci-dessous les expressions et la nomenclature des paramètres utilisés. Pour plus de détails sur les principes de la méthode, voir Amanieu et Lasserre (1973):

Estimation de l'effectif :

$$M_i = \frac{S_i Z_i}{R_i} + m_i$$

Estimation numérique du stock :

$$N_i = \frac{M_i}{\alpha_i} \left(\alpha_i = \frac{M_i}{N_i} \neq \frac{m_i}{n_i} \right)$$

« Survie » :

$$\Phi_i = \frac{M_{(i+1)}}{M_i + S_i - m_i}$$

Variation numérique du stock :

$$B_i = N_{(i+1)} - \Phi_i (N_i - n_i + S)$$

- N_i : nombre total d'animaux présents dans l'aire d'échantillonnage à la période i .
 n_i : nombre d'animaux capturés durant la période i .
 m_i : nombre d'animaux capturés durant la période i et marqués aux périodes antérieures.
 M_i : nombre d'animaux présents dans l'aire d'échantillonnage marqués antérieurement à la période i .
 S_i : nombre d'animaux marqués au titre de la période i .
 R_i : nombre d'animaux marqués au titre de la période i et recapturés ultérieurement.
 Z_i : nombre d'animaux marqués avant et recapturés après la période i .
 α_i : proportion d'animaux marqués dans l'échantillon.

III. RÉSULTATS

a) Exploitation biométrique

L'exploitation biométrique des données a permis de formuler 10 équations d'allométrie permettant de passer d'une dimension à une autre (Tabl. I).

Tabl. I. — Relations biométriques établies à partir des 9 paramètres relevés sur *T. setosus*.

Biometric relationships established from 9 parameters concerning T. setosus.

Nombre de couples	Coefficient de corrélation	Droite de régression
395	$r = 0,97$	$\text{Log } w_t = 3,12 \text{ Log } h - 8,56$
395	$r = 0,99$	$\text{Log } w_c = 3,24 \text{ Log } h - 9,34$
395	$r = 0,97$	$\text{Log } w_t = 3,35 \text{ Log } l_{op} - 6,21$
395	$r = 0,97$	$\text{Log } w_{p.m.} = 3,41 \text{ Log } l_{op} - 8,24$
395	$r = 0,97$	$h = 2,81 l_{op} - 3,14$
395	$r = 0,94$	$l_{op} = 2,26 \epsilon_{op} + 1,99$
395	$r = 0,99$	$\text{Log } w_{p.m.} = 3,03 \text{ Log } h - 10,04$
395	$r = 0,96$	$\text{Log } w_{op} = 3,01 \text{ Log } l_{op} - 7,71$
395	$r = 0,97$	$h = 1,07 l_{coq} + 3,66$
395	$r = 0,99$	$\text{Log } w_{op} = 2,83 \text{ Log } h - 9,93$

Pour les relations (nomenclature des équations explicitée dans le paragraphe précédent) : $\text{Log } w_t = f(\text{Log } h)$ (fig. 3a), $\text{Log } w_c = f(\text{Log } h)$, $\text{Log } w_t = f(\text{Log } l_{op})$, $\text{Log } w_{p.m.} = f(\text{Log } l_{op})$, l'allométrie majorante pour le poids semble être de règle; de même que h et l_{op} , respectivement pour $h = f(l_{op})$ et $l_{op} = f(\epsilon_{op})$.

Pour les relations : $\text{Log } w_{p.m.} = f(\text{Log } h)$, $\text{Log } w_{op} = f(\text{Log } l_{op})$ et $h = f(l_{coq})$, la relation est isométrique.

La relation : $\text{Log } w_{op} = f(\text{Log } h)$ présente une allométrie minorante pour le poids de l'opercule.

Remarque : les individus de taille inférieure à 45 mm dans la relation $h = f(l_{coq})$ présentent une allométrie majorante pour la hauteur, alors que l'isométrie est constatée pour l'ensemble du nuage de points. Il y aurait passage au cours de la croissance de l'allométrie majorante à l'isométrie pour la hauteur (fig. 3b).

Les rapports (eau résiduelle retenue par l'animal = $w_t - (w_c + w_{op} + w_{p.m.})/w_t$) poids de la coquille, de l'opercule, des parties molles, au poids frais total sont illustrés par la figure 4. L'importance des parties calcifiées (81,8%) vis-à-vis des parties molles (15,4%) indique un test lourd et épais, caractéristique des espèces de la crête algale.

Ces résultats sont très proches de ceux fournis par Salvat (1970) pour les *T. setosus* de l'atoll de Fangataufa (situé à 480 km au sud-sud-est de Hao) à savoir, respectivement, 84 et 16%.

b) Croissance

Les marquages-recaptures permettent de réunir un ensemble de 342 doublets (vitesse de croissance, $h_2 - h_1 / t_2 - t_1 = y$; hauteur moyenne, $h_2 + h_1 / 2 = x$) répartis sur un large éventail de tailles. La régression linéaire calculée a pour expression : $y = 0,00160 x + 0,1438$; $K = 0,00160$ (t en jours) $H_\infty = 89,886$ ($y = 0$).

Le calcul de la date de naissance ($t = 0$) d'une classe d'âge donnée ne peut s'effectuer directement. Dans ce cas, on utilise une origine secondaire ($t' = 0$) correspon-

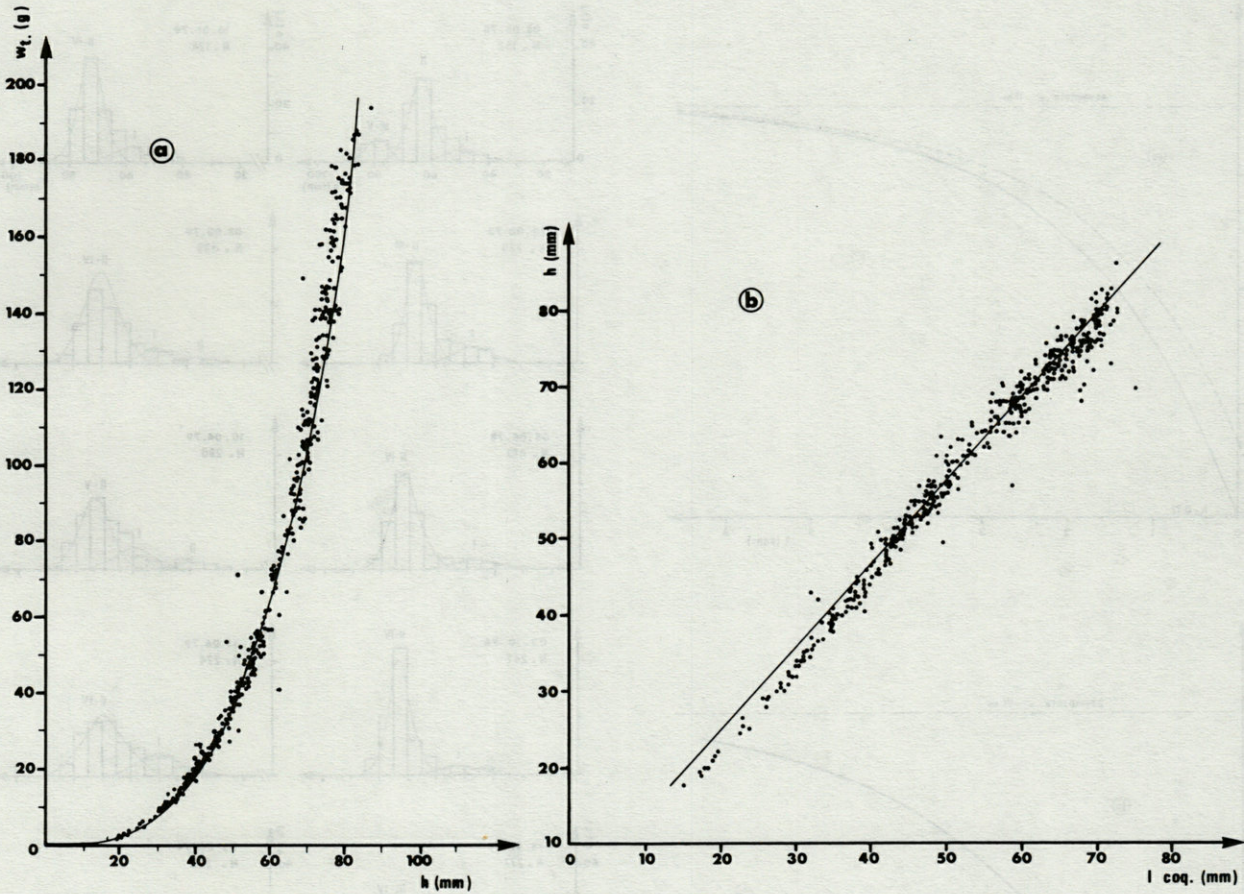


Fig. 3. - Relations biométriques; a : poids total (g) - hauteur (mm), b : hauteur (mm) - largeur (mm).
 Biometric relationships; a : total weight (g) - height (mm); b : height (mm) - width (mm).

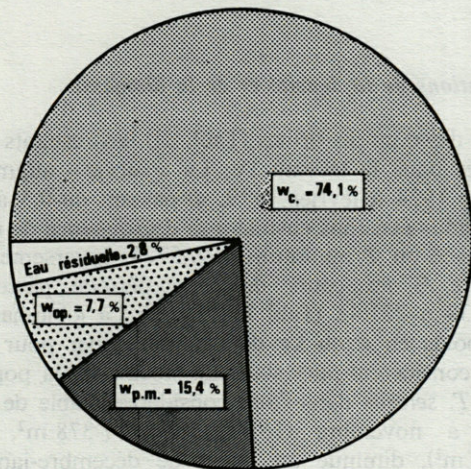
à la date pour laquelle nous avons la taille des plus jeunes individus récoltés; il est alors possible de calculer l'équation de Von Bertalanffy; $h_t = H_{\infty} (1 - \exp(-K(t - t_0)))$; nous avons pris comme taille de première capture $h = 17$ mm au temps $t = 0$ (fig. 5a).

Connaissant la hauteur de la coquille à la métamorphose et supposant que la loi de croissance est toujours

la même d'après notre graphique, il est possible de déterminer $t = 0$ en effectuant un changement d'axes et en prenant comme origine vraie la date de métamorphose (Daguzan, 1976). Nous utiliserons dans notre cas, les résultats obtenus sur *T. cornutus* (Ai, 1974) soit 5 jours après la fécondation; les équations théoriques de croissance en taille et en poids sont déduites :

$$h_t = 89,886 (1 - \exp(-0,584 (t + 1,4 \cdot 10^{-2}))) \text{ (fig. 5a);}$$

$$w_t = 261,730 (1 - \exp(-0,584 (t + 1,4 \cdot 10^{-2})))^{3,124} \text{ (fig. 5b); } h_t : \text{ en mm, } w_t : \text{ en g et } t : \text{ en années.}$$



c) Analyse de la structure d'âge

La méthode de Harding, appliquée aux 10 prélèvements de mai 1978 à août 1979, a permis d'extraire au maximum 3 cohortes dans la population totale (fig. 6). Nous avons cherché ensuite à situer dans l'espace temps

Fig. 4. - Importance pondérale de la coquille, de l'opercule, et des parties molles de *T. setosus* par rapport au poids total.

Weight of the shell, the operculum and the soft parts of *T. setosus* in relation to the total weight.

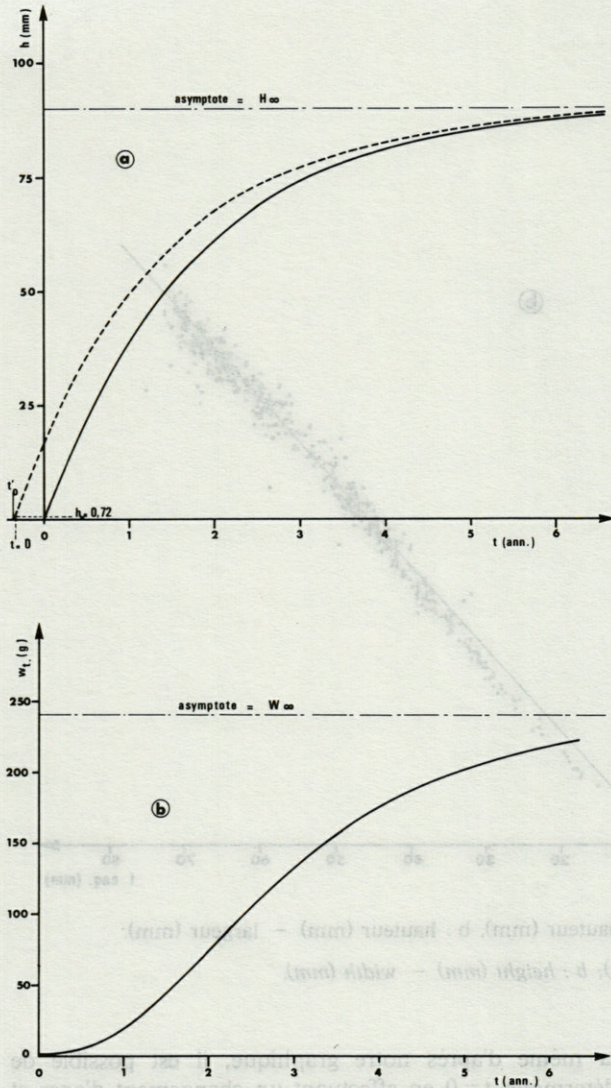


Fig. 5. — Courbes de croissance théoriques correspondant au modèle de Von Bertalanffy; a : hauteur de la coquille en fonction du temps écoulé depuis la première capture (— — —) et hauteur de la coquille en fonction de l'âge (—); b : poids total en fonction de l'âge.

Theoretical growth curves corresponding to the Von Bertalanffy model; a : height of the shell in terms of time passed since the first capture (— — —) and height of the shell in terms of age (—); b : total weight in terms of age.

les modes des sous-populations extraits de l'analyse numérique, en les comparant à la courbe de croissance déterminée par le calcul (fig. 5a). Si l'on considère par exemple le prélèvement du 8 mars 1978, il apparaît que les deux premières composantes gaussiennes peuvent être assimilées à deux classes d'âge distinctes, respectivement 0 et I; par contre la composante qui rassemble le plus d'individus (82%; Tabl. II), regroupe, du fait du ralentissement de la croissance, plusieurs classes d'âge (classes II - IV, Tabl. II).

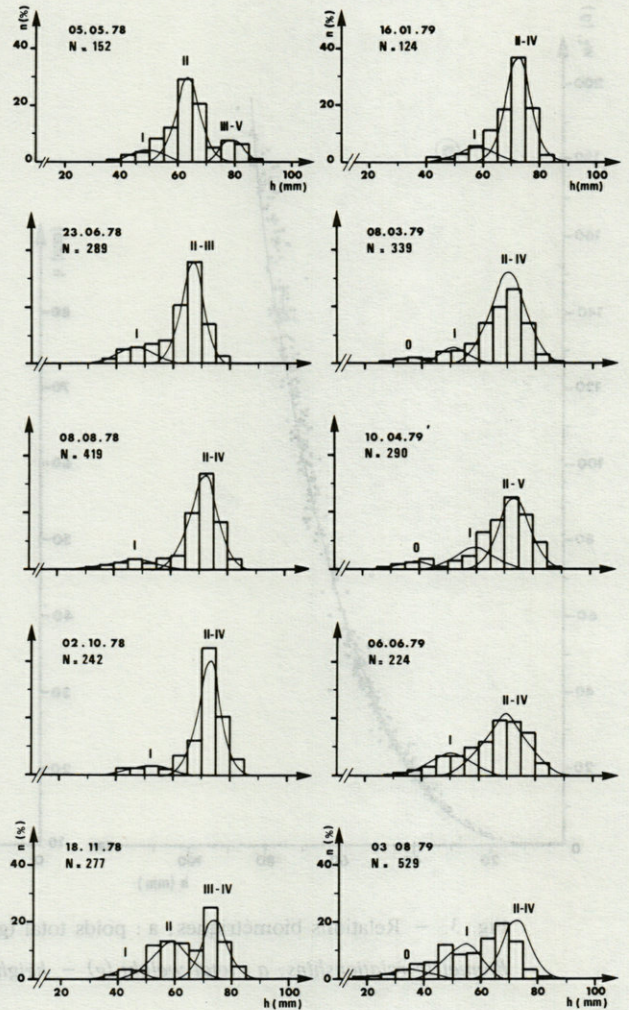


Fig. 6. — Analyse de la structure démographique de *T. setosus*; histogrammes de fréquence des hauteurs de la population, et courbes théoriques des distributions de fréquences repérés par le numéro de la (ou des) classe (s) d'âge qu'elles représentent.

*Analysis of the demographic structure of *T. setosus*; frequency histograms of the heights of the population and theoretical curves of frequency distributions, identified by the number of the age group, or groups that they represent.*

d) Variations de la densité et de la biomasse

Tirés des données brutes (Tabl. III), les résultats sont consignés dans le tableau IV. La « survie » augmente d'octobre 1978 à février 1979, Φ passant de 0,5 à 1,4 (fig. 7); nous assistons ensuite à sa décroissance de mars à mai, avec un Φ minimum de 0,5773; inversement le paramètre B au cours de cette période passe de -1394,39 à 221,48 (Tabl. IV, fig. 7). La « biomasse » totale (poids en g ou kg de l'animal entier pour une surface considérée) ou « standing stock » de la population de *T. setosus* dans l'aire considérée, stable de septembre à novembre (161 kg pour 1 378 m², soit 116,8 g/m²), diminue au cours de décembre-janvier,

Tabl. II. – Variations de la structure démographique de la population de *T. setosus*. Le caractère analysé est la hauteur (mm). Les valeurs, des moyennes, des écarts-types, et des proportions de chaque classe d'âge sont obtenus par la méthode de Harding. Classes d'âge : 0, I, II, etc.

Variations in the demographic structure of *T. setosus* population. The characteristic chosen for analysis is the height (mm). The values of the means, standard deviations and proportions in each age group are obtained by the Harding method. Age groups : 0, I, II etc.

Dates des prélèvements	05.05.78			23.06.78			08.08.78			02.10.78			18.11.78		
Classes d'âges	I	II	III-V	I	II-III		I	II-IV		I	II-IV		I	II	III-IV
Moyennes	53,0	63,0	80,0	50,0	67,0	–	46,0	72,0	–	49,0	73,0	–	42,0	56,0	72,0
Écarts-types	6,5	4,5	3,5	7,5	4,0	–	8,5	5,0	–	5,5	4,5	–	4,5	6,5	3,5
Proportions %	14	69	17	15	75	–	16	84	–	10	90	–	9	43	48
Dates des prélèvements	16.01.79			08.03.79			10.04.79			06.06.79			03.08.79		
Classes d'âges	I	II-IV		0	I	II-IV	0	I	II-IV	I	II-IV		0	I	II-IV
Moyennes	57,5	72,5	–	35,0	51,0	70,0	40,5	62,0	76,5	48,0	70,0	–	32,5	54,0	73,0
Écarts-types	6,5	4,0	–	4,5	4,5	5,5	4,5	4,5	6,5	6,0	7,5	–	7,5	5,5	4,5
Proportions %	15	85	–	5	13	82	6	23	71	20	80	–	13	35	52

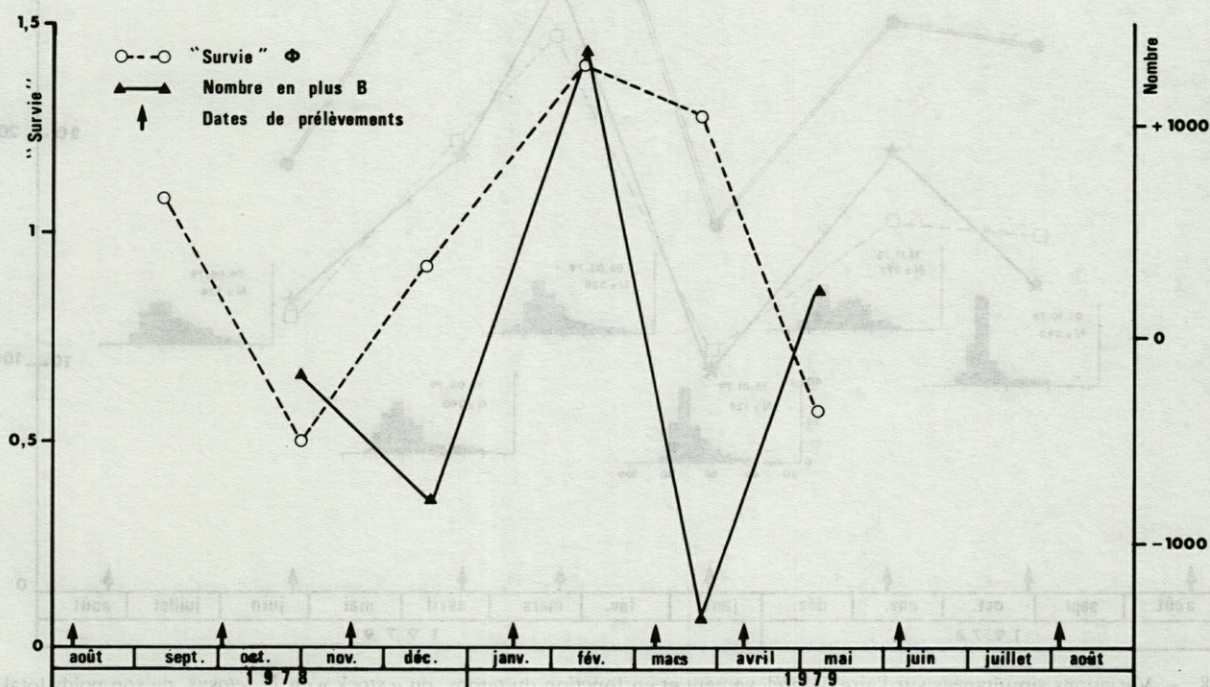


Fig. 7. – Évolution en fonction du temps, de la survie Φ et des variations numériques du « stock » (B).

Evolution in terms of time, of survival Φ and of the numerical variations of the « stock » (B).

Tabl. III. - Marquages et recaptures de *T. setosus*, d'août 1978 à août 1979 (n : nombre total d'individus capturés, S : nombre d'individus marqués et relâchés, m_{ij} : nombre d'individus marqués à la période i et recapturés à la période j).

Markings and recaptures of *T. setosus* from August 1978 to August 1979 (n : total number of captured individuals; S : number of individuals marked and released; m_{ij} : number of individuals marked in period i and recaptured in period j).

Dates	Périodes	N	S	m_{ij}							
08.08.78	1	419	419	①							
02.10.78	2	242	161	81	②						
18.11.78	2	277	239	28	10	③					
16.01.79	4	124	70	23	3	28	④				
08.03.79	5	339	259	24	13	28	15	⑤			
10.04.79	6	290	185	19	12	30	9	35	⑥		
06.06.79	7	224	145	9	5	18	4	22	21	⑦	
03.08.79	8	529	-	11	6	26	9	17	16	33	

puis augmente de fin janvier à mars, pour atteindre une valeur maximale de 267 kg pour 1 378 m², soit 193,8 g/m²; avril-mai est marqué par une chute de la « biomasse » totale (fig. 8).

Numériquement, nous assistons à une évolution parallèle, les valeurs oscillant entre un minimum en janvier et un maximum en mars, respectivement de 0,72 ind./m² et 1,9 ind./m² (Tabl. IV, fig. 9).

IV. DISCUSSION-CONCLUSION

Au terme de cette étude, nous pouvons dégager certains aspects de la dynamique de population du *T. setosus* dans le biotope étudié

Les caractéristiques moyennes de croissance sont estimées par le procédé classique des accroissements instan-

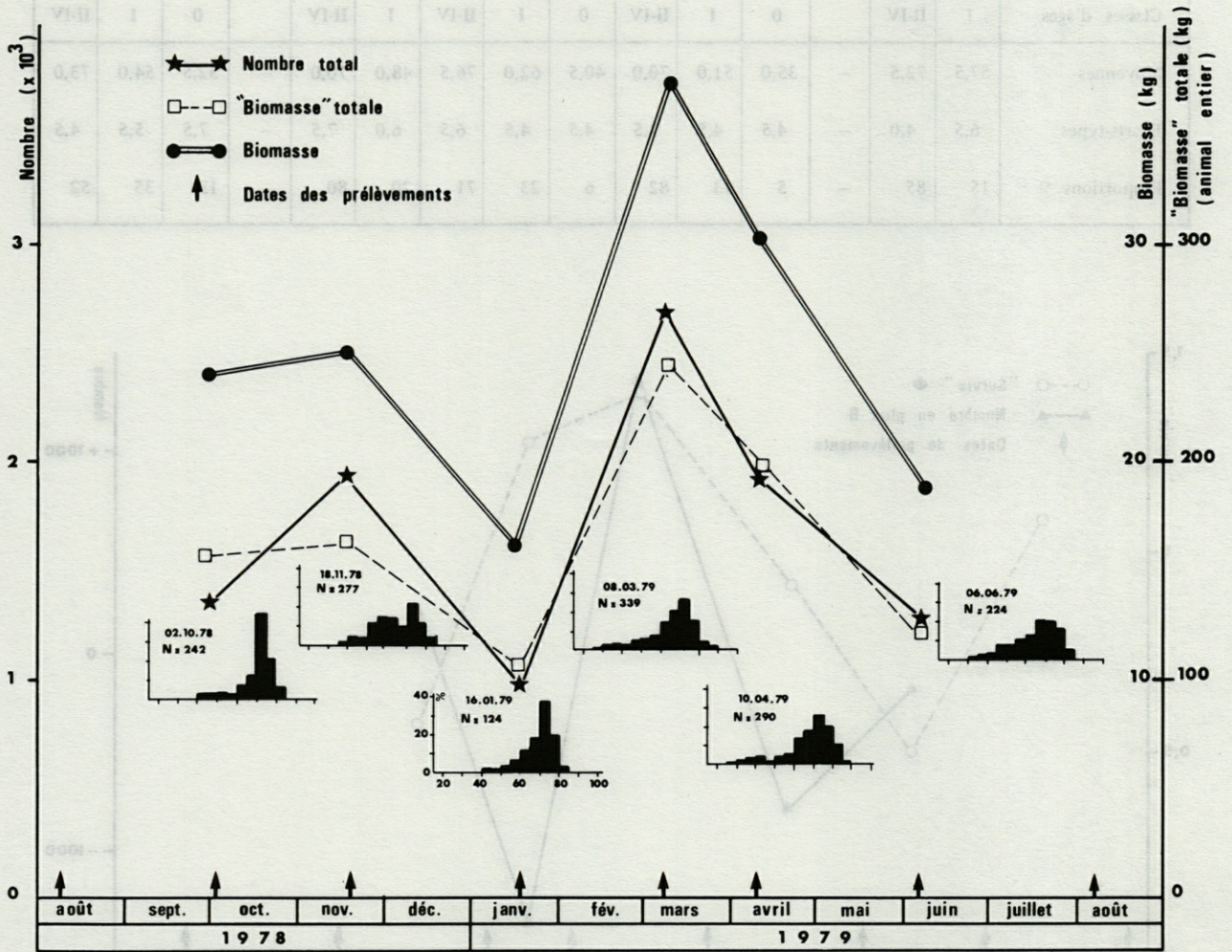


Fig. 8. - Variations simultanées sur l'aire de prélèvement et en fonction du temps, du « stock » de *T. setosus*, de son poids total et de la biomasse; les histogrammes de fréquence des hauteurs de la population sont figurés pour chaque prélèvement.

Simultaneous variations in the sampling area, and in terms of time, of the « stock » of *T. setosus*, of its total weight and of the biomass; a frequency histogram of the height frequencies of the population is given for each sampling.

tanés à partir de marquages-recaptures. La formulation de l'équation de Von Bertalanffy ne doit pas être considérée comme absolue, car nous avons fait appel notamment, à des valeurs de taille de la coquille à la métamorphose provenant d'une étude effectuée dans une autre zone géographique (Paléarctique) et sur une autre espèce (*T. cornutus*).

Tabl. IV. — Résultats du marquage des *T. setosus* (α : proportion d'individus marqués dans l'échantillon, M : nombre d'individus marqués dans la population, N : nombre total d'individus, ϕ : « survie » des animaux marqués, B : variations numériques du « stock »).

Résultats of markings of T. setosus (α : proportion of individuals marked in a sample; M : number of individuals marked in population; N : total number of individuals; ϕ : « survival » of marked animals; B : numerical variations of the « stock »).

Dates	Périodes	α	M	N	ϕ	B
08.08.78	1	—	0	—	1,0873	—
02.10.78	2	0,3347	455,57	1361,13	0,5000	+ 1311,89
18.11.78	3	0,1372	267,81	1951,95	0,9263	- 775,71
16.01.79	4	0,4355	434,27	997,18	1,4058	+ 1356,28
03.03.79	5	0,2360	633,00	2682,00	1,2828	- 1394,39
10.04.79	6	0,3621	702,82	1943,71	0,5773	+ 221,48
06.06.79	7	0,3527	452,48	1282,94	—	—
03.08.79	8	0,2231	—	—	—	—

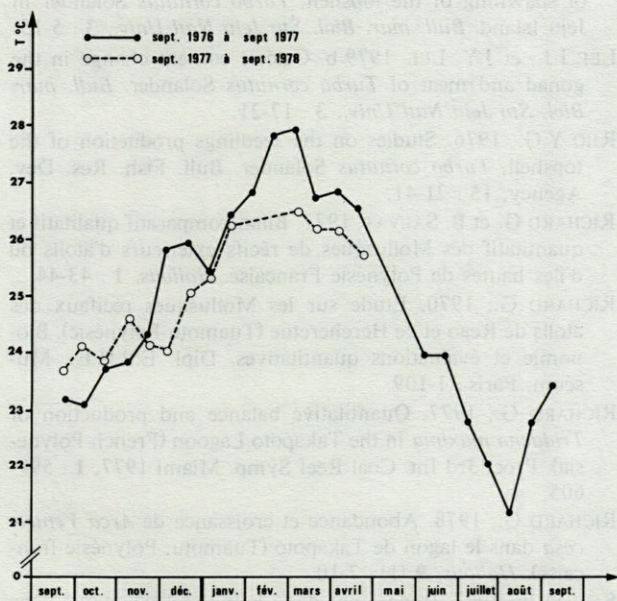


Fig. 9. — Températures journalières moyennes de l'eau du platier à Mururoa.

Daily mean temperatures of the water on the Mururoa reef.

L'analyse de la structure démographique par la méthode de Harding, sur un cycle annuel, fait apparaître au maximum 3 composantes gaussiennes. L'équivalence de ces entités statistiques, avec la réalité biologique des classes d'âge, par comparaison avec la courbe étalon de croissance déduite du calcul, s'avère délicate. En effet, il apparaît nettement dans l'analyse de décomposition que le critère de taille, devient progressivement inopérant, du fait du ralentissement rapide de la croissance avec l'âge.

Sur un cycle annuel, les densités et les biomasses sont toujours supérieures aux moyennes fournies par Salvat en 1970 pour l'atoll de Fangataufa. Elles sont proches des abondances et des biomasses maximales enregistrées par cet auteur pour les sites étudiés sur cette île basse. Ces écarts peuvent être expliqués par les conditions écologiques sensiblement différentes entre les deux atolls et, plus particulièrement, en ce qui concerne « l'habitat » du *T. setosus*, beaucoup plus étendu à Fangataufa (largeur de la crête algale : 15 à 20 m) qu'à Hao (largeur de la crête algale : 4 à 10 m).

La structure du peuplement varie suivant la saison. Les variations mensuelles des densités du *T. setosus* font apparaître deux phases de recrutement. La première, de faible amplitude en novembre, la seconde plus importante en février-mars.

Pour cette dernière nous constatons : une diminution du poids (poids frais total, en grammes; pour passer au poids décalcifié, multiplier par 0,154) moyen individuel qui passe de 148,7 g à 102,1 g; l'apparition d'une structure démographique trimodale correspondant à l'arrivée d'individus plus petits; une survie qui devient supérieure à 1 ($\phi = 1,4$ entre janvier et mars).

Ai *et al.* (1964), Ai (1965), Rho (1976) ont montré que *T. cornutus* était une espèce très thermosensible, la reproduction pouvant être déclenchée par une élévation rapide de la température (libération du sperme et des œufs quelques heures après le « stress » thermique; précisons que les sexes sont séparés) au-dessus d'une valeur seuil, en l'occurrence 24°C.

Nous donnons à titre indicatif, les moyennes journalières de la température de l'eau du platier à Mururoa (fig. 9), atoll situé à 450 km au sud-sud-est de Hao. Nous remarquons que les deux pics d'abondance (fig. 8) de jeunes *T. setosus* (âgés de 1 an environ) se situent en saison chaude (été austral, de novembre à avril) et correspondent, à quelque chose près, aux passages du soleil au zénith (dans toutes les régions intertropicales, le soleil passe deux fois au zénith, les dates de ces passages étant situées vers le 11 novembre et le 1^{er} février à Tahiti). La température doit être considérée, semble-t-il, comme un facteur clé puisqu'elle apparaît comme largement responsable des changements observés dans l'abondance de la population (dans le sens de Morris *in* Dajoz, 1974).

Nous sommes donc amené à envisager l'hypothèse suivante : la reproduction a lieu durant l'été austral, au cours du réchauffement saisonnier. Après la métamorphose (la vie pélagique ne dure que quelques jours pour *T. cornutus*) les formes juvéniles évoluent sur le front du récif (inaccessible aux prélèvements). Au cours de la

croissance, il y aurait une occupation progressive, en direction du platier, des parties plus internes de la crête algale. L'absence quasi totale, dans nos collectes, d'individus de taille inférieure à 15 mm tend à confirmer la remarque de Salvat (1970), au sujet d'un gradient d'individus distribués selon l'âge dans la niche écologique.

Les résultats présentés doivent être considérés comme provisoires. Un examen plus approfondi de la croissance, nécessiterait par exemple une analyse des stries périodiques operculaires. Ce travail, appelle des développements ultérieurs, afin de préciser certains aspects de la biologie et de l'écologie des populations de *T. setosus*; notamment en ce qui concerne la reproduction et la sexualité.

L'intérêt de cette étude, découle finalement de l'importance de la faune malacologique dans les atolls polynésiens (Salvat, 1967).

REMERCIEMENTS

Ce travail doit beaucoup à la collaboration technique de Michel Bernadac (Chef du Bureau Scientifique, S.M.C.B./Site) qui a bien voulu coordonner les missions sur Hao et participer aux travaux à la mer. Je tiens également à remercier M. Frédéric Ignart et Jean-François Rentler pour leur aide.

V. RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AI T., M. NONAKA et T. SASAKI, 1964. Spawning and early development of the topshell, *Turbo cornutus* Solander. I. The spawning behavior in the field. *Bull. Jpn. Soc. sci. Fish.*, **30** (10) : 828-830.
- AI T., 1965. Spawning and early development of the topshell, *Turbo cornutus* Solander. II. Induction of spawning and larval development. *Bull. Jpn. Soc. sci. Fish.*, **31** (2) : 105-112.
- AMANIEU M. et G. LASSERRE. 1973. Stocks et biomasse en 1972 des Daurades O⁺ (*Sparus auratus* L. 1788) de l'étang du Prévost à Palavas (Hérault, France). *Bull. Ecol.*, **4** (2) : 132-143.
- BATTISTINI R. et al., 1975. Eléments de terminologie récifale indopacifique. *Téthys*, **7** (1) : 1-111.
- BERTALANFFY Von L., 1938. A quantitative theory of organic growth. *Human Biol.*, **10** : 181-213.
- CHUNG S.G., 1976. Studies on the biometry of the *Turbo cornutus* Solander in the Cheju coastal waters. *Bull. mar. Biol. Stn Jeju Natl Univ.*, **1** : 3-9.
- DAGET J., 1971. L'échantillonnage des peuplements des poissons d'eau douce, in Problèmes d'écologie : l'échantillonnage des peuplements animaux des milieux aquatiques, publiés sous la direction de M. Lamotte et F. Bourlière, Masson et Cie, Paris : 85-108.
- DAGUZAN J., 1976. Contribution à l'étude de la croissance et de la longévité de quelques Littorinidae (Mollusques Gastéropodes Prosobranches). *Arch. Zool. exp. gén.*, **117** (1) : 57-80.
- DAJOZ R., 1974. Dynamique des populations. Masson et Cie, Paris, 301 p.
- GULLAND J.A., 1969. Manuel des méthodes d'évaluation des stocks d'animaux aquatiques. Première partie. Analyse des populations. Manuels F.A.O. de science halieutique, **4** : 160 p.
- HARDING J.P., 1949. The use of probability paper for the graphical analysis of polymodal frequency distributions. *J. mar. biol. Assoc. U.K.*, **28** (1) : 141-153.
- INO T. et Y. KAMETAKA, 1943. Feeding intensity and changes of the topshell, *Turbo cornutus* Solander, due to environments. *Bull. Jpn. Soc. sci. Fish.*, **12** : 113-118.
- INO T., 1949. The effect of food on growth and coloration of the topshell (*Turbo cornutus* Solander). *J. Mar. Res.*, **8** (1) : 1-8.
- INO T., 1958. Ecological studies of the topshell *Turbo cornutus* Solander. II. Relation between diet and coloration of the shell. *Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab.*, **22** : 33-36.
- JOLLY G.M., 1965. Explicit estimates for capture-recapture data with both death and immigration. *Biometrika*, **52** (1-2) : 225-247.
- KIM E.B. et J.Y. LEE, 1978a. Food values of some marine algae on the topshell, *Turbo cornutus* Solander. *Bull. mar. Biol. Stn Jeju Natl Univ.*, **2** : 15-24.
- KIM E.B. et J.Y. LEE, 1978b. The energy budget for the topshell, *Turbo cornutus* Solander. *Bull. mar. Biol. Stn Jeju Natl Univ.*, **2** : 31-36.
- LASSERRE G., 1977. Estimation des paramètres biologiques par marquage. *Oceanis*, **3** (10) : 537-555.
- LEE J.J. et J.Y. LEE, 1978. On the oxygen consumption of the topshell, *Turbo cornutus* Solander. *Bull. mar. Biol. Stn Jeju Natl Univ.*, **2** : 25-30.
- LEE J.J., K.W. LEE et J.Y. LEE, 1978. On the population growth and environment of habitats for topshell, *Turbo cornutus* Solander. *Bull. mar. Biol. Stn Jeju Natl Univ.*, **2** : 3-14.
- LEE J.J. et J.Y. LEE, 1979a. Biological studies on the seed production of the topshell. Spawning season and induction of spawning of the topshell, *Turbo cornutus* Solander in Jeju Island. *Bull. mar. Biol. Stn Jeju Natl Univ.*, **3** : 5-15.
- LEE J.J., et J.Y. LEE. 1979 b. Caloric content change in the gonad and meat of *Turbo cornutus* Solander. *Bull. mar. Biol. Stn Jeju Natl Univ.*, **3** : 17-21.
- RHO Y.G., 1976. Studies on the seedlings production of the topshell, *Turbo cornutus* Solander. *Bull. Fish. Res. Dev. Agency*, **15** : 21-41.
- RICHARD G. et B. SALVAT, 1971. Bilan comparatif qualitatif et quantitatif des Mollusques de récifs extérieurs d'atolls ou d'îles hautes de Polynésie Française. *Haliotis*, **1** : 43-44.
- RICHARD G., 1970. Étude sur les Mollusques récifaux des atolls de Reao et de Hereheretue (Tuamotu-Polynésie). Biologie et évaluations quantitatives. Dipl. E.P.H.E., Muséum, Paris : 1-109.
- RICHARD G., 1977. Quantitative balance and production of *Tridacna maxima* in the Takapoto Lagoon (French Polynesia). Proc. 3rd Int. Coral Reef Symp. Miami 1977, **1** : 599-605.
- RICHARD G., 1978. Abondance et croissance de *Arca Ventricosa* dans le lagon de Takapoto (Tuamotu, Polynésie française). *Haliotis*, **9** (1) : 7-10.
- SALVAT B., 1967. Importance de la faune malacologique dans les atolls Polynésiens. *Cah. Pac.*, **11** : 7-49.
- SALVAT B., 1970. Etudes quantitatives sur les Mollusques récifaux de l'atoll de Fangataufa (Tuamotu, Polynésie). *Cah. Pac.*, **14** : 1-57.

- SALVAT B., 1971. Mollusques Lagunaires et récifaux de l'île de Raevavae (Australes, Polynésie). *Malacol. Rev.*, 4 : 1-15.
- SALVAT B. et C. RIVES, 1975. Coquillages de Polynésie. Les éditions du Pacifiques, 1975, Papeete - Tahiti : 391 p.
- SOKAL R.R. et J. ROHLF 1969. The biometry principles and practice of statistics in biological research. W.H. Freeman and Co. San Francisco : 776 p.
- UNO Y., 1962. Studies on the aquiculture of *Turbo cornutus* Solander with special reference to the ecology and periodicity of the growth. *J. Tokyo Univ. Fish. Special edition*, 6 (2) : 1-76.
- YAMAGUCHI K. et Y. OGATA, 1978. Isolation and characterization of a biliprotein from the ovary of a turban shell, *Turbo cornutus*. *Bull. Jpn. Soc. sci. Fisch.*, 44 (6) : 631-637.

Accepté le 2 juin 1981

A BROMO COMPOUND IN *HALOPITYS INCURVUS* (HUDS.) BATTERS

H. WAGNER, K.C. GÜVEN*, Z. KIZIL*, S. VURAL**, R. ÖGÜTMAN**

Institut für Pharmazeutische Arzneimittellehre
der Universität München

*Dept. of Pharmacy and Technology,
Faculty of Pharmacy, University of Istanbul - Turkey

**Dept. of Microbiology, Tropical Diseases
and Parasitology of Cerrahpasa Medical Faculty,
University of Istanbul - Turkey

HALOPITYS INCURVUS
RHODOMELACÉE
BROMO-3 DIHYDROXY-4-5
BENZALDEHYDE

RÉSUMÉ. - Les auteurs décrivent un composé phénolique bromé, isolé de *Halopitys incurvus* (Rhodomelacée). La formule élucidée de ce composé est bromo-3 dihydroxy-4-5 benzaldehyde.

HALOPITYS INCURVUS
RHODOMELACEAE
3-BROMO-4-5-
DIHYDROXYBENZALDEHYDE

ABSTRACT. - The authors describe a bromo compound extracted from *Halopitys incurvus* (Huds.) Batters (Rhodomelaceae). The isolated compound was identified as 3-bromo-4,5-dihydroxybenzaldehyde.

Introduction

Many authors have drawn attention to the bromo compounds from the alga *Halopitys incurvus*. Firstly, Augier and Mastagli (1956) isolated a bromo compound from this alga and partially characterized it as $C_6(SO_3K)_2Br(OH)_2COOH$. In 1973 Chantraine *et al.* found 3,5-dibromo-4-hydroxyphenylacetic acid and 3,5 dibromo-4-hydroxyphenylpyruvic acid in the same alga. Finally, 3-bromo-4-hydroxybenzyl alcohol was extracted by Glombitza *et al.* (1974) also from *H. incurvus*. Here we described the isolation and characterization of 3-bromo-4,5-dihydroxybenzaldehyde from the same source.

Material and Methods

The algae were collected from Izmir (Aegean Sea) in May through September 1977-78 and dried and milled to a coarse powder. Then it was extracted with 80% ethanol for 3 h under a reflux condenser. The extract was filtered and concentrated in a rotary vacuum evaporator. The residue was shaken three times with 0.1 N hydrochloric acid and then filtered. The filtrate was

extracted two times with ethyl acetate. The organic phase was distilled. Acetone was added to the residue and filtered. Then petroleum ether was added to the filtrate and dark coloured drops were formed. The upper phase was decanted and then again filtered. The filtrate was distilled. The residue was crystallized from diethyl ether.

Results

Fine needles from diethyl ether, m.p.218°. It gives positive test with $FeCl_3$, Na_2MoO_4 and Folin-Ciocalteu reagents on t.l.c.

Identification of this compound

UV (MeOH): λ max. = 214, 235 (sh), 285, 315 (sh) and 354 (sh) nm.

IR (KBr): $\bar{\nu}$ max. = 3440 (O-H), 3000 (O-H), 1645 (C=O), 1570 (Ar-H), 1430, 1400, 1352, 1300, 1250, 1180, 989, 856 and 685 cm^{-1} .

¹H-NMR (DMSO-d₆, TMS int.): δ = 7.29 (d, J : 2, H-6); 7.59 (d, J : 2 Hz, H-2); 9.56 (s, CHO) and 9.5-10.7 ppm (broad peak, OH).

MS (EI 70 eV, 300 A, 4 KV, 200°, DI 100°, 5.10^{-7} T): m/e = 218 (85), 217 (100), 216 (88), 215 (96), 189 (16), 187 (16), 161 (6), 137 (8), 108 (12), 107 (18), 79 (20), 63 (16), 62 (17), 53 (24), 52 (19), 51 (44) and 50 (30% rel. int.).

One proton of the aromatic aldehyde group and two of the aromatic ring are distinguished in NMR spectrum by n-coupling (J : 2 Hz). Two $2M^+$ peaks at m/e 218/216 and two $2M^+ - 1$ peaks at 217/215 are present in mass spectrum; this means that the molecule contains an isotopic bromine.

In IR spectrum, the presence of C=O band at 1645 cm^{-1} proves the aromatic aldehyde function. In IR and NMR spectra, at least two OH groups may be detected.

Anal. Calculated for $C_7H_5O_3Br$: C, 38.74%, H, 2.32%, Br, 36.82%. Found: C, 39.05%, H, 2.75%, Br, 34.01%.

According to these data this compound is 3-bromo-4,5-dihydroxybenzaldehyde. It was synthesized from 3,4-dihydroxybenzaldehyde and bromine in acetic acid (Pschorr, 1912) and the spectroscopic characteristics of this synthetic product is identical with natural product.

Antibacterial activity

The bromo compound obtained was tested for antibacterial activity by disc diffusion technique using *Pseudomonas aeruginosa*, *Staphylococcus aureus* and *Escherichia coli*. It inhibited the growth of *Pseudomonas aeruginosa* in a concentration of $0.054\text{ }\mu\text{g/ml}$ and *Staphylococcus aureus* and *Escherichia coli* in $0.027\text{ }\mu\text{g/ml}$ concentration.

Discussion

The occurrence of 3-bromo-4,5 dihydroxybenzaldehyde in *Halopitys incurvus* is biologically interesting because it was found in other genera of Rhodomelaceae. In fact, Saito and Ando (1955) found the bromo compound in *Polysiphonia morrowii* and the same compound was found by Glombitza *et al.* (1974) in the other two species of the same genera *Polysiphonia*, i.e. *P. lanosa* and *P. elongata*. The antibiotic activity of 3-bromo-4,5-dihydroxybenzaldehyde suggests that it may play a role in the survival of these algae under adverse living conditions.

REFERENCES

- AUGIER J. et P. MASTAGLI, 1956. Sur un composé phénolique bromé extrait de l'algue rouge *Halopitys incurvus*. *C. R. hebdomadaire Acad. Sci.*, Paris, **242**: 190.
- CHANTRAINE J.-M., G. COMBAUT et J. TESTE, 1973. Phénols bromés d'une algue rouge, *Halopitys incurvus*: Acides carboxyliques. *Phytochemistry*, **12**: 1773.
- GLOMBITZA K.-W., H. STOFFELEN, U. MURAWSKI, J. BIELACZEK et H. EGGE, 1974. Antibiotica aus Algen, 9. Mitt. bromophenole aus Rhodomelaceae. *Planta Medica*, **25**: 105.
- PSCHORR R., 1912. Über die Bromierung von m-Oxybenzaldehyd, Vanillin und Homovanillinsäure. *Ann. Chem.*, **391**: 23.
- SAITO T. et Y. ANDO, 1955. Bromine compounds in seaweed. I. A bromophenolic compound from the red alga, *Polysiphonia morrowii* Harv. *Nippon Kagaku Zasshi*, **76**: 478.

Accepté le 24 mars 1980

L'ÉTANG DE CANET-SAINT-NAZAIRE (P.O.). ÉCOLOGIE GÉNÉRALE ET ICHTHYOFAUNE

P. HERVÉ et J. BRUSLÉ

Laboratoire de Biologie Marine
Université de Perpignan, avenue de Villeneuve
66025 Perpignan

LAGUNE
ÉCOLOGIE
ICHTHYOFAUNE
MIGRATIONS

RÉSUMÉ. — L'étang de Canet-Saint-Nazaire, dont les échanges hydrologiques sont réduits et dont les eaux saumâtres présentent de grandes fluctuations d'amplitude de la température et de la salinité, se comporte comme une lagune méditerranéenne typique. Sa flore et sa faune sont eurythermes et euryhalines. Son ichthyofaune est peu diversifiée (16 espèces de Téléostéens) et surtout constituée d'immigrants marins (14 espèces) dont le recrutement est aléatoire et dont les sorties sont massives (exode) en cas de forte dessalure. Cet étang, sénile, menacé de remblaiement par le Réart, doit être protégé et aménagé.

LAGOON
ECOLOGY
ICHTHYOFAUNA
MIGRATIONS

ABSTRACT. — The lagoon of Canet-Saint-Nazaire, whose hydrological exchanges with the sea are reduced and whose brackish waters present great variations of temperature and salinity, behave as a typical Mediterranean lagoon. Its flora and fauna are of eurytherm and euryhalin character. Its ichthyofauna is only slightly diversified (16 species of Teleosts) and mainly composed of marine immigrants, the recruitment of which is uncertain and whose departures are clustered (exodus) in the case of considerable reduction of salinity. This lagoon, senile, threatened with silting by the Réart, must be protected, developed and managed.

L'étang de Canet-Saint-Nazaire constitue la plus méridionale des lagunes saumâtres bordant le bassin méditerranéen français du golfe du Lion. Il fait suite à la série des étangs languedociens (Thau, Pérols, Olivier, Or, Prévost, Ayrolle-Gruissan, Bages-Sigean, Douli) qui ont donné lieu à divers travaux (Gourret, 1897; Petit, 1953; Paris et Quignard, 1971; Boutière, 1974a et b; Marilley, 1974; Amanieu et coll., 1975, 1977 et 1978; Guélorget, 1979; Guélorget et Michel, 1976, 1977 et 1979; Hamon et coll., 1979; Tournier et coll., 1979) et succède, sur le littoral roussillonnais, à l'étang de Salses-Leucate sur lequel a été réalisée récemment (Hervé et Bruslé, 1980) une étude écologique menée parallèlement à celle consacrée à l'étang de Canet.

Celui-ci a donné lieu à quelques descriptions (Gourret, 1897; Petit, 1953; Petit et Gay, 1968 et 1969a et b) mais la plupart des recherches entreprises, déjà anciennes, se limitaient généralement à la description d'un nombre réduit des représentants de sa flore et de sa faune (Ciliés : Dragesco, 1953; Périodiques : Aleem,

1952; Foraminifères : Le Calvez, 1951; Turbellariés : Ax, 1956...). Ces diverses données ont été réunies par Ringuet (1974), au titre du Ministère de la qualité de la vie.

Aucune étude écologique et écobioécologique d'ensemble n'a été réalisée sur cette lagune qui présente un intérêt à la fois touristique et halieutique et n'a pas encore été trop « anthropisée ». En l'absence de données précises concernant son ichthyofaune, ce travail a été entrepris en 1975; il porte sur la période 1976-1977.

I - LE MILIEU

1. Situation géographique et topographie (Fig. 1)

Situé à 10 km à l'est de Perpignan, dans la plaine alluviale du Roussillon, cet étang, long de 4,4 km et orienté nord-sud, parallèlement à la côte, présente une

superficie actuelle de 480 Ha (sa surface cadastrale est de 600 ha). Il est séparé de la mer par un lido sableux interrompu par un chenal temporaire : le grau de la Basse.

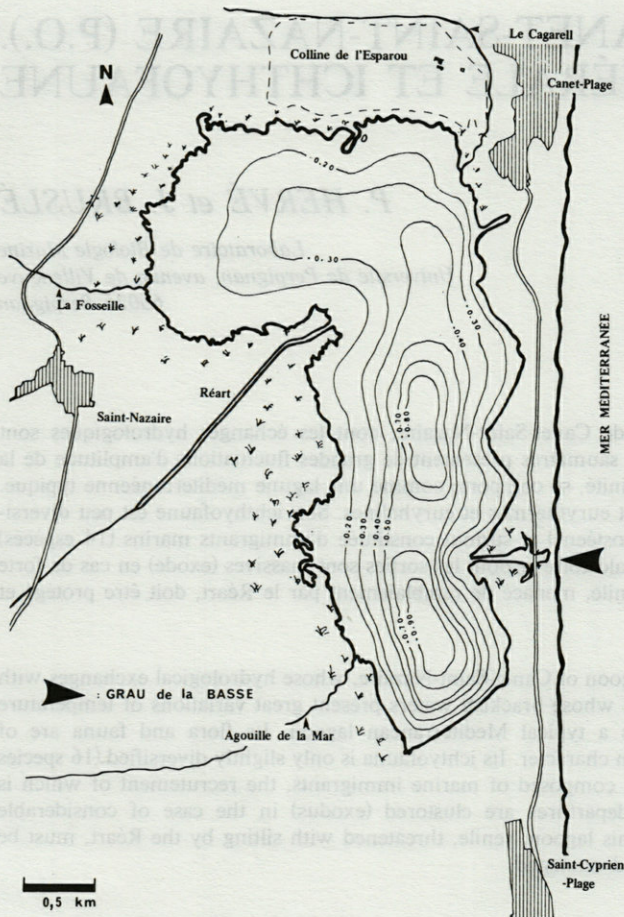


Fig. 1. — Topographie et bathymétrie de l'étang de Canet.
Topography and bathymetry in the lagoon of Canet.

La profondeur maximale est de 1 m environ et varie en fonction des conditions météorologiques. Il peut ainsi s'abaisser à 0,70 m en période de forte évaporation estivale et atteint rapidement 2 m à la suite de fortes précipitations, automnales ou printanières.

Le tracé des isobathes (fig. 1) montre que la partie sud est la plus profonde (0,90 m à 1 m) alors que la partie nord, qui réceptionne les alluvions du Réart, tend à se combler plus rapidement et dépasse rarement 0,40 m de profondeur.

Toute la lagune est d'ailleurs en voie de remblaiement progressif. Sa surface a considérablement régressé, ayant été successivement estimée à 1 100 ha (Lentheric, 1879), 491 ha (Jalabert, 1817), 903 ha (Voelckel, 1954), 850 ha (Levy, 1963) puis 520 ha (Simonneau, 1966) — tous cités par Petit et Gay (1969b) — Sa réduction est de l'ordre de 1,56 ha/an selon Simonneau (1966) et de

2 ha/an d'après Oliver (1976a). Elle est essentiellement due aux apports d'alluvions par le Réart (évalués à 60 000 m³/an et même à 90 000 m³/an entre 1969 et 1973 où 360 000 m³ de sédiments ont été déversés : DDA, 1974). Ainsi son microdelta, situé dans la partie nord-est, a progressé en direction du sud-est de 257 m depuis 1886 (Oliver, 1976a). A un tel rythme, la lagune pourrait donc être complètement remblayée à bref délai (de l'ordre de 30 à 50 ans). Le recul de sa surface est également lié à une forte évaporation estivale qui provoque une mise à sec de la partie nord-nord-ouest des zones périphériques qui sont rapidement colonisées par une végétation halophile (Simonneau, 1966) dont les matériaux accumulés contribuent à stabiliser les terrains exondés. L'évolution hydrodynamique, sédimentologique et géochimique de cet étang a été précisée par Gadel (1968), Cahet et Gadel (1970) et Gadel et coll. (1975).

2) Climatologie

Les facteurs climatiques importants sont les vents, les précipitations et l'insolation. Ils ont été étudiés par Casanobe (1963, 1965 et 1968) puis par Voelckel (1977) et exercent une influence considérable sur l'équilibre hydrodynamique des lagunes de la région (Hervé, 1978). Des fluctuations importantes se produisent d'une année à l'autre (1976 : année « sèche »; 1977 : année « humide »), comme à Salses-Leucate (Hervé et Bruslé, 1980).

3) Hydrologie

Bien que sa surface soit plus de 10 fois inférieure à celle de l'étang de Salses-Leucate, l'étang de Canet reçoit les eaux d'un bassin versant beaucoup plus vaste, de l'ordre de 250 km². Les apports d'eaux continentales (fig. 2) se font par trois systèmes à caractère torrentiel qui aboutissent à l'étang : le Cagarell, la Fosseille et le Réart; ceux-ci traversent, d'ouest en est, la plaine alluviale du Roussillon qui, légèrement inclinée vers l'est, comporte des aires dépressionnaires marécageuses, au nord (marais de l'Esparrou) et au sud (l'aygual de Saint-Cyprien actuellement asséché et transformé en terrain de golf : le Mas d'Huston). Les débits de ces torrents sont très irréguliers. Le Réart manifeste, en particulier, des crues soudaines et violentes (de 0 à 350 m³/sec selon Ringuelet, 1974, un débit de 520 m³/sec ayant été mesuré en septembre 1971 : DDA, 1974). Le transport des sédiments est alors très important (de l'ordre de 60 000 m³/an : DDA, 1974), il peut atteindre exceptionnellement 4 millions de m³ en 24 heures (Petit et Gay, 1969b). Son cours inférieur a dû être endigué. Un ancien canal de drainage, l'Agouille de la Mar, débouche dans la partie sud de l'étang; son débit est faible mais continu et ses effluents d'origine agricole (irrigation des cultures maraîchères) et industrielle (distilleries) sont responsables des principales pollutions de l'étang.

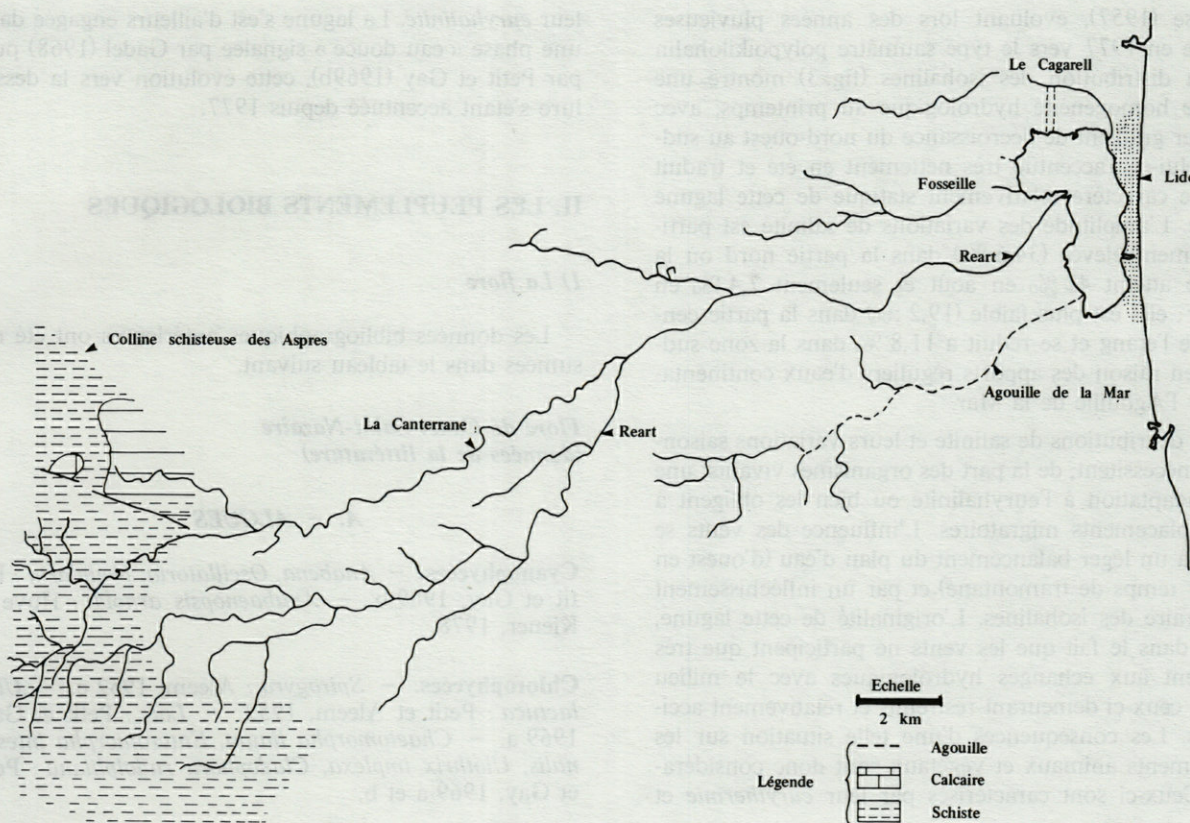


Fig. 2. — Bassin versant de l'étang de Canet.

Catchment areas in the lagoon of Canet.

Les apports d'eaux marines se font essentiellement par le chenal du grau de la Basse, situé dans la partie sud-est de l'étang et qui traverse le lido, cordon sableux d'une largeur de 250 à 500 m et d'une hauteur de 2 à 4 m. Ce grau d'une largeur de 38,5 m au niveau du pont de la route D81 Canet-Saint-Cyprien et d'une centaine de mètres en aval, est fréquemment colmaté par des sédiments marins (courants littoraux) et éoliens (transportés par les vents dominants de nord-nord-ouest et accumulés en avant de l'épi sud du grau) et présente donc un fonctionnement de type *intermittent*. Son ouverture ne se réalise que dans des situations naturelles assez exceptionnelles (tempêtes d'est ou fortes crues d'origine continentale) : une dizaine de jours en 1976 (mi-mars, fin mars et début avril) et davantage en 1977. Elle est également assurée artificiellement par l'emploi de pelles mécaniques qui referment d'ailleurs le grau dès que se précisent des menaces d'entrée d'eaux marines responsables de la salinisation des terres agricoles environnantes. Des apports d'eaux salées s'effectuent cependant constamment par percolation à travers le lido (Gadel, 1968).

4) Caractères physico-chimiques

La température et la salinité dépendent à la fois des conditions climatiques locales, des apports continentaux

liés à la pluviosité régionale et des apports marins. En raison de la faible profondeur de l'étang, de la faible inertie de la masse d'eau et du caractère presque fermé de cette lagune, les facteurs météorologiques exercent une influence très importante, beaucoup plus marquée qu'à Salses-Leucate (Hervé et Bruslé, 1980).

a) Température

Les variations thermiques de l'eau suivent de très près celles de l'air. La température s'abaisse à quelques degrés en hiver et est alors responsable de la mortalité des Poissons, comme en décembre 1977 ; elle s'élève à plus de 32°C en été, en particulier dans les zones recouvertes d'une riche végétation de *Ruppia*.

b) Salinité

Les variations saisonnières de salinité (dessalure lors des forts apports d'eaux continentales en automne et au printemps et forte élévation en été due à une évaporation intense) ne sont pas régulées par les eaux marines comme à Salses-Leucate. Les eaux de l'étang sont sous une stricte dépendance climatique, l'amplitude des variations annuelles, entre les faibles salinités hivernales (7 à 11 ‰) et les fortes salinités estivales (32,3 ‰), s'établit à 18,3 ‰. Ces eaux sont donc de type *polysaumâtre poly-poïkilohalin* ± d'après la classification proposée par

Aguesse (1957), évoluant lors des années pluvieuses comme en 1977 vers le type saumâtre polypoikilohalin \pm . La distribution des isohalines (fig. 3) montre une relative homogénéité hydrologique au printemps, avec un léger gradient de décroissance du nord-ouest au sud-est. Celui-ci s'accroît très nettement en été et traduit alors le caractère relativement statique de cette lagune fermée. L'amplitude des variations de salinité est particulièrement élevée (34,6 ‰) dans la partie nord où la salinité atteint 42 ‰ en août et seulement 7,4 ‰ en janvier; elle est plus faible (19,2 ‰) dans la partie centrale de l'étang et se réduit à 11,8 ‰ dans la zone sud-ouest en raison des apports réguliers d'eaux continentales par l'Agouille de la Mar.

Ces distributions de salinité et leurs variations saisonnières nécessitent, de la part des organismes vivants, une forte adaptation à l'euryhalinité ou bien les obligent à des déplacements migratoires. L'influence des vents se réduit à un léger balancement du plan d'eau (d'ouest en est par temps de tramontane) et par un infléchissement temporaire des isohalines. L'originalité de cette lagune, réside dans le fait que les vents ne participent que très rarement aux échanges hydrologiques avec le milieu marin, ceux-ci demeurant restreints et relativement accidentels. Les conséquences d'une telle situation sur les peuplements animaux et végétaux sont donc considérables. Ceux-ci sont caractérisés par leur *eurythermie* et

leur *euryhalinité*. La lagune s'est d'ailleurs engagée dans une phase « eau douce » signalée par Gadel (1968) puis par Petit et Gay (1969b), cette évolution vers la dessalure s'étant accentuée depuis 1977.

II. LES PEUPELEMENTS BIOLOGIQUES

1) La flore

Les données bibliographiques antérieures ont été résumées dans le tableau suivant.

Flore de Canet-Saint-Nazaire (données de la littérature)

A. - ALGUES

Cyanophycées. - *Anabena*, *Oscillatoria*, *Nodolaria* : Petit et Gay, 1969 b. - *Anabaenopsis arnoldi* : Huve et Kiener, 1978.

Chlorophycées. - *Spirogyra* : Aleem, 1952 c. - *Ulva lactuca* : Petit et Aleem, 1952. - *Lola* : Petit et Gay, 1969 a. - *Chaetomorpha linum*, *Enteromorpha intestinalis*, *Ulothrix implexa*, *Cladophora rudolphiana* : Petit et Gay, 1969 a et b.

Phéophycées. - Diatomées : Aleem, 1952 a; Mauguin cité par Petit et Gay, 1969 b. - *Leathesia*, *Ectocarpus silicosus*, *Dermotrichium* : Petit et Gay, 1969 a.

Rhodophycées. - *Lophodiphonia subadunca*, *Ceramium diaphanum*, *C. tenuissimum* : Petit et Gay, 1969 b.

B. - PHANÉROGAMES

- *Ruppia maritima*, *Zostera nana*, *Z. marina*, *Potamogeton pectinatus* : Petit et Aleem, 1952; Petit et Gay, 1969 b. - *Lemna gibba* : Huve et Kiener, 1978. - Végétation halophile : Simonneau, 1966; Baudière et coll. 1973.

Cette flore lagunaire est caractéristique des milieux saumâtres : pauvre en espèces et riche en individus. Une seule Phanérogame Spermaphyte (*Ruppia sp.*) s'y développe et constitue de vastes herbiers dont l'extension varie avec les saisons. Son développement est maximal durant l'été; elles occupent la presque totalité de la colonne d'eau formant un lacis dense de tiges et de feuilles qui limite le brassage thermique des eaux par les vents et constitue ainsi un obstacle aux libres déplacements de la faune piscicole.

La présence de *Zostera nana* (= *noltii*) a été signalée vers les années 1950-1951, suivie de leur disparition brutale à la suite de crues et leur remplacement par les *Potamogeton* (Aleem, 1952 c). Depuis cette période, on constate une relative stabilité des peuplements végétaux, nos observations rejoignant celles effectuées par Petit et Aleem (1952). Les Algues sont toutes des Chlorophycées : Ulotrichales (Ulvacées : *Ulva rigida* et *Enteromor-*

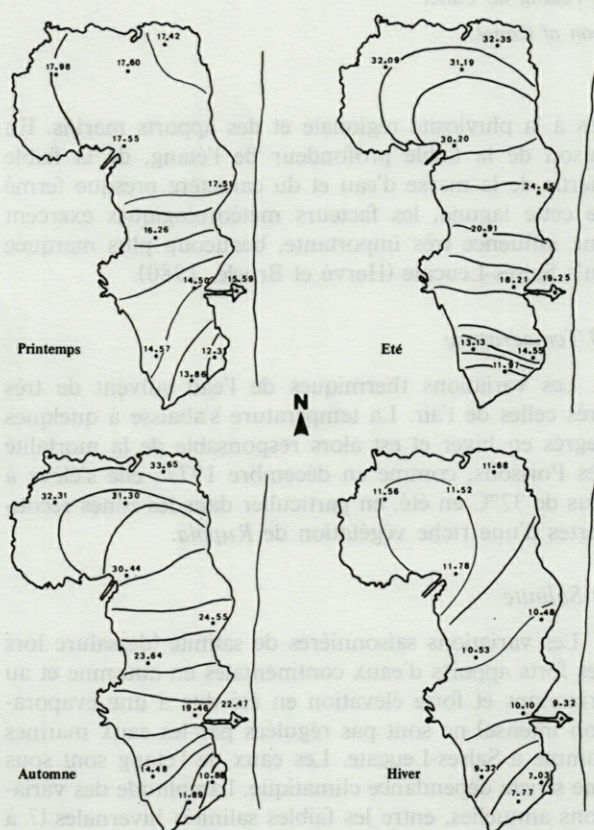


Fig. 3. - Distribution saisonnière des isohalines.
Seasonal distribution of isohalines.

pha intestinalis) et Siphonocladales (Cladophoracées : *Chaetomorpha aurea* et *C. linum*). Ces Ulves et Entéromorphes se répartissent préférentiellement dans la partie est et sud de l'étang et leur extension est fonction des apports d'eau douce. Les variations quantitatives de cette végétation sont considérables; ainsi, aux fortes dessalures de l'automne 1977 a succédé une régression générale de la flore algale et phanérogamique. La densité de la végétation constitue un facteur écologique de grande importance parce qu'elle peut modifier les relations trophiques proies-prédateurs (Crustacés - Poissons). De plus, la mortalité puis la décomposition des Algues au cours de l'été et de l'automne contribuent à la formation de dépôts benthiques et à une diminution de l'oxygène disponible.

2) La faune

Toutes les espèces d'Invertébrés rencontrées au cours de cette étude avaient été précédemment signalées. Les données de la littérature (tableau suivant), confirment une relative stabilité faunistique de l'étang au cours de ces 25 dernières années du moins jusqu'à la période critique de l'automne 1977 qui a engendré de profondes modifications faunistiques et accentué l'évolution vers la dessalure déjà décelée par Gadel (1968) puis par Petit et Gay (1979).

Faune de Canet-Saint-Nazaire (données bibliographiques)

Protozoaires. - Ciliés : Dragesco, 1953. - Péridiniens : Aleem, 1952 b. - Foraminifères : Le Calvez et Le Calvez, 1951; Levy, 1963 et 1970.

Cnidaires. - *Diadumene* (Actinie) : Kiener, 1971.

Plathelminthes. - Turbellariés : Ax, 1956. - Trématodes parasites : Dollfus et coll., 1957; Oliver, 1976 b.

Annélides. - *Mercierella enigmatica* : Petit et Rullier, 1956. - *Nereis diversicolor* : Petit et Gay, 1969 b.

Crustacés. - Harpacticoïdes : Chappuis, 1953. - Ostracodes : Hartmann, 1954. - Isopodes : Delamare-Deboutteville, 1960, cité par Petit et Gay, 1969 b. - Amphipodes : Gammariens : Stock et coll., 1968; Petit, 1950 b. - *Corophium* : Petit, 1950 c et 1952.

Insectes. - Faune entomologique : Dajoz, 1960. - Diptères : Voelckel, 1977 (aires culicidogènes).

Mollusques. - Faune malacologique : Mars, 1961 et 1966. - Lamellibranches : *Abra abra*, *Cardium glaucum* : Petit et Gay, 1969 b. - Gastéropodes Hydrobiidés : Petit, 1950 a; Petit et Gay, 1968, 1969 a et b.

Poissons. - *Atherina boyeri* : Kiener et Spillmann, 1969. - Divers : Petit et Gay, 1969 b, Olivier, 1976 a.

Oiseaux. - Affre et Affre, 1960; Tamisier, 1955-72 cité par Ringuelet, 1974; Levêque et Prodon, 1976.

Les observations ont particulièrement porté (Fig. 4) sur les peuplements de Crustacés benthiques (Amphipodes, Isopodes, Mysidacées, Décapodes), considérés dans

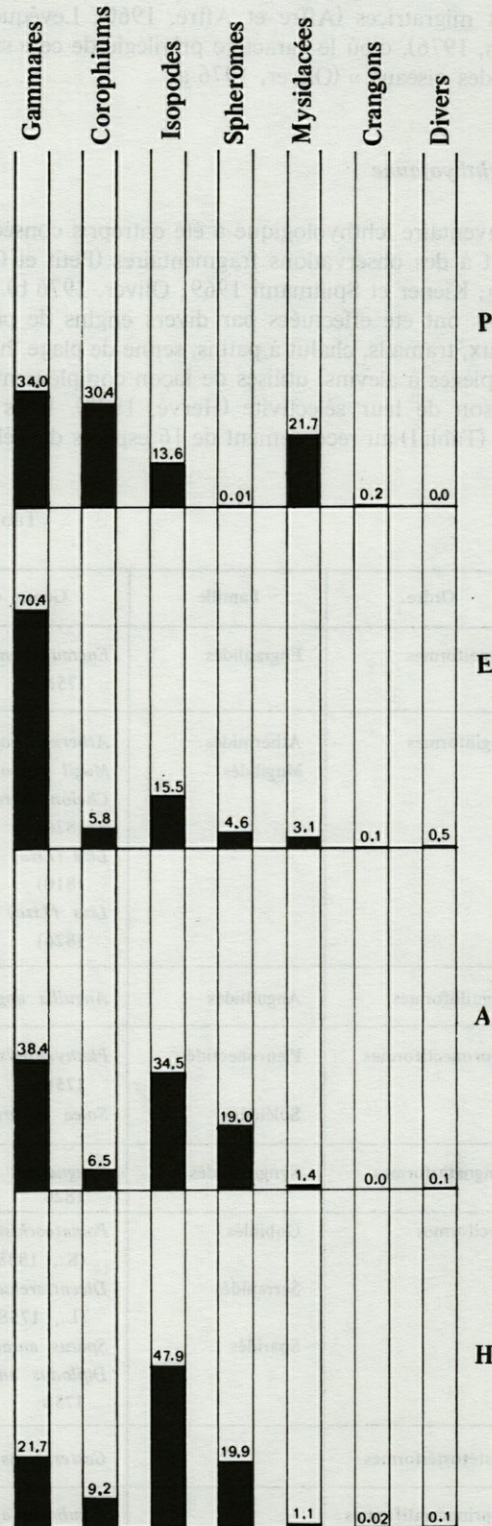


Fig. 4. - Crustacés benthiques (fréquence en %); P : printemps; E : été; A : automne; H : hiver.

Benthic Crustaceans (frequencies in %).

le cadre des relations trophiques avec l'ichthyofaune (Hervé, 1978).

Il convient également de noter l'existence de nombreuses et riches populations aviennes, sédentaires et surtout migratrices (Affre et Affre, 1960; Levêque et Prodon, 1976), d'où le caractère privilégié de ce « sanctuaire des oiseaux » (Oliver, 1976 a).

3) L'ichthyofaune

L'inventaire ichthyologique a été entrepris consécutivement à des observations fragmentaires (Petit et Gay, 1969 b; Kiener et Spillmann 1969; Oliver, 1976 b). Les captures ont été effectuées par divers engins de pêche (verveux, tramails, chalut à patins, senne de plage, have-neau, pièges à alevins) utilisés de façon complémentaire en raison de leur sélectivité (Hervé, 1978). Elles ont abouti (Tabl. I) au recensement de 16 espèces de Téléostéens,

la plupart d'origine marine, ces immigrants étant eurythermes et euryhalins. Les représentants de l'ichthyofaune dulçaquicole (Epinoche et Gambusies) sont généralement confinés aux abords des arrivées d'eaux continentales.

On peut distinguer, d'après leur *abondance*, comme l'ont fait Paris et Quignard (1971) dans les étangs languedociens :

1) des espèces communes ou assez communes :

Anguilla anguilla, *Atherina boyeri*, *Chelon labrosus*, *Dicentrarchus labrax*, *Gambusia affinis*, *Gasterosteus aculeatus*, *Liza auratus*, *Liza ramada*, *Mugil cephalus*, *Plathychthys flesus*, *Pomatoschistus microps*, *Sparus aurata* et *Syngnathus abaster*.

2) des espèces rares ou exceptionnelles :

Diplodus annularis, *Engraulis encrassicholus* et *Solea lascaris*.

Tabl. I. - Ichthyofaune.
Ichthyofauna.

Ordre	Famille	Genre et espèce	Nom vernaculaire	Comportement	Fréquence
Clupéiformes	Engraulidés	<i>Engraulis encrassicholus</i> L., 1758	Anchois	M(m)	A
Mugiliformes	Atherinidés	<i>Atherina boyeri</i> R., 1810	Athérine	S	TC
	Mugilidés	<i>Mugil cephalus</i> L., 1758	Muge «cabot»	M(m)	C
		<i>Chelon labrosus</i> (R., 1826)	Muge à grosses lèvres	M(m)	C
		<i>Liza (Liza) auratus</i> (R., 1810)	Muge doré	M(m)	C
		<i>Liza (Liza) ramada</i> (R., 1826)	Muge «Calusse»	M(m)	TC
Anguilliformes	Anguillidés	<i>Anguilla anguilla</i> (L., 1758)	Anguille	M(m)	TC
Pleuronectiformes	Pleuronectidés	<i>Plathychthys flesus</i> (L., 1758)	Flet	M(m)	c
	Soléidés	<i>Solea lascaris</i> (R., 1810)	Sole	M(m)	A
Syngnathiformes	Syngnathidés	<i>Syngnathus abaster</i> R., 1826	Syngnathe	S	TC
Perciformes	Gobiidés	<i>Pomatoschistus microps</i> (K., 1838)	Gobie	S	TC
	Serranidés	<i>Dicentrarchus labrax</i> (L., 1758)	Loup	M(m)	C
	Sparidés	<i>Sparus aurata</i> L., 1758 <i>Diplodus annularis</i> L., 1758	Daurade Sar	M(m) M(m)	c A
Gastérostéiformes		<i>Gasterosteus aculeatus</i>	Epinoche	M(d)	TC
Cyprinodontiformes		<i>Gambusia affinis</i>	Gambusie	M(d)	TC

Comportement... : M : migrateur - S : sédentaire - m : marin - d : dulçaquicole.
Fréquence : A : accidentel - c : peu commun - C : commun - TC : très commun.

En fonction de leur *comportement* seront également considérées :

1. des populations *sédentaires*, qui se reproduisent dans l'étang et y effectuent tout leur cycle de vie : l'Athérine *Atherina boyeri*, le Gobie *Pomatoschistus microps* et le Syngnathe *Syngnathus abaster*. Leur biologie (croissance, alimentation et reproduction) a été étudiée par Hervé (1978).

2. des populations *migratrices*, essentiellement d'origine marine, qui entrent dans la lagune à l'état d'alevins et de juvéniles (recrutement), effectuent leur développement dans l'étang puis cherchent à retourner en mer à l'approche de leur maturité sexuelle. Ces échanges migratoires, dont la chronologie est sensiblement identique à celle décrite à Leucate (Hervé et Bruslé, 1980), bien qu'elle soit ici beaucoup plus *aléatoire* en raison de l'ouverture intermittente du grau, concernent quatre espèces de Muges (*Mugil cephalus*, *Liza auratus*, *Liza ramada* et *Chelon labrosus*). le Loup *Dicentrarchus labrax*, la Daurade *Sparus aurata* et le Flet *Platyichthys flesus*. Ils ont été étudiés par ailleurs (Hervé, 1978; Hervé et Bruslé, 1979). Les immigrants d'eau douce, l'Épinoche *Gasterosteus aculeatus* et la Gambusie *Gambusia affinis* ne colonisent la lagune, à partir des aguilles et des ruisseaux, qu'en cas de forte dessalure des eaux consécutive à de fortes pluies (automne 1977).

Cette faune ichthyique est donc *beaucoup moins diversifiée* que celle de Salses-Leucate (Hervé et Bruslé, 1980) et de Thau (Mathias, 1970), le nombre des immigrants marins étant nettement plus réduit (14 à Canet, 29 à Salses-Leucate). Cette faune ressemble davantage à celle de certaines lagunes languedociennes (Méjean, Grec et Pérols : Gourret, 1897; Paris et Quignard, 1971) dont le grau est également plus ou moins intermittent et le caractère saumâtre bien accusé.

Le rythme naturel des mouvements saisonniers de l'ichthyofaune entre l'étang et la mer est ici entravé par le colmatage fréquent du grau. La remontée des alevins exige en effet des conditions hydrologiques bien particulières (courant de sortie) qui peuvent ne pas être réalisées certaines années, d'où un recrutement nul pour certaines espèces, alors que des entrées massives peuvent être observées lorsque les conditions sont favorables. Le caractère aléatoire de ce recrutement a pour avantage de permettre de suivre plusieurs années consécutives des populations d'origine marine dont l'entrée est connue avec une certaine précision (les Loups par exemple, au printemps 1974 : Hervé, 1978, Roblin, 1980). Ce rythme peut être aussi complètement perturbé dans le cas de forts apports d'eaux douces d'origine continentale. Lors de telles conditions de dessalure, comme celles réalisées à l'automne 1977, on assiste à un véritable *exode* vers la mer des immigrants marins et même des sédentaires qui laissent place à une implantation passagère, parfois durable (hiver 1977-78), de la faune dulçaquicole (Gambusies et surtout Epinoches).

Notons enfin que la parasitofaune (Helminthes, Crustacés) des Athérines, des Gobies et des Loups présente à Canet des taux d'infestation et de prévalence nettement

plus élevés que ceux observés à Leucate (Hervé, 1978). Ces faits témoignent du comportement original de cette lagune qui, en tant que milieu confiné favorable aux infestations, constitue un *endémioptope* (Maillard, 1976) plus ou moins exclusif et caractéristique, une zone privilégiée pour les distomatoses lagunaires.

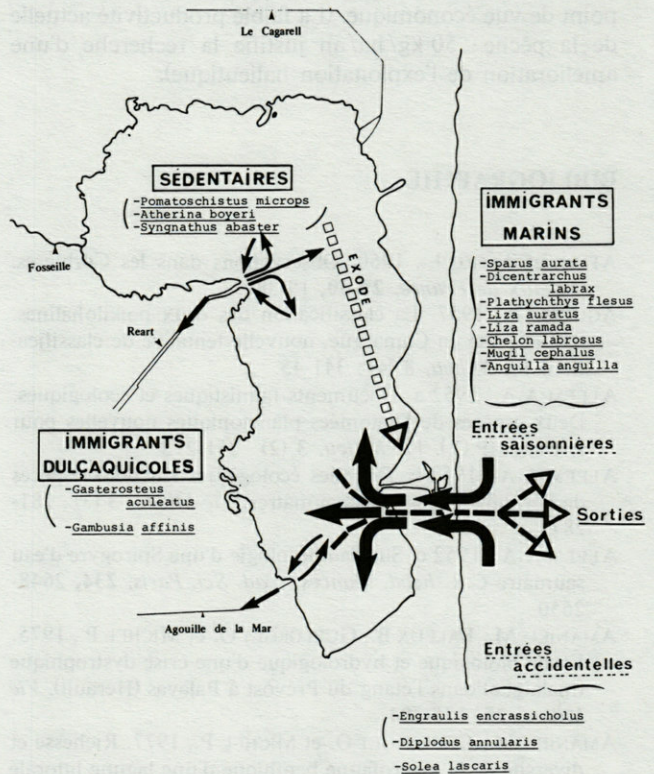


Fig. 5. - Mouvements migratoires des Poissons.

Migratory movements of fish.

CONCLUSION

L'étang de Canet-Saint-Nazaire, constitué, de par son caractère presque fermé, en raison d'un grau intermittent, et de par ses eaux saumâtres présentant de grandes amplitudes de variation de température et de salinité, le *type même des lagunes méditerranéennes*. Il se situe actuellement dans la phase d'achèvement de son remblaiement progressif (Gadel, 1968), à un *stade sénile* ou « préletal » (Petit et Gay, 1969 b, p. 86). Son espérance de vie est en effet estimée à 30-50 ans. Une maîtrise des problèmes hydrauliques et sédimentologiques et en particulier une limitation des apports d'alluvions par le Réart peuvent seules permettre de reculer cette échéance.

Divers scénarios d'aménagement ont été envisagés, visant à réaliser un difficile compromis entre la réduction des entrées d'eaux marines et une meilleure évacuation des eaux continentales en période de crues. Ils

doivent permettre d'assurer à la fois la *conservation* des espaces naturels qui possèdent une grande valeur esthétique (le lido et le grau ont été classés sites naturels) et biologique (l'étang est une réserve d'oiseaux; il sert de refuge hivernal aux Anatidés et aux Flamants roses et se situe sur une des principales voies de passage pour les migrateurs entre l'Europe et l'Afrique) et leur *aménagement* en vue d'une valorisation de leurs ressources du point de vue économique. (La faible productivité actuelle de la pêche : 50 kg/ha/an justifie la recherche d'une amélioration de l'exploitation halieutique).

BIBLIOGRAPHIE

- AFFRE et AFFRE L., 1960. Observations dans les Corbières. *Oiseaux de France*, **29-30**, 19-38.
- AGUESSE P., 1957. La classification des eaux poikilohalines. Sa difficulté en Camargue, nouvelle tentative de classification. *Vie Milieu*, **8** (4) : 341-45.
- ALEEM A.A., 1952 a. Documents faunistiques et écologiques. Deux espèces de Diatomées planctoniques nouvelles pour le Canet (P.O.). *Vie Milieu*, **3** (2) : 211-212
- ALEEM A.A., 1952 b. Données écologiques sur deux espèces de Péridiniens des eaux saumâtres. *Vie Milieu*, **3** (3) : 281-287.
- ALEEM A.A., 1952 c. Sur l'autoécologie d'une Spirogyre d'eau saumâtre *C.R. hebdomadaire Acad. Sci. Paris*, **234**, 2648-2650.
- AMANIEU M., BALEUX B., GUELORGET O. et MICHEL P., 1975. Étude biologique et hydrologique d'une crise dystrophique (malaigue) dans l'étang du Prévost à Palavas (Hérault). *Vie Milieu*, **25**, 175-204.
- AMANIEU M., GUELORGET O. et MICHEL P., 1977. Richesse et diversité de la macrofaune benthique d'une lagune littorale méditerranéenne. *Vie Milieu*, **27** (1) : 85-109.
- AMANIEU M., DO CHI T., GALZIN R. et LASSERRE G., 1978. Structure et importance des populations de crabe vert *Carcinus mediterraneus* dans l'étang du Prévost (Languedoc, France). *Bull. Ecol.*, **9**, (4) : 329-341.
- AX P., 1956. Les Turbellariés des étangs côtiers du littoral méditerranéen de la France méridionale. *Vie Milieu*, suppl. **5**, 1-215.
- BAUDIÈRE A., SIMONNEAU J. et SIMONNEAU P., 1973. Contribution à l'étude de la végétation halophile de la plaine du Roussillon. *Gr. rech. interdis. terrains salés*, comm. n° 3, 162 pp.
- BOUTIÈRE H., 1974 a. L'étang de Bages-Sigean, modèle de lagune méditerranéenne. *Vie Milieu*, **24**, 23-58.
- BOUTIÈRE H., 1974 b. Milieux hyperhalins du complexe lagunaire de Bages-Sigean : l'étang du Doul. *Vie Milieu*, **24**, 355-378.
- CAHET G. et GADEL F., 1970. Dynamique saisonnière des acides gras et effets de la diagenèse dans des dépôts marins et lagunaires. *Cah. océanogr.*, **22**, (10) : 1033-1066.
- CASANOBE G., 1963. Contribution à l'étude du régime des pluies en Roussillon. *Ann. climatologiques*. Chambre d'Agriculture des Pyrénées-Orientales, 13-24.
- CASANOBE G., 1965. Les pluies d'octobre 1965. *Annales climatologiques*. Chambre d'Agriculture des Pyrénées-Orientales, 17-24.
- CASANOBE G., 1968. Vents del Rossello. *Annales climatologiques*. Conseil Général des Pyrénées-Orientales, N-29.
- CHAPPUIS P.A., 1953. Harpactides psammiques récoltés par Delamare-Deboutteville en Méditerranée. *Vie Milieu*, **4**, 254-276.
- DAJOZ R., 1960. Observations sur la faune entomologique de l'étang de Canet (Pyrénées-orientales). *Entomol.* **16**, suppl. 1, 1-32.
- DDA, 1974. Étude des crues et des transports solides du Réart. *Dir. Dep. de l'Agriculture., P.O.*, 45 pp.
- DOLLFUS R.P., CHABAUD A.G. et GOLVAN Y.J., 1957. Helminthes de la région de Banyuls. V. Nouveau Distome *Aphaloides coelomicola* de la cavité générale d'un *Gobius* d'eau saumâtre. *Ann. Parasitol. hum. comp.*, **32** (1-2) : 28-40.
- DRAGESCO J., 1953. Sur l'écologie des Ciliés psammophiles littoraux de la région de Banyuls-sur-Mer. *Vie Milieu*, **4** (4) : 627-632.
- GADEL F., 1968. Sur un exemple d'évolution lagunaire : l'étang de Saint-Nazaire (Roussillon). *Vie Milieu*, **19** (2 B) : 291-321.
- GADEL F., CAHET G. et BIANCHI A.J.M. 1975. Submerged soils in the north-western Mediterranean sea and the process of humification. *Soil Science*, **119** (1) : 106-112.
- GOURRET P., 1897. Les étangs saumâtres du Midi de la France et leurs pêcheries. *Ann. Mus. Hist. Nat. Marseille*, zool, **5** (1) : 1-386.
- GUELORGET O., 1979. Données quantitatives sur les peuplements benthiques d'une lagune saumâtre méditerranéenne, l'étang du Prévost (Hérault, France). *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, **25-26** (3) : 161-162.
- GUELORGET O. et MICHEL P., 1976. Recherches écologiques sur une lagune saumâtre méditerranéenne : l'étang du Prévost. I. Le milieu (95 pp.) II. Les peuplements benthiques. *Thèse 3^e cycle, U.S.T.L. Montpellier*, (122 pp.).
- GUELORGET O. et MICHEL P., 1977. Étude sédimentologique d'une lagune saumâtre méditerranéenne, l'étang du Prévost (Hérault). *Vie Milieu*, **27** (1) : 111-130.
- GUELORGET O. et MICHEL P., 1979. Les peuplements benthiques d'un étang littoral languedocien, l'étang du Prévost (Hérault) I. Étude quantitative de la macrofaune des vases et des sables. *Téthys*, **9** (1) : 49-77.
- HAMON P.Y., JOURNIER H. et ARNAUD P., 1979. Cycles annuels de quelques paramètres physicochimiques de l'étang de Thau. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, **25-26** (3) : 99-100.
- HARTMANN G. 1954. Ostracodes des étangs méditerranéens. *Vie Milieu*, **4** (4) : 707-712.
- HERVÉ P., 1978. Ichthyofaunes comparées de deux étangs littoraux du Roussillon : Canet-Saint-Nazaire et Salses-Leucate. Écologie générale et Biologie de diverses espèces de Poissons. *Thèse 3^e cycle, Université Paris VI*, 253 pp.
- HERVÉ P. et BRUSLÉ J., 1979. Les échanges migratoires de Poissons entre les étangs littoraux et la mer sur la côte catalane française. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, **25/26** (10) : 31-33.
- HERVÉ P. et BRUSLÉ J., 1980. L'étang de Salses-Leucate. Écologie générale et Ichthyofaune. *Vie Milieu*, **30** (3-4) : 275-283.
- HUVE H. et KIENER A., 1968. Prolifération explosive à l'étang du Canet (Pyrénées Orientales) d'une « fleur d'eau » à *Anabaenopsis arnoldii* A. (Cyanophycée, Nostocacée). *Rev. Algol.*, **13** (4) : 289-294.
- KIENER A., 1971. Contribution à l'écologie, la physiologie et l'éthologie de l'Actinie *Diadumene luciae*. *Bull. soc. zool. Fr.*, **96** (4) : 581-603.
- KIENER A. et SPILLMANN C.J., 1969. Contribution à l'étude systématique et écologique des Athérines des côtes françaises. *Ann. Mus. Hist. nat.*, **1** (60) : 33-74.

- LE CALVEZ J. et Y., 1951. Contribution à l'étude des Foraminifères des eaux saumâtres. I. Étangs de Canet et de Salses. *Vie Milieu*, 2 (2) : 148-150.
- LEVEQUE R. et PRODON R., 1976. A propos de la collection d'Oiseaux Sauvage déposée au Laboratoire Arago. *Alauda*, 44 (4) : 431-439.
- LEVY A., 1963. Sédimentologie et étude de la microfaune du littoral et des étangs côtiers du Cap Racou à Port-la-Nouvelle (Roussillon). *Thèse de spécialité, Paris*, 1-138.
- LEVY A., 1970. Contribution à l'étude des milieux margino-littoraux (Golfe du Lion) : Influence des facteurs hydrologiques et sédimentologiques sur les peuplements microfaunistiques (Foraminifères). *Thèse Doct. Etat, Paris*, 1-412.
- MAILLARD Cl., 1976. Distomatoses de poissons en milieu lagunaire. *Thèse Doc. Nat. Montpellier, A.O. 12304*, 383 pp.
- MARILLEY M., 1974. Étude écologique d'un étang saumâtre méditerranéen, l'étang de l'Olivier (France). *Rapp. Comm. int. Médit.*, 22 (6) : 55-56.
- MARS P., 1961. Recherches sur quelques étangs du littoral méditerranéen français et sur leurs faunes malacologiques. *Thèse Doct. État Paris*, 1-270.
- MARS P., 1966. Recherches sur quelques étangs du littoral méditerranéen français et sur leurs faunes malacologiques. *Vie Milieu*, suppl. 20, 1-359.
- MATHIAS P., 1970. La faune ichthyologique des eaux saumâtres. *Journées ichthyol., Rome, CIESM*, 47-54.
- OLIVER G., 1976 a. Un milieu naturel à sauvegarder : l'étang de Canet ou Saint-Nazaire (P.O.). *C. R. 97^e Congr. Soc. Sav., Nantes 1972*, 295-311.
- OLIVER G., 1976 b. Étude de *Diplectanum aequans* (Monogène Diplectanidae) au microscope électronique à balayage. *Z. Parasitenk.*, 51, 91-98.
- PARIS J. et QUIGNARD J.P., 1971. La faune ichthyologique des étangs languedociens de Sète à Carnon (Écologie Ethologie) *Vie Milieu*, suppl. 22, 301-327.
- PETIT G., 1950 a. Présence d'*Hydrobia jenkinsi* S. dans l'étang de Canet et les eaux environnantes. *Vie Milieu*, 1 (4) : 477-478.
- PETIT G., 1950 b. Deux stations de *Gammarus pungenis* M.E. dans les Pyrénées orientales. *Vie Milieu*, 1 (4) : 477.
- PETIT G., 1950 c. *Corophium insidiosum* C. dans les étangs du Roussillon. *Vie Milieu*, 1 (4) : 476-477.
- PETIT G., 1952. Présence de *Corophium arenarum* C. dans l'étang de Canet (P.O.). *Vie Milieu*, 3 (3) : 336-337.
- PETIT G., 1953. Introduction à l'étude écologique des étangs méditerranéens. *Vie Milieu*, 4 (3) : 569-604.
- PETIT G. et ALEEM A.A., 1952. Caractéristiques et évolution de la végétation d'un étang des Pyrénées-Orientales. *C. R. hebdomadaire Acad. Sci. Paris*, 235, 632-634.
- PETIT G. et GAY F.J., 1968. Fluctuation d'une lagune : l'étang de Canet-Saint-Nazaire (P.O.). *Ann. Soc. Hort. Hist. nat. Hérault*, 108, 207-214.
- PETIT G. et GAY F.J., 1969 a. Fluctuation d'une lagune : l'étang de Canet-Saint-Nazaire (P.O.). *Ann. Soc. Hort. Hist. nat. Hérault*, 109 (1) : 14-21.
- PETIT G. et GAY F.J., 1969 b. Fluctuation d'une lagune : l'étang de Canet-Saint-Nazaire (P.O.). *Ann. Soc. Hort. Hist. nat. Hérault*, 109 (2) : 78-88.
- PETIT et RULLIER P., 1956. Encore *Mercierella enigmatica* dans les eaux saumâtres du Roussillon et du Languedoc. *Vie Milieu*, 7 (1) : 27-37.
- RINGUELET R., 1974. Les étangs du littoral languedocien. Étang du Canet ou de Saint-Nazaire. *Minist. qualité de la Vie*, 557 B, 38 pp.
- ROBLIN C., Étude comparée de la biologie du développement (gonadogenèse, croissance, nutrition) du Loup *Dicentrarchus labrax* en milieu naturel et en élevage contrôlé. *Thèse 3^e cycle Montpellier U.S.T.L.*, 272 p.
- SIMONNEAU P., 1966. Les grands ensembles écologiques des Pyrénées-Orientales : l'étang de Saint-Nazaire. Carte écologique au 1/500. *Montpellier, Entente Interdép. démonstration*, 19 pp.
- STOCK J.H. et coll. 1968. La répartition d'espèces de Gammaridae dans quelques étangs du nord de Banyuls-sur-mer. *Uitg. Zool. Mus. Univ. Amsterdam*.
- TOURNIER H., HAMON P.Y. et ARNAUD P., 1979. Développement de la « malaigue » en 1975 dans l'étang de Thau. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, 25-26 (3) : 103-104.
- VOELCKEL C., 1977. Contribution à l'étude écologique des aires culicidogènes du complexe lagunaire de Saint-Nazaire (Roussillon). *Thèses Doct. Etat. Montpellier, U.S.T.L.*, 298 pp.

Accepté le 29 octobre 1980

MÉTHODES RÉCENTES DE CARTOGRAPHIE ET DE SURVEILLANCE DES HERBIERS DE PHANÉROGAMES MARINES

Leurs applications sur les côtes françaises de la Méditerranée

Alexandre MEINESZ ⁽¹⁾, Michèle CUVELIER ⁽²⁾ et Richard LAURENT ⁽³⁾

(1) Laboratoire de Biologie et d'Écologie Marines
Université de Nice - Parc Valrose - 06034 Nice Cedex

(2) Station Zoologique de Villefranche-sur-Mer
Université de Paris - La Darse - 06230 Villefranche-sur-Mer

(3) Cellule d'Intervention contre les Pollutions
dans les Alpes Maritimes -
Centre Administratif Départemental B.P. 3-06028 Nice Cedex

CARTOGRAPHIE
PHANÉROGAMES MARINES
MÉDITERRANÉE

RÉSUMÉ. - Toutes les méthodes de cartographie des herbiers de Phanérogames marines appliquées sur les côtes françaises de la Méditerranée ont été décrites et analysées par les auteurs. Parmi ces méthodes, nous pouvons distinguer celles qui demandent une vision rapprochée de l'herbier (utilisation de la plongée sous-marine ou d'un sous-marin d'exploration). Elles permettent de bien relever les différents états de l'herbier, mais leur localisation est limitée au seul parcours linéaire des plongeurs ou du sous-marin. D'autres méthodes permettent d'obtenir une vue d'ensemble (photographie aérienne ou sonar latéral). Elles donnent des cartes très précises des contours de l'herbier (entre 0 et - 20 m pour la photographie aérienne et entre - 5 m et les limites inférieures pour le sonar latéral). Pour ces méthodes, des plongées sont nécessaires pour identifier certaines images ou pour reconnaître l'état de l'herbier. Pour suivre avec plus de précision toute modification de l'herbier sans recourir à une campagne de cartographie, on peut réaliser un balisage sur certains sites judicieusement choisis. Toute régression ou progression de l'herbier peut ainsi être mesurée d'année en année.

MAPPING
SEA GRASS BEDS
MEDITERRANEA

ABSTRACT. - All the methods of mapping the seagrass beds which have been applied on the Mediterranean French coast are described and analysed by the authors. Among these methods, we have sorted out those which require a close investigation of the beds (by utilization of the SCUBA technique or an exploratory submarine). They allow us to show accurately the different aspects of the sea-grass beds, but the localization is limited to the area where the divers and the submarine have passed. Other methods permit us to obtain general survey (aerial photographs or utilization of side-scan sonar system). For the latter, it is necessary to dive in order to determine the condition of the sea-grass beds. To follow with more precision any change in the beds without having to do a new mapping expedition, underwater sea-marks on some particularly well chosen sites can be used. Any regression or progression of the beds can thus be measured easily from year to year.

INTRODUCTION

La cartographie des biocénoses marines sur les côtes françaises de Méditerranée a déjà fait l'objet de nombreuses publications. Les cartes ont été réalisées le plus souvent à des échelles supérieures au 1/50 000^e, et localisent les principales biocénoses des étages infra et circa-

littoraux. Sur ces documents figurent les limites des herbiers de Phanérogames (ex. : biocénoses marines et terrestres du Cap Corse, Molinier, 1960; biocénoses des parages de Marseille, Picard, 1965; carte bionomique de Port-Vendres au Cap Rederis, Laubier, 1966). Ces cartes ont été réalisées essentiellement par l'emploi de la technique du quadrillage par dragage (décrite par Molinier et

Picard, 1961). Cette méthode a succédé à l'emploi de la benne ou du plomb de sonde, qui ont permis notamment aux Services Hydrographiques de la Marine Française de figurer sur les cartes marines des indications relatives à l'état des fonds (roche, herbiers, sable, vase; le terme « algues » étant souvent utilisé à tort pour localiser des Phanérogames marines).

Les premières cartes effectuées plus particulièrement pour localiser la présence des herbiers de Phanérogames ont été réalisées par ces méthodes conventionnelles (une liste des cartes d'herbiers actuellement dressées en Méditerranée a été établie par Boudouresque et Foucher (1975, p. 7) et Boudouresque *et al.* (1977); pour les Alpes Maritimes, Meinesz et Lefèvre (1978) donnent une liste exhaustive.

Les récentes observations faites essentiellement sur les côtes de Provence-Côte d'Azur montrent que la couverture des Phanérogames a tendance à diminuer, surtout au voisinage des grands centres urbains. Cette régression est très sensible au niveau de la limite inférieure des herbiers (Pérès et Picard, 1975; Pérès, 1977; Meinesz et Laurent, 1978).

L'importance de l'utilité des Phanérogames pour l'équilibre des biocénoses littorales et leur fragilité, maintenant reconnue, nécessitent une cartographie plus précise. De nouvelles techniques ont été ainsi élaborées ces dernières années, et appliquées essentiellement sur les côtes de Provence-Côte d'Azur.

I. LA PLONGÉE SOUS-MARINE

L'exploration sous-marine en apnée ou à l'aide de scaphandre autonome a permis l'élaboration de nombreux relevés de cartes d'herbier à grande échelle (généralement supérieure au 1/5000^e). Plusieurs croquis des fonds ou coupes de secteurs localisés ont été ainsi réalisés notamment par Molinier et Picard (1952) et Laubier (1966). Ces dix dernières années, de grands progrès ont amélioré l'utilisation de ce moyen pour la cartographie.

Deux techniques peuvent être distinguées

- L'exploration de profils

Cette méthode consiste à prospecter en plongée un trajet sous-marin précis, selon un cap déterminé. Les observations concernant la présence ou l'absence de l'herbier ainsi que celles relatives à son état sont notées. Les cartes réalisées par ce moyen couvrent généralement de petites surfaces (inférieures à 100 hectares).

- Les plongées d'identification

Ces plongées ont pour but d'identifier les différentes biocénoses observées de la surface. Ces observations sont effectuées préalablement à bord d'une embarcation, au sommet d'un point de vue ou par l'intermédiaire de photos aériennes. Seul l'herbier, situé entre 0 et -10 m (-20 m maximum), est bien perceptible de la surface et peut être ainsi cartographié. Les images obtenues au sonar latéral nécessitent également des plongées d'identification.

Les quelques exemples suivants de cartographie d'herbier en plongée illustrent l'évolution des techniques utilisées :

Harmelin et True (1964) ont effectué des plongées dans la région marseillaise en utilisant une planche de remorquage tirée en profondeur par un hors-bord marchant à vitesse réduite (deux nœuds). A chaque point particulier (limite d'herbier ou modification de la végétation), le plongeur, qui traîne une bouée de surface, lâche la planche et fixe la bouée à l'aplomb du point. La profondeur est notée au bathymètre, et les coordonnées sont relevées en surface au sextant (carte à l'échelle 1/50 000^e; la limite inférieure des Posidonies située à -30 m est figurée).

A Port-Cros, plusieurs cartes ont été réalisées par Augier et Boudouresque, à des échelles comprises entre le 1/1250^e et le 1/5000^e. Les auteurs ont utilisé des photos aériennes qui ont été interprétées grâce à de nombreuses plongées en scaphandre autonome ou en apnée. Les zones cartographiées sont limitées entre 0 et -15 m : Baie de la Palu (1967); Baie de Port Man (1970 a); Baie de Port-Cros (1970 b); zone superficielle de l'étage infralittoral de 9 secteurs de côte rocheuse (1976). La même méthode a été utilisée par Augier (1978) à Porquerolles.

Dans la région toulonnaise, le groupe Ecomair, aidé par des plongeurs démineurs de la Marine Nationale, a effectué de nombreuses plongées sur des profils améliorant la technique de relevé. Le cap suivi en plongée est maintenu par une boussole submersible. A chaque point particulier, les plongeurs libèrent une petite bouée de repérage. Les coordonnées de la bouée sont immédiatement relevées en surface au cercle hydrographique par une équipe qui suit la progression des plongeurs à bord d'une embarcation. Les profils, espacés de 30 à 150 mètres, sont parcourus par un groupe de 2 plongeurs. Cartes réalisées : Rade abri de Toulon au 1/2 000^e; Rade des Vignettes au 1/2 000^e - Astier (1972, 1975); Ecomair (1973 a, 1973 b).

A Beaulieu (Alpes-Maritimes) des plongeurs de l'Université de Nice : Falconetti *et al.* (1974) ont réalisé une carte très précise d'une petite réserve sous-marine. Les profils ont été matérialisés sur le fond de la façon suivante : à partir d'un point choisi à terre, un technicien, muni d'un compas, vise la direction d'un profil perpendiculaire à la côte. Pendant ce temps, une embarcation navigue parallèlement au rivage et traverse ainsi la ligne de visée. A chaque passage, le technicien situé à terre donne à l'embarcation le signal d'immersion d'un corps mort. Cette opération est répétée plusieurs fois, ainsi, le profil est matérialisé précisément par les corps morts que l'on relie au fond par un filin. Les observations, effectuées tous les 5 mètres par un groupe de deux plongeurs, ont été communiquées à la surface par liaison phonique (utilisation de téléphones sous-marins). Une carte très précise au 1/500^e couvrant 8 hectares a été ainsi réalisée (profondeur maximum : -15 mètres).

A Menton, Meinesz et Falconetti (1975) matérialisent les profils sur le fond en déroulant en surface un filin

selon un axe relevé au compas. Ce filin est plombé et marqué tous les 5 mètres par un repère. Les plongeurs explorant le profil peuvent ainsi localiser rapidement et avec précision les observations réalisées sur le fond sans recourir à une aide extérieure : Carte de l'herbier de *Cymodocea nodosa* au 1/2000^e; profils de 250 m de longueur; profondeur maximale atteinte : - 10 mètres (Pl. I, 1 et 2).

II. LA PHOTOGRAPHIE AÉRIENNE

Plusieurs cartes ont été établies grâce à l'utilisation de photographies aériennes qui permettent une bonne localisation des contours de l'herbier situé entre la côte et

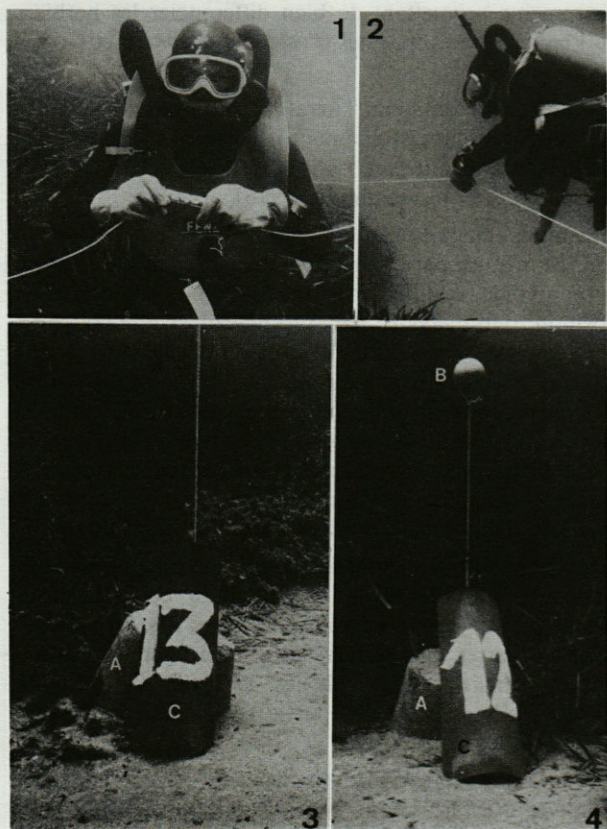


PLANCHE I

1 et 2 : Cartographie d'un herbier de Posidonie en plongée sous-marine. Utilisation d'un filin avec repères plombés matérialisant le profil. 3 et 4 : Balises disposées à la limite inférieure d'un herbier de Posidonie (Galeria - Corse, - 36 m). a) Balise (30kg de béton); b) Bouée repère; c) Numérotation de la balise.

1 and 2 : Mapping of a Posidonia bed by underwater diving. Use of a rope with leaded reference markers to materialize the cross section. 3 and 4 : Markers placed at the lower limits of a Posidonia bed (Galeria, Corse, - 36 Meters) a) Marker (30 kg of concrete) b) reference marker buoy c) Numbering of the marker.

- 10 m (- 20 m maximum). Les petits fonds ainsi cartographiables sont souvent très variés : les herbiers de Posidonies alternent avec ceux de Cymodocées; des roches recouvertes d'algues photophiles et des plages de sable ou de vase peuvent s'y rencontrer. Ces biocénoses sont parfois difficiles à différencier sur des photos aériennes, et il convient d'effectuer des plongées d'identification pour les déterminer avec certitude. Les cartes effectuées à Port-Cros par Augier et Boudouresque ont nécessité de nombreuses plongées malgré l'utilisation de photographies aériennes prises à bord d'un hélicoptère (1967, 1970 a, b, 1976).

Ces photographies sont souvent prises en noir et blanc, mais la couleur est également employée et nous avons constaté notamment qu'elle permet de mieux différencier un herbier de Posidonies (qui donne une teinte vert foncé à bleu selon la profondeur), d'un herbier de Cymodocées (teinte vert clair à bleu foncé). Les limites supérieures des herbiers de Posidonies figurées sur les nombreuses cartes couvrant les côtes des Bouches-du-Rhône et du Var (Blanc, 1975 et Blanc et Jeudy-de-Grissac, 1978), ont été localisées essentiellement grâce aux documents photographiques en émulsion ectachrome de l'Institut Géographique National.

Les réponses spectrales données par un herbier peuvent être amplifiées par des filtres sélectionnés qui permettent une meilleure réception de la longueur d'onde caractéristique d'un herbier. Malheureusement, la pénétration sélective de la lumière et la diminution rapide de son intensité en fonction de la profondeur, donnent une image des fonds d'autant plus monochrome (bleu), et moins contrastée que la profondeur est importante. Ainsi, si la zone actuellement exploitable par cette méthode est située entre 0 et - 10 m (- 20 m au maximum), tout progrès en vue de cartographier l'herbier situé à de plus grandes profondeurs reste hypothétique.

A cette méthode s'oppose également un aspect pratique qu'il ne faut pas négliger : sa bonne application est fonction de nombreux paramètres liés à l'état de la mer et à sa turbidité. Les meilleurs résultats seront obtenus avec une mer absolument calme sans aucune ride, et avec une turbidité minimale pour le secteur considéré. Ces conditions sont essentielles pour obtenir de bons clichés et sont déterminantes pour la portée maximale en profondeur. De telles conditions sont aléatoires, il faut ainsi prévoir pendant une assez longue période la mobilisation de moyens importants nécessaires à l'application de cette méthode (avions et hélicoptères équipés du matériel photographique adéquat).

III. L'UTILISATION D'UN SOUS-MARIN D'EXPLORATION

Une nouvelle technique de cartographie de l'herbier a été mise au point et appliquée sur les côtes des Alpes Maritimes et du Var. La méthode est fondée sur l'utilisation d'un sous-marin qui a pour mission de suivre avec

précision la limite inférieure de l'herbier de Posidonies. En relevant la route du submersible, on obtient la cartographie de la limite de l'herbier. Cette méthode a été appliquée la première fois sur le littoral des Alpes Maritimes en 1976 et 1977. Six cartes au 1/5000° couvrant plus de 30 km de limite inférieure d'herbier de Posidonies ont été ainsi dressées (Meinesz et Laurent, 1978, 1980, 1982). Depuis, Augier et Boudouresque (1979) ont également appliqué cette méthode au Sud de l'île du Levant où 2 km de limite inférieure de l'herbier ont été cartographiés.

Pour relever la route du sous-marin, et pour suivre la limite inférieure de l'herbier avec un maximum de précision, nous avons utilisé de nombreux dispositifs de localisation et d'observation dont étaient munis les bâtiments de la Marine Nationale « Triton » (bâtiment d'intervention et d'exploration sous-marine) et « Griffon » (sous-marin d'exploration) qui ont participé à toutes les campagnes. Le Triton a relevé, à intervalles d'une minute, d'une part la position du sous-marin, et d'autre part sa propre position par rapport à la côte. Le repérage du sous-marin a été réalisé par le sonar (DUBA 1 B) du Triton. Le Triton a pu se localiser avec une grande précision grâce à l'utilisation de Balises radio disposées à terre (Range positioning system). Les mesures ont été facilitées par la mise en ancrage dynamique du Triton, qui, en se mettant au point fixe, a gardé pendant de longues périodes la même position par rapport à la côte.

Plusieurs moyens ont servi au sous-marin pour diriger sa route sans perdre la limite inférieure des Posidonies. Des hublots permettent une vision directe de cette limite qui a également été suivie à l'intérieur du submersible sur un écran de télévision grâce aux images fournies par une caméra orientable disposée à l'avant du sous-marin. Au cours des huit plongées effectuées à bord du sous-marin, nous avons pu remarquer que le sonar de navigation du sous-marin (de type Straza) permettait d'observer avec une portée importante (100 m) la limite inférieure des herbiers situés sur des fonds homogènes non rocheux. L'utilisation du sonar s'est ainsi révélée très efficace, et a permis de suivre rapidement (4 nœuds) et sans erreur, certaines limites régulières qui donnaient des échos très distincts des fonds sablo-vaseux.

La précision de cette cartographie a été évaluée à ± 20 m, le grand nombre de mesures (une toutes les minutes) et la mise en ancrage dynamique ont réduit l'ampleur des erreurs de positionnement.

Un observateur embarqué à bord du Griffon a noté, au fur et à mesure de la progression du submersible, l'état de l'herbier au niveau de sa limite inférieure. Ces observations ont été transcrites sur les cartes, et ont permis d'effectuer une classification des différents types d'herbiers susceptibles d'être rencontrés au niveau de la limite inférieure (Meinesz et Laurent, 1978).

IV. L'UTILISATION DU SONAR LATÉRAL

Le son a été utilisé depuis longtemps pour observer les fonds marins : les premiers sondeurs à écho fonctionnant à basse fréquence, actuellement très communs, ont été utilisés dès 1929. Ce n'est qu'en 1958 que Chersternman, Clynick et Stride ont mis au point le sonar à exploration latérale à haute fréquence. Cet appareil s'est avéré extrêmement utile pour l'étude géologique des fonds, son emploi a fait l'objet de nombreuses publications (des bibliographies importantes sont données par Belderson *et al.*, 1972 et Flemming, 1976).

Plus récemment, Newton et Stefanon (1975) ont réussi notamment à mettre en évidence sur des enregistrements des rebords de matte morte de *Posidonia oceanica*. L'un de nous : Cuvelier (1976) a obtenu des enregistrements permettant de bien différencier les herbiers de Phanérogames marines (*Posidonia oceanica* et *Cymodocea nodosa*).

Le principe du sonar latéral, son utilisation et l'interprétation des enregistrements sont bien connus et décrits par ailleurs (synthèses dans Belderson *et al.*, 1972; Leenhardt, 1974; Flemming, 1976).

L'appareillage utilisé comprend d'une part le « poisson » et d'autre part, l'enregistreur. Le « poisson » est un corps ovoïde, équilibré hydrodynamiquement, tracté en position d'immersion par un bateau. Ce « poisson » contient deux transducteurs situés à droite et à gauche de son axe qui explorent chacun un côté du profil parcouru par l'embarcation. L'enregistreur, relié au poisson par un câble, est disposé à bord de l'embarcation. Les signaux recueillis, transcrits sur un papier électrolytique, constituent le sonogramme, celui-ci représente une vue oblique des zones explorées (Pl. II, 7).

L'un de nous, Cuvelier (avec la collaboration de Meinesz), a utilisé le sonar latéral au cours de trois campagnes de cartographie sur les côtes des Alpes Maritimes. 7 cartes des herbiers de Phanérogames marines ont été ainsi établies, échelles 1/2 000° et 1/1 000°. Cartes réalisées et éditées par la société SCOP Océanographie, sous contrat avec :

- la direction de l'Équipement des Alpes maritimes, subdivision Maritime de Nice : 1 carte (1977 a);
- la ville de Nice : 3 cartes (1977 b);
- la ville de Cannes et la Direction de l'Équipement des Alpes Maritimes C.I.P.A.M. : 3 cartes (1977 c).

Par la suite, cette méthode a été appliquée avec succès par Cristiani (1980) sur la côte bleue (Bouches-du-Rhône).

Au cours de ces campagnes, nous avons utilisé un sonar latéral à haute fréquence (100 KHZ, durée d'impulsion 0,1 ms); le poisson a été tracté à une vitesse de 2 nœuds. Sa portée est de 75 mètres, soit 150 mètres pour chaque profil parcouru. Pour obtenir un bon recouvrement et une meilleure interprétation des sonogrammes, nous avons déterminé des profils parallèles

espacés de 100 mètres. Toutes les trente secondes, un repère a été imprimé sur le sonogramme, ce qui permet de localiser les fonds cartographiés. La position du bateau a été relevée toutes les minutes, soit par triangulation au moyen de deux théodolites disposés à terre, soit par positionnement radio-électrique (balises radio disposées à terre : système DECCA - Motorola).

La bonne utilisation de ce système nous a permis de différencier très nettement l'herbier de *Cymodocea nodosa* des fonds non colonisés par cette espèce (Pl. II, 7), et nous avons notamment remarqué que la limite inférieure de l'herbier de Cymodocées est le plus souvent très franche (Baie de Nice : - 15 m; Rade de Cannes : - 10 m). L'image donnée par un herbier de Cymodocées (trames en pointillé) est nettement différente de celle donnée par un herbier de Posidonies (trame granuleuse caractéristique). Ainsi, les deux herbiers qui se succèdent souvent peuvent bien être distingués. Les sonogrammes permettent une cartographie aisée et extrêmement pré-

cise des herbiers de Posidonies : au sein de l'herbier, les chenaux et les cuvettes de sable ainsi que les traces causées par les ancrs importantes sont perceptibles. Les touffes de Posidonies isolées peuvent également être décelées lorsque leur surface est supérieure à 2 m² (Pl. II, 7). Dans certains cas, on arrive même à déterminer le type de limite (classification Meinesz et Laurent 1978) ainsi :

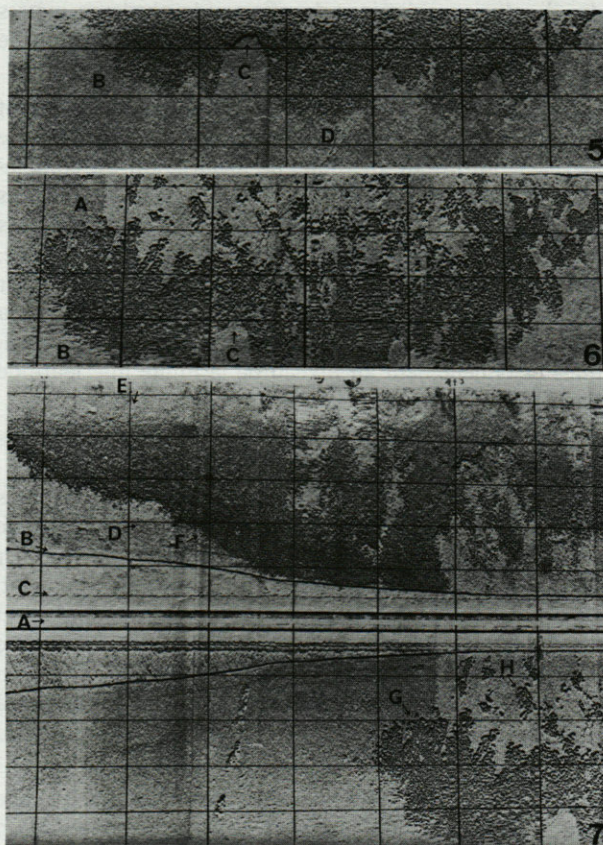
- Un rebord de matte en limite donne une image très reconnaissable (Pl. II, 5 et 6). Si le poisson est tracté en aval du rebord ce dernier reflète bien les échos sonores qui apparaissent sous forme d'une marque noire très contrastée (Pl. II, 5). Si le poisson est tracté en amont du rebord de matte, celui-ci constitue une zone aveugle pour le sonar, ce qui donne une ombre « blanche » (Pl. II, 6).

- Les variations importantes du recouvrement de l'herbier peuvent également se déceler sur les sonogrammes. La trame granuleuse caractéristique de l'herbier de

PLANCHE II

5, 6 et 7 : Photographies d'enregistrements réalisés au sonar latéral dans la rade de Cannes : Cannes la Bocca. 5, et 6, Détails de sonogrammes (un canal) des limites inférieures et supérieures d'un herbier de *Posidonia oceanica* (- 10 m, - 20 m). Ces enregistrements figurent deux passages successifs (dans le même sens : de droite à gauche) sur les mêmes limites. 5, Enregistrement sur le canal de droite du sonar : le rebord de matte situé en limite inférieure apparaît sous forme d'une ombre blanche qui permet de déduire la hauteur de la matte (poisson en amont de la limite). 6, Enregistrement sur le canal de gauche du sonar : le même rebord de matte apparaît très contrasté (poisson en aval de la limite). a) Limite supérieure de l'herbier, b) Limite inférieure de l'herbier, c) Rebord de matte (limite de type 3 dans la classification Meinesz-Laurent, 1978), d) Limite inférieure de l'herbier se terminant en dégradé (limite de type 1). 7, Sonogramme présentant 2 canaux : a) Position « O » du poisson, b) Enregistrement du fond, c) Enregistrement de la surface, d) ligne d'échelle transversale (15 m entre chaque ligne), e) Ligne d'échelle horizontale (intervalle de temps entre deux lignes : 30 secondes), f) Limite inférieure de l'herbier de *Cymodocea nodosa*, g) Touffes isolées de *Posidonia oceanica*, h) Limite supérieure de l'herbier de Posidonies.

5, 6 and 7 : Photographs of the side scan sonar recordings made in the bay of Cannes (Cannes la Bocca) 5, and 6, Detail of sonographs (one canal) of the lower and superior limits of the *Posidonia oceanica* beds (- 10 meters) These recording show two successive passages (in the same direction : from right to left) over the same limits. 5, Recording from the canal of right hand side of the sonar : the edges of the rhizome layer situated at the lower limit show up as a white shadow. It is thus possible to deduct the height of the rhizome layer. 6, Recording from the canal edge appears contrasted; a) Superior limit of the bed, b) lower limit of the bed, c) edge of rhizome layer (limit of type 3 in the classification of Meinesz and Laurent 1978). 7, Sonograph showing 2 canals; a) position « O » of the fish, b) recor-



ding of the sea floor, c) recording of the surface, d) transversal graphic line (15 meters between each line), e) horizontal graphic line (time interval between 2 lines : 30 seconds), f) lower limit of bed of *Cymodocea nodosa*, g) superior limit of the bed of *Posidonia*, h) isolated clusters of *Posidonia oceanica*.

Posidonies est de moins en moins contrastée au fur et à mesure que la densité de l'herbier diminue (Pl. II, 5 et 6).

L'utilisation du sonar latéral s'est avérée peu opérationnelle d'une part sur des fonds rocheux, qui gênent une bonne perception des herbiers et d'autre part par petits fonds (entre 0 et - 5 m) où la traction du poisson pose des problèmes pratiques.

Cette technique, nouvelle pour la cartographie des herbiers, s'avère déjà extrêmement pratique et précise. Des améliorations concernant le réglage de l'enregistreur, ainsi que la lecture des sonogrammes (avec leur interprétation éventuelle par ordinateur) permettront d'augmenter les données fournies par ce moyen.

V. LE BALISAGE

Les méthodes précitées nécessitent, le plus souvent, la mise en œuvre de moyens importants ou de nombreux plongeurs qualifiés. En outre, pour vérifier toute évolution il faut refaire une nouvelle campagne de cartographie. Seule une régression ou une transgression de l'ordre de plusieurs dizaines de mètres (de plusieurs mètres dans les meilleurs cas) peut être décelée (en fonction de la précision des cartes de référence et de contrôle).

Le balisage d'un herbier permet d'évaluer rapidement et avec une très grande précision toute modification de la végétation. Cette méthode de localisation est complémentaire aux cartographies effectuées avec les moyens précités. Elle a l'avantage d'être peu onéreuse : une fois le balisage réalisé, une simple plongée de surveillance, effectuée tous les ans ou tous les deux ans, suffit pour constater et décrire les modifications éventuelles de la végétation. Cette méthode de surveillance a été appliquée essentiellement au niveau de la limite inférieure de l'herbier de *Posidonia oceanica*.

Les balisages permettent de surveiller un secteur très restreint (jalons isolés : quelques mètres ; jalons groupés : plusieurs dizaines de mètres). Au cours des plongées effectuées à bord du sous-marin « Griffon », l'un de nous a pu constater que les caractéristiques de l'herbier au niveau de sa limite inférieure (profondeur et état) étaient relativement identiques sur de vastes étendues et ne varient que d'une baie à l'autre. Ainsi, la surveillance d'un balisage, disposé d'une façon appropriée dans un secteur, donne des indications que l'on peut étendre à plusieurs kilomètres d'herbier situé de part et d'autre du balisage.

Les balises (20 à 30 kg de béton) sont scellées par une tige métallique (pieu d'ancrage), et sont surmontées d'un flotteur (à 1 m, 1,50 m du fond), ce qui facilite leur repérage en plongée.

Le premier balisage a été effectué par Harmelin (1976-1977) à Port-Cros. Avec l'aide des plongeurs de la Marine Nationale et du Laboratoire d'Endoume, 8 jalons témoins isolés ont été installés entre 1970 et 1972

au niveau de la limite inférieure de l'herbier. 4 de ces jalons ont été retrouvés en 1976 et ont permis de décrire l'évolution de l'herbier. Les fluctuations ont été aisément décelées par comparaison entre des photos sous-marines prises sous le même angle à différentes périodes.

L'un de nous (Meinez 1977 a), aidé par des plongeurs d'un club local (Moana de Cagnes-sur-Mer) a réalisé le 1/6/1975 un balisage compact : 11 corps morts ont été disposés régulièrement tous les 5 m sur une limite inférieure de l'herbier de Posidonies (située à - 28 m dans la rade de Villefranche-sur-mer, Alpes Maritimes). La longueur du balisage (50 m) permet de retrouver aisément la zone jalonnée. Un relevé photographique a été réalisé chaque année (depuis la mise en place) à la même période (septembre).

Un 2^e balisage de ce type a été effectué le 31/5/1977 dans la baie d'Elbo (Réserve sous-Marine de Scandola du Parc Naturel Régional de Corse). 13 balises (Pl. II, 3 et 4) ont été disposées par les guides du Parc sur la limite inférieure des Posidonies située à - 36 m (Meinez 1977 b). Un 3^e balisage a été mis en place en octobre 1977 dans la Réserve sous-marine du Larvotto (Monaco), 18 balises ont été fixées sur 150 m de limite inférieure (- 22 m) par des plongeurs du Club Moana pour l'Association Monégasque pour la Protection de la Nature.

Enfin, Cristiani (1980) a réalisé plusieurs balisages similaires des limites inférieures et supérieures d'un herbier de Posidonies situé devant Carry le Rouet (Bouches-du-Rhône).

VI. REPRÉSENTATION CARTOGRAPHIQUE DES DIFFÉRENTS ÉTATS D'UN HERBIER

L'évolution des méthodes de cartographie et de surveillance des herbiers nécessite des descriptions de plus en plus précises de l'herbier qui doivent être introduites sur les cartes.

Pour les 5 cartes de la campagne Poseidon 1976 (Meinez et Laurent 1978), nous avons figuré plusieurs types d'herbiers classés d'après le barème des coefficients de dominance attribués en fonction du recouvrement (méthode phytosociologique issue de l'école Zuricho-Montpellieraine appliquée aux phytocoenoses marines benthiques par Boudouresque 1971). Cette classification présente l'inconvénient de ne pas considérer la « santé » d'un herbier : on peut ainsi attribuer un même coefficient à deux herbiers très différents ayant le même recouvrement, l'un étant en bon état mais épars, l'autre étant en régression et dégradé.

Ainsi, nous avons dû ajouter aux représentations graphiques des 5 coefficients de dominance, un signe (+) correspondant à l'état dégradé de l'herbier. Cette classification utilisant 10 signes (5 coefficients pour l'herbier sain et ces mêmes coefficients auxquels le signe + est ajouté pour l'herbier dégradé) est assez fastidieuse à relever *in situ* et à figurer sur les cartes. En outre, les

variations saisonnières du nombre de feuilles et de leurs longueurs sont importantes : un même herbier peut ainsi être noté différemment selon la saison. Pour ces raisons, nous avons établi une classification plus simple de l'herbier (Meinesz et Laurent 1978) qui tient compte d'éléments aisément reconnaissables : le recouvrement, la position des rhizomes et la présence ou l'absence de mat. Ces critères ont permis de définir les 3 types d'herbiers suivants :

- le type 1 correspond à un herbier de faible densité (recouvrement inférieur à 50%) dont les rhizomes sont en position horizontale;

- le type 2 correspond à un herbier de densité élevée (recouvrement supérieur à 50%) dont les rhizomes, en position verticale, ne constituent pas encore une couche importante;

- le type 3 correspond à un herbier de densité très élevée (recouvrement supérieur à 75%) dont les rhizomes, en position verticale, constituent une couche épaisse (supérieure à 20 cm).

La limite de l'herbier peut présenter ces trois types; un signe supplémentaire (+) permet de signaler l'état dégradé de ces types (descriptions et figures données par Meinesz et Laurent 1978).

Cette nouvelle classification a été transcrite sur les cartes de la campagne Poseïdon 1977 (Meinesz et Laurent 1982).

VII. CONCLUSION

Parmi les méthodes récemment utilisées pour les cartographies de l'herbier, on peut distinguer :

- celles qui nécessitent une vision rapprochée de l'herbier (plongée sous-marine ou sous-marin). Elles permettent de bien relever les différents états de l'herbier mais les positionnements ne sont précis que sur le parcours linéaire des plongeurs (profils) ou du sous-marin (qui n'a été utilisé que sur la limite inférieure);

- celles qui permettent d'obtenir une vue d'ensemble (photographie aérienne ou sonar latéral). Elles donnent des cartes très précises des contours de l'herbier (entre 0 et -20 m pour la photographie aérienne et entre -5 m et les limites inférieures pour le sonar latéral). Pour ces méthodes, des plongées d'identification sont nécessaires pour identifier certaines images ou pour reconnaître l'état de l'herbier.

Une fois l'herbier cartographié, il convient de baliser certains sites judicieusement choisis (limites inférieures ou supérieures, chenaux etc...) ce qui permet de suivre son évolution avec un maximum de précision sans recourir à une nouvelle campagne de cartographie.

L'ensemble des méthodes exposées ont été appliquées essentiellement sur les côtes Provence-Côte d'Azur; sur le littoral des Alpes Maritimes, la majeure partie de la végétation de *Posidonia* et de *Cymodocea* a été récemment cartographiée avec précision. Ces méthodes per-

mettent de dresser des états initiaux qui serviront de base à la surveillance des herbiers. Ces cartographies sont souhaitables au voisinage des grands centres urbains ou touristiques où toute régression importante de l'herbier imputable aux activités humaines mérite d'être enregistrée pour pouvoir éventuellement circonscrire et réduire la cause de la dégradation.

Les documents obtenus permettent également de calculer les surfaces exactes de la couverture végétale benthique la plus importante du système phytal. Grâce à une première série de mesures sur la production primaire de l'herbier de Posidonies, effectuées à toutes saisons et à différentes profondeurs par Bay (1978), on peut désormais évaluer la production primaire (production d'oxygène, fixation de gaz carbonique etc) d'une surface d'herbier convenablement cartographiée.

BIBLIOGRAPHIE

- ASTIER J.M., 1972. Régression de l'herbier de Posidonies en rade des Vignettes à Toulon. *Ann. Sci. nat. Archéol. Toulon Var*, 24 : 97-103.
- ASTIER J.M., 1975. Cartographie des fonds marins de la région de Toulon par le groupe « ECOMAIR ». *Ann. Sci. nat. Archéol. Toulon Var*, 27 : 120-132.
- AUGIER H., 1978. Peuplements benthiques de l'île de Porquerolles (Méditerranée, France). 1 : Carte de l'anse du Bon Renaud et de la plage d'Argent. *Trav. Sci. Parc nation. Port-Cros*, 4 : 89-100.
- AUGIER H., et C.F. BOUDOURESQUE, 1967. Végétation marine de l'île de Port-Cros (Parc National). I. La baie de la Palu. *Bull. Mus. Hist. Nat. Marseille*, 27 : 93-124.
- AUGIER H., et C.F. BOUDOURESQUE, 1970 a. Végétation marine de l'île de Port-Cros (Parc National). V. la baie de Port Man et le problème de la régression de l'herbier de Posidonies. *Bull. Mus. Hist. Nat. Marseille*, 30 : 145-165.
- AUGIER H., et C.F. BOUDOURESQUE, 1970 b. Végétation marine de l'île de Port-Cros (Parc National). VI. Le récif-barrière de Posidonies. *Bull. Mus. Hist. Nat. Marseille*, 30 : 221-227.
- AUGIER H., et C.F. BOUDOURESQUE, 1976. Végétation marine de l'île de Port-Cros (Parc National). XII. Documents pour la carte des peuplements benthiques. *Trav. Sci. Parc Nation. Port-Cros*, 2 : 9-22.
- AUGIER H., et C.F. BOUDOURESQUE, 1979. Premières observations sur l'herbier de Posidonies et le Détritique côtier de l'île du Levant (Méditerranée, France), à l'aide du sous-marin « Griffon » de la Marine Nationale. *Trav. Sci. Parc Nation. Port-Cros*, 5 : 141-153.
- BAY D., 1978. Étude « in situ » de la production primaire d'un herbier de Posidonies (*Posidonia oceanica* (L.) (Delille) de la Baie de Calvi - Corse. *Thèse soutenue à la Faculté des Sciences de l'Université de Liège*, 251 p.
- BELDERSON R.H., N.H. KENYON, A.H. STRIDE et A.R. STUBBS, 1972. Sonographs of the sea floor. *Elsevier Scientific Publ. Co. Amsterdam*, 185 p.
- BLANC J., 1975. Recherches de Sédimentologie appliquée au littoral rocheux de la Provence - Aménagement et protection. *Document ronéotypé édité par l'auteur et le C.N.E.X.O.*, 164 p.

- BLANC J. et A., JEUDY de GRISSAC, 1978. Recherches de géologie sédimentaire sur les herbiers à Posidonies du Littoral de la Provence. *Document ronéotypé édité par les auteurs et le C.N.E.X.O.*, 185 p.
- BOUDOURESQUE C.F., 1971. Méthodes d'étude qualitative et quantitative du Benthos (en particulier du Phytobenthos). *Tethys*, 3 (1) : 79-104.
- BOUDOURESQUE C.F., et M. FOUCHER 1975. Synthèse bibliographique des ouvrages traitant des herbiers de Posidonies. *Document ronéotypé, contrat CNEXO-Université d'Aix-Marseille II*, 40 p.
- BOUDOURESQUE C.F., G. GIRAUD R., et M. PERRET, 1977. *Posidonia oceanica*. Bibliographie. Document ronéotypé, contrat CNEXO-Université d'Aix-Marseille II, 191 p.
- CRISTIANI G., 1980. Biomasse et répartition de l'herbier de *Posidonia oceanica* de la côte Bleue (B. du Rh. France) et pollution marine par les métaux lourds. *Thèse 3^e cycle, Université de droit, d'économie et de sciences d'Aix-Marseille*, 150 p, 1 carte.
- CUVELIER M., 1976. Surveillance en temps réel de l'évolution des herbiers : nouvelle méthode de recensement des herbiers par cartographie au sonar latéral. *3^e journée d'Etud. Pollutions. SPLIT, C.I.E.S.M.*, 191-193.
- FALCONETTI C., G. FREDJ, J. JAUBERT, M. LAFAURIE, G. LEGER et R. VAISSIÈRE, 1974. Relevés topographique et biocénotique précis d'un parc expérimental sous-marin (Beaulieu-sur-Mer - Alpes Maritimes - France). *Rapp. Comm. Int. Mer Médit.*, 22 (6) : 109-112, 1 fig.
- FLEMMING B.W., 1976. Guide Pratique du sonar latéral. *Rev. Hydrograph. int.*, 53 (1) : 73-101.
- HARMEIN J.G., 1976. L'herbier de Posidonies de Port-Cros régresse-t-il ? Mise en place de jalons témoins à sa limite. *Trav. sci. Parc. nat. Port-Cros*, 2 : 189-190.
- HARMEIN J.G., 1977. Évolution de l'herbier de Posidonies de Port-Cros au niveau de jalons témoins. *Trav. Sci. Parc nat. Port-Cros*, 3 : 210-211.
- HARMEIN J.G., et M.A. TRUE, 1964. Délimitation cartographique de l'extension actuelle des herbiers de *Posidonia oceanica* (Delille) dans le golfe de Marseille. *Rec. trav. St. Mar. Endoume*, 34 (50) : 157-160.
- LAUBIER L., 1966. - Le coralligène des Albères. Monographie biocénotique. *Ann. Inst. Océanogr. Paris*, 43 (2) : 137-316.
- LEENHARDT O., 1974. Étude théorique du sonar latéral. *Rev. Hydrograph. int.*, 51 (1) : 63-82.
- MEINESZ A., 1977 a. Balisage de la limite inférieure de l'herbier de *Posidonia oceanica* en rade de Villefranche-sur-Mer (Alpes-Maritimes - France). *Rapp. Comm. Int. Mer Médit.*, 24 (6) : 143-144.
- MEINESZ A., 1977 b. Surveillance des herbiers de Posidonies dans la réserve sous-marine de Scandola. *Courrier du Parc de la Corse*, 26 : 24-27.
- MEINESZ A., et C. FALCONETTI, 1975. Aménagement de la Baie Ouest de Menton. Étude des peuplements benthiques végétaux et animaux. *Document ronéotypé édité par le laboratoire de Biologie Générale de l'Université de Nice*, 16 p., 1 carte.
- MEINESZ A., et R. LAURENT, 1978. Cartographie et état de la limite inférieure de l'herbier de *Posidonia oceanica* dans les Alpes Maritimes - France. Campagne Poseidon 1976. *Bot. Marina*, 21 : 513-526.
- MEINESZ A., et R. LAURENT, 1980. Cartes de la limite inférieure de l'herbier de *Posidonia oceanica* dans les Alpes Maritimes (France). Campagne Poseidon 1976. *Ann. Inst. Océanogr. Paris*, 56 (1) : 45-54.
- MEINESZ A., et R. LAURENT, 1982. Cartes de la végétation sous-marine des Alpes-Maritimes (côtes françaises de la Méditerranée). I. Limite inférieure de l'herbier de *Posidonia oceanica* dans le Golfe Juan et à l'est des Iles de Lerins. *Ann. Inst. océanogr. Paris*, sous-presses.
- MEINESZ A., et J.R. LEFÈVRE, 1978. L'aménagement de la côte entre Menton et Théoule (Alpes Maritimes et Monaco) inventaire des restructurations du rivage et impacts sur la vie sous-marine littorale. *Bull. Ecol.*, 9 (3) : 259-276.
- MOLINIER R., 1960. Étude des biocénoses marines du Cap Corse. *Vegetatio, Den Haag*, 9 (3-5) : 121-312.
- MOLINIER R., et J. PICARD, 1952. Recherches sur les herbiers de phanérogames marines du littoral méditerranéen français. *Ann. Inst. Océanogr., Paris*, 27 (3) : 157-234.
- MOLINIER R., et J. PICARD, 1961. Délimitation et cartographie des peuplements marins benthiques de la mer Méditerranée. *Bull. Serv. carte phytogéographique du C.N.R.S. série B-4* (1) : 73-81.
- NEWTON R.S. et A. STEFANON, 1975. Application of Side-Scan Sonar in Marine Biology. *Mar. Biol.*, 31 : 287-291.
- PICARD J., 1965. Recherches qualitatives sur les biocénoses marines des substrats meubles dragables de la région de Marseille. *Rec. Trav. St. Mar. Endoume*, 36 (52) : 1-160.
- PÉRÈS J.M., 1977. Utilité et importance de l'herbier de Posidonies en Méditerranée. *Bull. Off. mar. Pêche Tunisie*, 1 (1) : 3-8.
- PÉRÈS J.M., et J. PICARD, 1975. Causes de la raréfaction et de la disparition des herbiers de *Posidonia oceanica* sur les côtes françaises de la Méditerranée. *Aquatic. Bot.*, 1 (2) : 133-139.

CARTES CITÉES

- ECOMAIR-TOULON (Groupe), 1973 a. Premier inventaire biologique et sédimentologique des fonds marins de la rade abri de Toulon : 1 carte au 1/5 000^e.
- ECOMAIR-TOULON (Groupe), 1973 b. Premier inventaire biologique et sédimentologique des fonds marins de la rade des Vignettes : 1 carte au 1/5 000^e.
- MEINESZ A., et R. LAURENT, 1977. Cartes de la campagne Poseidon 1976. 1 - Cap Martin, 2 - Mer d'Eze à Cap d'Ail, 3 - Baie de Beaulieu, 4 - Golfe Juan - Juan-les-Pins, 5 - Baie de Golfe Juan. Publiées par la Cellule d'Intervention contre les Pollutions dans les Alpes Maritimes - Direction de l'Équipement des Alpes Maritimes, 5 cartes au 1/5 000^e.
- MEINESZ A., et R. LAURENT, 1978. Carte de la campagne Poseidon 1977. Cannes-Iles de Lérins. Carte publiée par la Cellule d'Intervention contre les Pollutions dans les Alpes-Maritimes. Direction de l'Équipement des Alpes-Maritimes. 1 carte au 1/5 000^e.
- SOCIÉTÉ SCOP OCÉANOGRAPHIE, 1977 a. Baie de Beaulieu : du Cap Roux à la petit Afrique. Carte des herbiers au sonar latéral pour la subdivision maritime de Nice. Direction de l'Équipement des Alpes Maritimes. 1 carte au 1/1 000^e.
- SOCIÉTÉ SCOP OCÉANOGRAPHIE, 1977 b. Baie de Nice. Section 1 : Carras - Pont de Magnan, Section 2 : Pont de Magnan - Pointe des Ponchettes, Section 3 : Pointe des Ponchettes - Cap de Nice. Cartes des herbiers au sonar latéral pour la ville de Nice, 3 cartes au 1/2 000^e.
- SOCIÉTÉ SCOP OCÉANOGRAPHIE, 1977 c. Rade de Cannes, Section 1 : La Croisette, Section 2 : Les plages du Midi, Section 3 : La Bocca, Cartes des herbiers au sonar latéral pour la ville de Cannes et la Cellule d'Intervention contre les Pollutions dans les Alpes Maritimes, 3 cartes au 1/2 000^e.

ÉVOLUTION DU PLANCTON DANS LA BAIE DE VILLEFRANCHE-SUR-MER À LA FIN DU PRINTEMPS (MAI ET JUIN 1971)

V. Ichthyoplancton

Jacques SARDOU

Station Zoologique, 06230 - Villefranche-sur-Mer

ICHTHYOPLANKTON
MER LIGURE
FACTEURS MÉTÉOROLOGIQUES

ICHTHYOPLANKTON
LIGURIAN SEA
METEOROLOGICAL FACTORS

RÉSUMÉ. - L'évolution de l'ichthyoplancton a été suivie au cours d'une étude (96 pêches) réalisée entre le 17 mai et le 16 juin 1971 dans la partie nord de la Rade de Villefranche-sur-Mer. Cette zone de la baie est abritée des vents et semblait relativement stable. Cependant l'évolution de l'ichthyoplancton est étroitement liée aux conditions météorologiques par l'intermédiaire des facteurs hydrologiques. On a pu ainsi observer 3 phases de stabilité avec concentration en ichthyoplancton, chacune suivie d'une perturbation hydrologique caractérisée par un très petit nombre d'œufs et larves de Poissons.

ABSTRACT. - The fluctuation of the ichthyoplankton has been observed during a survey (96 catches carried out between May 17 and June 16, 1971) in the northern part of the Bay of Villefranche-sur-Mer. This part of the Bay is sheltered from the winds and appeared relatively stable. However, the fluctuation of the ichthyoplankton (population) is closely linked with the meteorological conditions through the hydrological factors. Thus, three phases of stability with concentrations of ichthyoplankton, were each followed by a hydrological disturbance characterized by a very small number of fish eggs and larvae.

INTRODUCTION

La zone nord de la baie de Villefranche-sur-Mer forme une sorte de cuvette de 18-20 m de profondeur, isolée par un seuil de 15 m du reste de la rade dont les fonds descendent rapidement jusqu'à 150 m à l'entrée, au sud. Cette zone étant bien abritée des vents, on pouvait s'attendre à y trouver une certaine stabilité de la masse d'eau, et par conséquent, de l'ichthyoplancton qui serait bien représentatif des populations de Poissons vivant à cet endroit. A l'époque de cette étude les eaux usées de l'agglomération s'y déversaient, apportant ainsi des sels minéraux favorables à un bon développement du phytoplancton (les égoûts ont été, depuis, détournés). Un herbier de *Posidonia oceanica*, parsemé de flaques de sable, occupe les bords de la cuvette et forme ainsi un lieu propice à la vie de certains Poissons comme les Labridae (*Symphodus*, *Coris*), Gobiidae, Gobiiesocidae... Du 17 mai au 16 juin 1971, 96 pêches ont été effectuées

dans cette zone, en 3 points M₁, M₂ et M₃ distants l'un de l'autre d'environ 250 mètres (Fig. 1), ces 3 points étant prospectés simultanément afin de tester l'homogénéité de la masse d'eau.

Ces pêches ont été faites à l'occasion d'une étude plus vaste consacrée à l'hydrologie, aux sels nutritifs et à la chlorophylle (Nival, Malara et Charra, 1975), à la biomasse du phytoplancton et à la production primaire (Nival, Gostan, Malara et Charra, 1976). Nous avons profité des données hydrologiques ainsi que des résultats concernant la chlorophylle publiés par Nival *et al.*

MÉTHODES

- *Météorologie* : nous avons utilisé les tableaux climatologiques mensuels du Sémaphore du Cap Ferrat donnant la direction et la force des vents, ainsi que l'état de la mer, 3 fois par jour, à 6 h, 12 h et 18 h.

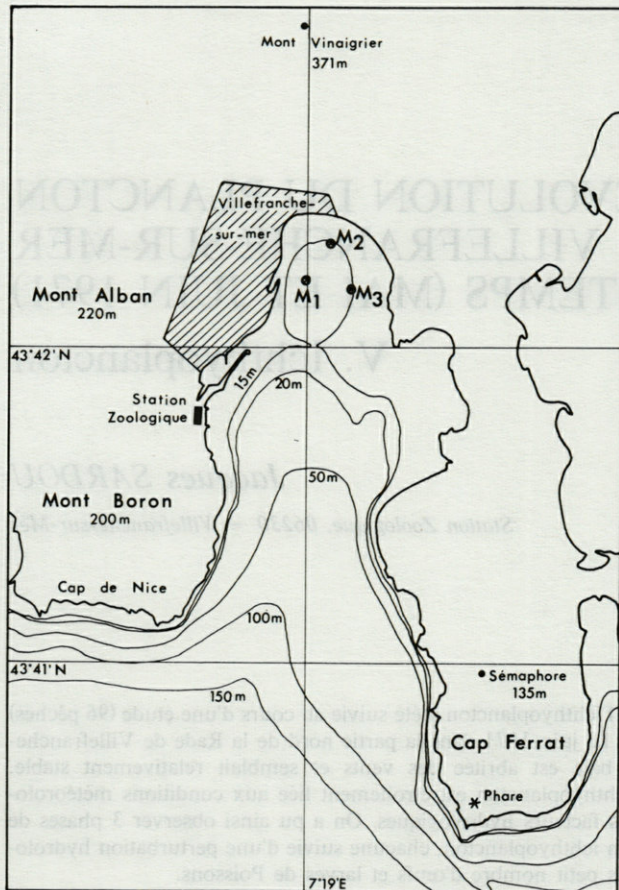


Fig. 1. — Position des 3 stations M_1 , M_2 et M_3 dans la rade de Villefranche-sur-Mer.

Position of the three sampling points M_1 , M_2 and M_3 in the Bay of Villefranche-sur-Mer.

— Pêches : les 3 stations précitées ont été prospectées tous les 2 jours (16 sorties du 17 mai au 16 juin 1971), la journée à 8-9 h et la nuit à 23 h. Nous avons employé un filet de 4 m de longueur, 1 m de diamètre et 300 μ de vide de maille, traîné en oblique de 15 m à la surface, par paliers de une minute avec 30 m, 25 m, 20 m, 15 m et 10 m de câble filé. La durée totale du trait était de 6 à 7 minutes. Le volume filtré a été mesuré avec un volucompteur de type TSURUMI; le volume moyen filtré par pêche est de 116,8 m³ (erreur standard 1,73).

La pêche était immédiatement fixée sur le bateau, puis fractionnée au laboratoire, à l'aide de la boîte MOTODA, pour le comptage des œufs et larves de Poissons. D'autres pêches ont été réalisées parallèlement et les œufs, conservés vivants, mis en élevage à des fins de détermination. En effet il est parfois très délicat de déterminer des œufs fixés tandis que l'apparition de l'embryon, ou mieux, de la larve à l'éclosion, permet d'identifier plus sûrement l'espèce.

RÉSULTATS

Dans ce travail nous n'étudierons que la partie quantitative afin de suivre, au cours de ces 16 sorties, l'évolution de l'ichthyoplancton.

Il est cependant utile de connaître, au moins approximativement, la composition qualitative de l'ichthyoplancton au cours de cette période intéressante en ce qui concerne la ponte de nombreuses espèces (Lo Bianco, 1909).

Pour la détermination des œufs et des larves de Poissons nous avons utilisé principalement les travaux de Aboussouan (1964), d'Ancona *et al.* (1931-1956) et Russel (1976).

Les œufs rencontrés appartenaient, dans une très forte proportion, aux genres *Callionymus*, *Engraulis* et *Diplodus*; on pouvait trouver également des œufs de *Coris*, *Mullus*, *Trachinus*, *Arnoglossus*, *Serranus*, *Trachurus*, *Maurolicus* et quelques indéterminés, mais d'une façon sporadique et en nombre bien inférieur.

En ce qui concerne les larves, celles de *Gobius* et de *Symphodus* dominaient très fortement; venaient ensuite les larves de *Blennius*, *Atherina*, *Lepadogaster*. Il est intéressant de noter que de telles larves proviennent d'œufs démersaux et pondus très certainement dans la zone étudiée. Ces œufs sont déposés en groupe dans des coquilles vides ou sous des pierres (*Gobius*, *Blennius*, *Lepadogaster*) ou dans des sortes de nids de débris végétaux (*Symphodus*), la ponte étant gardée par un des parents; à l'éclosion les larves restent un certain temps sur place et en groupe. Quant aux *Atherina* (*A. hepsetus*), leurs œufs sont pondus sur les feuilles de *Posidonies* ou dans les algues mais ne sont pas surveillés par les parents. Les larves restent cependant groupées en petits bancs près du bord et ne s'éloignent que vers le 15 juin, lorsqu'elles ont atteint une certaine taille (20-30 mm). Par contre nous avons également pêché, mais en assez petite quantité, de très jeunes larves (lecitotrophiques) de *Mullus*, *Callionymus*, *Serranus*, *Engraulis*, *Arnoglossus*, *Diplodus* et autres indéterminées. Ces larves proviennent d'œufs pélagiques pondus çà et là et ne restent pas sur place.

Pour l'étude quantitative nous avons tout d'abord pris séparément chaque point en comptant les œufs d'un côté, les larves de l'autre, et ceci pour les pêches de jour et pour celles de nuit; le nombre a été calculé par mètre cube. Nous avons ainsi obtenu 12 courbes qui présentent sensiblement les mêmes variations; on y distingue 3 valeurs maximales et 4 valeurs minimales, situées aux mêmes sorties, et plus ou moins nettes selon qu'il s'agit des œufs ou des larves, de la journée ou de la nuit (Fig. 2A et 2B).

On peut parfois observer un léger décalage (retard) pour les larves.

Nival, Malara et Charra (1975) ont montré que du point de vue de l'hydrologie les 3 points se comportaient

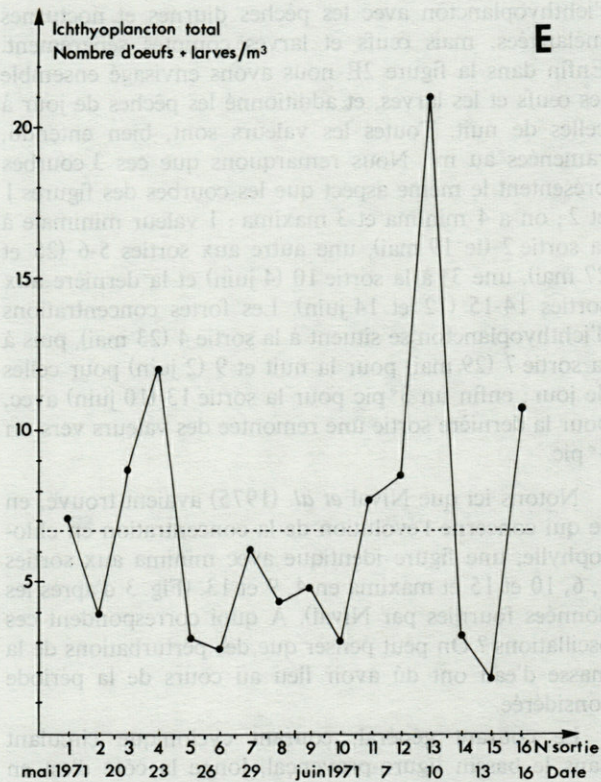
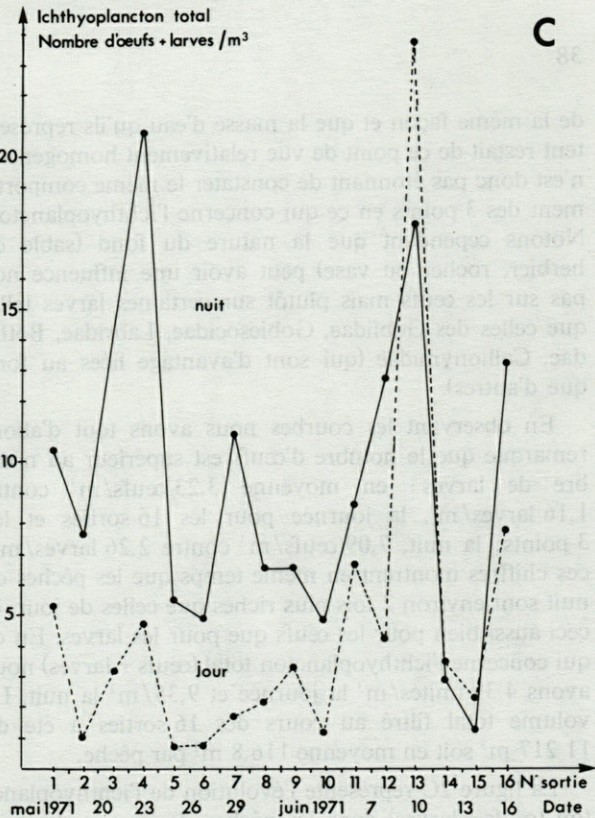
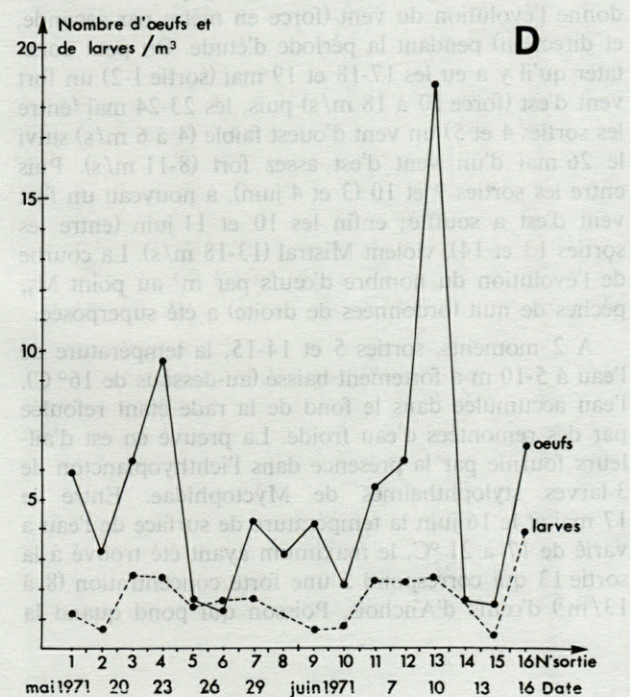
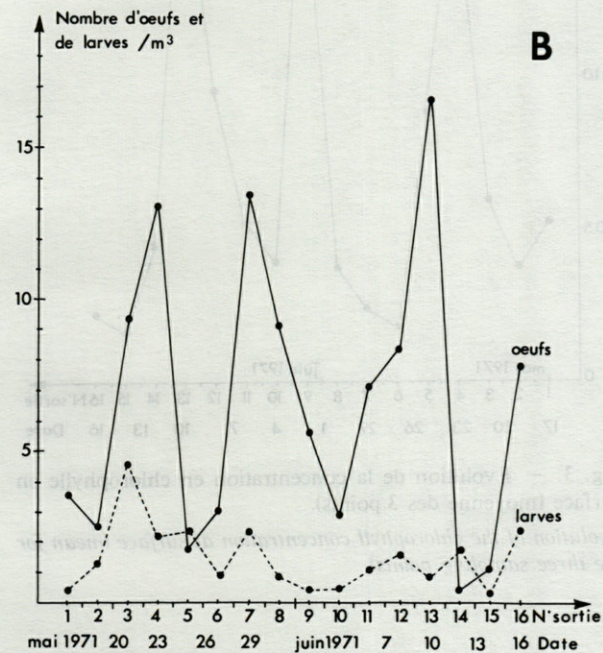
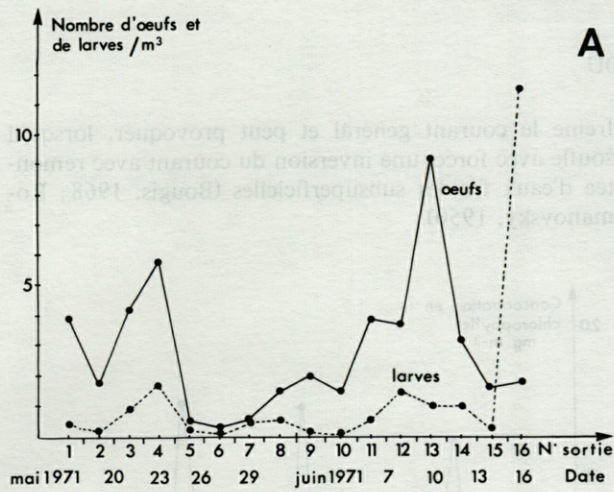


Fig. 2. — Evolution de l'ichthyoplancton dans la zone Nord de la rade de Villefranche-sur-Mer entre le 17 mai et le 16 juin 1971 : A) pêches de jour au point M₁; B) pêches de nuit au point M₁; C) ichthyoplancton total (oeufs + larves) et moyenne des 3 points; D) moyenne des 3 points et des pêches jour + nuit; E) ichthyoplancton total (oeufs + larves). Moyenne des 3 points et des pêches diurnes et nocturnes. Pointillé : moyenne pour les 96 pêches.

Evolution of ichthyoplankton in the northern part of the Bay of Villefranche-sur-Mer between May 17 and June 16, 1971.

de la même façon et que la masse d'eau qu'ils représentent restait de ce point de vue relativement homogène. Il n'est donc pas étonnant de constater le même comportement des 3 points en ce qui concerne l'ichthyoplancton. Notons cependant que la nature du fond (sable ou herbier, rocher ou vase) peut avoir une influence non pas sur les œufs mais plutôt sur certaines larves telles que celles des Gobiidae, Gobiesocidae, Labridae, Bothidae, Callionymidae (qui sont d'avantage liées au fond que d'autres).

En observant les courbes nous avons tout d'abord remarqué que le nombre d'œufs est supérieur au nombre de larves : en moyenne 3,23 œufs/m³ contre 1,16 larves/m³, la journée pour les 16 sorties et les 3 points; la nuit, 7,09 œufs/m³ contre 2,26 larves/m³; ces chiffres montrent en même temps que les pêches de nuit sont environ 2 fois plus riches que celles de jour, et ceci aussi bien pour les œufs que pour les larves. En ce qui concerne l'ichthyoplancton total (œufs + larves) nous avons 4,39 unités/m³ la journée et 9,35/m³ la nuit. Le volume total filtré au cours des 16 sorties a été de 11 217 m³ soit en moyenne 116,8 m³ par pêche.

La figure 2C représente l'évolution de l'ichthyoplancton (œufs + larves) dans les pêches de jour et de nuit, étudiées séparément. La figure 2D montre l'évolution de l'ichthyoplancton avec les pêches diurnes et nocturnes mélangées, mais œufs et larves comptés séparément. Enfin dans la figure 2E nous avons envisagé ensemble les œufs et les larves, et additionné les pêches de jour à celles de nuit. Toutes les valeurs sont, bien entendu, ramenées au m³. Nous remarquons que ces 3 courbes présentent le même aspect que les courbes des figures 1 et 2; on a 4 minima et 3 maxima : 1 valeur minimale à la sortie 2 (le 19 mai), une autre aux sorties 5-6 (25 et 27 mai), une 3^e à la sortie 10 (4 juin) et la dernière aux sorties 14-15 (12 et 14 juin). Les fortes concentrations d'ichthyoplancton se situent à la sortie 4 (23 mai), puis à la sortie 7 (29 mai) pour la nuit et 9 (2 juin) pour celles de jour; enfin un 3^e pic pour la sortie 13 (10 juin) avec, pour la dernière sortie une remontée des valeurs vers un 4^e pic.

Notons ici que Nival *et al.* (1975) avaient trouvé, en ce qui concerne l'évolution de la concentration en chlorophylle, une figure identique avec minima aux sorties 2, 6, 10 et 15 et maxima en 4, 9 et 13. (Fig. 3 d'après les données fournies par Nival). A quoi correspondent ces oscillations? On peut penser que des perturbations de la masse d'eau ont dû avoir lieu au cours de la période considérée.

Le courant général, courant cyclonique circulant dans le bassin liguro-provençal, longe la côte d'est en ouest. En régime normal il envoie une branche dans la rade de Villefranche (Saint-Guilley, 1959; Hentsch, 1959; Nival *et al.*, 1975). Il se produit alors une accumulation des couches superficielles et une élévation de la température; ceci est favorable à une concentration des œufs et des larves. Un fort vent d'est accélère ce courant et perturbe la masse d'eau; œufs et larves sont alors entraînés. Le Mistral, même faible localement,

freine le courant général et peut provoquer, lorsqu'il souffle avec force, une inversion du courant avec remontée d'eaux froides subsuperficielles (Bougis, 1968; Romanovsky, 1950).

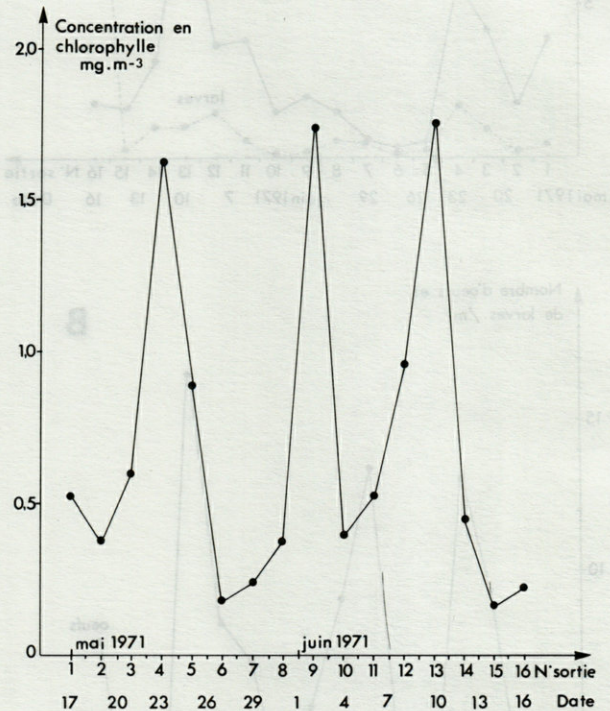


Fig. 3. — Evolution de la concentration en chlorophylle en surface (moyenne des 3 points).

Evolution of the chlorophyll concentration at surface (mean for the three sampling points).

La figure 4, tracée d'après les données du Sémaphore du Cap Ferrat (tableaux climatologiques mensuels), donne l'évolution du vent (force en mètre par seconde, et direction) pendant la période d'étude. On peut constater qu'il y a eu les 17-18 et 19 mai (sortie 1-2) un fort vent d'est (force 10 à 18 m/s) puis, les 23-24 mai (entre les sorties 4 et 5) un vent d'ouest faible (4 à 6 m/s) suivi le 26 mai d'un vent d'est assez fort (8-11 m/s). Puis entre les sorties 9 et 10 (3 et 4 juin), à nouveau un fort vent d'est a soufflé; enfin les 10 et 11 juin (entre les sorties 13 et 14), violent Mistral (13-18 m/s). La courbe de l'évolution du nombre d'œufs par m³ au point M₁, pêches de nuit (ordonnées de droite) a été superposée.

A 2 moments, sorties 5 et 14-15, la température de l'eau à 5-10 m a fortement baissé (au-dessous de 16° C), l'eau accumulée dans le fond de la rade étant refoulée par des remontées d'eau froide. La preuve en est d'ailleurs fournie par la présence dans l'ichthyoplancton de 3 larves stylophthalmes de Myctophidae. Entre le 17 mai et le 16 juin la température de surface de l'eau a varié de 17 à 21 °C, le maximum ayant été trouvé à la sortie 13 qui correspond à une forte concentration (8 à 13/m³) d'œufs d'Anchois, Poisson qui pond quand la

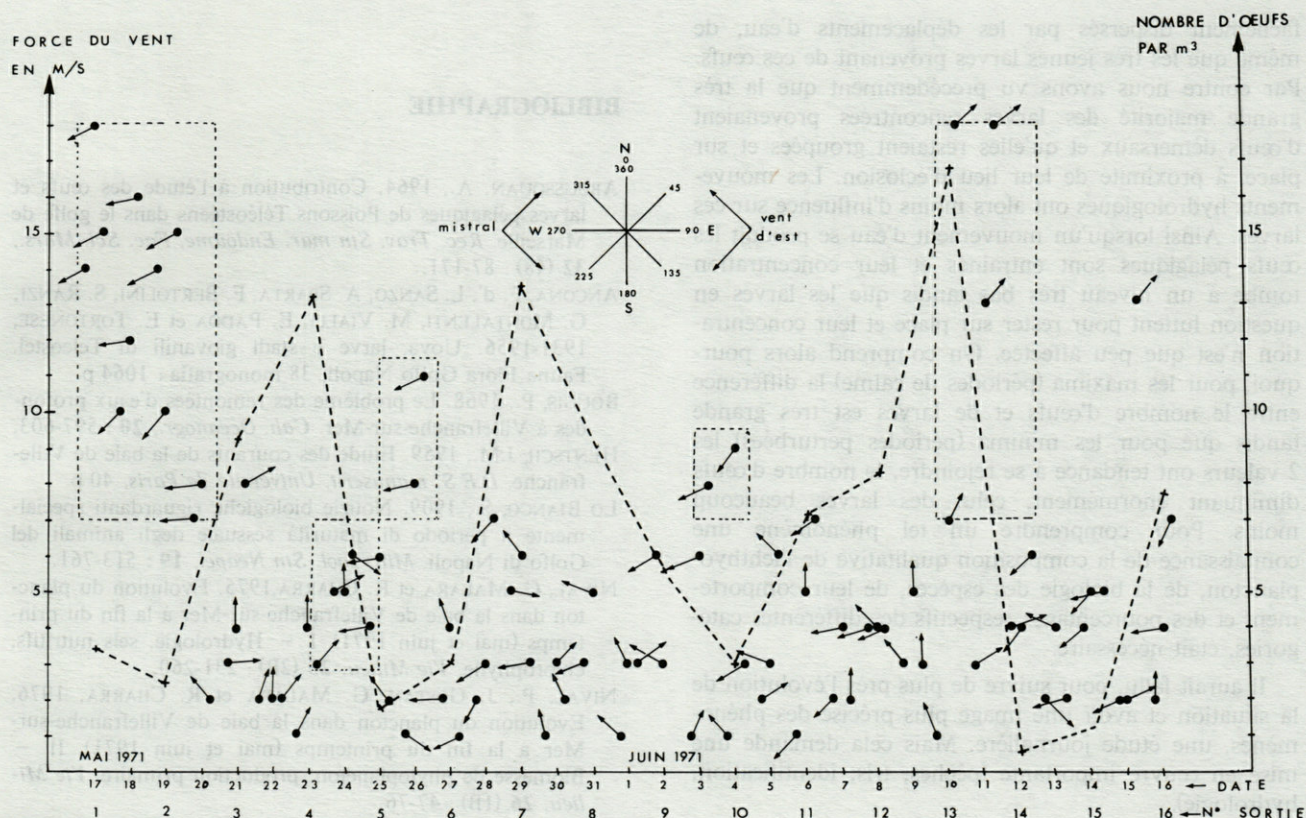


Fig. 4. — Evolution du vent entre le 17 mai et le 16 juin 1971. L'orientation des flèches indique la direction du vent, les ordonnées de gauche sa force en m/seconde. Encadré en pointillé : vents correspondant aux perturbations hydrologiques. Courbe en tireté : évolution du nombre d'œufs/m³ (ordonnées de droite) au point M₁, pêches de nuit.

Evolution of the wind between May 17 and June 16, 1971.

température de l'eau atteint et dépasse les 18° (espèce d'eau chaude comme *Coris julis*, *Uranoscopus scaber*, *Scorpaena porcus*, *Mullus surmuletus*) (Sardou, 1970). Avec les remontées d'eaux froides dues au fort Mistral du 10 au 12 juin, la concentration en œufs d'Anchois tombe à 0,37 puis 0,036 et enfin à 0 œuf/m³ le 15 juin.

Il ne nous a pas été possible, à partir de ces pêches, de tirer d'autres conclusions concernant par exemple le taux de mortalité journalière; en effet nous avons vu précédemment que tous les œufs récoltés étaient, bien entendu, pélagiques, tandis que les larves provenaient, dans une énorme proportion, d'œufs démersaux.

De plus, il est difficile de connaître l'âge des larves, principalement des larves alécithes, mais aussi des larves lécitotrophiques; la durée de consommation du vitellus, entre le moment de l'éclosion et celui du passage à la larve alécithe, varie d'une espèce à l'autre et aussi, certainement, avec la température, de même que la durée du développement embryonnaire. Celui-ci est de toutes façons beaucoup plus court que la durée de vie larvaire. Le moment de la ponte aussi n'est pas parfaitement connu et s'il est établi que certains Poissons pondent la nuit nous ne savons pas s'il en est de même pour tous; de plus, le matériel ayant été fixé immédiatement sur le bateau il était pour ainsi dire impossible de savoir

par la suite si un œuf ne présentant aucune trace de développement avait été pondu et fécondé peu avant la pêche et se trouvait donc viable, ou s'il ne l'était pas (forme léthale) et ne pouvait donc pas donner de larve.

Dans ces conditions toute interprétation s'avérait totalement impossible.

CONCLUSION

Nous voyons donc que dans la zone nord de la rade de Villefranche-sur-Mer qui est bien abritée et pouvait paraître stable, l'évolution de l'ichtyoplancton est étroitement liée aux conditions météorologiques par l'intermédiaire des facteurs hydrologiques. Un fort vent d'est, ou un Mistral même faible, affectent la stabilité de la masse d'eau.

Pour l'ensemble de la période considérée le nombre d'œufs pêchés est plus élevé que le nombre de larves, les pêches de nuit sont plus riches que les pêches de jour. Les variations sont plus amples pour les œufs, moins nettes pour les larves dont la courbe représentant l'évolution (nombre/m³) au cours du mois est plus étalée. Ceci s'explique par le fait que les œufs pélagiques sont

facilement dispersés par les déplacements d'eau, de même que les très jeunes larves provenant de ces œufs. Par contre nous avons vu précédemment que la très grande majorité des larves rencontrées provenaient d'œufs démersaux et qu'elles restaient groupées et sur place, à proximité de leur lieu d'éclosion. Les mouvements hydrologiques ont alors moins d'influence sur ces larves. Ainsi lorsqu'un mouvement d'eau se produit les œufs pélagiques sont entraînés et leur concentration tombe à un niveau très bas tandis que les larves en question luttent pour rester sur place et leur concentration n'est que peu affectée. On comprend alors pourquoi, pour les maxima (périodes de calme) la différence entre le nombre d'œufs et de larves est très grande tandis que pour les minima (périodes perturbées) les 2 valeurs ont tendance à se rejoindre, le nombre d'œufs diminuant énormément, celui des larves beaucoup moins. Pour comprendre un tel phénomène une connaissance de la composition qualitative de l'ichthyoplancton, de la biologie des espèces, de leur comportement et des pourcentages respectifs des différentes catégories, était nécessaire.

Il aurait fallu, pour suivre de plus près l'évolution de la situation et avoir une image plus précise des phénomènes, une étude journalière. Mais cela demande une mise en œuvre importante (pêches, tris, identification, hydrologie).

Par contre des pêches espacées dans le temps, comme cela est généralement le cas, ne permettent pas de saisir ces fluctuations; que ces pêches coïncident avec un maximum de concentration ou qu'elles aient lieu durant un minimum, alors elles donneront des valeurs sans grand intérêt et une idée erronée de la biomasse ichthyoplanctonique.

Nous remercions les équipages du N.O. « Korotneff » et de la « Sagitta » pour le travail en mer, M. Nival pour les données concernant la chlorophylle, ainsi que M. Bougis pour ses critiques constructives.

BIBLIOGRAPHIE

- ABOUSSOUAN, A., 1964. Contribution à l'étude des œufs et larves pélagiques de Poissons Téléostéens dans le golfe de Marseille. *Rec. Trav. Stn mar. Endoume, Fac. Sci. Mars.*, **32** (48) : 87-171.
- ANCONA, F. d', L. SANZO, A. SPARTA, F. BERTOLINI, S. RANZI, G. MONTALENTI, M. VIALLI, E. PADOA et E. TORTONESE, 1931-1956. Uova, larve e stadi giovanili di Teleostei. Fauna Flora Golfo Napoli, 38 monografia : 1064 p.
- BOUGIS, P., 1968. Le problème des remontées d'eaux profondes à Villefranche-sur-Mer. *Cah. Océanogr.*, **20** : 597-603.
- HENTSCH, J.M., 1959. Etude des courants de la baie de Villefranche. *D.E.S. manuscrit, Université de Paris*, 40 p.
- LO BIANCO, S., 1909. Notizie biologiche riguardanti specialmente il periodo di maturità sessuale degli animali del Golfo di Napoli. *Mitt. zool. Stn Neapel*, **19** : 513-761.
- NIVAL, G. MALARA et R. CHARRA, 1975. Evolution du plancton dans la baie de Villefranche-sur-Mer à la fin du printemps (mai et juin 1971). I - Hydrologie, sels nutritifs, chlorophylle. *Vie Milieu*, **25** (2B) : 231-260.
- NIVAL, P., J. GOSTAN, G. MALARA et R. CHARRA, 1976. Evolution du plancton dans la baie de Villefranche-sur-Mer à la fin du printemps (mai et juin 1971). II - Biomasse de phytoplancton, production primaire. *Vie Milieu*, **26** (1B) : 47-76.
- ROMANOVSKY, V., 1950. Les remontées des eaux profondes dans la baie de Villefranche. *Cah. Cent. Rech. Etud. Océanogr.*, **2** : 1-7.
- RUSSEL, F.S., 1976. The Eggs and Planktonic Stages of British Marine Fishes. London - New-York - San Francisco - Academic Press.
- SAINT-GUILLY, B., 1959. Mesures de courant à l'ouvert de la baie de Villefranche. *Cah. Océanogr.*, **8** : 602-604.
- SARDOU, J., 1970. Période de ponte de quelques Téléostéens dans la région de Villefranche-sur-Mer. *Journ. Etud. planctonol, Monaco, CIESM* : 141-145.

Accepté le 23 juillet 1979

CONCLUSION

VARIATIONS DE QUELQUES ACTIVITÉS ENZYMATIQUES AU COURS DU DÉVELOPPEMENT DE *MACROCYCLOPS ALBIDUS* (CRUSTACÉ, COPÉPODE)

D. DEFAYE et B. DUSSART

Station Biologique, F 24620 Les Eyzies

COPEPODA
ENZYMES
DIGESTION
ÉCOPHASE
M. ALBIDUS

RÉSUMÉ. — Une méthode microsemiquantitative est utilisée pour tester quelques activités enzymatiques pendant les stades naupliens, copépoditiques et adultes de *Macrocyclus albidus* (Crustacea, Copepoda). 19 activités enzymatiques sont ainsi testées. Certaines enzymes sont présentes dès les premiers stades, d'autres apparaissent au cours du développement. L'activité de chacune des enzymes testées est discutée.

COPEPODA
ENZYMES
DIGESTION
ÉCOPHASE
M. ALBIDUS

ABSTRACT. — A micro semiquantitative method has been used for testing some enzymatic activities during naupliar, copepoditic and adult stages of *Macrocyclus albidus* (Crustacea, Copepoda). 19 enzymatic activities has been tested. Some enzymes are present as early as the first intars. Some others appear after in the course of the development. The activity of every tested enzyme is discussed.

L'étude de contenus stomacaux chez *Macrocyclus albidus* (Crustacé Copépo­de d'eau douce) (Defaye et Dussart, 1978) a fourni les premiers éléments de la physiologie de la digestion chez cette espèce.

L'adulte se révèle être un omnivore plutôt prédateur, bien que sans doute aussi détritivore, avalant même des Algues. L'examen du contenu stomacal n'indique pas si le phytoplancton est partiellement ou totalement digéré : Algues diverses, Chlorophycées, Diatomophycées, Chrysophycées, Zygo­phycées.

Il est apparu intéressant pour une première approche de ce problème d'utiliser une méthode simple et rapide destinée à mettre en évidence les grandes familles d'enzymes digestives disponibles chez ces organismes.

Dans une population de *M. albidus*, les adultes, mâles et femelles représentent seulement une partie de l'effectif, le reste étant composé des différents stades larvaires (nauplies 1 à 6, copépodites 1 à 5). Au cours des mues successives, de la nauplie N1 au copépodite C5 l'animal va grandir jusqu'à acquérir sa taille définitive. Parallèlement, la nature des aliments ingérés va changer avec les besoins métaboliques croissants de l'animal jusqu'au

stade adulte. Si la nature des aliments est maintenant connue en grande partie en ce qui concerne les stades copépoditiques C4, C5 et les stades adultes mâle et femelle, elle n'est pas établie avec certitude pour les stades naupliens et les stades copépoditiques C1 à C3 inclus. Il est donc intéressant de savoir si les processus de digestion, donc, l'existence, la nature et le fonctionnement des enzymes digestives changent au cours du développement et si une corrélation peut être établie avec le développement morphologique de l'organisme.

Il est à noter que l'équipement digestif et métabolique chez les Crustacés commence à être connu (Arvy, 1963 ; Van Wormhoudt, 1977 ; Ceccaldi, 1978) et fait actuellement l'objet de très nombreux travaux. Les Copépodes constituent un groupe presque ignoré dans ce domaine si l'on excepte les travaux de Manwell et coll. (1967) sur *Calanus helgolandicus* et *C. finmarchicus* (Copépodes marins). Ceci est dû au fait que malgré la biomasse énorme qu'ils représentent (aussi bien en milieu marin qu'en eau douce) et la place importante qu'ils occupent dans les chaînes trophiques aquatiques, leur diversité spécifique (près de 3 000 espèces en eau douce), les modes d'alimentation qu'ils illustrent (à l'exclusion du

parasitisme strict) et surtout la petite taille de ces individus (de l'ordre du millimètre en moyenne) entraînent des difficultés d'analyse, en particulier au niveau biochimique.

D'autre part, l'élevage des Copépodes, déjà délicat pour certaines espèces pélagiques végétariennes, est difficile lorsqu'il s'agit de Copépodes omnivores tels que *M. albidus* dont le régime alimentaire fait intervenir plusieurs sources difficiles à reconstituer en laboratoire.

Les travaux effectués sur l'anatomie et la cytologie du tube digestif sont peu nombreux et relativement anciens (voir Hartog, 1888; Lang, 1948; Fahrenbach, 1962; Dussart, 1967; Yoshikoshi, 1975) et portent le plus souvent sur les Harpacticides. Ils mettent en évidence un tube digestif divisé en trois sections, plan typique du tube digestif des Crustacés :

- la partie antérieure comprenant l'ouverture buccale et l'œsophage;
- la partie moyenne, dilatée, « gut » des anglophones, estomac où se fait le processus de digestion proprement dit;
- la partie postérieure commençant au niveau du cinquième segment thoracique, formée par un tube mince dans lequel s'élabore peu à peu la pelote fécale. Celle-ci sera rejetée à l'extérieur par l'anus situé dorsalement au dernier segment abdominal et obturé grâce à un sphincter anal.

Les glandes digestives sont de deux sortes :

- les glandes salivaires, situées dans le labre, lèvre supérieure de l'ouverture buccale;
- les glandes de la partie moyenne, dont la situation précise le long de l'assise cellulaire constituant les parois du tube n'est pas encore connue avec précision.

Il faut ajouter les glandes sécrétrices de l'intestin intervenant dans la sécrétion de la membrane péritrophique. Celle-ci serait constituée de polysaccharides (Forster, 1953 in Ferrante et Parker, 1977). Elle enveloppe les fèces qui sont expulsées sous forme de pelotes de dimensions variables suivant les espèces, mais de forme généralement ovoïde allongée. L'expulsion a lieu à des intervalles de temps réguliers de l'ordre de 5 à 6 minutes quand l'animal se nourrit bien (Dussart, 1967). *M. albidus* ne présente pas, d'après l'étude que nous avons réalisée en 1978, de rythme alimentaire particulier. Il s'alimente jour et nuit. Le temps séparant deux ingestions dépend de la quantité de nourriture ingérée et du temps nécessaire à la digestion, ceci en fonction des besoins plus ou moins importants du métabolisme. L'estomac de *M. albidus* n'est jamais vide. Les contenus stomacaux, s'ils ne montrent pas de restes reconnaissables renferment une bouillie dont la nature reste à préciser (Defaye et Dussart, 1978).

Technique utilisée

La technique utilisée pour l'analyse des enzymes métaboliques et digestives est une microméthode semi-quantitative : système API ZYM. Elle permet la recher-

che d'activités enzymatiques sur divers types de milieux et est dérivée d'un système utilisé pour la recherche d'activités enzymatiques dans les tissus d'Insectes (Nardon et Plantevin, 1970).

Le principe est le suivant : un broyat des tissus à étudier dilué dans de l'eau distillée est disposé dans de petites cupules renfermant le substrat enzymatique avec son tampon. Ces cupules disposées en galerie sur une plaquette et en atmosphère humide sont mises à l'étuve à 37 °C pendant 4 heures.

Les colorations caractéristiques sont alors révélées par addition successive des deux réactifs (A et B) dans chacune des cupules. On apprécie l'intensité de la réaction enzymatique par comparaison avec une abaque préétabli. Il ne s'agit évidemment pas d'un procédé « quantitatif ». Il met seulement en évidence la présence ou l'absence de certaines enzymes (voir tableau donnant la liste des substrats employés et des enzymes testées).

Préparation des animaux

Les animaux sont prélevés au filet à plancton dans leur milieu naturel (étang) et placés à leur arrivée au laboratoire, situé à quelques kilomètres du lieu de prélèvement, dans de petites cupules contenant 10 ml d'eau de Volvic (dont la composition est proche de celle du milieu naturel). Ils sont mis à jeûner de façon à ce que leur tube digestif soit le plus vide possible. Il faut cependant noter un fait non expliqué : malgré un temps de jeûne très long pour des animaux ayant un métabolisme de haut niveau, l'estomac n'est jamais complètement vide chez un adulte. Le temps de jeûne est de 1 h pour les nauplies, 3 à 4 h pour les copépodites et 24 h pour les adultes.

Les différents stades séparés sont :

- les nauplies, qui ne sont pas différenciées et constituent un lot (N1 à N6);
- les copépodites, qui sont divisés en cinq lots correspondant chacun à un stade copépoditique (C1 à C5);
- les adultes qui sont répartis en un lot mâle et un lot femelle.

Les lots sont composés de plusieurs individus, le nombre des individus variant suivant les lots en raison de leur taille, le but étant d'obtenir des broyats de densité optique analogue. Dans cette étude préliminaire, les animaux sont analysés entiers (et à jeûn), la dissection étant très délicate, surtout en ce qui concerne les stades larvaires. Les lots d'animaux, lavés rapidement par passage dans l'eau distillée, puis essorés sur papier filtre, sont broyés au tube de Potter. La suspension obtenue est ajustée à 2 ml avec de l'eau distillée et répartie dans la galerie API à raison de 0,1 ml par cupule grâce à une pipette automatique.

Avant l'expérience proprement dite, les galeries ont elles-mêmes été préalablement testées avec un lot déterminé de façon à vérifier la reproductibilité des résultats et la fiabilité de ces galeries. Ces tests ont permis de constater que les résultats sont bien reproductibles quel-

L'estérase (C4) existe chez *M. albidus* et ce à tous les stades du développement. Par contre, l'estérase lipase (C8), dont l'activité se révèle moindre, ne se trouve qu'à partir du stade copépoditique C2, puis jusqu'à l'adulte.

Les estérases sont définies comme des hydrolases qui assurent la rupture de la liaison ester entre les acides organiques ou minéraux et des alcools ou des phénols. Chez *M. albidus*, le test indique que les esters d'alcool et d'acides gras à chaîne courte peuvent être hydrolysés tout au long de la vie de l'individu en ce qui concerne les acides gras en C4. Par contre, l'hydrolyse d'un ester alcool-acide gras en C8 n'est possible qu'à partir du stade copépoditique C2.

La présence d'estérase est connue chez les Crustacés : 13 activités estérasiqes ont été décelées chez *Palaemon serratus*, Crustacé Décapode (Ceccaldi, 1978) et chez les Insectes, chez les Mollusques, les Cnidaires (*Tealidium* sp), etc. (Van Praet & Geistdoerfer, 1980).

3. La lipase

Une lipase est une estérase hydrolysant les esters du glycérol et des acides gras à poids moléculaire élevé (à longue chaîne, à partir de C12). C'est surtout une enzyme qui attaque les lipides non solubles directement dans l'eau.

Aucune activité lipasique n'est décelable chez *M. albidus*, à aucun moment du développement et de la vie de l'adulte. Ceci semble surprenant, les lipases ayant été décelées chez les Crustacés Décapodes et étant fort courantes dans le règne animal. Il faut remarquer cependant leur absence chez d'autres Invertébrés : Mollusques, Cnidaires, Insectes (*Apis mellifica*). *M. albidus* ne dégraderait donc pas les lipides renfermant des acides gras à longue chaîne. Cependant, la présence de ces longues chaînes a été démontrée chez d'autres espèces de Copépodes. Lee et Nevenzel (1974) ont mis en évidence chez *Euchaeta japonica* les lipides de réserve : esters céreux et triglycérides à tous les stades du développement ; les esters céreux sont dominants dans les œufs, les copépodites 5 et les adultes. Ces esters céreux ont pour constituants des acides gras à longue chaîne (esters en C26 jusqu'à C40) d'origine vraisemblablement alimentaire. Les études faites sur des Copépodes marins prédateurs d'eau profonde mettent en évidence la présence d'acides gras principalement saturés et monoinsaturés. Par contre chez *Calanus* et *Rhincalanus*, à régime alimentaire herbivore, on note des proportions importantes d'acides gras polyinsaturés.

Des acides gras ont été analysés par Jeffries (1970) chez des espèces marines telles qu'*Acartia tonsa*, *Acartia clausi* : citons l'acide miristique (14 : 0), l'acide palmitique (16 : 0), l'acide oléique (18 : 1) ainsi que d'autres acides gras caractéristiques du milieu marin (20 : 5 ; 22 : 6).

En ce qui concerne *M. albidus*, l'étude de la composition lipidique ne semble pas avoir été faite à ce jour. On peut cependant dire, puisqu'aucune lipase n'a été déce-

lée, que les lipides alimentaires ne sont pas dégradés au cours de la digestion. Certains seraient éliminés par excrétion ou par rejet dans les excréments car non utilisables. Les autres seraient directement absorbées par l'intermédiaire de la muqueuse digestive. Rien ne permet actuellement de préciser le mode d'utilisation de ces lipides.

Nous avons pu, par contre, observer *de visu* sur des femelles adultes le passage de gouttelettes fortement colorées par des caroténoïdes de la lumière du tube digestif vers la cavité générale. Ces gouttelettes sont ensuite bien visibles en dehors du tube digestif et proviendraient des proies absorbées (Cladocères, Rotifères, larves de Chironomides, Oligochètes, ...). Les caroténoïdes étant liposolubles, on pourrait envisager la formation de complexes protéine-lipides-caroténoïdes, qui, de par le caractère hydrosoluble de ces complexes pourraient traverser les membranes pour se retrouver dans les lacunes, le caroténoïde restant dissous dans le lipide et cet ensemble constituant le groupement prosthétique de la protéine. Hairston (1979) a cependant constaté que *Hesperodiptomus nevadensis* provenant de deux lacs différents présente un maximum de caroténoïdes coïncidant avec un minimum de lipides.

Les caroténoïdes des Crustacés et plus particulièrement ceux des Copépodes ont fait l'objet de multiples travaux démontrant leur nature (astaxanthine et ses esters en particulier) et leur rôle de photoprotection, contre les prédateurs, les radiations oxydantes ainsi que leur rôle au cours de la reproduction (Czeczuga & Czerpak, 1966, Hairston, 1978, 1979, a, b). Cependant, leur rôle physiologique n'est pas connu avec précision, ni leur mode d'utilisation par le Copépode.

Le problème de l'utilisation des corps gras ainsi absorbés par les Copépodes reste posé. En l'absence de lipase, il faudrait supposer l'existence d'autres processus métaboliques qui utiliseraient les corps gras soit en vue d'utilisation énergétique, soit comme transporteur de substances liposolubles, soit ou puis dans un but d'excrétion.

Il ne faut pas oublier une autre possibilité : la fonction lipasique peut-être assurée par des symbiotes bactériens vivant dans le tube digestif. A ce propos, Sochard et coll. (1979) ont mis en évidence la présence de bactéries dans l'estomac d'un Copépode marin, *Acartia tonsa*. Ces éléments bactériens ont une activité métabolique importante susceptible d'intervenir dans la digestion. (Présence d'arginine déshydrolyase, possibilité de dégrader la chitine, les lécithines...).

4. Les aminopeptidases : leucine, valine et cystine arylamidase, enzymes du métabolisme des protides

Ce groupe d'enzymes intervient dans la dégradation des chaînes peptidiques en hydrolysant la liaison peptidique ou est engagé l'acide-amino N-terminal. Les résultats montrent l'absence de réaction de la cystine arylamidase. En ce qui concerne leucine arylamidase et valine arylamidase, une réaction positive est obtenue à

partir du stade copépoditique C2 pour la leucine arylamidase et à partir du stade copépoditique C4 seulement pour la valine arylamidase.

Leucine et valine sont des constituants indispensables des protéines animales et la présence d'enzymes pouvant permettre la dégradation des peptides qui en renferment, montre la présence des protéines animales dans l'alimentation.

Il semblerait donc qu'entre les stades copépoditiques C2 et C4 il y ait chez *M. albidus* mise en activité des aminopeptidases, jusqu'à présent soit inactives car faisant peut être l'objet d'une inhibition d'origine hormonale, soit non encore synthétisées par l'organisme.

Ceci pose le problème du mécanisme d'activation et de synthèse des enzymes et du déterminisme des nouveaux systèmes enzymatiques mis en œuvre ainsi que de leur régulation par voie hormonale.

L'absence d'enzyme pouvant séparer la cystine de son polypeptide expliquerait le fait que les soies d'Oligochètes sont retrouvées intactes dans les contenus stomacaux de *M. albidus* (Defaye et Dussart, 1978). En effet, les protéines constitutives des soies des Invertébrés, comme celles constitutives des cheveux et poils des Vertébrés renferment une quantité non négligeable de cystine. Gilmour (1961), note également que les enzymes des Insectes dont le pH d'action optimal est compris entre 8 et 9, n'ont pas d'action sur la cystine mais aussi sur d'autres composés tels que la méthionine, l'homocystine, le thioglycollate. Ceci est vérifié aussi chez *Apis mellifica* (Arnold et Delage-Darchen, 1978).

5. Trypsine et Chymotrypsine

Ce sont des endopeptidases, enzymes qui catalysent l'hydrolyse des liaisons peptidiques à l'intérieur des chaînes protidiques. Elles sont typiques des processus de digestion. La trypsine hydrolyse de préférence les liaisons peptidiques auxquelles un aminoacide basique (arginine, lysine) participe par son carboxyle. La chymotrypsine coupe, elle, les liaisons où sont engagés les groupements carboxyliques des acides aminés aromatiques.

Le système API donne des réactions négatives à ces deux enzymes. Cependant, les activités proches de la trypsine ont été mises en évidence chez les Crustacés ainsi que l'action d'une chymotrypsine chez *Palaemon serratus* (Crustacé Décapode) dès l'embryogenèse. (Ceccaldi, 1978).

6. Galactosidases

Les galactosidases agissent sur les sucres, en permettant l'hydrolyse des liaisons α et β -D-Galactopyranosidique.

Chez *M. albidus*, on ne décèle aucune activité galactosidasique, sauf une très faible au stade copépoditique C3 et chez l'adulte femelle.

Les galactosidases sont peu connues chez les Crustacés et les Invertébrés en général (si l'on excepte les

Insectes sociaux) bien que dès 1913, Bierry observa l'activité α galactosidasique du suc digestif de l'Escargot. Conchie et Levy (1957) ont trouvé une α galactosidase chez la Patelle (*Patella vulgata*), et Koike (1954) chez plusieurs Insectes dont le Ver à Soie (d'après Javillier et coll., 1964). La β galactosidase a également été mise en évidence chez l'Actinie *Tealidium* et le bivalve *Abra* sp. mais non l' α galactosidase. (Van Praet & Geistdoerfer, 1980).

7. Glucosidases

Il est étonnant de ne trouver aucune réaction positive des glucosidases si l'on excepte une faible activité α glucosidasique chez la femelle adulte. En effet, le glucose est un constituant de toutes les cellules, animales et végétales.

Les liaisons β glucosidiques figurent surtout dans les polysaccharides de soutien dont la cellulose, donc surtout d'origine végétale. Ceci constitue un argument en faveur du fait que *M. albidus* digère mal le phytoplancton. Par contre, les composés glucosidiques naturels sont variés (prédominants dans les formes glucidiques de réserve : saccharose, amidon, glycogène) aussi bien dans le règne animal que végétal. A ces composés, correspondent toute une gamme d' α glucosidases de spécificités nombreuses et variées (parmi ces glucosidases, des maltases, amylases, saccharases sont actives chez *Palaemon serratus*).

8. β glucuronidase

C'est l'enzyme qui hydrolyse les osides de l'acide β glucuronique. L'acide glucuronique est connu dans le monde animal alors qu'il est rarement signalé chez les Végétaux supérieurs. Il entre par contre dans la composition de nombreux polysaccharides bactériens. La β glucuronidase, très répandue dans le monde animal ne montre aucune activité chez *M. albidus*.

9. α mannosidase

Le groupe des mannosidases a été relativement beaucoup moins étudié que les autres glucidases. Ainsi, l' α mannosidase n'a pas été recherchée de façon systématique aussi bien chez les animaux que chez les végétaux.

Dans le cas de *M. albidus*, aucune activité α mannosidasique n'a été obtenue.

10. N-acetylglucosaminidase

La glucosamine est un ose aminé qui entre dans la constitution de la chitine, glycoprotéine de soutien des Insectes et des Crustacés. L'activité N acetylglucosaminidasique, constatée chez *M. albidus* avec un maximum d'activité aux stades copépoditiques C4 et C5 démontre la capacité de cette espèce à digérer les animaux à cuticule constituée de chitine et ingérés par prédation : Cladocères, larves de Chironomides, Rotifères, œufs en particulier (Depoortere et Magis, 1967), Tardigrades, Oligochètes.

La prédation, si elle est évidente à partir du stade copépoditique C4 n'a pas été observée au niveau des stades larvaires précédant ce stade. La chitine est présente dans les aliments autres que ceux déjà cités. Une meilleure connaissance de la composition chimique des organismes du plancton animal pourrait apporter des précisions à ce sujet.

Par ailleurs, cette enzyme pourrait jouer un rôle au moment des mues séparant les divers stades larvaires des Copépodes (les mues de croissance à proprement parler n'existant pas chez les Copépodes).

Il est à remarquer que β glucuronidase et N acétyl β glucosaminidase ainsi que α mannosidase participent au métabolisme des glycoprotéines. Y participe aussi :

11. l' α fucosidase

Cette enzyme donne une réaction négative chez *M. albidus*, quel que soit le stade considéré. Chez d'autres Crustacés, une action positive a été observée ainsi que chez certains Insectes (Abeilles).

Conclusions

L'utilisation de la technique API-ZYM pour la mise en évidence des enzymes chez *M. albidus* nous apporte quelques renseignements qui vont permettre d'orienter nos travaux ultérieurs.

Cependant, l'interprétation des résultats obtenus doit être prudente : les expériences ont porté sur des animaux entiers et il est a priori délicat de conclure sur un équipement enzymatique particulier tel que celui de la digestion des Copépodes. Mais si l'on se réfère à la morphologie interne et ce que l'on sait de la physiologie de ces organismes, on peut conclure que les enzymes telles que la lipase, la N-acétylglucosaminidase testées ici sont celles de l'appareil digestif.

Ainsi, la présence des phosphatases, de la phosphoamidase, si elle était prévisible, est maintenant confirmée. Les autres enzymes testées demanderont des études plus fines pour arriver à une connaissance précise de l'éco-physiologie de la digestion.

L'étude des contenus stomacaux a mis en évidence le régime carnivore de *M. albidus* dès le stade copépoditique C4. Cette première approche des enzymes digestives nous apporte des renseignements, quoique ceux-ci soient difficiles à interpréter en fonction des connaissances actuelles du métabolisme des Copépodes. L'utilisation des lipides (à cause de l'absence de lipase) semblerait réduite à la seule utilisation des lipides simples ou au moins de lipides renfermant des acides gras de faible poids moléculaire. Par contre, la réaction positive, tout au long du développement, de la N acétyl β glucosaminidase apporte un renseignement intéressant : la possibilité de dégrader la chitine, protéine complexe caractéristique de nombreux Invertébrés. De même, l'absence de cystéine arylamidase est un phénomène confirmé par

l'observation des contenus stomacaux qui montre l'absence de digestion des phanères, soies et épines des Invertébrés.

Le système API ne nous apporte cependant que peu d'informations en ce qui concerne l'utilisation grâce aux processus de la digestion, des autres constituants organiques, glucides et protides, des aliments ingérés. Il semble toutefois que si certaines enzymes sont fonctionnelles dès les premiers stades du développement larvaire, d'autres n'apparaissent qu'au cours du développement telles l'estérase lipase (C8) (stade copépoditique C2), la valine arylamidase (au stade copépoditique C4), la leucine arylamidase (stade cop.C2); Des phénomènes analogues avaient déjà été établis pour les Insectes par Arvy (1963). On peut dire également que l'activité des enzymes varie au cours du développement, bien que les résultats obtenus ici ne puissent guère être interprétés du point de vue quantitatif.

Il y a donc peu à peu mise en activité de certains circuits enzymatiques destinés à permettre l'utilisation de substances ingérées par l'alimentation en vue de combler les besoins du métabolisme. Ces besoins peuvent être variés : croissance, adaptation aux conditions du milieu, acquisition de la fonction de reproduction.

Dans l'état actuel de nos connaissances, il est nécessaire, pour améliorer notre connaissance de la place écologique de *M. albidus* d'envisager l'utilisation de techniques plus fines et plus sélectives, de l'histo-chimie à l'électrophorèse par exemple en tenant compte du fait que *M. albidus* ne doit pas seulement être considéré à l'état adulte, mais aussi aux différents stades de développement; chaque stade étant a priori caractérisé par un état morphologique et un état physiologique établis. Il restera à déterminer les différents états physiologiques de *M. albidus* et leur place au sein de l'écosystème aquatique comme on sait déjà différencier et caractériser ses divers états morphologiques.

BIBLIOGRAPHIE

- ARNOLD G. & DELAGE-DARCHEN B., 1978. Nouvelles données sur l'équipement enzymatique des glandes salivaires de l'ouvrière d'*Apis mellifica* (Hyménoptère Apidé). *Annls Sci. Nat. Zool.*, 12^e s., 20 : 401-422.
- ARVY L., 1963. Histo-enzymologie de la digestion chez les Poikilothermes. - Journées Scientif. du CNERNA, A331-A371.
- CECCALCI H.J., 1978. La nutrition des Crustacés. *Oceanis*, 4 (1) : 55-62.
- CZECZUGA B & CZERPAK R., 1966. Carotenoids in certain Diaptomidae (Crustacea). *Comp. Biochem. Physiol.*, 17 : 523-534.
- CONCHIE J. & LEVY, KOIKE H., 1954, d'après Javillier M. et coll. 1964. - Traité de Biochimie générale, Tome 2 (2) : Les enzymes. Masson et C^{ie}. Paris, 752 p.
- DEFAYE D. & DUSSART D., 1978. Rythmes de Nutrition chez *Macrocyclops albidus* (Crustacé Copéode). *Bull. Off. nat. Pêch. Tunisie*, 3 (1) : 77-88.

- DEPOORTERE H. & MAGIS N., 1967. Mise en évidence, localisation et dosage de la chitine dans la coque des œufs de *Brachionus leydigii* et d'autres Rotifères. *Annls Soc. Zool. Belg.*, **97**, (3) : 187-195.
- DUSSART B., 1967. Les Copépodes des eaux continentales d'Europe occidentale. Tome I : Calanoïdes et Harpacticoides. Ed. Boubée & C^{ie}, Paris, 500 p.
- FAHRENBACH W.H., 1962. The biology of a harpacticoid copepod. *La Cellule*, **62** (3) : 303-376.
- FORSTER G.R., 1953, in : FERRANTE J.G. & PARKER J.I., 1977. Transport of diatom frustules by copepod fecal pellets to the sediments of lake Michigan. *Limnol. Oceanogr.*, **22** (1) : 92-98.
- GILMOUR D., 1961. Biochemistry of insects... Academic Press, London, 343 p.
- HAIRSTON N.G., Jr., 1978. Carotenoid protection in *Diaptomus kenai*. *Verh. Int. Ver. Limnol.*, **20** (4) : 2540-2544.
- HAIRSTON N.G., Jr. 1979 a. The relationship between pigmentation and reproduction in two species of *Diaptomus* (Copepoda). *Limnol. oceanogr.*, **24** (1) : 38-44.
- HAIRSTON J.G., Jr., 1979 b. The adaptive significance of color polymorphism in two species of *Diaptomus* (Copepoda). *Limnol. Oceanogr.*, **24** (1) : 15-37.
- HARTOG M.M., 1888. The morphology of *Cyclops* and the relations of the copepods. *Trans. Linn. Soc. (Zool.)*, Sér. 2, **5** (1) : 1-46.
- JEFFRIES H.P., 1970. Seasonal composition of temperate plankton communities fatty acids. *Limnol. Oceanogr.*, **15** (3) : 419-426.
- LANG K., 1948. Monographie der Harpacticiden, 2 vol., 1682 p. Nordiska Bokhandeln, Stockholm.
- LEE R.F. & NEVENZEL J.C., 1974. Lipid changes during life cycle of marine copepod, *Euchaeta japonica* Marukawa. *Lipids*, **9** (11) : 891-898.
- MANWELL C., BAKER C.M.A., ASHTON P.A. & CORNER E.D.S. 1967. Biochemical differences between *Calanus finmarchicus* and *C. helgolandicus*. Esterases, malate et triose phosphate dehydrogenases, aldolase, « peptidases » and other enzymes. *J. mar. Biol. Assoc. UK*, **47** : 145-169.
- NARDON P. & PLANTEVIN G., 1970. Utilisation d'une micro-méthode (Auxotab) pour la recherche qualitative d'activités enzymatiques dans les tissus d'Insectes. *C. R. hebd. séanc. Acad. Sc., Paris*, **271**, Sér. D : 2137-2140.
- SOCHARD M.R., WILSON D.F., AUSTIN B. & COLWELL R.R., 1979. Bacteria associated with the surface and gut of marine copepods. *Applied Environm. Microbiol.*, **37** (4) : 750-759.
- VAN PRAET, M. & GEISTDOERFER P., 1980. - Étude des zymogrammes de tissus digestifs de Poissons et Invertébrés abyssaux. *C. R. hebd. séanc. Acad. Sc., Paris*, Sér. D : 1083-1086.
- VAN WORMHOUDT A., 1977. Activités enzymatiques digestives chez *Palaemon serratus* : variations annuelles de l'acrophase des rythmes circadiens. *Bioch. Syst. Ecol.*, **5** : 301-307.
- YOSHIKOSHI K., 1975. On the structure and function of the alimentary canal of *Tigriopus japonicus* (Copepoda, Harpacticoida). I. Histological structure. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, **41** (9) : 929-935.

Accepté le 6 mars 1981

HATCHING OF EGGS OF *PONTELLA MEDITERRANEA* CLAUS (COPEPODA : CALANOIDA) (1)

George D. GRICE and Victoria R. GIBSON

Woods Hole Oceanographic Institution
Woods Hole, Massachusetts 02543

COPEPODE
PONTELLIDÉS
NEUSTON
OEUF AU REPOS

RÉSUMÉ. - Il est bien connu que *Pontella mediterranea* produit deux types d'œufs qui diffèrent par leurs morphologie et caractéristiques d'éclosion. Il a été démontré que les œufs lisses produits par les femelles à la fin de l'été éclosent simultanément à 21°C deux jours après la ponte, tandis que ceux de forme épineuse pondus en automne sont des œufs de diapause qui n'éclosent pas avant qu'un certain temps favorable se soit écoulé. Ces œufs au repos permettent le repeuplement des régions où l'espèce n'est pas pérenne. L'éclosion des œufs épineux n'est pas affectée par une incubation de plusieurs semaines à des températures de laboratoire variant de 4° à 16 °C, mais est asynchrone après trois mois d'incubation à 18 °C. Des œufs en diapause incubés dans les eaux de Woods Hole Harbor durant quatre mois ont éclois simultanément quand ils furent réchauffés à 18 °C.

COPEPOD
PONTELLID
NEUSTON
RESTING EGGS

ABSTRACT. - *Pontella mediterranea* are known to produce two types of eggs which differ in morphology and hatching characteristics. It was demonstrated that the smooth eggs produced by females in late summer are subitaneous, because they hatch at 21°C within two days of being laid; while the spiny form laid in fall are diapause eggs which do not hatch until a suitable period of time has elapsed. These resting eggs permit the repopulation of areas where planktonic stages of the species cannot exist throughout the year. Spiny egg hatching was not affected by incubation for several weeks at reduced laboratory temperatures of from 4° to 16° C, but these eggs hatched non-synchronously after three months of incubation at 18 °C. Diapause eggs incubated in Woods Hole Harbor waters for four months hatched synchronously when warmed to 18 °C.

INTRODUCTION

The presence of dormant eggs in the life cycle of the calanoid copepod *Pontella mediterranea* in the Black Sea was suggested by Sazhina (1968). During summer months Sazhina observed that females of this species produced smooth eggs which hatched within two days, but towards the end of August and early September spiny eggs were produced that did not hatch over observational periods of up to two months. These spiny eggs were also observed in autumn and winter plankton samples from depths of 150-200 m. Planktonic stages of the species were absent in winter; nauplii first appeared in late May. Since the spiny eggs were not induced to hatch despite prolonged experiments and observations,

there was only circumstantial evidence for Sazhina's hypothesis that they represented an over-wintering mechanism for *P. mediterranea*, especially as diapause eggs had never been demonstrated for any marine copepod. Since that study, however, resting egg production has been shown to be a common phenomenon among marine calanoids, including species of Pontellidae (see Marcus, 1979 for a brief review of the literature).

We became interested in Sazhina's report of smooth and spiny eggs laid by *P. mediterranea* after studies with *P. meadi* (Grice and Gibson, 1977) and *Labidocera aestiva* (Grice and Gibson, 1975; Grice and Lawson, 1976) revealed that although both species in the western North Atlantic produced subitaneous and diapause eggs the two types were morphologically similar. *P. mediter-*

(1) Contribution No. 4599 from Woods Hole Oceanographic Institution, Woods Hole, Massachusetts 02543.

ranea is common in the Mediterranean as well as the Black Sea (Zaitsev and Zelezinskaia, 1976), and from September to November of 1979 we investigated aspects of the reproductive biology, especially egg production and hatching, of this species from the waters off Cap Ferrat, France. We are indebted to Dr. Paul Bougis, Director of the Station Zoologique, Villefranche-sur-Mer for permitting us to use the facilities and to Dr. Robert Fenaux for arranging for laboratory space and collecting. We also thank Dr. Nancy Marcus for criticizing the manuscript.

METHODS

Neuston tows with a 333 μm net were made on 10 occasions from 13 September to 6 November 1979. During this time surface water temperatures varied between about 20 °C and 23 °C. Three other neuston tows were made on 3 and 4 January 1980 (water temperature 13.2 °C), but yielded no adult *P. mediterranea*. Large numbers of this species were obtained in all but two of the fall collections (17, 19 October) which were made following periods of intense rain and runoff. In the laboratory individual adult females were removed from the collections to 125-ml dishes containing sea water of comparable salinity to that where the adults were collected, fed *Artemia* nauplii, and placed at room temperature (18 to 23 °C) overnight. The following day the female was removed and eggs examined, counted and distributed at approximately 4° (dark), 10° (dark), 16 °C (12 hr. photoperiod) and room temperature for periods of 10 to 45 days in 15-cc and 75-cc jars (7 to 65 eggs per jar). The jars contained filtered (100 μm mesh) sea water and each had a screw type lid to prevent evaporation. The sea water was not changed during the incubation period. Although flagellates and, presumably, bacteria occurred in some jars, contamination appeared not to be significant. In a few cases eggs were used from females held for three days. To reach the lower incubation temperatures the eggs were gradually chilled over a two-day interval and at the end of the incubation period were slowly raised to 20° or to 22 °C. The jars were examined periodically and the number of hatched nauplii enumerated. Following these experiments at Villefranche, 43 sets of eggs from 25 females were returned to Woods Hole for further incubation and observation. In Woods Hole eggs were incubated at approximately 11°, 15°, 18 °C and room temperature (18°-21 °C). In addition, four sets of eggs from three females were placed beneath the Institution pier in Woods Hole Harbor as described previously (Grice and Gibson, 1975).

RESULTS

A single female generally laid either spiny or non-spiny eggs, although a few clutches from the same

individual contained both types. The eggs agreed with the description of Sazhina (1968) in size (spiny eggs, approximately 0.14 mm; non-spiny, 0.13-0.14 mm) and morphology. The smooth eggs or, rarely, eggs with small spines, hatched within two days at approximately 21 °C. These subitaneous eggs were produced by four of the females removed from collections obtained on 13 and 17 September. Other spawning females from these two collections, and over 90% (40 females) of the females isolated from 24 September through 6 November samples, produced spiny eggs which did not hatch in two days at about 21 °C. Of the approximately 2900 such eggs observed in Villefranche only four hatched in two days. Incubations at 4°, 10°, 16 °C for 10 to 45 days with slow increase of temperature to 20-22 °C resulted in no hatching of spiny eggs. Incubation at room temperatures (17.5-22 °C) for up to 45 days likewise resulted in no hatching.

Hatching of nauplii was observed from eggs (all spiny) in 16 of the 43 sets of eggs brought to Woods Hole. Eggs hatched in jars that were maintained in darkness as well as in light. Nauplii that hatched in 13 of these sets were incubated at 18 °C. Nauplii hatched in two sets incubated at 15 °C and one set that was incubated in Woods Hole Harbor. Considering the 15 sets of eggs incubated at laboratory temperatures, the shortest incubation from egg laying to hatching of the first nauplius was 96 days; other times were 131, 139, 140, 142, 143 (two sets), 149, 152, 163, 164, 177, 179 and 196 days. Twelve of the 15 sets which successfully hatched had experienced incubation temperatures in Villefranche no lower than 10 °C. Three sets of eggs hatched after exposure to 4 °C. No synchronous hatching of these laboratory incubated eggs was observed. Within a given set of eggs, nauplii typically hatched at the rate of one or two a day, with intervening days of no hatching. The maximum number hatched in a given set was about one-third of the total.

The Woods Hole Harbor set which hatched had been suspended from the pier from December through March (120 days). During this time the eggs experienced temperatures as low as 2°-3 °C in February and March. When transferred to the laboratory and placed at 18 °C, hatching was initiated within four days. Synchronous hatching occurred; 37 of 57 eggs hatched within two days. Eggs from two other females did not hatch when similarly treated and were presumably nonviable.

DISCUSSION

These observations and experiments on viability and longevity of eggs of *P. mediterranea* confirm the presence of subitaneous and diapause eggs in the life history of this species in the Northern Mediterranean Sea. As reported by Sazhina (1968) subitaneous eggs produced in summer readily hatch, while diapause eggs laid in fall do not hatch in the same length of time. Although

she did not observe hatching in fall eggs, our laboratory work confirms that these fall eggs are viable and hatch after three months and, therefore, are true diapause eggs. Hatching of diapause eggs was not influenced by exposure to reduced temperatures for periods of several weeks (followed by warming) in the laboratory, as was the case with *P. meadi* (Grice and Gibson, 1977), nor did hatching occur synchronously. Marcus (1979) considered synchronous hatching as characteristic of diapause eggs. Prolonged incubation temperatures of 15° and 18 °C could have led to hatching of the eggs similar to the observed sporadic hatching of diapause eggs of *Labidocera aestiva* when incubated at 19 °C (Marcus, 1979). The synchronous hatching of the eggs incubated for four months in Woods Hole Harbor indicates that the refractory period of these diapause eggs was completed and that after exposure to favorable temperatures (18 °C) they were able to readily hatch.

The presence of winter diapause eggs and their hatching after several months of dormancy permits the species to repopulate areas where, because of unfavorable conditions, it cannot survive throughout the year in the plankton.

REFERENCES

- GRICE, G.D. and V.R. GIBSON, 1975. Occurrence, viability and significance of resting eggs of the calanoid copepod *Labidocera aestiva*. *Mar. Biol.*, **31** (4): 335-337.
- GRICE, G.D. and T.J. LAWSON, 1976. Resting eggs in the marine calanoid copepod *Labidocera aestiva* Wheeler. *Crustaceana*, **30** (1): 9-12.
- GRICE, G.D. and V.R. GIBSON, 1977. Resting eggs in *Pontella meadi* (Copepoda: Calanoida). *J. Fish. Res. Bd. Canada*, **34** (3): 410-412.
- MARCUS, N.H., 1979. On the population biology and nature of diapause of *Labidocera aestiva* (Copepoda: Calanoida). *Biol. Bull.*, **157**: 297-305.
- SAZHINA, L.I., 1968. On hibernating eggs of marine calanoida. *Zool. Zhur.*, **47** (10): 1554-1556 (in Russian).
- ZAITSEV, U.P. and L.M. ZELEZINSKAIA, 1976. New data on species composition and distribution of copepods from the families Pontellidae, Parapontellidae in open waters of the Mediterranean Sea. *Vestnik Zool.*, **2**: 56-61 (in Russian).

Accepté le 14 mai 1980

EXPÉRIMENTATION DE TRANSDUCTEURS DE CISAILLEMENT SUR DES SÉDIMENTS MARINS PRÉLEVÉS EN BAIE DE BANYULS

J. BRESSON et P. VILLALONGUE

Centre de Sédimentologie Marine de Perpignan,
avenue de Villeneuve, 66025 Perpignan

INSTRUMENTATION
PROPAGATION ACOUSTIQUE
TRANSDUCTEURS DE CISAILLEMENT
MODULE DE RIGIDITÉ
SÉDIMENTS MARINS

INSTRUMENTATION
ACOUSTIC PROPAGATION
SHEAR WAVES TRANSDUCERS
SHEAR MODULUS
MARINE SEDIMENTS

RÉSUMÉ. — A l'aide de transducteurs de cisaillement nous mesurons en laboratoire des vitesses d'ondes transversales sur deux types de sédiments. Les vibrations transversales sont générées dans ces matériaux par un bilame vibrant à une fréquence comprise entre 600 Hz et 3 kHz. Des mesures de vitesse de propagation longitudinales complémentaires, nous déduisons le module de rigidité dynamique μ que l'on peut relier aux paramètres mécaniques. Les écarts de vitesses transversales de 16 m/s à 85 m/s correspondent à des sédiments (vase faiblement consolidée et sable fortement compacté) dont la rigidité dynamique est croissante.

ABSTRACT. — With shear-wave transducers, we take measures in our laboratory of transversal wave speed on two types of sediments. A ceramic bender, which oscillates with a frequency between 600 Hz and 3 kHz, produces shear vibrations in these materials. From the complementary measures of the longitudinal waves celerities, we deduce the dynamic shear modulus μ , that we can correlate to the mechanical parameters. The differences, of shear waves speeds from 16 m/s until 85 m/s, correspond to sediments (silt, lightly consolidated and very much compacted sand) whose the dynamic shear modulus is growing.

I. INTRODUCTION

Depuis quelques années, le développement des techniques « off shore » et l'implantation d'ouvrages en mer ont nécessité l'adaptation des méthodes de reconnaissance des sols au type d'ouvrage à construire et ont conduit à un développement important des techniques nouvelles de prélèvement d'échantillons et de mesure *in situ* en mer. Pour pallier les inconvénients des méthodes traditionnelles de mécanique des sols (carottage, dragage...), on emploie des données géophysiques pour reconnaître les propriétés géotechniques du fond marin d'une manière non destructrice, d'où l'intérêt particulier qu'on attache au développement des méthodes acoustiques en mer.

Les travaux présentés dans cette note montrent la possibilité d'utiliser des ondes de cisaillement ou ondes

transversales, pour déterminer avec une meilleure précision les qualités mécaniques des sédiments marins non consolidés.

II. GÉNÉRALITÉS

La détermination des caractères sédimentologiques et géotechniques des sédiments marins par moyens acoustiques présente de nombreux avantages vis-à-vis des moyens classiques d'analyse d'échantillons de sol. Une des difficultés principales dans l'étude des propriétés mécaniques des sédiments marins est due à leur faible résistance mécanique qui peut être notablement modifiée par les efforts appliqués au sol lors des prises d'échantillons ou de la mise en place des appareils de mesure en nature.

L'utilisation de la propagation d'une onde acoustique dans un matériau permet entre autre de calculer ses propriétés élastiques. Aussi, à partir de la connaissance des conditions de propagation des ondes sonores on en déduit les constantes élastiques; l'atténuation de ces ondes renseigne sur la structure et le caractère viscoélastique du milieu traversé.

Dans un milieu homogène isotrope et parfaitement élastique les propriétés du matériau sont liées aux propriétés acoustiques par les relations suivantes :

$$\lambda = \rho (V_L^2 - 2 V_T^2)$$

$$\mu = \rho V_T^2$$

où

ρ , masse volumique, μ , module de rigidité,
 λ , constante de Lamé, V_L , vitesse longitudinale,
 V_T , vitesse transversale.

Les constantes élastiques caractéristiques du matériau étudié peuvent être calculées à partir des relations précédentes :

$$K = \lambda + \frac{2}{3} \mu \quad \text{module de compression}$$

$$\chi = 1/K \quad \text{coefficient de compression}$$

$$\sigma = \frac{1}{2} \frac{\lambda}{\lambda + \mu} \quad \text{coefficient de Poisson}$$

$$E = \mu \frac{(3\lambda + 2\mu)}{\lambda + \mu} \quad \text{module de Young}$$

$$E' = \lambda + 2 \mu \quad \text{module oedométrique}$$

Actuellement la propriété acoustique la mieux étudiée est la vitesse de propagation des ondes longitudinales dans les sédiments constituant la partie superficielle du fond marin.

La valeur de cette vitesse est influencée par l'indice des vides, la densité du sédiment, et, d'une manière moindre par la composition minéralogique et la granulométrie.

Les quelques mesures de célérité des ondes transversales actuellement réalisées prouvent que même les sédiments superficiels du fond ont une rigidité dynamique.

Les mesures en nature sont peu nombreuses; Bucker *et al.* (1964), ont montré que la vitesse de cisaillement peut être déterminée indirectement en mesurant les ondes de surface (ondes de Stoneley) qui se propagent le long de l'interface eau-sédiment. La vitesse de l'onde transversale peut être calculée à partir des équations reliant la rigidité et la vitesse de l'onde à l'interface. Durant l'année 1966-1967, Hamilton *et al.* (1970) ont utilisé le sous-marin Deep Star pour déposer des sondes au large de la baie de San Diego. Ils ont ainsi enregistré la propagation d'ondes de Stoneley; la méthode employée était la même que celle de Davies (1965) qui a mesuré des vitesses transversales au large de l'Océan Indien.

L'attention est actuellement portée sur la mise au point de nouveaux capteurs de cisaillement et les mesures se font en laboratoire: Shirley et Hampton (1978), Davis (1977a, b), Villalongue et Longuemard (1980).

III. APPAREILLAGE DE MESURES

1. TRANSDUCTEURS

La propagation du mode transversal est très perturbée dans les sédiments de surface, essentiellement à cause d'une faible rigidité dynamique qui leur confère des propriétés de liquides visqueux. Ce phénomène entraîne une atténuation importante de l'onde acoustique, ce qui impose des contraintes expérimentales particulières lors de la mesure, à savoir des trajets acoustiques et des fréquences d'excitation faibles.

Les ondes de cisaillement se déplacent par glissements, entre plans parallèles, normaux à la direction de propagation. Plusieurs procédés permettent de générer un tel mode de propagation. John (1963) utilise la conversion totale d'une onde longitudinale en onde transversale après réflexion de 60° dans un coin de pyrex. Ce type de transformation reste toutefois limité à la propagation dans les solides.

Shirley, Anderson (1975) et Bresson (1977) proposent un empilement de céramiques piézoélectriques possédant une polarisation permanente perpendiculaire à l'excitation. Ce type de montage semble mieux adapté que le précédent pour des essais en nature, bien qu'ayant une sensibilité relativement faible. En 1977, Shirley et Hampton modifient le transducteur et préconisent un montage vibrant à poutre encastrée en « cantilever ».

Nous avons retenu ce montage cantilever qui offre une meilleure sensibilité dans une gamme de fréquences plus basse.

MONTAGE CANTILEVER (Fig. 1)

Ce système est composé de deux plaquettes piézoélectriques PX5 de dimensions 12 × 6 × 1 mm, collées entre elles et excitées par des tensions en opposition de phase. Ainsi, pendant qu'une des plaquettes s'allonge, l'autre se

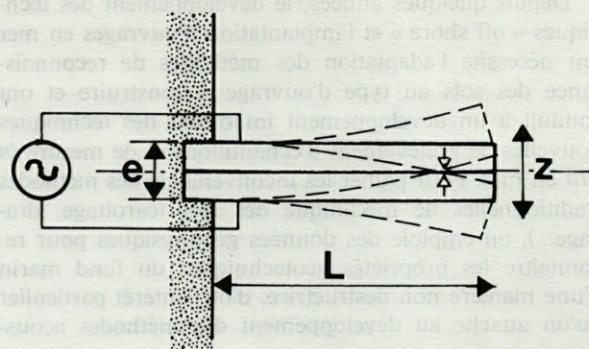


Fig. 1. — Bilame piézoélectrique.

Piezoelectric bender.

raccourcit, entraînant l'extrémité libre en oscillation. Le déplacement de cette dernière est donné par Shirley et Hampton (1977) :

$$z = \frac{3}{2} d_{31} \frac{L^2}{e^2} V \quad (1)$$

où d_{31} est la constante de charge (m/v) et V la tension appliquée en volts.

Le système vibre en $\lambda/4$ avec une fréquence de résonance qui dépend de ses dimensions, soit :

$$F_0 = 0,32 \frac{N_1}{L^2} e \quad (2)$$

où N_1 est la constante de fréquence (kHz.mm).

Les avantages qu'offre un tel équipement par rapport à d'autres transducteurs (Bresson, 1977 ; John et Hoskins, 1963 ; Shirley et Anderson, 1975) sont :

- une fréquence de résonance faible, puisqu'elle est inversement proportionnelle au carré de la longueur libre du bilame. Dans notre cas :

$$F_0 = 9,35 \text{ kHz}$$

- une sensibilité plus élevée.

L'élongation de l'extrémité libre à la résonance peut atteindre plusieurs centaines de μm .

2. MONTAGE EXPÉRIMENTAL

Deux séries d'essais ont été réalisées sur du sable et sur de la vase avec des transducteurs de cisaillement du type bilame.

Ces capteurs (Fig. 2) se composent d'un élément vibrant (1), que nous avons décrit ci-dessus, immobilisé rigidement par une masselotte en cuivre (2) d'un côté et couplé au milieu extérieur par une membrane élastique (3). L'ensemble est protégé par un corps cylindrique en Ertalon (4) troué à l'arrière pour le passage du câble d'excitation.

Deux sondes de cisaillement distantes de 12 cm prennent place, face à face, à la partie inférieure de la

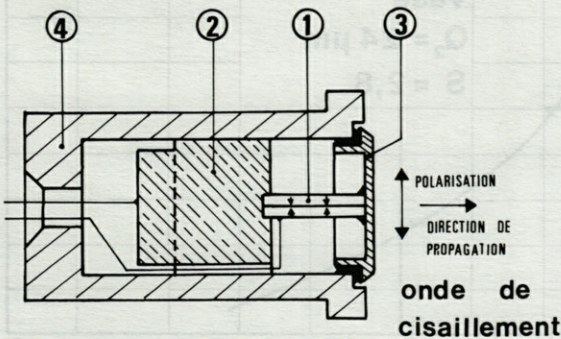


Fig. 2. - Transducteur de cisaillement. 1 : bilame piézoélectrique; 2 : masselotte en cuivre; 3 : membrane élastique; 4 : corps de sonde.

Shear waves transducer. 1 : piezoelectric bender; 2 : copper mass; 3 : elastic window; 4 : encapsulment transducer.

colonne de sédiment (Fig. 3). Le montage est complété par deux autres capteurs situés au même niveau qui donnent l'évolution de la vitesse de propagation longitudinale. La colonne de sédiment est surmontée d'une pierre poreuse permettant de drainer le sédiment sous l'effet d'une charge extérieure.

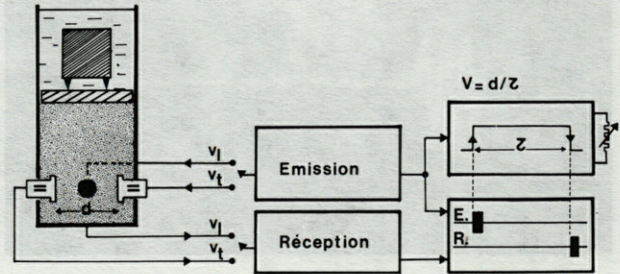


Fig. 3. - Montage expérimental destiné à mesurer les célérités transversale et longitudinale en fonction de la compaction du sédiment (V_T : vitesse transversale; V_L : vitesse longitudinale; E: impulsion d'émission; R: écho réception; τ : retard entre l'émission et la réception; d: distance entre capteurs).

Experimental apparatus for transverse and longitudinal wave velocities determination versus sediment compaction (V_T : transverse wave velocity; V_L : longitudinal wave velocity; E: pulse emission; R: pulse reception; τ : delay time from emission to reception; d: transducer interval).

L'appareillage électronique relié aux capteurs est composé :

- d'une partie émission qui délivre un train d'ondes d'amplitude 20 v crête-à-crête, de fréquence et récurrence réglables suivant le type de transducteur excité;
- d'une partie réception constituée d'un préamplificateur à gain variable de 0 à 60 dB, dont l'amplitude du signal de sortie est proportionnelle à l'écho reçu sur le transducteur de réception sélectionné.

Les deux signaux analogiques, trains d'ondes et écho de réception, sont visualisés sur un oscilloscope double base de temps ayant la possibilité de dilater la moitié de l'écran pour une meilleure vision (Fig. 4).

La vitesse de propagation est déduite du retard entre l'émission et la réception. Une précision de 1% pour la mesure de l'onde longitudinale et de 1 à 3% pour l'onde transversale est obtenue grâce à l'emploi de la double base de temps.

3. DESCRIPTION DES SÉDIMENTS ÉTUDIÉS

Les mesures de vitesses longitudinale et transversale ont été réalisées sur deux types de sédiments. Les points de prélèvements pour le sédiment vaseux se situent aux environs de 42°29'30" N et 3°09'5" E. Quant au sédiment sableux il s'agit d'un sable en provenance de la baie de Banyuls qui a été préalablement trié.

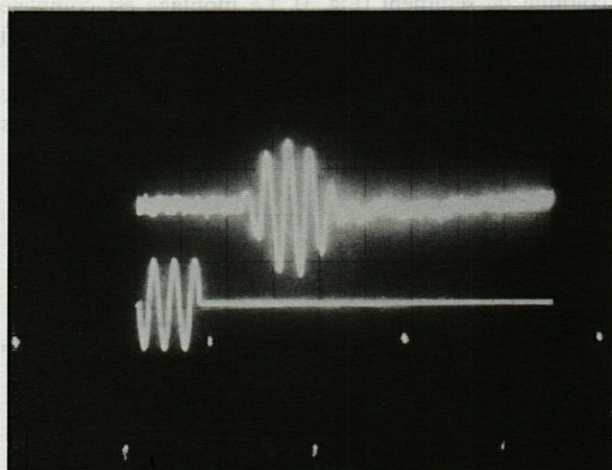


Fig. 4. — Onde de cisaillement dans un sédiment vaseux saturé; trace supérieure, réception : échelle verticale 0,1 v/div; échelle horizontale 2 ms/div; trace inférieure, émission : échelle verticale 10 v/div; 60 dB de gain, distance entre sonde = 12 cm; $F_0 = 900$ Hz, $V_T = 27$ m/s.

Shear waves propagation in unconsolidated mud; top trace, reception : vertical scale 0,1 v/div; horizontal scale 2 ms/div; bottom trace, emission : vertical scale 10 v/div; amplification : 60 dB, transducer interval = 12 cm; $F_0 = 900$ Hz, $V_T = 27$ m/s.

Caractères sédimentologiques

L'analyse texturale de ces sédiments (Fig. 5) montre qu'il s'agit de deux matériaux totalement différents.

a) *Sable*. La courbe granulométrique (Fig. 5) correspond à un sable de médiane granulométrique (diamètre

moyen des grains correspondant à 50% de la courbe cumulative) égal à $350 \mu\text{m}$. Le sorting index caractéristique de l'étalement de la courbe cumulative est de 1,3, il s'agit donc d'un sable moyen bien trié.

b) *Vase*. Le second sédiment présente une médiane granulométrique de $24 \mu\text{m}$. L'examen de cette courbe fait apparaître une quantité non négligeable de particules fines (environ 15% pour $Q_2 < 2 \mu\text{m}$) et une valeur de sorting index de 2,8. Ce sédiment correspond plus précisément à un silt argileux.

Caractères physiques

La détermination de la masse volumique humide du milieu, nécessite une prise d'échantillon de dimensions non négligeables en regard du volume de sédiment employé. Afin de ne pas perturber la propagation acoustique, seuls deux prélèvements sont effectués : au début et en fin d'essais (Tabl. I et II).

IV. RÉSULTATS ET DISCUSSION

Les résultats discutés concernent essentiellement des mesures de célérité des deux types d'ondes, longitudinale et transversale, en fonction de la compaction naturelle et artificielle du sédiment.

Pour cela, le sédiment à l'intérieur de la colonne de mesure se dépose graduellement en agissant de son propre poids sur l'échantillon au niveau des transducteurs. Ces derniers sont donc placés dans une tranche de sédiment de rigidité croissante avec la hauteur et le temps de dépôt.

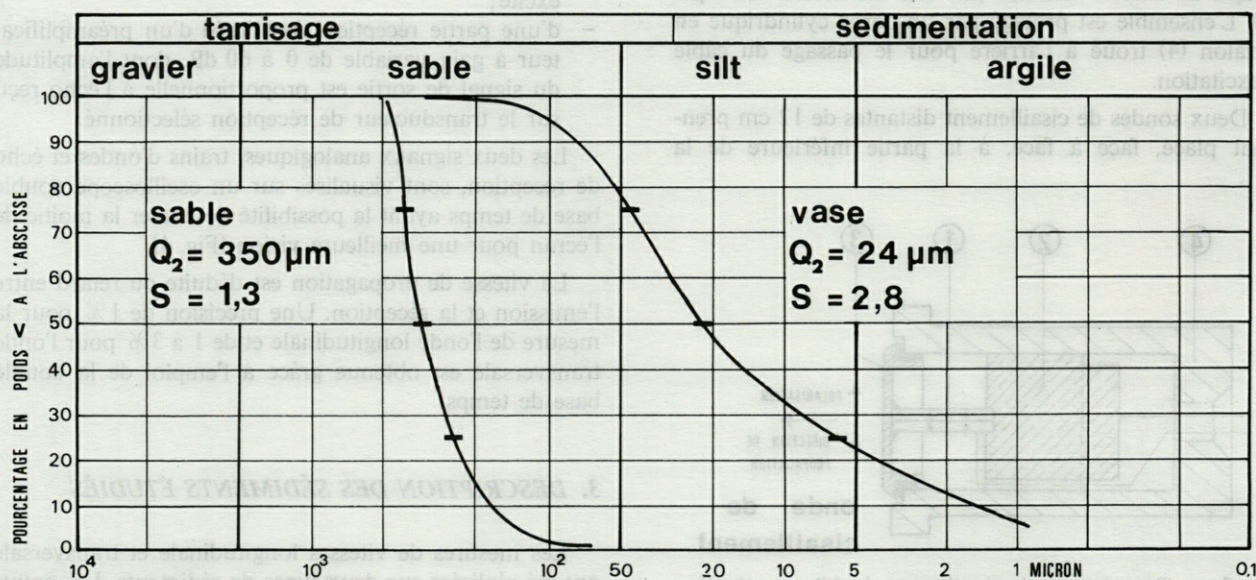


Fig. 5. — Analyse granulométrique des sédiments étudiés. Pourcentages en poids correspondant respectivement à 25%, 50% et 75% permettant le calcul du « Sorting index » Q_2 .

Granulometric curves tested sediments. Fractional of weight, 25%, 50% and 75% that allowed the calcul of sorting index Q_2 are represented.

Un réarrangement des grains de sable par vibrations mécaniques, restructure la matrice en augmentant la rigidité du milieu et par conséquence la vitesse de l'onde transversale; c'est ce qui est effectivement constaté expérimentalement (Tabl. I). Parallèlement, nous remarquons une augmentation de la vitesse longitudinale.

Tabl. I. - Résultats des mesures longitudinales et transversales sur sable en fonction du temps de consolidation (diamètre moyen 350 μm; densité humide variant de 1,7 à 2 g/cm³).

Longitudinal and transverse measure versus consolidation in sand.

Temps de consolidation		vibrations artificielles				tassement artificiel	
		0	24 h	120 h	120 h . 148 h	148 h	316 h
mode longitudinal	V _L (m/s)	1579	1599	1620	1688	1688	1688
mode transversal	V _T (m/s)	37	-	40	55	57	74
	fréquence (KHz)	1	-	-	-	-	3
Module de rigidité μ 10 ⁸ (dyne/cm ²)		0,24	-	-	-	-	1,47

Le module de rigidité varie, dans le même sens que la masse volumique humide, de 0,24 10⁸ dyne/cm² en début de mesure à 1,47 10⁸ dyne/cm² en fin de mesure.

Dans le cas de la vase, le sédiment se dépose naturellement en début de l'opération, puis l'arrangement spatial des particules est accéléré par moyens mécaniques. Nous notons une croissance régulière de la vitesse transversale à mesure que se déroule l'expérience.

L'amplitude de l'écho de cisaillement et la fréquence à laquelle on obtient la meilleure sensibilité augmentent avec le temps de compaction, donc avec la vitesse transversale. La première relation amplitude-vitesse transversale caractérise bien un type de propagation de mode transversal; la rigidité augmentant, la vitesse de propagation croît alors que l'atténuation de l'onde diminue suivant une relation de la forme :

$$\delta = \frac{\pi \theta f}{v}$$

avec : δ = atténuation de l'onde en pression,

f = la fréquence,

v = la célérité de l'onde,

θ = l'angle de déphasage entre contrainte et déformation, d'après Mizikos.

Ce comportement explique la variation exponentielle de l'amplitude de l'onde de cisaillement en fonction de la vitesse (Fig. 6).

Quant à la relation vitesse de propagation transversale - fréquence d'excitation, elle provient du fait que la meilleure sensibilité est obtenue à la fréquence pour laquelle le quart de la longueur d'onde dans le sédiment correspond à la longueur de l'élément vibrant. Ainsi, bien que la fréquence de résonance du capteur dans l'air soit de 9,35 kHz, le domaine de fréquence étudié dépend des caractéristiques acoustiques du sédiment et s'étale de

1 à 3 kHz pour les sables et de 600 Hz à 1 kHz pour les vases (Tabl. II).

Contrairement à la théorie, la vitesse longitudinale mesurée diminue en fonction de la compaction. On peut tenter d'attribuer cette anomalie à la présence d'une faible quantité de gaz qui, modifiant la compressibilité du fluide interstitiel, provoque une chute importante de vitesse (Azimi, 1977).

Tabl. II. - Résultats des mesures longitudinales et transversales sur vase en fonction du temps de consolidation (diamètre moyen 24 μm; densité humide variant de 1,5 à 1,7 g/cm³). La très faible consolidation en début de manipulation a rendu les mesures impossibles *(dyne/cm² = 10⁻¹ N/m²).

Longitudinal and transverse measures versus consolidation in mud.

Temps de consolidation		charge=38 g/cm ²			charge=76g/cm ²		
		48 h	72 h	96 h	192 h	216 h	240 h
mode longitudinal	V _L (m/s)	1018	1111	-	825	814	788
mode transversal	V _T (m/s)	16	17	14	27	30	31
	amplitude cac(mV)	100	100	50	300	-	350
	fréquence (Hz)	700	800	600	900	-	1000
Module de rigidité μ 10 ⁹ (dyne/cm ²)		0,04	-	-	-	-	0,17

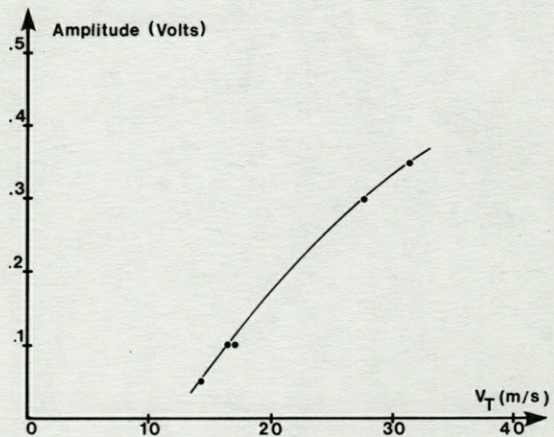


Fig. 6. - Amplitude de l'écho en fonction de la vitesse de cisaillement pour un sédiment vaseux se consolidant.

Amplitude versus shear wave speed for silt during consolidation.

V. CONCLUSION

Jusqu'à présent les mesures de vitesses longitudinales s'avéraient incomplètes pour caractériser le comportement mécanique d'un sédiment sous l'action d'une onde acoustique.

Le développement de transducteurs de cisaillement rend possible dès lors des mesures d'ondes transversales sur des matériaux de faible rigidité.

Nous avons observé un module de rigidité μ , de $4 \cdot 10^6$ dyne/cm², relatif à une vase peu consolidée de vitesse de propagation transversale de 16 m/s.

Notre attention se porte sur l'amélioration de la sensibilité de ces capteurs de cisaillement afin d'appréhender des vitesses de propagation de plus en plus faibles.

L'intérêt que présentent les ondes de cisaillement réside dans les variations importantes de célérité consécutives à des modifications mineures des qualités du sédiment.

BIBLIOGRAPHIE

AZIMI C., 1977. Mécanique des sols en mer profonde. Géophysique, 7^e partie. Rapport C.N.E.X.O.
 BRESSON J., 1977. Génération des ondes de cisaillement dans les sédiments. D.E.A. U.S.T.L. Montpellier, 38 p.
 BUCKER H.P., WHITHNEY J.A., KEIR D.L., 1964. Use of Stoneley waves to determine the shear velocity in ocean sediments. *J. Acoust. Soc. Am.*, **36** : 1595-1596.
 DAVIES D., 1965. Dispersed stoneley waves on the ocean bottom. *Bull. séismol. Soc. Am.*, **55** : 903-918.

DAVIS A.M., HORN I., SMITH D.T., 1977a. Geotechnical use of shear waves. Proceeding of the Institute of Acoustics. University of Bath.
 DAVIS A.M., 1977b. A technic for the in situ measurement of shear wave velocity. Note technique Atlas Copco. AMB 58-25/77-11.
 HAMILTON E.L., BUCKER H.P., KEIR D.L., WHITNEY J.A., 1970. Velocities of compressional and shear waves in marine sediments determined in situ from a research submersible. *J. Geoph. Research.*, **75** (20) : 4039-4049.
 JOHN C.J. and HOSKINS, 1963. The measurement of shear wave velocities in solid using axially polarized ceramic transducers. *Geophysics*, **28** (1) : 87-90.
 MIZIKOS J.P., 1972. Propriétés acoustiques des vases marines. *Pageoph.*, **93** (1) : 100-115.
 SHIRLEY D.J., ANDERSON A.L., 1975. Studies of sediment shear waves, acoustical impedance, and engineering properties. Applied Research Laboratories, University of Texas at Austin, Contrat O.N.R. 70-1-0166, 45 p.
 SHIRLEY D.J., HAMPTON L.H., 1978. Shear-wave measurement in laboratory sediments. *J. Acoust. Soc. Am.*, **63** (2) : 607-613.
 VILLALONGUE P., LONGUEMARD J.P., 1980. Mesure du coefficient de réflexion d'une onde acoustique sur un interface eau-sédiment. Génération d'ondes transversales. *C.R. hebdomadaire Acad. Sc., Paris*, **290** (B) : 441.

Accepté le 18 octobre 1980

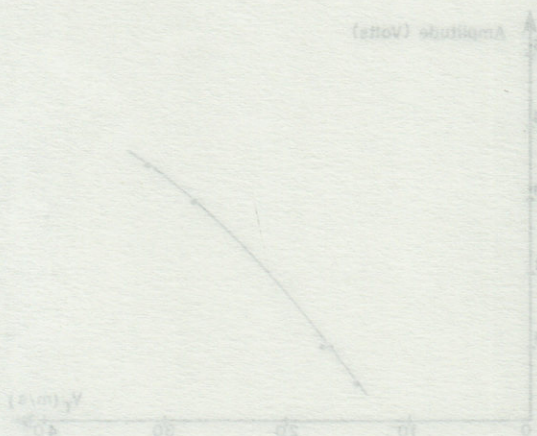


Fig. 6 - Amplitude de l'écho en fonction de la vitesse de cisaillement pour un sédiment vaseux se consolidant.

V. CONCLUSION

Jusqu'à présent les mesures de vitesses longitudinales s'effectuaient incomplètement pour caractériser le comportement mécanique d'un sédiment sous l'action d'une onde acoustique.

Le module de rigidité μ , dans le même sens que la rigidité μ de 0,34 10^6 dyne/cm², en de- hors de mesure à 1,7 10^6 dyne/cm², en fin de mesure.

Dans le cas de la vase, le sédiment se dépose naturel- lement en début de l'opération, pour l'arrangement spa- tial des particules est accéléré par moyens mécaniques. Nous notons une croissance régulière de la vitesse trans- versale à mesure que se déroule l'opération.

L'amplitude de l'écho de cisaillement et la fréquence à laquelle on obtient la meilleure sensibilité augmentent avec le temps de compaction, donc avec la vitesse trans- versale. La première relation amplitude-vitesse transver- sale caractérise bien un type de propagation de mode transversal, la rigidité augmentant, la vitesse de propa- gation croît alors que l'atténuation de l'onde diminue suivant une relation de la forme :

$$\frac{\delta}{v} = \frac{1}{v}$$

avec δ = atténuation de l'onde en pression
 f = la fréquence
 v = la célérité de l'onde.

δ = l'angle de déphasage entre contrainte et dé- formation, d'après Mizikos.

Ce comportement explique la variation exponentielle de l'amplitude de l'onde de cisaillement en fonction de la vitesse (Fig. 6).

Quant à la relation vitesse de propagation transver- sale - fréquence d'excitation, elle provient du fait que la meilleure sensibilité est obtenue à la fréquence pour laquelle le quart de la longueur d'onde dans le sédiment correspond à la longueur de l'élément vibrant. Ainsi, bien que la fréquence de résonance du capteur dans l'air soit de 9,32 kHz, le domaine de fréquences étudié dépend des caractéristiques acoustiques du sédiment et s'étale de

CYCLE ANNUEL ET SURVIE DE QUELQUES VIPÈRES D'EUROPE

Influence des températures exceptionnellement élevées de l'année 1976

Hubert SAINT GIRONS

Laboratoire d'Évolution des Êtres Organisés
Université Pierre et Marie Curie
105, boulevard Raspail, 75006 Paris

REPTILIA
VIPERA
TEMPÉRATURE
CYCLE ANNUEL

RÉSUMÉ. – L'observation régulière, pendant une période de 6 années consécutives (1973-1978) de Vipères vivant dans de larges enclos soumis aux conditions climatiques naturelles en Bretagne, montre que le cycle annuel a été sérieusement perturbé lors de l'été exceptionnellement chaud de l'année 1976. Apparemment, les mâles et les femelles non reproductrices ont atteint dès le début du mois d'août le stade de préhivernage normalement réalisé vers la fin de septembre. La saison d'alimentation fut plus courte, mais la proportion de nourriture ingérée analogue ou plus élevée que d'ordinaire. Toutes les femelles reproductrices, après une parturition précoce, ont eu une longue période d'alimentation et la proportion de nourriture ingérée a été augmentée de 200%. Cependant, malgré l'excellent état apparent des Vipères, beaucoup d'entre elles sont mortes durant l'hiver suivant, particulièrement *V. berus*, l'espèce la plus septentrionale. Ces constatations : 1) montrent que des fluctuations climatiques naturelles de la température peuvent exercer une influence directe importante sur des Reptiles même dans des régions tempérées; 2) suggèrent l'existence, chez les Vipères, de cycles endogènes plus rigides qu'on ne le pensait.

ABSTRACT. – Regular observations, over a period of six consecutive years (1973-1978), of vipers living in large enclosures exposed to natural climatic conditions were carried out in Brittany. They show that the annual cycle was seriously perturbed at the time of an exceptionally hot summer in 1976. To all appearances, males and nonreproductive females reached the prehibernating stage as early at the beginning of August, which is normally reached only in late September. The feeding season was shorter, but the proportion of food ingested the same or greater than usual. After an early parturition, all the reproductive females had a long feeding period and the proportion of food ingested increased by 200%. However, many of the vipers died during the next winter, despite their good external condition. Most of the casualties were among *Vipera berus*, the most northern species. The observations : 1) show that natural climatic fluctuations of temperature can have a direct strong influence on Reptiles, even in temperate regions; 2) suggest that endogenous cycles exist in vipers and that they are more rigid than it was known before.

ANNÉE	TEMPÉRATURE MOYENNE (°C)	DATE DÉBUT PRÉHIVERNAGE	PROPORTION NOURRITURE (g)
1973	14,5	20/09	100
1974	15,2	15/09	110
1975	16,8	10/09	120
1976	21,5	05/08	200
1977	17,1	18/09	115
1978	16,3	12/09	110

L'influence des fluctuations climatiques sur la reproduction et le taux de survie des Reptiles a été étudiée chez plusieurs espèces vivant dans des zones plus ou moins arides (Fitch, 1958; Blair, 1960; Mayhew, 1965; Cogger, 1969; Bradshaw, 1971), mais il existe peu d'informations sur les zones tempérées fraîches. Pourtant les

Reptiles, animaux hétérothermes mais thermophiles, devraient être particulièrement sensibles aux variations de la température et de la durée de l'insolation. Les données à ce sujet portent essentiellement sur les périodes qui précèdent et suivent immédiatement l'hivernage. Chez les Vipères, les dates des dernières sorties à

l'automne et des premières sorties au printemps, ainsi que celles de la période d'accouplement, peuvent varier d'au moins deux semaines d'une année à l'autre, sans que cela entraîne d'ailleurs de conséquence notable à moyen terme (Duguy, 1963; Viitanen, 1967; Prestt, 1971). L'influence des variations climatiques estivales est moins bien connue et l'on a seulement constaté des éclosions ou des parturitions tardives chez divers Reptiles à la suite d'étés frais et pluvieux (Rollinat, 1934; Saint Girons, 1957).

L'année 1976, exceptionnellement chaude et sèche dans l'ouest de la France de mai à août, représente de ce point de vue une expérience naturelle intéressante et il nous a semblé utile de rédiger les observations faites à cette occasion sur un assez grand nombre de Vipères vivant depuis plusieurs années dans des enclos de plein air soumis aux conditions climatiques naturelles.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

L'étude a porté sur quatre espèces : *Vipera berus*, *V. seoanei*, *V. aspis* et *V. ammodytes*, représentées respectivement durant l'année 1976 par 4, 8, 8 et 7 individus adultes et en bon état, dont 15 mâles et 12 femelles à peu près également répartis. Ces animaux provenaient de Loire-Atlantique pour *V. berus*, des Pyrénées-Atlantiques pour *V. seoanei*, de Loire-Atlantique et des Pyrénées pour *V. aspis*, du sud de l'Autriche et du nord de la Yougoslavie pour *V. ammodytes*. Les résultats concernant les différentes étapes du cycle annuel ont été comparés à ceux obtenus lors des années antérieures (1973 à 1975) ou postérieures (1977 et 1978), au cours desquelles ces mêmes espèces étaient représentées dans les mêmes enclos par un nombre d'adultes en bon état, généralement compris entre 5 et 8. Cependant, toutes les informations n'ont pu être recueillies sur tous les sujets et celles des années 1973 et 1978 sont particulièrement incomplètes.

Les Vipères vivaient, parfois depuis 1972, dans quatre enclos de plein air de 2,5 × 3,5 m, simplement entourés de grillage et aménagés de telle sorte, par des plantations d'arbustes, la présence de tas de pierres, d'abris profonds, etc... qu'elles puissent y assurer une thermorégulation normale et y accomplir toutes les étapes de leur cycle annuel. Ce dernier était identique à celui qui a été observé chez les deux espèces (*V. berus* et *V. aspis*) vivant en liberté au voisinage des enclos.

La nourriture consistait essentiellement en petits Rongeurs (Souris, Campagnols et Mulots), fournis *ad libitum*. L'eau de boisson était normalement procurée par la pluie et par la rosée, comme dans la nature, mais en 1976 de petits bacs d'eau furent placés dans les enclos à partir de la mi-juin. Les animaux en usaient peu, mais on peut néanmoins considérer que l'expérience porte essentiellement sur les effets de la température et non de la sécheresse. La température de l'air était enregistrée sous un abri météorologique, à 50 cm de

hauteur et un thermomètre tige (J. Richard) enregistrait la température d'une sonde métallique placée à 1 m au-dessus du sol d'un enclos, ce qui fournissait de bonnes indications sur la durée et l'intensité de l'ensoleillement.

Dans le texte et les tableaux, les moyennes sont suivies de l'erreur standard. Le test t de Student a été utilisé pour comparer les moyennes.

RÉSULTATS

Températures

Les températures moyennes diurnes n'ayant pas une grande signification pour les Reptiles héliothermes, nous avons choisi comme critère le nombre de jours où la température de l'air atteignait ou dépassait un certain niveau (tabl. I). On voit clairement que l'année 1976 a été beaucoup plus chaude que les autres de mai à août, l'année 1977 étant, au contraire, particulièrement froide. En juin, par exemple, la température de l'air a atteint ou dépassé 30 °C pendant 20 jours en 1976, contre 7 en 1975 et 0 les autres années. Durant le reste de la saison d'activité des Vipères, c'est-à-dire les mois de mars, avril, septembre et octobre, la température a été, en 1976, analogue ou légèrement inférieure à celle des autres années.

Tabl. I. — Nombre de jours pendant lesquels la température de l'air a atteint ou dépassé 20-25-30 et 35 °C entre le 1^{er} mai et le 31 août.

Number of days when the air temperature reached 20-25-30 and 35 °C between 1^{er} may and 31 august.

	1973	1974	1975	1977	1978	\bar{x} années normales	1976
20°C et plus	107	103	96	85	96	97,4	112
25°C et plus	65	53	80	31	50	55,8	89
30°C et plus	19	14	17	4	5	11,8	54
35°C et plus	0	0	0	0	0	0,0	11

Comme l'a montré l'étude de la thermorégulation (Saint Girons, 1978), lors des journées les plus chaudes de 1976 la température interne des Vipères n'était pas plus élevée que durant les journées ensoleillées des autres années et se maintenait au niveau de la température préférée qui varie entre 30 et 32,5 °C selon le stade de la digestion, mais est le même pour toutes les espèces. Toutefois, d'une part le nombre des jours ensoleillés a été beaucoup plus grand en 1976, surtout en mai et juin, d'autre part la température restait élevée longtemps après le coucher du soleil. Ce phénomène était particulièrement net dans les abris souterrains dont la température nocturne, à 15 cm de profondeur, a été en juin 1976 supérieure de 4,5 à 6 °C à celle des autres années.

Tabl. II. — Dates des parturitions et du dernier repas chez les différentes espèces. Date moyenne, erreur standard en jours et nombre d'observations.

Date of parturition and last meal in different species (mean date, standard error in days and number of observations).

	<i>V. berus</i>			<i>V. seoanei</i>			<i>V. aspis</i>			<i>V. ammodytes</i>		
	\bar{x}	σ/\sqrt{n}	n	\bar{x}	σ/\sqrt{n}	n	\bar{x}	σ/\sqrt{n}	n	\bar{x}	σ/\sqrt{n}	n
Dates de parturition												
Années normales	26-08 ± 0,8		(5)	21-09 ± 12,2		(3)	27-09 ± 4,3		(10)	22-09 ± 7,2		(6)
1976	03-08 ± 0,0		(2)	27-08		(1)	11-08 ± 1,0		(2)	21-08		(1)
Dates du dernier repas												
Mâles												
Années normales	03-09 ± 2,8		(11)	27-08 ± 44,5		(7)	31-08 ± 3,7		(12)	25-08 ± 1,9		(9)
1976	18-07 ± 6,9		(3)	29-07 ± 4,1		(3)	25-07 ± 3,2		(6)	10-08 ± 3,5		(4)
Femelles non reproductrices												
Années normales	10-09 ± 4,8		(7)	31-08 ± 1,6		(6)	28-08 ± 5,0		(6)	21-08 ± 1,4		(5)
1976				15-08 ± 11,5		(4)	09-08 ± 6,5		(2)	29-07 ± 2,5		(2)

Reproduction

Les dates des premières sorties des Vipères ont, bien entendu, été tout à fait normales en 1976, et il en est de même des dates d'accouplement. Nous ignorons si les dates de l'ovulation, qui se situe d'ordinaire au début du mois de juin, ont été modifiées; c'est toutefois assez peu probable puisque ces dates restent très voisines, sinon identiques, dans toute l'aire de répartition des différentes espèces, de l'Afrique du Nord au cercle polaire et du niveau de la mer à 3 000 m d'altitude. En revanche, les dates de parturition ont été beaucoup plus précoces en 1976, comme on peut le voir Tableau II. La différence est un peu moins grande chez *Vipera berus* qui d'ordinaire met-bas à la fin d'août, que chez les autres espèces dont la parturition, plus tardive, se produit généralement entre la mi-septembre et la mi-octobre en Loire-Atlantique.

Mues

Le nombre et la date des mues varient, chez les mâles selon le type de cycle sexuel, chez les femelles selon le stade du cycle sexuel qui peut être, rappelons-le, annuel, biennal, triennal, voire même quadriennal. Ces cycles des mues des Vipères sont donc assez complexes et, comme ils ont été traités récemment (Saint Girons, 1980), nous nous contenterons de résumer les différences constatées entre 1976 et les autres années. Chez les mâles la première mue eut lieu à la date habituelle, mais la deuxième mue fut plus précoce de $10,4 \pm 1,9$ jours en moyenne, sauf chez *V. berus* où elle fut au contraire légèrement plus tardive. Enfin, l'avance de la troisième mue de *V. ammodytes* a été de 19 jours. Les femelles non reproductrices peuvent être à des stades variés de leur cycle sexuel et notre échantillon s'est révélé trop faible pour déceler une tendance nette. Au contraire, l'influence des conditions climatiques sur la date des mues des femelles reproductrices est nette. En 1976, la

deuxième et dernière mue a été plus précoce en moyenne de 14,5 jours chez *V. berus*, 20 j chez *V. seoanei*, 28 j. chez *V. aspis* et 32 j chez *V. ammodytes*.

Alimentation

La date du premier repas, qui varie de la fin d'avril à la mi-juin selon les individus, le stade du cycle sexuel et la date de la première mue, a été dans l'ensemble un peu plus précoce en 1976, ce qui est dû simplement à ce que les premiers repas tardifs ont eu lieu à la fin de mai et non en juin. En revanche, la date du dernier repas a été beaucoup plus précoce pour toutes les catégories, à l'exception des femelles reproductrices (tabl. II), la plupart des différences étant significatives ($p < 0,01$) malgré le petit nombre des observations. Pour les mâles et les femelles non reproductrices, la fin de la saison d'alimentation s'est située entre 14 et 41 jours plus tôt que d'ordinaire. De ce fait, la durée totale de la saison d'alimentation s'est trouvée nettement raccourcie en 1976 (tabl. III), la différence moyenne variant de 6 jours chez les mâles à 24 jours chez les femelles postparturientes. Il n'en est pas de même pour la quantité de nourriture ingérée qui, en dépit d'une saison d'alimentation plus courte, a été nettement supérieure en 1976 pour toutes les catégories à l'exception des femelles postparturientes (tabl. III et Saint Girons, 1979), les différences étant très significatives ($p < 0,002$).

Le cas des femelles reproductrices, qui ne se nourrissent pas pendant la gestation, est tout différent. Habituellement, *V. berus* ne s'alimente pas au printemps, ou seulement pendant une brève période. Mais la parturition précoce est toujours suivie d'une période d'alimentation automnale au cours de la première quinzaine de septembre. Chez les autres espèces, la période d'alimentation vernale est constante et plus longue mais, les parturitions étant plus tardives, la prise de nourriture à l'automne est exceptionnelle. Nous ne l'avons constatée qu'une fois, chez une femelle de *V. seoanei* qui, ayant

mis-bas le 28 août 1975, s'est alimentée du 5 au 21 septembre. Dans tous les cas, la proportion de nourriture ingérée par les femelles l'année de la reproduction est faible, en moyenne 53% du poids du corps. Or, en 1976, toutes les espèces ont eu des parturitions précoces, suivie d'une période d'alimentation prolongée jusqu'à la fin de septembre. La proportion de nourriture ingérée cette année là (146% du poids du corps en moyenne) a été presque triple de ce qu'elle est d'ordinaire.

Tabl. III. — Durée de la saison d'alimentation (en jours) et quantité de nourriture absorbée (en pourcentage du poids du corps). Moyenne, erreur standard et nombre d'observations.

Duration of feeding period (in days) and the quantity of food absorbed (expressed as a percentage of the body weight). Mean, standard error and number of observations.

	Durée de la période d'alimentation			Proportion de nourriture absorbée		
	\bar{x}	σ/\sqrt{n}	n	\bar{x}	σ/\sqrt{n}	n
Grands mâles adultes						
Années normales	84,3 ± 4,3		(31)	112,7 ± 5,5		(19)
1976	78,2 ± 4,0		(13)	142,1 ± 10,9		(8)
Femelles reproductrices						
<i>V. berus</i>						
Années normales	12,0 ± 1,0		(2)	46,5 ± 1,5		(2)
1976	54,0 ± 7,0		(2)	144,0		(1)
Autres espèces						
Années normales	60,3 ± 7,7		(7)	55,4 ± 8,1		(5)
1976	95,7 ± 1,9		(3)	149,6 ± 7,4		(3)
Femelles postparturientes						
Années normales	135,5 ± 5,3		(6)	276,0 ± 11,7		(5)
1976	111,3 ± 5,6		(3)	289,5 ± 9,9		(2)
Autres femelles						
Années normales	96,9 ± 7,0		(12)	117,4 ± 4,2		(6)
1976	81,5 ± 7,9		(4)	167,0 ± 7,0		(2)

Mortalité et hivernage

Toutes les Vipères — aussi bien les mâles et les femelles non reproductrices qui avaient cessé de se nourrir dès la fin de juillet ou le début d'août, que les femelles reproductrices qui s'étaient alimentées après la mise-bas jusqu'à la fin de septembre — ont mal hiberné. En novembre, les sorties occasionnelles les jours de beau temps n'ont pas été plus nombreuses que d'habitude, mais en décembre, janvier et février les animaux ont continué à sortir fréquemment, ce qui est tout à fait anormal. 2 ont été trouvés morts à l'extérieur en janvier, 2 en février et 3 en mars, tandis que 3 autres sont morts à une date indéterminée dans l'abri principal ou des abris secondaires. Les 7 premiers, au moins, étaient encore gras et dépourvus de signes pathologiques visibles au moment de leur mort. 2 animaux enfin sont morts en avril, après avoir maigri durant le dernier mois.

Au total, sur 27 Vipères en très bon état au début de l'hivernage, 9 sont mortes avant la date normale des premières sorties et 4 au cours des cinq semaines suivantes. Cette mortalité a concerné 33% des mâles (5 sur 15), 100% des femelles postparturientes (5 sur 5) et 29% (2 sur 7) des femelles qui ne s'étaient pas reproduites en 1976. Or, en temps normal, si la mortalité est loin d'être négligeable durant l'hivernage et au début de la période active, elle frappe essentiellement les animaux déjà en mauvais état: femelles postparturientes ne s'étant pas nourries après la mise-bas et individus malades ou ne s'habituant pas à la captivité. Durant l'hivernage, la mort non accidentelle d'un individu qui était en bon état à l'automne est excessivement rare. La mortalité de janvier à avril 1977 est donc tout à fait exceptionnelle, d'autant que les Vipères étudiées vivaient dans les enclos depuis 1 à 7 ans, la durée moyenne de la captivité étant de $3,58 \pm 0,53$ ans pour les morts et de $3,40 \pm 0,46$ ans pour les survivants.

La mortalité de 100% des femelles postparturientes a frappé toutes les espèces, mais si nous ne considérons que les mâles et les femelles non reproductrices, des différences spécifiques apparaissent, avec une mortalité de 67% (2 sur 3) chez *V. berus*, 43% (3 sur 7) chez *V. seoanei*, 33% (2 sur 6) chez *V. aspis* et 0% (0 sur 6) chez *V. ammodytes*.

Populations naturelles

Une mortalité aussi importante que celle que nous avons constatée dans nos enclos devrait, si elle s'y était également produite, avoir des conséquences notables sur les populations naturelles. Lors d'une étude antérieure (Saint Girons, 1975) nous avons dénombré les adultes de plusieurs populations. Pour 4 d'entre elles dont le milieu n'avait pas été trop perturbé entre temps, nous avons repris les dénombrements en avril et mai 1977, pour en comparer les résultats avec ceux obtenus durant la même période en 1974, dernière année des observations antérieures (tabl. IV). La diminution du nombre des Vipères observées est constante et s'élève, pour l'ensemble des populations, à 35% chez *V. berus* (23%

Tabl. IV. — Evolution de populations naturelles de 1974 à 1977 chez *Vipera berus* et *V. aspis*.

Changes in population size from 1974-1977 of Vipera berus and V. aspis.

	<i>Vipera berus</i>			<i>Vipera aspis</i>		
	1974	1977		1974	1977	
Populations	♂ ♀ T	♂ ♀ T		♂ ♀ T	♂ ♀ T	
C (partim)	5 4 9	4 2 6				
E	6 4 10	4 2 6		5 4 9	4 3 7	
I	2 2 4	2 1 3		2 1 3	2 1 3	
L (partim)				9 7 16	7 4 11	
Total	13 10 23	10 5 15		16 12 28	13 8 21	

de mâles et 50% de femelles) et à 25% chez *V. aspis* (19% de mâles et 33% de femelles). Les différences relevées entre les deux dénombrements sont significatives : $p = 0,02$ pour *V. berus* et $0,05$ pour *V. aspis*.

DISCUSSION

En ce qui concerne le cycle annuel des Vipères, l'année 1976 s'est donc traduite par une plus grande précocité, à partir du mois de mai, de toutes les manifestations apparentes du cycle annuel, notamment les mues, la parturition et (sauf chez les femelles reproductrices) la fin de la période d'alimentation. Toutefois, si cette dernière a été plus courte que d'ordinaire, la proportion de nourriture ingérée a été au moins égale (femelles postparturientes), ou nettement supérieure (mâles et femelles non reproductrices ni postparturientes), à la moyenne des autres années. L'arrêt de l'alimentation et l'absence de mues ultérieures laissent à penser que vers le début d'août au plus tard les Vipères avaient terminé la phase active de leur cycle annuel et se trouvaient physiologiquement dans l'état atteint normalement vers la fin de septembre. La manifestation la plus caractéristique de l'hivernage, à savoir le séjour continu dans l'abri, ne s'est cependant pas produite plus tôt que d'ordinaire, mais des sorties répétées ont eu lieu dès décembre et la mort d'animaux en bon état apparent a commencé dès janvier.

Contrairement à ce qui s'était passé pour les autres Vipères, la période d'alimentation a été plus longue que d'habitude en 1976 pour les femelles reproductrices. D'ordinaire, seule *V. berus* dont la parturition est toujours précoce, s'alimente brièvement après la mise-bas, les femelles des autres espèces attendant presque toujours le printemps suivant pour commencer à reconstituer leurs réserves. En 1976, toutes avaient à peu près repris à la fin de septembre leur poids de l'automne précédent. Leur hivernage n'en a pas moins été gravement perturbé et toutes sont mortes avant le 15 avril 1977.

Une plus grande précocité des mues et de la parturition, ainsi que la digestion d'une plus grande quantité de nourriture lors d'une année particulièrement chaude, n'ont rien de surprenant chez des Reptiles. Mais l'arrêt de l'alimentation et des mues dès le milieu de l'été chez les mâles et les femelles non reproductrices, ainsi que les graves perturbations de l'hivernage chez toutes les Vipères et l'importante mortalité qui a suivi, suggèrent l'existence de cycles endogènes beaucoup plus rigides que l'on ne le pensait jusqu'à présent. Tout se passe comme si ces cycles endogènes, après avoir été accélérés par une température élevée, avaient ensuite continué à se dérouler régulièrement, en dépit du fait que les conditions extérieures, notamment la photopériode et la température, ne concordait plus. Les animaux, en déséquilibre par rapport à l'environnement, ont apparemment mal supporté cette situation et beaucoup sont morts. Toute-

fois, les survivants ont eu un comportement normal en 1977, tant en ce qui concerne la reproduction que les mues et l'alimentation. Bien que les femelles reproductrices se soient nourries plus longtemps et plus abondamment que d'ordinaire après leurs mise-bas précoces et aient, de ce fait, abordé l'hivernage en bien meilleur état apparent que les autres années, leur mortalité a été particulièrement élevée.

Le cycle annuel des glandes endocrines a fait l'objet de divers travaux chez *Vipera aspis* (Martoja *et al.*, 1961; Gabe et Saint Girons, 1962; Saint Girons et Duguy, 1962a, b; Duguy, 1963). Pour autant qu'on en puisse juger d'après les seuls critères histophysologiques et en l'absence presque complète d'expérimentation, le tissu adrénal, l'interstitielle testiculaire et au moins une catégorie cellulaire adénohypophysaire donnent des signes de stimulation dès janvier, c'est-à-dire bien avant la fin de l'hivernage, tandis que les autres glandes ou catégories cellulaires endocrines ne reprennent leur activité qu'au moment des premières sorties, en mars ou avril selon les régions. L'été correspond à une période de faible activité endocrinienne, même chez les femelles gestantes, suivie d'une nouvelle, mais brève période de stimulation en septembre, puis d'une involution accentuée qui précède le début de l'hivernage. Nous n'avons évidemment sacrifié aucune Vipère en automne 1976, puisqu'il s'agissait d'animaux destinés à des études écologiques, et les autopsies pratiquées en hiver n'ont pas permis de contrôle histologique. Nous ignorons donc l'état endocrinien de ces animaux et si, d'après les seuls critères comportementaux, on peut raisonnablement supposer que l'involution automnale a été plus précoce en 1976, l'évolution ultérieure reste problématique.

Ainsi que Naulleau (1965, 1973) l'a clairement démontré, *Vipera aspis* au moins est parfaitement capable de vivre et de se reproduire dans des conditions artificielles à peu près constantes : l'hivernage est supprimé, la croissance beaucoup plus rapide et les femelles peuvent avoir jusqu'à deux gestations par an. Ces résultats plaident donc, *a priori*, en faveur d'une assez grande plasticité des cycles endocriniens. Toutefois, lors de recherches ultérieures, le même auteur a constaté que des individus élevés dans ces conditions choisissaient, dès qu'on leur en laissait la possibilité, de passer l'hiver dans des abris extérieurs froids et ne regagnaient éventuellement leurs enclos intérieurs chauffés qu'à partir de mars (Naulleau, 1975). La tendance à un rythme circannuel incluant une période d'hivernage demeure donc forte.

En 1976, les Vipères vivant dans la nature se sont trouvées dans des conditions climatiques très voisines, sinon identiques, à celles des animaux maintenus en enclos. Toutefois, pendant plusieurs mois la rosée a été leur seule source d'eau et leur alimentation était sans doute moins régulière. Tous les animaux observés à l'automne n'en étaient pas moins dans un très bon état apparent et, dès la fin de septembre, il n'était plus possible de distinguer les femelles postparturientes des autres. Nous ne savons malheureusement pas si ces animaux ont subi en hiver une mortalité comparable à

celle des sujets captifs. La diminution notable des populations entre 1974 et 1977 plaide en ce sens, d'autant qu'elle a touché davantage les femelles que les mâles et *V. berus* que *V. aspis*. Appliquées aux adultes, au moment des premières sorties et de la période d'accouplement, les méthodes de dénombrement sont assez fiables, surtout à titre comparatif. Toutefois, les modifications observées se sont produites en trois ans et rien ne prouve qu'elles soient dues exclusivement, ou même principalement, aux conditions climatiques de l'année 1976. Cette explication reste simplement plausible et non contredite par les constatations.

Parmi les quatre espèces étudiées ici, deux vivaient à proximité des enclos : *V. berus* qui se trouve à l'extrême limite sud de son aire de répartition en plaine et *V. aspis* qui, au contraire, est à sa limite septentrionale et s'étend au sud jusqu'en Sicile. *V. seoanei* est localisée au nord-ouest de la Péninsule Ibérique, dans une zone de climat atlantique doux et humide, mais plus chaud qu'en Bretagne, tandis que *V. ammodytes*, plus méditerranéenne, est répandue du nord-ouest de l'Italie à la Syrie. La limite sud de l'aire de répartition en plaine de ces différentes espèces se situe approximativement au niveau de 48° lat. nord pour *V. berus*, 42° pour *V. seoanei*, 37° pour *V. aspis* et 35° pour *V. ammodytes*. On peut remarquer que, sauf pour les femelles postparturientes où elle atteint toujours 100 %, la mortalité durant l'hiver 1976 est d'autant plus faible que l'espèce considérée a une répartition plus méridionale, puisqu'elle est, respectivement, dans le même ordre, de 67 %, 43 %, 33 % et 0 %. Certes, du fait de la faiblesse de l'échantillon, les différences ne sont statistiquement significatives qu'entre les deux extrêmes, mais les résultats suggèrent cependant que les espèces méridionales et surtout méditerranéennes sont plus aptes à supporter un été exceptionnellement chaud et les perturbations dans le déroulement du cycle annuel qui en résultent. Pourtant, les sujets d'expérience provenaient de régions dont les climats ne sont pas tellement différents les uns des autres, les étés étant simplement un peu plus chauds dans les Pyrénées-Atlantiques et dans le sud de l'Autriche que dans la Loire-Atlantique. S'il existe sans doute une certaine adaptation des différentes populations aux conditions locales, les différences spécifiques restent très supérieures, et ceci bien que la température préférée soit la même chez toutes les Vipères européennes.

BIBLIOGRAPHIE

BLAIR, W.F., 1960. The Rusty Lizard : a Population Study. Univ. of Texas Press, Austin.

- BRADSHAW, S.D., 1971. Growth and mortality in a field population of *Amphibolurus* lizards exposed to seasonal cold and aridity. *J. Zool. (Lond.)*, **165** (1) : 1-25.
- COGGER, H.G., 1969. A study of the ecology and biology of the Mallee Dragon (*Amphibolurus fordii*) and its adaptations to survival in an arid environment. Thesis, Macquari University, Australia.
- DUGUY, R., 1963. Biologie de la latence hivernale chez *Vipera aspis* L. *Vie Milieu*, **14** (2) : 311-443.
- FITCH, H.S., 1958. Natural history of the six-lined racerunner (*Cnemidophorus sexlineatus*). *Univ. Kans. Publ. Mus. Nat. Hist.*, **11** (1) : 11-62.
- GABE, M. et H. SAINT GIRONS, 1962. Données histophysiologiques sur l'élaboration d'hormones sexuelles au cours du cycle reproducteur chez *Vipera aspis* (L.). *Acta anat.*, **50** (1) : 22-51.
- MARTOJA, M., R. DUGUY et H. SAINT GIRONS, 1961. Données histologiques sur les variations de la glande surrénale au cours du cycle annuel chez *Vipera aspis* L. *Arch. Anat. Microsc. Morphol. exp.*, **50** (2) : 233-249.
- MAYHEW, W.W., 1965. Reproduction in the sand-dwelling lizard *Uma inornata*. *Herpetologica*, **21** (1) : 39-55.
- NAULLEAU, G., 1965. La biologie et le comportement prédateur de *Vipera aspis* au laboratoire et dans la nature. *Bull. biol. Fr. Belg.*, **99** (4) : 395-524.
- NAULLEAU, G., 1973. Reproduction twice in one year in a captive viper (*Vipera aspis*). *Br. J. Herpetol.*, **5** (1) : 353-357.
- NAULLEAU, G., 1975. Cycle d'activité de *Vipera aspis* (L.) et choix entre des conditions climatiques naturelles et artificielles. *Vie Milieu*, **25** (1C) : 119-136.
- PRESTI, I., 1971. An ecological study of the viper *Vipera berus* in southern Britain. *J. Zool. (Lond.)*, **164** (2) : 373-418.
- ROLLINAT, R., 1934. La vie des Reptiles de la France centrale. Delagrave, Paris.
- SAINT GIRONS, H., 1957. Le cycle sexuel de *Vipera aspis* (L.) dans l'ouest de la France. *Bull. biol. Fr. Belg.*, **91** (3) : 284-350.
- SAINT GIRONS, H., 1975. Coexistence de *Vipera aspis* et de *Vipera berus* en Loire-Atlantique : un problème de compétition interspécifique. *Terre Vie*, **29** (3) : 590-613.
- SAINT GIRONS, H., 1978. Thermorégulation comparée des Vipères d'Europe. Etude biotéléométrique. *Terre Vie*, **32** (2) : 417-440.
- SAINT GIRONS, H., 1979. Les cycles alimentaires des Vipères européennes dans des conditions semi-naturelles. *Ann. Biol. anim. Biochim. Biophys.*, **19** (1A) : 125-134.
- SAINT GIRONS, H., 1980. Le cycle des mues chez les Vipères européennes. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **105** : 551-559.
- SAINT GIRONS, H. et R. DUGUY, 1962a. Données histophysiologiques sur le cycle annuel de l'hypophyse chez *Vipera aspis* (L.). *Zeit. Zellforsch.*, **56** (4) : 819-853.
- SAINT GIRONS, H. et R. DUGUY, 1962b. Données histologiques sur le cycle annuel de la glande thyroïde chez les Vipères. *Gen. Comp. Endocrin.*, **2** (4) : 337-346.
- VIITANEN, P., 1967. Hibernation and seasonal movements of the viper, *Vipera berus berus* (L.), in southern Finland. *Ann. Zool. Fennici*, **4** : 472-548.

Accepté le 1^{er} octobre 1979

EGG LAYING IN TWO POPULATIONS OF *ACARTIA CLAUSI* EXPOSED TO DIFFERENT DEGREES OF POLLUTION

M. MORAITOU-APOSTOLOPOULOU and G. VERRIOPOULOS

Zoological Laboratory University of Athens - Greece

PLANKTON
COPEPODES
PONTE
POLLUTION
ADAPTATION

RÉSUMÉ. — La fécondité du Copépode pélagique *Acartia clausi* a été étudiée dans différentes conditions expérimentales au laboratoire. Les *Acartia* appartenaient à 3 générations annuelles différentes de 2 populations, l'une vivant dans la région très polluée de la baie d'Elefsis, et l'autre dans une région relativement propre. La population adaptée aux conditions de pollution a pondé dans tous les cas un nombre d'œufs supérieur. Nous n'avons pas observé de différences significatives dans la fécondation des 3 générations d'*Acartia*. Les différentes conditions de laboratoire (présence-absence de nourriture, photopériode, nature spécifique des Algues servant de nourriture) ne paraissent pas particulièrement influencer la fécondité. Le nombre d'œufs pondus semble être principalement lié au mode de vie antérieur aux expériences, alors que les conditions expérimentales semblent jouer un rôle secondaire.

PLANKTON
COPEPODS
EGG-LAYING
POLLUTION
ADAPTATION

ABSTRACT. — The importance of egg-laying of the planktonic Copepod *Acartia clausi* has been studied under various experimental conditions. The specimens of *Acartia* used belonged to 3 different annual generations and 2 populations : one living in the heavily polluted area of Elefsis Bay, the other living in a relatively clean area of the Saronic gulf. The pollution-adapted population of *Acartia* has a higher reproductive capacity presenting always higher numbers of eggs laid. No significant seasonal variation of the importance of egg laying has been observed between the *Acartia* belonging to different annual generations. Various experimental conditions (presence or absence of food, light conditions, specific nature of food) do not seem to significantly alter the egg output. The number of laid eggs seems to be mainly determined by the previous life history of the animals and to a lesser degree by the « laboratory conditions ».

INTRODUCTION

The fecundity of planktonic organisms constitutes a basic parameter in the estimation of secondary production as it influences recruitment within a population...

The intensity of egg-laying is determined by genetic factors, but it also seems to be influenced by the environmental conditions. For the pelagic Copepods it has often been mentioned that food plays a major role in the induction and intensity of egg-laying (Comita and Anderson, 1959; Marshall and Orr, 1952; Gaudy, 1971, 1974; Valentin, 1972).

Furthermore it seems that not only the quantity but also the quality of phytoplankton present plays a role in Copepod fecundity (Marshall and Orr, 1952; Gaudy, 1971).

Finally, Gaudy (1971) noticed a seasonal variation in the importance of egg-laying in three neritic Copepods (*Temora stylifera*, *Centropages typicus* and *Acartia clausi*).

As the interaction of all mentioned factors controls the egg production, which is at the basis of production and seasonal variation of a planktonic population, an experimental study on the fecundity of the very com-

mon planktonic form *Acartia clausi* was undertaken with animals collected in the Saronic gulf.

The Saronic gulf (gulf of Athens), an extension of the South Aegean sea, is an area of particular socioeconomic importance. The North-east part of this gulf (Elefsis-Keratsini bay) is considered as a heavily polluted area because of industrial effluents from a flourishing industry around the bay and of organic matter from the main sewage outfall of Athens and Piraeus.

High concentrations of trace elements in the Elefsis bay sediments have been reported recently (Grimanis *et al.*, 1976).

Research on the content of sediments of the Saronic gulf (Pavlou and Dexter, 1973) and also planktonological studies (Moraitou-Apostolopoulou, 1974, 1976; Kiortsis and Moraitou-Apostolopoulou, 1975; Moraitou-Apostolopoulou and Kiortsis, 1976) have shown that, although the northern part of the gulf is heavily polluted, southwards the influence of pollution sources is reduced and the south Saronic gulf can be considered as a relatively clean area.

Acartia clausi, a common planktonic form all over the Mediterranean and the Aegean Sea, constitutes a basic element of the zooplanktonic community of the Saronic gulf (it constitutes 30% of the total zooplankton numbers (Moraitou-Apostolopoulou, 1974)). *Acartia* exhibits a pronounced seasonal variation, being abundant during the cold period and diminishing in numbers with rising sea water temperatures. In the heavily polluted Elefsis bay it becomes very abundant and is the dominant component of the very rich winter zooplankton: In view of its high biomass and rapid generation times, *Acartia* may be considered as a very important primary consumer.

In the Mediterranean waters the number of annual generations of *Acartia* has been found to fluctuate from 4 at the Adriatic sea (Vucetic, 1957) to 8 for the Black Sea (Porumb, 1968).

This study of the reproductive potential of *Acartia* at the Laboratory contributes to a better understanding of population dynamics in nature. This paper is part of a larger study on physiology and quantitative biology of *A. clausi*, the influence of pollution on the physiological mechanisms and the seasonal variability of different physiological processes.

MATERIAL AND METHOD

A. clausi was collected using a WP2 plankton net at two areas of the Saronic gulf: a) inside the heavily polluted Elefsis bay and b) in a relatively clean area situated about 25 km S.E. of Elefsis bay.

The sampling was performed at 3 different hydrological periods: a) between January and March 1977, mean surface temperature of 14 °C (cold period); b)

between June and July 1977, mean temperature of 22 °C (warm period); c) between October and November 1977, mean temperature of 18 °C (intermediate period).

We fixed the sampling periods in order to be able to catch 3 different generations of *Acartia*.

The sorting of *Acartia* (only adult females) was performed immediately after the return to the Laboratory, under a binocular microscope. All experiments were conducted in constant temperature rooms at the following temperatures: 14 ± 0.5 °C for the cold period, 18 ± 0.5 °C for the intermediate period and 22 ± 0.5 °C for the warm period. The experimental temperatures represent the mean water temperature of each experimental period and were chosen in order to exert the minimum thermal disturbance to the animals and facilitate the extrapolation of laboratory data to nature.

The food used in the experiments was a mixture (about 5.10⁴ cells/ml) of 4 phytoplanktonic species (*Phaeodactylum tricornutum*, *Nitzschia clostericum*, *Skeletonema costatum*, *Exuviaella baltica*) grown in monospecific cultures. In addition for the *Acartia* of the warm period the four phytoplanktonic species were used separately as food.

The light regime was an alternance of 12 hours of light-dark (5 × 14 Watt). For the animals of the warm and intermediate period we performed also experiments with continuous light or dark.

For every experimental set 30 *Acartia* were placed individually in glass coppers filled with 50 ml of sea water filtered previously with Millipore filters and autoclaved. The experimental jars were covered with aluminium foil (sheets) and observed every 24 hours. All eggs released were counted under a binocular microscope.

The results were tested statistically by the paired t-test.

RESULTS AND DISCUSSION

Although the mean survival of the females at the laboratory exceeded 10 days, egg-laying was restricted to the first 5-6 days with a usually declining rate.

The egg production of the 3 sampling periods under the different experimental conditions is shown in Tables I, II.

In all cases the number of eggs produced was small. The number of counted eggs must be inferior by about 15% to the real number of eggs released because of the cannibalism observed in *Acartia*. This percentage was established by preliminary experiments. Furthermore the prior conditions of existence of the females used here are unknown but it is certain that some must have lived out part of their adulthood and already produced a portion of their potential eggs.

To determine experimentally the potential output of females, as it might exist in nature, would require heal-

Exp. days	Mean No of eggs/Cop/day area	
	polluted	non polluted
1	4.0 ± 1.3	3.0 ± 0.03
2	5.39 ± 2.03	1.0 ± 0.04
3	7.0 ± 1.04	3.6 ± 1.07
4	3.0 ± 0.05	1.5 ± 1.08
5	2.5 ± 0.07	1.33 ± 0.05
6	0	0
Total	21,89	10,43

b) Warm period (June to July)

Exp. days	Mixture of food, light-dark Mean No of eggs/Cop/day area		Without food, light-dark Mean No of eggs/Cop/day area		With food, 24 h light Mean No of eggs/Cop/day area		With food, 24 h dark Mean No of eggs/Cop/day area	
	polluted	non polluted	polluted	non polluted	polluted	non polluted	polluted	non polluted
1	10.67 ± 2.03	2.0 ± 0.03	12.33 ± 2.03	2.33 ± 0.05	5.0 ± 1.32	4.0 ± 0.60	11.0 ± 0.60	4.0 ± 1.04
2	4.0 ± 1.82	3.7 ± 0.81	6.0 ± 0.03	2.0 ± 0.03	8.0 ± 0.30	3.0 ± 0.35	1.5 ± 0.07	3.0 ± 1.01
3	4.33 ± 1.02	2.3 ± 0.09	2.66 ± 1.3	1.66 ± 0.57	4.0 ± 0.35	2.5 ± 0.70	3.0 ± 0.03	1.5 ± 0.07
4	2.0 ± 0.03	1.0 ± 0.02	1.0 ± 0.02	1.2 ± 0.03	0	1.0 ± 0.01	2.0 ± 0.02	1.33 ± 0.50
5	0	1.0 ± 0.03	1.0 ± 0.1	0.8 ± 0.01	0	0	1.3 ± 0.01	1.0 ± 0.06
6	0	0	0	0	0	0	0	0
7	0	0	0	0	0	0	0	0
Total	21.0	10.0	22.99	7.99	17.0	10.5	18.8	10.83

c) Intermediate period (October to November)

Exp. days	With food, dark-light Mean No of eggs/Cop/day area		Without food, dark-light Mean No of eggs/Cop/day area		With food, 24 h light Mean No of eggs/Cop/day area		With food, 24 h dark Mean No of eggs/Cop/day area	
	polluted	non polluted	polluted	non polluted	polluted	non polluted	polluted	non polluted
1	7.21 ± 0.3	6.25 ± 0.2	14.0 ± 3.0	8.38 ± 1.7	4.0 ± 1.1	1.33 ± 0.05	5.66 ± 1.05	5.0 ± 1.7
2	6.57 ± 0.2	2.67 ± 0.3	6.0 ± 1.1	6.0 ± 0.9	2.66 ± 0.7	1.0 ± 0.02	3.0 ± 0.9	5.0 ± 1.0
3	5.40 ± 0.7	2.0 ± 0.1	4.0 ± 3.8	2.1 ± 0.8	1.33 ± 0.08	0	5.0 ± 1.6	1.0 ± 0.08
4	5.20 ± 0.6	2.60 ± 0.1	1.0 ± 1.2	1.9 ± 0.1	1.56 ± 0.09	0	1.0 ± 0.07	0
5	2.0 ± 0.1	1.0 ± 0.08	1.66 ± 0.09	0	0	0	1.0 ± 0.2	0
6	0	0	1.0 ± 0.03	0	0	0	0	0
7	0	0	0	0	0	0	0	0
Total	26.38	14.52	27.66	18.38	9.55	2.33	15.66	11.0

a) Warm period (June to July), with food, light-dark.

Exp. days	<i>Skeletonema costatum</i> area		<i>Phaeodactylum tricornutum</i> area		<i>Exuviella baltica</i> area		<i>Nitzschia clostericum</i> area	
	polluted	non polluted	polluted	non polluted	polluted	non polluted	polluted	non polluted
1	9.0 ± 1.3	4.0 ± 0.2	8.75 ± 1.7	4.0 ± 0.2	10.75 ± 1.7	3.0 ± 1.1	6.25 ± 1.5	2.0 ± 0.1
2	3.7 ± 0.6	3.1 ± 1.1	5.0 ± 1.1	1.5 ± 0.03	2.30 ± 0.08	1.75 ± 0.5	3.0 ± 0.4	1.5 ± 0.02
3	1.0 ± 0.03	3.2 ± 0.2	4.0 ± 0.2	2.0 ± 0.02	2.75 ± 0.06	1.0 ± 0.06	4.0 ± 0.2	1.5 ± 0.01
4	0	0	2.0 ± 0.03	0	0	1.33 ± 0.04	0	1.0 ± 0.04
5	0	0	0	0	0	1.0 ± 0.03	0	1.0 ± 0.02
6	0	0	0	0	0	1.0 ± 0.01	0	0
7	0	0	0	0	0	1.0 ± 0.03	0	0
Total	13.7	10.3	19.75	7.5	15.8	10.08	13.25	7.0

thy animals newly moulted to adulthood and fully inseminated, which can only be provided by laboratory cultures.

In all experiments the number of eggs laid by the *Acartia* adapted to the polluted environment was higher than that of the *Acartia* living in the non-polluted area. These differences proved statistically significant in most cases.

The increased fecundity of *Acartia* of Elefsis that has also been observed during previous experiments (Moraitou-Apostolopoulou and Verriopoulos, 1979) reflects either a genetic factor or the response to polluted environmental conditions at which the *Acartia* of Elefsis has grown and is adapted.

The observation that the fecundity of *Acartia* living at the polluted area is increased when small doses of copper are added to the culture medium, provide some evidence that for the pollution-adapted population of *Acartia* the pollution conditions favour an increase in egg laying.

The increased numbers of eggs laid by the *Acartia* of Elefsis bay must constitute an important contribution to the abundance of this form in this bay.

Comparing the egg production of the 3 sampling periods under the same experimental conditions: with food (mixture of the 4 phytoplanktonic species) and alternance of 12 hours light-dark, the *Acartia* of both areas demonstrated very little fluctuations in their egg production and a small increase was observed for both areas during the intermediate period.

The little seasonal fluctuation in the numbers of eggs produced by *Acartia* was surprising enough because, in nature, during the warm period, *Acartia* is scarce in the plankton samples, while during the intermediate period a clear quantitative decrease of the very abundant winter population is observed.

The scarcity of *Acartia* in nature during the warm period could be related to the observation that during the warm period the lowest hatching rate of the 3 experimental periods was observed. During the cold period a relatively high hatching percentage was noticed (75% for the *Acartia* of the polluted area and 70% for the *Acartia* of the non polluted area). During the warm and intermediate period an abrupt decrease of egg hatching was observed (about 30% for the *Acartia* of the warm period and 45% of the intermediate). It seems possible that in nature the unhatched eggs sink to the bottom where they remain in a state of dormancy.

Resting eggs of Copepods are known in freshwater. Cooley (1971); Zillioux and Gonzalez (1972); and Kasahara *et al.* (1974) discovered abundant numbers of marine Copepods (including *A. clausi*) resting eggs in sea bottom muds. The resting eggs must play an important role in the repopulation of sea areas (especially for the fairly enclosed Elefsis bay) after the seasonal disappearance of planktonic species. Gaudy (1971) noticed a seasonal variation of the importance of egg laying of *A. clausi* with a maximum during May but the restricted numbers of observations made this author doubtful

about the validity of these observations. The fact that the egg laying was carried out in the Laboratory at the same temperature for all seasons also complicates the extrapolation of Laboratory data to nature.

Starvation experiments were carried out with females collected during both the warm and intermediate period, in order to determine the effect of food on egg production. The absence of food does not seem to exert a net influence on egg laying. The numbers of eggs laid with and without food presented small fluctuations; for the pollution-adapted population a small increase of the eggs laid was noticed. All differences in egg production proved statistically insignificant. It has often been referred to in the literature that the induction and importance of egg laying is related to phytoplankton abundance (Marshal and Orr, 1952; Edmonson *et al.*, 1962). Gaudy (1971, 1974) noticed an increase in egg production of *A. clausi* placed in various phytoplankton concentrations, at the lower range of food concentrations.

The observed slight differences in the egg production between fed and starved animals may be attributed either to the relative independence of this omnivorous form from the phytoplankton, or to the hypothesis that egg laying is mainly determined by the previous history of the organism in nature and not to the conditions of the laboratory.

There are few studies on the effects of light, other than photoperiod on population dynamics. Buikema (1973a) demonstrated that the light intensity significantly affects both the number of young per brood and the total offspring of *Daphnia* sp. Sorgeloos (1975) noticed that *Artemia salina* has a significantly higher reproductive capacity in darkness than under light conditions.

For the animals of the intermediate period and for both sampling areas the alternance dark-light seems to be the ideal light condition for egg production and a decrease of the importance of egg laying was observed when the animals were placed in continuous dark or continuous light. The differences proved significant only for the polluted area: between dark-light and dark: 95% level, $t = 2,77$ d.f. = 4 and between dark-light and light: 99,99% level $t = 22,07$ d.f. = 3.

The warm-adapted *Acartia* seems less influenced by the light conditions and presents small differences in egg laying under different light conditions.

The importance of egg laying of the warm-adapted *Acartia* was studied when fed with qualitatively, different food. The *Acartia* of the unpolluted area presented small differences in egg laying when fed with the 4 monospecific cultures. *Acartia* of the polluted area presented greater, but still insignificant variations: reduction when fed with *Skeletonema*, *Exuviaella* and *Nitzschia*, and an increase when fed with *Phaeodactylum*. Thus the *Acartia* of the polluted area seems more influenced by the quality of food than the *Acartia* living at the unpolluted area. Gaudy (1971) also states that the specific nature of algal cells used as food influences the importance of egg laying.

Although some differences in the importance of egg laying has been observed under various experimental conditions in the laboratory, it appears that the importance of egg laying in *Acartia* is mainly determined by the previous history of the organism in nature and to a lesser degree by the laboratory conditions.

Results of this study indicate that the two populations of *Acartia clausi* adapted to different pollution conditions present differences in their reproductive potential. These differences could be the result of a slow physiological adaptation or have a genetic base suggesting that there may be two physiological races.

It is important to notice that during previous studies the *Acartia* of the polluted area was found to present higher longevity, higher feeding rates, increased thermal tolerance (Moraitou-Apostolopoulou and Verriopoulos, 1980, 1981 a, b), as well as increased resistance to heavy metal stress (Moraitou-Apostolopoulou, 1978, Moraitou-Apostolopoulou and Verriopoulos, 1979; Moraitou-Apostolopoulou *et al.*, 1979).

LITERATURE CITED

- BUIKEMA, A.J., JR., 1973. Some effects of light on the growth, molting, reproduction and survival of the Cladoceran *Daphnia pulex*. *Hydrobiologia*, **41**: 391-418.
- COMITA, G.W. and G.C. ANDERSON, 1959. The seasonal development of a population of *Diatomus ashlandi* and related phytoplankton cycles in Lake Washington. *Limnol. Oceanogr.*, **4**: 37-52.
- COOLEY, J.M., 1971. The effect of temperature on the development of resting eggs in *Diaptomus oregonensis* (Copepoda, Calanoida). *Limnol. Oceanogr.*, **16**: 921-926.
- EDMONSON, W.T., G.W. COMITA and G.G. ANDERSON, 1962. Reproductive rate of Copepods in nature and its relation to phytoplankton populations. *Ecology*, **43**: 625-634.
- GAUDY, R., 1971. Etude expérimentale de la ponte chez trois espèces de Copépodes pélagiques (*Centropages typicus*, *Acartia clausi* et *Temora stylifera*). *Mar. Biol.*, **9** (1): 65-70.
- GAUDY, R., 1974. Feeding four species of Pelagic Copepods under experimental conditions. *Mar. Biol.*, **25**: 125-141.
- GRIMANIS, A.P., VASSILAKI-GRIMANI, M. and G.B. GRIGGS, 1976. Pollution studies of trace elements in sediments from the upper Saronikos gulf, Greece. Proc. Int. Conf. on modern trends in activation analysis, München, 1 September 1976: 675-684.
- KASAHARA, S., UYE, S. and T. ONBE, 1974. Calanoid Copepods eggs in sea-bottom muds. *Mar. Biol.*, **26**: 167-171.
- KIORTSIS, V. and M. MORAITOU-APOSTOLOPOULOU, 1975. Marine Cladocera (Crustacea) in the eutrophicated and polluted Saronic Gulf, Greece. *Isr. J. Zool.*, **24**: 71-74.
- MARSHALL, S.M. and A.P. ORR, 1952. On the biology of *Calanus finmarchicus* V.I.I. Factors affecting egg-production. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **30**: 527-547.
- MORAITOU-APOSTOLOPOULOU, M., 1974. An ecological approach to the systematic study of planktonic Copepods in a polluted area (Saronic gulf, Greece). *Boll. Pesca Piscic. Idrobiol.*, **29**: 29-47.
- MORAITOU-APOSTOLOPOULOU, M., 1976. Etude comparative du zooplancton superficiel (0-100 cm) à une zone hautement polluée et une autre relativement propre (golfe Saronique - Grèce). *Rapp. comm. int. Mer. Médit.*, **23**: 59-60.
- MORAITOU-APOSTOLOPOULOU, M., and V. KIORTSIS, 1976. Etude comparative des Cladocères du premier mètre de l'eau de mer recueillis dans une zone polluée et une autre relativement propre. *Rev. Int. Ocean. Med.*, **43**: 37-45.
- MORAITOU-APOSTOLOPOULOU, M., 1978. Acute toxicity of copper to a Copepod. *Marine Pollution Bulletin*, **9** (10): 278-280.
- MORAITOU-APOSTOLOPOULOU, M. and G. VERRIOPOULOS, 1979. Some effects of sublethal concentrations of copper on a marine Copepod. *Marine pollution bulletin*, **10** (3): 88-92.
- MORAITOU-APOSTOLOPOULOU, M., G. VERRIOPOULOS and P. PALLA, 1979. Temperature and adaptation to pollution as factors influencing the acute toxicity of cadmium to the planktonic Copepod, *Acartia clausi*. *Téthys.*, **9** (2): 97-101.
- MORAITOU-APOSTOLOPOULOU, M., G. VERRIOPOULOS and P. LENTZOU, 1979. Effects of sub-lethal concentrations of cadmium as possible indicators of cadmium pollution for two populations of *Acartia clausi* (Copepoda) living in two differently polluted areas. *Bull. Env. Contam. Tox.*, **23**: 1-5.
- MORAITOU-APOSTOLOPOULOU, M. and G. VERRIOPOULOS, 1980. Feeding activity of three annual generations of unperturbed and pollution-impacted *Acartia clausi* (Copepoda) populations in Saronikos gulf (Greece). *Rev. intern. Océanogr. Med.*, **63**: 29-39.
- MORAITOU-APOSTOLOPOULOU, M. and G. VERRIOPOULOS, 1981 a. The longevity of three annual generations of unperturbed and pollution impacted *Acartia clausi* (Copepoda) populations in Saronikos gulf (Greece). *Hydrobiologia*, **77**: 7-15.
- MORAITOU-APOSTOLOPOULOU, M. and G. VERRIOPOULOS, 1981 b. Thermal tolerance of two populations of *Acartia clausi* (Copepoda) living at differently polluted areas. *Hydrobiologia*, **77**: 3-6.
- PAVLOU S.P. and R.N. DEXTER, 1973. Distribution patterns of chlorinated hydrocarbons in sediments from southern Greece. Presented at the A. int. Symp. of Greek Scientists Athens 22-30 August.
- PORUMB, F.L., 1968. Contribution à l'étude de la reproduction, du développement et de la répartition des Copépodes pélagiques dans la zone néritique du littoral roumain de la mer Noire (*Acartia clausi*, Giesbr. et *Centropages kroyeri*, Giesbr.). *Trav. Mus. Hist. Nat. Grigora Antipa*, **8**: 243-250.
- SORGELOOS, P., 1975. The influence of light on the reproductive capacity of the brine shrimp, *Artemia salina*, L. Pres. at the 11th European Symp. Marine Biology, Ostand.
- VALENTIN, J., 1972. La ponte et les œufs chez les copépodes du Golfe de Marseille. *Téthys*, **4** (2): 349-390.
- VUCETIC, T., 1957. Zooplankton investigations in the Sea Water Lakes « Malo Jezero » and « Veliko Jezero » on the island of Mljet (1952-1954). *Acta Adriatica*, **6** (4): 51 p.
- ZILLIOUX, E.J. and J.G. GONZALEZ, 1972. Egg dormancy in a neritic calanoid Copepod and its implications to overwintering in boreal waters. In: Fifth European Marine Biology symposium Ed. B. Battaglia, Padua and London, Piccini Ed., 217-230.

Accepté le 23 novembre 1979

SUR L'ÉCOLOGIE DU SCORPION BUTHIDAE : *TITYUS TRIVITTATUS FASCIOLATUS* PESSOA, 1935

Wilson LOURENÇO *

Laboratoire de Zoologie - Ecole Normale Supérieure
46, rue d'Ulm - 75005 Paris - France

SCORPION
ÉCOLOGIE
TERMITIÈRE
CERRADO
BRÉSIL

RÉSUMÉ. - Cet article est une contribution à la connaissance écologique de *Tityus trivittatus fasciolatus* Pessoa, 1935. La présente étude a été réalisée sur une population des « Cerrados » de la région du District Fédéral (Brésil). Une référence particulière est faite à quelques données concernant l'habitat, le biotope, le comportement alimentaire, les ennemis, la notion de territoire, la densité de population et le sex-ratio.

SCORPION
ECOLOGY
TERMITE-MOUND
CERRADO
BRAZIL

ABSTRACT. - This article is a contribution to the ecological knowledge of *Tityus trivittatus fasciolatus*, Scorpion from central Brazil. Special reference is made for some data concerning the habitat, biotope, feeding behaviour, enemies, territory, population density and sex-ratio.

INTRODUCTION

Les scorpions néotropicaux sont assez mal connus en ce qui concerne leur écologie.

Tityus trivittatus fasciolatus, décrit par Pessoa en 1935, de Vianópolis dans l'Etat de Goiás au Brésil était, jusqu'à présent, pratiquement inconnu dans ce domaine.

Pendant une période d'environ 5 ans, nous avons travaillé dans la région du District Fédéral (Brésil), où se trouve une population très importante de cette espèce; ceci nous a permis d'étudier, sur le terrain, plusieurs aspects de son écologie.

Les résultats présentés, sont l'extrait du chapitre consacré à l'écologie de *Tityus trivittatus fasciolatus* dans notre thèse de doctorat du 3^e cycle, soutenue à l'Université de Paris VI en 1978.

Habitat et biotope : les termitières

La population de *Tityus trivittatus fasciolatus* étudiée habite une région caractérisée par une végétation du

type Cerrado, savane différente toutefois des savanes africaines. Les régions des Cerrados peuvent être subdivisées en divers types, quelquefois difficiles à définir. Au cours de notre étude, nous utilisons la division suivante :

- a) Cerrado, caractérisé par des savanes très boisées avec des arbres de taille moyenne ou grande (Pl. I/1).
- b) Campo-cerrado, caractéristique de la végétation du Brésil central; savanes plus ou moins boisées, avec des arbres, en général de taille moyenne ou petite et une couverture de graminées (Pl. I, 2).
- c) Campo-sujo, constitué de savanes très faiblement boisées à tapis dense et continu de graminées, peuplées d'arbres en général de petite taille et assez espacés (Pl. I, 3).

Nous pourrions encore signaler les « Matas ciliares » ou forêts galeries, formations végétales accompagnant les rivières et les petits ruisseaux des Cerrados; ces forêts sont des « doigts » de la forêt amazonienne pénétrant dans les Cerrados le long des rivières.

Dans notre étude, les formations de type Campo-cerrado et Campo-sujo sont de grand intérêt car les Scorpions y vivent presque exclusivement.

* Attaché au Laboratoire de Zoologie (Arthropodes) du Muséum National d'Histoire Naturelle.

Dans le Campo-sujo, l'abri ou biotope typique de *Tityus trivittatus fasciolatus* est la termitière d'*Armitermes* sp. (Vellard, 1932/34; Bücherl, 1953; Lourenço, 1975a), qui prédomine par rapport aux autres termitières (Pl. I/4). En vérité, nous croyons que, seule, la termitière d'*Armitermes* sp. offre les conditions idéales pour les Scorpions et même les autres hôtes de cet abri. Cette termitière, qui présente une jonction avec la surface du sol, très peu compacte, est d'accès facile pour les Scorpions et d'autres hôtes.

Le nombre de termitières d'*Armitermes* sp. varie selon les surfaces observées. Nous croyons utile de séparer les termitières en trois types, selon la taille et les conditions de conservation :

- a) Termitières « jeunes » ayant 20 à 30 cm de diamètre.
- b) Termitières « adultes » n'ayant pas dégénéré : 40 à 70 cm de diamètre environ.
- c) Termitières « anciennes », plus ou moins dégénérées, d'environ 70 cm à 1 m de diamètre.

Bien sûr, pour chaque cas mentionné ci-dessus, on peut trouver des exceptions; toutefois, cette division, bien que théorique, permet de mieux comprendre certains aspects de l'écologie.

Les Scorpions adultes se rencontrent dans les trois types de termitières, mais plus particulièrement dans les termitières de type b. Dans celle du type c, il y a surtout des Scorpions jeunes n'ayant pas encore de territoire défini. D'ailleurs, les jeunes peuvent être découverts mais, exceptionnellement, sous les bois pourris. Il est très important de rappeler que dans les Campos-sujos du District Fédéral, les bois pourris sont très rares et les pierres encore plus. Le seul abri possible est la termitière.

Faune des termitières

La faune habitant la termitière d'*Armitermes* sp. est très complexe. Il ne nous a pas encore été possible d'en faire l'inventaire complet. Pour le moment, nous ne pouvons donner qu'une liste approximative des groupes existants.

Vertébrés : Mammifères; Oiseaux; Reptiles : Sauria, Ophidia; Amphibiens : Anura.

Invertébrés : Arthropodes : Insectes : Coléoptères, Hyménoptères, Hémiptères, Homoptères, Lépidoptères, Diptères, Isoptères. Arachnides : Scorpions, Araignées, Opilions, Acariens. Myriapodes : Chilopodes, Diplopedes. Crustacés : Isopodes. Mollusques : Gastropodes. Annélides : Oligochètes.

Pendant la saison sèche, il y a des feux dans la région du Cerrado et il est alors possible de rencontrer dans la termitière des animaux qui ne sont pas des hôtes habituels utilisant la termitière comme abri temporaire contre le feu. Ces animaux appartiennent surtout à la faune arboricole; le Lézard *Anolis* sp. est un exemple d'hôte temporaire.

Comportement alimentaire et proies

Le comportement alimentaire de *Tityus trivittatus fasciolatus* a été observé sur le terrain et étudié, au moyen de tests, en laboratoire; 135 Scorpions adultes ont été étudiés de ce point de vue ainsi que 350 Scorpions jeunes à divers stades de leur développement, élevés au Laboratoire de Zoologie de l'Université de Brasilia, Brésil. Les animaux utilisés comme proies furent ceux rencontrés dans les termitières ou, en moindre

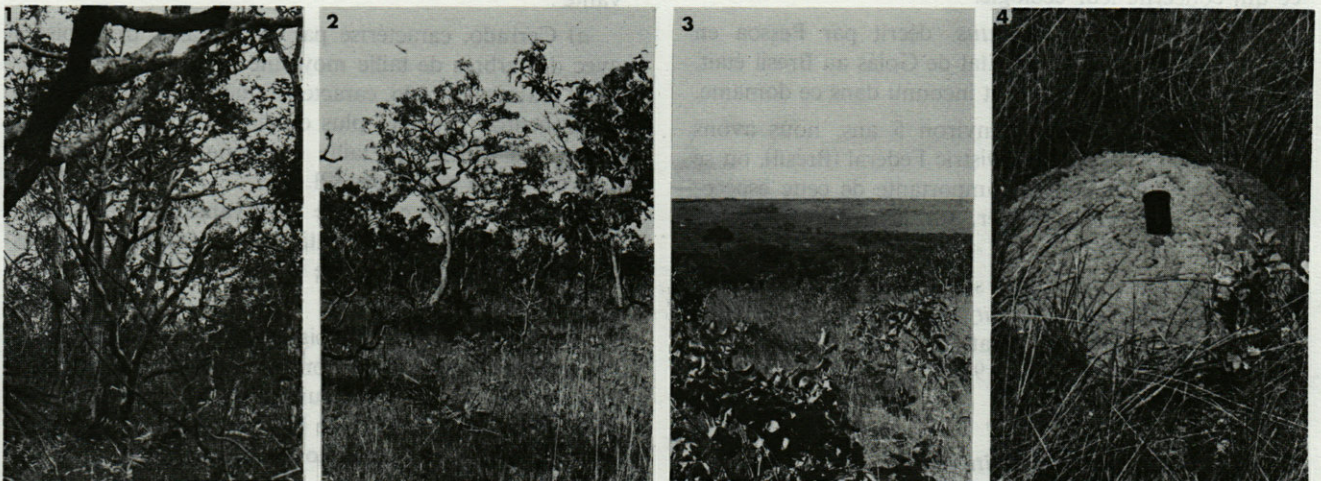


PLANCHE I

1, Le Cerrado; 2, Le Campo-Cerrado; 3, Le Campo-sujo, avec la « Mata-ciliar » au fond; 4, Termitière d'*Armitermes* sp.

1, The Cerrado; 2, The Campo-Cerrado; 3, The Campo-sujo, with the « Mata-ciliar » on the back; 4, Termite-mound of *Armitermes* sp.

quantité, ceux appartenant à d'autres biotopes. Dans la nature, le Scorpion se nourrit surtout d'Araignées de taille moyenne : petites Mygales (genre *Pamphobeteus*), Dipluridae, Lycosidae, etc... et d'Orthoptères : Blattes et Grillons. Au laboratoire, les Scorpions étaient nourris deux fois par semaine, diverses proies étant présentées en même temps, afin de vérifier les préférences alimentaires. Les résultats obtenus en laboratoire sont présentés dans la liste ci-dessous. Le comportement de capture des proies a été étudié. Voici, à titre d'exemple, l'une des séquences que nous avons constatée.

Lorsqu'une proie vivante, intacte ou blessée, est placée dans un terrarium à quelques centimètres du Scorpion, celui-ci se déplace vers la proie; les mouvements de la proie produisent des vibrations de l'air, vibrations qui, même si elles sont de faible amplitude, sont captées par les trichobothries du Scorpion (Vachon, 1953). En se dirigeant vers la proie, le Scorpion adopte une position dite d'alerte, les doigts des pinces entr'ouverts; la queue, plus ou moins raidie, effectue des mouvements alternatifs de gauche à droite. Cette posture permet une attaque assez rapide. Dès que les pédipalpes touchent la proie, le Scorpion essaie de la saisir avec les pinces et, en même temps, une ou plusieurs piqûres sont faites à l'aide de l'aiguillon. La réaction qui suivra dépend de la résistance de la proie. Si celle-ci est facilement dominée, le Scorpion ne bouge plus, l'aiguillon restant généralement enfoncé à l'endroit de la dernière piqûre. Mais, si la proie résiste, le Scorpion lutte et s'il ne gagne pas, il abandonne et s'éloigne de quelques centimètres. En général, dans les minutes qui suivent, le Scorpion ne tente plus de capturer sa proie.

Les proies mortes sont, en général, ignorées et il est très rare qu'un Scorpion commence à se nourrir de l'une d'entre elles (Tabl. I).

La capture des proies peut ou non demander l'utilisation du venin. Pour les proies de plus grande taille, c'est indispensable; toutefois, nous avons observé que certains Scorpions capturés dans la nature ne possédaient pas d'aiguillon voire même de telson. Nous avons mis ces exemplaires en élevage et avons constaté qu'ils capturaient de petites proies, à l'aide des pinces seulement et les mangeaient ensuite alors qu'elles étaient encore vivantes (Rosin et Shulov, 1963). Mais ces Scorpions accidentés n'ont jamais essayé de capturer des proies de grande taille; Matthiesen (1961) a constaté cela chez *Tityus serrulatus* et chez *T. bahiensis*. Les descriptions de Vachon (1953) et de Hadley et Williams (1968) concordent en grande partie avec les observations que nous avons faites chez *T. t. fasciolatus*.

Nous avons constaté que certaines proies ne fréquentent pas le même biotope que les Scorpions (Blattes des genres *Periplaneta* et *Blatella*; Araignées arboricoles) sont également bien acceptées.

Les observations sur le terrain montrent que les Orthoptères et les Araignées constituent la base de l'alimentation de *T. t. fasciolatus*; toutefois, en élevage, certaines proies sont bien acceptées, mais ne seraient probablement pas capturées dans la nature, car elles ne

se trouvent pas normalement dans son territoire de chasse. Nous avons aussi constaté que les jeunes Scorpions pouvaient s'alimenter de proies habituellement refusées par les adultes.

Tabl. I. — Liste des proies et préférences alimentaires de *Tityus trivittatus fasciolatus*.

A list of preys and feeding preferences in Tityus trivittatus fasciolatus.

	Adultes		Jeunes	
	Adultes	Jeunes	Adultes	Jeunes
Orthoptères				
Blattidae	***	***		
Grillidae	**	**		
Isoptères				
<i>Syntermes</i> sp.	**	**		
<i>Cornitermes</i> sp.	*	*		
<i>Armitermes</i> sp.	*	*		
<i>Nasutitermes</i> sp.	*	*		
Hémiptères				
Reduviidae	*	*		
Homoptères				
Cercopidae	*	*		
Hyménoptères				
<i>Apis</i> sp.	*	*		
<i>Camponotus</i> sp.	*	*		
Coléoptères				
Carabidae	*	*		
Cincidellidae	*	*		
Curculionidae	*	*		
Tenebridae	*	*		
Diptères				
Muscidae	*	*		
Lépidoptères	*	*		
			Chilopodes	
			Scolopendromorphe	*
			Scutigermorphe	*
			Diploptides	*
			Isopodes	*
			Mollusques	
			Gastropodes	*
			Araignées	
			Lycosidae	***
			Ctenidae	***
			Theraphosidae	***
			Dipluridae	***
			Theridiidae	**
			Opilions	*
			Scorpions	
			<i>A. balzani</i>	*
			<i>B. araguayae</i>	*
			<i>T. t. trivittatus</i> (jeunes)	**
			Vertébrés	
			Lézards	*
			Rongeurs	*

*** Forte prédation

** Prédation moyenne

* Faible prédation

☆ Aucun cas de prédation

Certaines proies, comme les Diploptides, les Opilions, certains Hémiptères, Hyménoptères, Homoptères et même Coléoptères, etc., sont toujours refusées quelles que soient les conditions, même par les Scorpions ayant subi un jeûne prolongé. Cela résulte surtout de l'odeur et peut-être du goût désagréable qu'elles dégagent; certaines d'entre elles peuvent, d'ailleurs, être toxiques pour les Scorpions. Si les Termites sont bien acceptés en laboratoire, ils ne sont capturés qu'éventuellement dans la nature, comme le sont les *Syntermes* envahissant parfois les termitières d'*Armitermes* sp. qui « cohabitent » normalement avec le Scorpion, ils sont très difficilement capturés car les galeries où ils vivent sont complètement isolées des chambres occupées par les hôtes étrangers à la termitière, et la paroi des galeries, très résistante, serait difficilement perforée par le Scorpion.

En ce qui concerne le choix des proies, nos résultats sont en concordance avec ceux de la plupart des auteurs : Araignées et Orthoptères, Blattes et Grillons étant les plus utilisés.

La capture de Vertébrés est rapportée par certains auteurs, mais il s'agit de Scorpions de grande taille, comme c'est le cas pour les Lézards et les Rongeurs mangés par *Hadrurus arizonensis* (Stahnke, 1966; Hadley et Williams, 1968) ou par *Opisthacanthus cayaporum* (Vellard, 1932).

Nos observations concernant le refus de proies concordent avec celles de nos prédécesseurs : refus de Coléoptères cité par Smith (1927), refus d'Hyménoptères signalé par Bücherl (1953) et Matthiesen (1961), refus de Diplopodes, de certains Coléoptères et d'Isopodes mentionné par Hadley et Williams (1968). Stahnke (1966) avait déjà observé le refus d'Isopodes. Nos résultats obtenus pour *Tityus mattogrossensis*, *Bothriurus araguayae* et *Ananteris balzani* correspondent à ceux que nous avons obtenus chez *T. t. fasciolatus* (Lourenço, 1975b, 1976a, b, c).

Ennemis

Parmi les hôtes des termitières d'*Armitermes* sp., diverses espèces sont des ennemis de *T. t. fasciolatus* : la grande Mygale, *Acanthoscurria atrox*, le Myriapode, *Scolopendra viridicornis*, les Araignées du genre *Lycosa*, des Araignées Ctenidae et Dipluridae, le Scorpion adulte lui-même (le venin de *T. t. fasciolatus* est très actif sur les individus appartenant à sa propre espèce), les Lézards du genre *Tropidurus* et divers serpents (Colubridae). La Mygale *A. atrox* représente un danger pour la totalité des Scorpions, qu'ils soient adultes ou jeunes. Les Araignées plus petites, comme les Lycosidae, les Ctenidae, les Dipluridae, de même que les Lézards et les Serpents, sont plutôt un danger pour les jeunes Scorpions.

Hors du biotope des termitières, le Scorpion rencontre d'autres ennemis : la Chouette des terriers, *Speotyto cunicularia grallaria*, le Joao Bôbo *Nystalus chacuru* (Lourenço et Dekeyser, 1976), le Pivert *Colaptes campestris*.

Notion de territoire

T. t. fasciolatus (Pl. II, 5) semble présenter une sorte de « gréganisme » lorsque l'ensemble de la population se trouve réuni dans un espace restreint où la densité de Scorpions est alors élevée. Néanmoins, ces Scorpions ont véritablement un territoire où ils n'admettent aucune intrusion étrangère, soit d'autres *T. t. fasciolatus*, soit d'un autre prédateur appartenant au même niveau dans la chaîne écologique, comme par exemple les Mygales de l'espèce *A. atrox* ou les Myriapodes : *S. viridicornis* (Lourenço, 1974) (Pl. II, 6, 7, 8, 9). Ce territoire représente plus ou moins la surface d'une termitière, plus ses environs; il varie donc selon la densité des termitières dans une région donnée.

La liste suivante, découlant de l'examen de 1 915 termitières, indique les cas où nous avons rencontré 2 Scorpions ou 2 prédateurs du même niveau dans la même termitière.

Dans le cas où deux Scorpions vivent ensemble, et où l'un d'entre eux est encore jeune, on ne saurait parler de gréganisme puisque les jeunes n'ont pas encore de territoire défini.

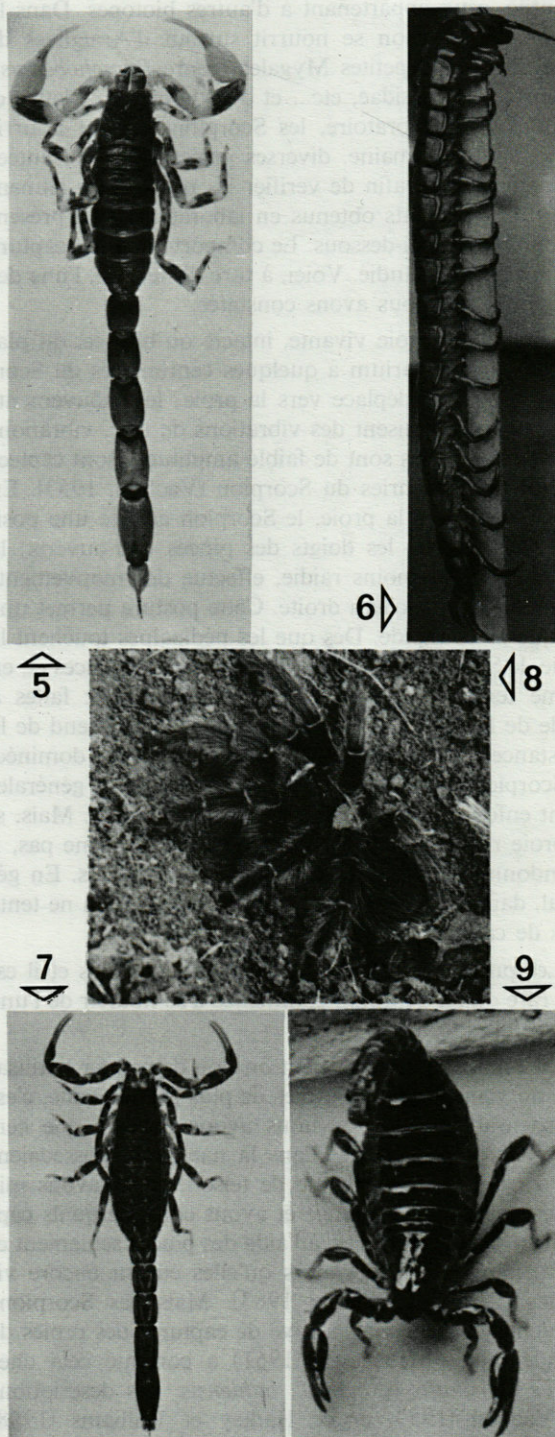


PLANCHE II

5, Scorpion Buthidae, *Tityus trivittatus fasciolatus*; 6, Chilopode Scolopendridae, *Scolopendra viridicornis*; 7, Scorpion Buthidae, *Ananteris balzani*; 8, Araignée Theraphosidae, *Acanthoscurria atrox*; 9, Scorpion Bothriuridae, *Bothriurus araguayae*.

5, Buthidae Scorpion, *Tityus trivittatus*; 6, Scolopendridae Chilopoda, *Scolopendra viridicornis*; 7, Buthidae Scorpion, *Ananteris balzani*; 8, Theraphosidae Spider, *Acanthoscurria atrox*; 9, Bothriuridae Scorpion, *Bothriurus araguayae*.

TABLEAU II

	<i>Acanthoscurria atrox</i>	<i>Tityus trivittatus fasciolatus</i>	<i>Bothriurus araguayae</i>	<i>Ananteris balzani</i>	<i>Scolopendra viridicornis</i>
<i>Acanthoscurria atrox</i>	1★ 1☆	4●	0	0	1♦
<i>Tityus trivittatus fasciolatus</i>	4●	23	0	1	3
<i>Bothriurus araguayae</i>	0	0	1■	0	0
<i>Ananteris balzani</i>	0	1	0	0	0
<i>Scolopendra viridicornis</i>	1♦	3	0	0	4

Remarques :

- ★ L'une des Araignées était jeune.
- ☆ Deux Araignées adultes, ♀ ; une ♀ a tué l'autre après une courte bataille.
- Dans deux des cas le Scorpion était jeune.
- ♦ L'Araignée a tué la Scolopendra.
- Cas de parade observé.

La présence de *T. t. fasciolatus* avec d'autres hôtes comme des Opilions, des Coléoptères, des Orthoptères et certaines petites Araignées, est fréquente.

Dans les terrariums de 50/35/30 cm utilisés dans nos élevages (maximum 8 Scorpions), nous avons observé qu'au début il y a une certaine délimitation du territoire, au moins au sens alimentaire, les animaux disputant une proie qui se présente à leur portée. Cette dispute à base alimentaire est citée par Cloudsley-Thompson (1961) et Bücherl (1953, 1969); ces auteurs affirment même que les Scorpions peuvent se tuer en disputant une proie commune. Bien sûr, de telles situations peuvent entraîner des cas de cannibalisme.

Il y a une certaine hiérarchie entre les exemplaires vivants dans un même terrarium. Elle semble être la suivante :

- a) Les femelles gravides dominent toutes les autres femelles et les petits mâles.
- b) Les femelles de grande taille dominent les femelles de taille plus petite et les petits mâles.
- c) Les femelles anciennes et malades sont en général dominées par les autres adultes. Les mâles les plus grands ne sont jamais molestés par les adultes plus petits qu'eux.

Entre les jeunes, nous avons observé ce qui suit :

- a) Les jeunes, mieux développés, dominent ceux qui le sont moins.
- b) Parmi les jeunes d'une même portée, il existe également une certaine compétition. Nous avons même constaté des cas de prédation entre frères et sœurs (adelphophagie).

La notion de territoire, qui est très forte au début dans les terrariums, diminue beaucoup avec le temps et disparaît presque à la fin de la première année.

Densité de population par régions et par saisons

La densité des populations de *T. t. fasciolatus* est plus élevée dans les régions de Campo-sujo que dans celles de Campo-cerrado et surtout celle de Cerrado. Nous l'expliquons par l'existence d'un plus grand nombre de termitières dans les régions de Campo-sujo. Toutefois, de très grandes variations de densité de population ont été décelées parmi les diverses régions de Campo-sujo que nous avons analysées.

Le nombre moyen de termitières a été calculé sur un échantillonnage fait sur 329 hectares contenant 3 493 termitières, soit 10,6 termitières par hectare. Le nombre total de Scorpions rencontrés dans ces termitières est de 561 : 62 mâles, 222 femelles et 277 jeunes. Cet échantillonnage a été réalisé d'août 1974 à septembre 1976 et provient de récoltes et analyses de 34 petites régions; le nombre moyen de Scorpions par hectare est donc de 1,7.

Les nombres maximum et minimum sont :

a) Pour une région de 30 000 m² avec 183 termitières (61 termitières à l'hectare) : 83 Scorpions dont 3 mâles, 8 femelles et 72 jeunes (analyse faite le 8 novembre 1975).

b) Pour une région de 40 000 m² avec 20 termitières (5 termitières à l'hectare) : 1 Scorpion femelle (analyse faite le 1.XI.1975).

La variation au cours des différentes périodes, c'est-à-dire saison des pluies (septembre à mars) et saison sèche (avril à août) a été contrôlée dans une même région grâce aux diverses récoltes effectuées pendant les différents mois de l'année.

a) Saison des pluies : 9 récoltes sur 138 hectares; 1 427 termitières, 193 Scorpions dont : 17 mâles, 102 femelles et 74 jeunes.

b) Saison sèche : 12 récoltes sur 71 hectares; 1 044 termitières, 165 Scorpions dont : 29 mâles, 63 femelles et 73 jeunes.

Ces résultats, bien que très restreints, montrent le faible impact de la saison dans la variation des densités de population qui semblent être plus ou moins constantes au cours de l'année. Mais il est nécessaire de souligner que, si les Scorpions sont un peu plus abondants pendant la saison des pluies, les récoltes sont plus faciles pendant la saison sèche, la sécheresse et les incendies rendant la végétation moins touffue.

Sex-ratio

Trois calculs de sex-ratio (2 partiels et 1 final) ont été réalisés à partir des adultes de *T. t. fasciolatus* récoltés sur le terrain.

Dans le résultat n° 3, la proportion des sexes est de 1 mâle pour 3 femelles, proportion signalée aussi par Bücherl (1955/56) chez *T. trivittatus* et *T. bahiensis*. Maury (1970), après avoir examiné 146 exemplaires de

T. t. trivittatus d'Argentine, dit n'avoir trouvé qu'un seul mâle et propose (théoriquement) l'existence de parthénogenèse, laquelle existe chez *T. serrulatus* (Matthiesen, 1962). Le résultat obtenu par cet auteur semble, pour nous, être un problème d'échantillonnage. Probst (1972) signale aussi pour *Isometrus maculatus* un sex-ratio de 1 mâle/3 femelles. Pour plusieurs espèces, il semble donc que la proportion de 1 mâle pour 3 ou 4 femelles soit courante; néanmoins, quelques autres observations prouvent qu'il peut en être autrement. Smith (1966) cite 1 mâle pour 1 femelle chez *Urodacus abruptus*; chez *Bothriurus araguayae* nous avons remarqué ce dernier sex-ratio (Lourenço, 1976b) et parfois même une légère prédominance des mâles (Lourenço et Maury, 1979).

TABLEAU III

1	–	61♂,	243♀	=	304	⇒	20,08%♂	et	79,92%♀
2	–	60♂,	151♀	=	211	⇒	28,43%♂	et	71,57%♀
3	–	112♂,	326♀	=	438	⇒	25,57%♂	et	74,43%♀

Scorpionisme et invasion des lieux habités

Tityus trivittatus fasciolatus pourrait représenter un problème scorpionique en puissance. Les tests effectués en laboratoire et les accidents signalés dans la littérature (Bücherl et Pucca, 1956; Bücherl, 1968/1969) montrent que son venin est effectivement dangereux pour l'homme; en outre, la population de ce Scorpion est relativement abondante. Bien que *T. t. fasciolatus* ne soit pas considéré comme synanthropique, nous avons eu connaissance de 23 cas de présence de ce Scorpion dans des habitations (7 mâles et 16 femelles) situées dans le centre de la ville de Brasília, dont un dans un appartement au 2^e étage. Certes, ces cas sont sans doute exceptionnels et peuvent être rapprochés de l'existence de « surfaces » de Campo-sujo et de Campo-cerrado dans le centre même de Brasília. Bien qu'ils ne soient pas en nombre suffisamment significatif pour prouver une « domiciliation » effective, on peut néanmoins s'attendre à des surprises étant donné la densité de la population de *Tityus trivittatus fasciolatus*.

BIBLIOGRAPHIE

- BÜCHERL, W., 1953. Escorpiões e escorpionismo no Brasil. I. Manutenção de escorpiões em viveiros e extração do veneno. *Mem. Inst. Butantan*, **25** (1) : 53-82.
- BÜCHERL, W., 1955/56. Escorpiões e escorpionismo no Brasil. V. Observações sobre o aparelho reprodutor e o acasalamento de *Tityus trivittatus* e *Tityus bahiensis*. *Mem. Inst. Butantan*, **27** : 121-155.
- BÜCHERL, W., 1968. Brazilian Scorpions and Spiders : I. Biology of Scorpions and effects of their venoms. II. The poisonous and aggressive Spider of the genus *Phoneutria* Perty, 1833. *Rev. bras. Pesq. méd. biol.*, **1** (3/4) : 181-190.
- BÜCHERL, W., 1969. Escorpionismo no Brasil. *Mem. Inst. Butantan*, **34** : 9-24.
- BÜCHERL, W. & N. PUCCA, 1955/56. Escorpiões e escorpionismo no Brasil. III. Titulação por meio de camundongos das peçonhas de *Tityus costatus* (Karsch), *Tityus trivittatus* Kraepelin, 1898 e *Bothriurus bonariensis* (Koch), 1842. *Mem. Inst. Butantan*, **27** : 41-50.
- CLOUDSLEY-THOMPSON, J.L., 1961. Observations on the biology of the Scorpion *Leiurus quinquestriatus* (H. & E.) in the Sudan. *Ent. Month. Mag.*, **97** : 153-155.
- HADLEY, N.F. & S.C. WILLIAMS, 1968. Surface activities of some north american Scorpions in relation to feeding. *Ecology*, **49** (4) : 726-734.
- LOURENÇO, W.R., 1974. Relações entre alguns Aracnídeos e Quilópodos que habitam os cupinzeiros. *Cerrado*, **6** (26) : 24-25.
- LOURENÇO, W.R., 1975a. Etude préliminaire sur les Scorpions du Distric Fédéral (Brésil). *Rev. brasil. Biol.*, **35** (4) : 679-682.
- LOURENÇO, W.R., 1975b. Nota preliminar sobre a biologia de *Tityus mattogrossensis* Borelli, 1901 (Scorpiones, Buthidae). *Cerrado*, **7** (29) : 28-29.
- LOURENÇO, W.R., 1976a. Comportamento alimentar de *Tityus trivittatus charreyroni* Vellard, 1932 (Scorpiones, Buthidae). *Cerrado*, **8** (32) : 16-17.
- LOURENÇO, W.R., 1976b. Sur *Bothriurus asper araguayae* (Vellard), 1934 (Scorpiones, Bothriuridae). *Rev. brasil. Biol.*, **36** (4) : 911-918.
- LOURENÇO, W.R., 1976c. Comportamento alimentar em escorpiões do cerrado do Distrito Federal. *Ciênc. Cult.* (Suppl. 28^e réun. S.B.P.C.), **28** (7) : 901.
- LOURENÇO, W.R. & P.L. DEKEYSER, 1976. Deux Oiseaux prédateurs de Scorpions. *L'Oiseau et R.F.O.*, **46** (2) : 167-172.
- LOURENÇO, W.R. & E.A. MAURY, 1979. Quelques considérations sur la systématique du Scorpion brésilien *Bothriurus araguayae* Vellard, 1934 (Bothriuridae). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4^e sér.*, **1**, sect. A, n^o 2 : 421-433.
- MATTHIESEN, F.A., 1961. Notas sobre escorpiões. *Rev. agric.*, **36** (3) : 139-147.
- MATTHIESEN, F.A., 1962. Parthenogenesis in Scorpions. *Evolution*, **16** (2) : 255-256.
- MAURY, E.A., 1970. Redescrición y distribución en la Argentina de *Tityus trivittatus trivittatus* Kraepelin, 1898 (Scorpiones, Buthidae). Comentarios sobre sus hábitos domiciliarios y su peligrosidad. *Physis*, **29** (79) : 405-421.
- PESSÔA, S.B., 1935. Nota sobre alguns escorpiões do gênero *Tityus* e *Bothriurus*. *An. paul. Méd. Cir.*, **29** (5) : 429-436.
- PROBST, P., 1972. Zur Fortpflanzungsbiologie und zur Entwicklung der Giftdrüsen beim Skorpion *Isometrus maculatus* (De Geer, 1778) (Scorpiones, Buthidae). *Acta trop.*, **29** (1) : 1-87.
- ROSIN, R. & A. SHULOV, 1963. Studies on the Scorpion *Nebo hierochonticus*. *Proc. zool. Soc. London*, **140** (4) : 547-575.
- SMITH, F.R., 1927. Observations on the Scorpions. *Science*, **65** (1673) : 64.
- SMITH, G.T., 1966. Observations on the life history of the Scorpion *Urodacus abruptus* Poc. and an analysis of its home sites. *Austral. J. Zool.*, **14** : 383-398.
- STAHNKE, H.L., 1966. Some aspects of Scorpion behavior. *Bull. South Calif. Acad. Sci.*, **65** (2) : 65-80.
- VACHON, M., 1953. Quelques aspects de la biologie des Scorpions. *Endeavour*, **12** (46) : 80-89.
- VELLARD, J., 1932. Scorpions. In : Mission scientifique au Goyaz et au Rio Araguaya. *Mém. Soc. zool. France*, **29** (6) : 539-556.
- VELLARD, J., 1934. Scorpions (2^e note). In : Mission au Goyaz et à l'Araguaya. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, 2^e sér., **6** (3) : 257-261.

Accepté le 26 mars 1980

ÉTUDE DES SPONGIAIRES DE SUBSTRATS ARTIFICIELS IMMERGÉS DURANT QUATRE ANS

Maurizio PANSINI et Roberto PRONZATO

Istituto di Zoologia dell'Università, Genova,
Via Balbi 5, Italia

PORIFERA
SUBSTRATS ARTIFICIELS
IMMERSION PROLONGÉE

RÉSUMÉ. — L'installation des Spongiaires a été étudiée sur des panneaux expérimentaux de différents matériaux immergés durant quatre ans sur un fond vaseux à 30m de profondeur dans le Golfe du Tigullio (Côte Est de la Ligurie). Deux ans après l'immersion on a remarqué une sensible augmentation du nombre d'espèces et d'exemplaires installés sur les panneaux. Presque tous les types de matériaux employés ont favorisé de la même façon la fixation des Spongiaires.

PORIFERA
ARTIFICIAL SUBSTRATA
PROTRACTED IMMERSION

ABSTRACT. — The settlement of Porifera has been studied on panels of different materials submerged for periods up to four years, at a depth of 30 meters on a muddy bottom of the Gulf of Tigullio (Eastern Ligurian Coast). A sharp increase in the settlement has been recorded after more than two years of immersion, and no significant differences among the various kinds of panels have been observed.

INTRODUCTION

Dans la vaste littérature traitant les problèmes du « fouling », les travaux particuliers sur les Spongiaires sont très peu nombreux, tandis que les citations concernant l'installation d'espèces d'éponges sur substrats artificiels immergés sont nombreuses. Ces données ont été résumées par Sara' (1974) dans un catalogue des Spongiaires du « fouling ».

Un des facteurs communs aux expériences conduites jusqu'à présent sur le « fouling » avec l'emploi de panneaux est celui de la brève durée d'immersion, en général pas plus de 12 mois, même avec des cycles répétés (Relini, 1974).

L'intérêt a été retenu plutôt par le processus de colonisation et les cycles saisonniers, que par l'évolution du peuplement installé (Relini, 1977).

Le but de ce travail a été, au contraire, de vérifier si, avec le prolongement de la période d'immersion d'un substrat artificiel, on pouvait obtenir l'installation d'un

peuplement de Spongiaires semblable à celui d'un substrat naturel et quel était le matériel le plus indiqué pour atteindre un tel résultat. Enfin, on a tenté d'étudier l'évolution des peuplements de Spongiaires à longue échéance, en utilisant la méthode des panneaux immergés.

MÉTHODES

On a utilisé pour cette expérience 14 panneaux de 20 × 30 cm, réalisés avec les matériaux suivants : fibrociment (éternit), fibrociment recouvert par du mortier, perspex et PVC percé; l'épaisseur moyenne de ces panneaux était de 0,3 cm. Tous ces substrats ont été suspendus par des flotteurs, en position verticale (Fig. 1), à une chaîne, posée sur un fond vaseux à 30 m de profondeur, à une distance de 450 m de la côte rocheuse du Golfe du Tigullio (côte Est de la Ligurie) (Fig. 2). Les temps d'immersion variaient d'un minimum de 12 mois à un maximum de 47 mois (Tabl. I).

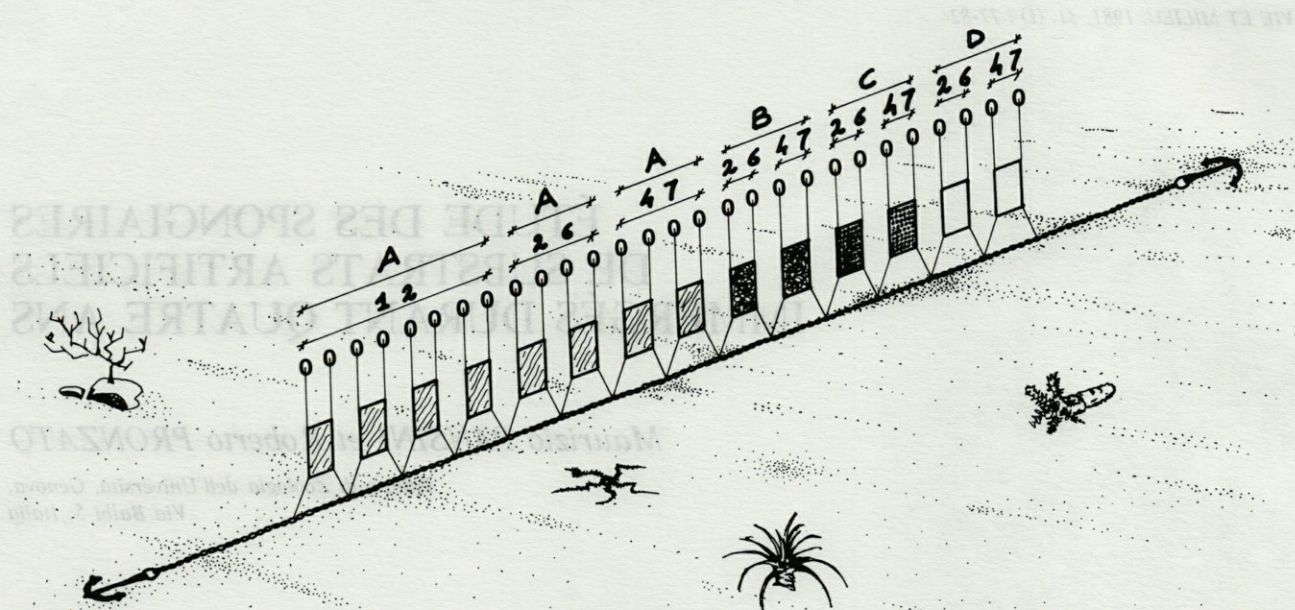
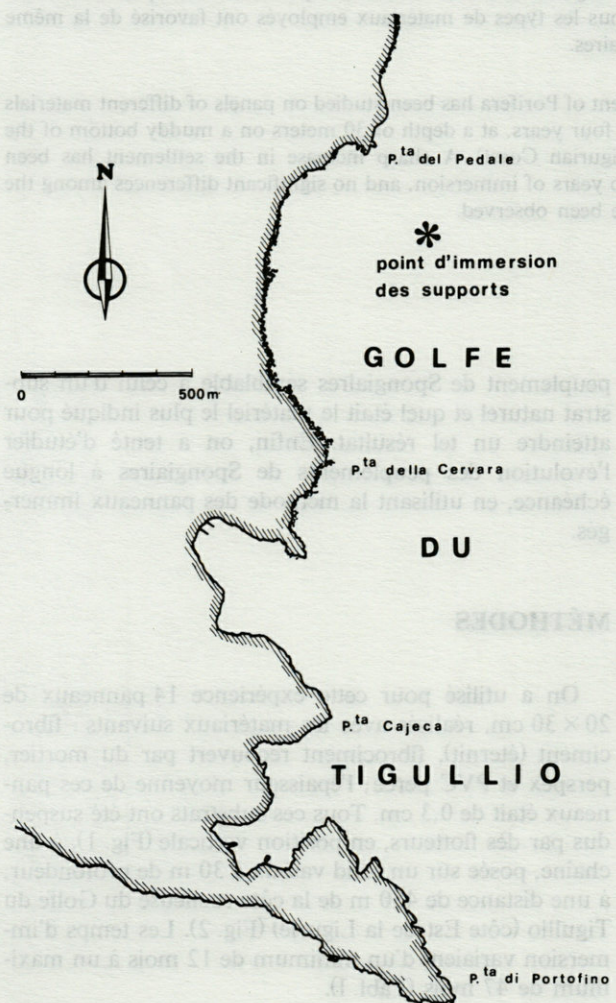


Fig. 1. - Méthode utilisée pour la fixation des panneaux sur le fond. Les lettres indiquent les différents types de matériaux employés : A) Eternit; B) Eternit et mortier; C) PVC perforé; D) perspex. Les nombres se réfèrent aux mois d'immersion.

Method used to fix the panels on the sea-bottom. Letters show the different types of materials : A) Asbestos; B) Asbestos and mortar; C) Drilled PVC; D) Perspex. Numbers refer to the months of immersion.



Pour chaque panneau on a compté les exemplaires de Spongiaires présents sur les deux faces et calculé leur recouvrement exprimé en % par rapport à la surface totale disponible. Pour obtenir ces données on a dessiné des cartes, en superposant aux panneaux un réseau transparent. Ces comptages, tant celui des exemplaires que celui du recouvrement, ont pu être effectués avec une bonne précision car il s'agissait de surfaces lisses, avec un recouvrement bien au-dessous des 100% et une épibiose, entre Spongiaires, étant pratiquement absente.

RÉSULTATS

Pendant 4 ans, 23 espèces d'Eponges se sont installées sur les panneaux (Tabl. I). Au bout de 12 mois on dénombrait 3 espèces d'Eponges calcaires et la Démosponge *Aplysilla rosea*. Sur les panneaux immergés pendant des périodes plus longues (26 et 47 mois), les Eponges calcaires qui devaient avoir colonisé ces substrats pendant les premiers mois d'immersion ne sont plus présentes, mais sont remplacées par les Démosponges.

Le nombre d'espèces, le nombre d'exemplaires et le recouvrement moyen restent très bas pour les substrats immergés pendant 12 ou 26 mois, c'est seulement après 47 mois que l'on observe une augmentation sensible sur les panneaux.

Fig. 2. - Localisation du point d'immersion des panneaux. Location of the immersion point of the panels.

Tabl. I. — Liste des espèces de Spongiaires et leur répartition sur les panneaux : ° éternit; °° éternit et mortier; °°° PVC perforé; °°°° perspex; 12-24-47 : durée de l'immersion en mois; Ni : nombre d'individus; Ri : recouvrement en pourcentage; Np : nombre de panneaux sur lesquels se trouve l'espèce; Nt : nombre total d'individus; Rt : recouvrement total; Ns : nombre d'individus sur chaque panneau; Rs : recouvrement en pourcentage sur chaque panneau; Ns : nombre d'espèces sur chaque panneau.

List of species of Porifera and their distribution on the panels : ° asbestos; °° asbestos and mortar; °°° drilled PVC; °°°° perspex; 12-24-47 : time of immersion in months; Ni : number of specimens; Ri : per cent cover; Np : number of panels on which the species is found; Nt : total number of specimens; Rt : total per cent cover; Ns : number of specimens on each panel; Rs : per cent cover on each panel; Ns : number of species on each panel.

	°		°		°		°°		°°°		°°°°		°		°		°°		°°°		°°°°		°		°		Np	Nt	Rt				
	12	Ri	12	Ri	12	Ri	26	Ri	26	Ri	26	Ri	26	Ri	26	Ri	47	Ri	47	Ri	47	Ri	47	Ri	47	Ri							
<i>Leucosolenia botryoides</i> (Ellis & Solander)			2	0,1	7	0,3																				2	9	0,4					
<i>Sycon ciliatum</i> ? Fabricius	1	+	2	0,1																						2	3	0,1					
<i>Sycon</i> sp.	1	+	2	0,1																						2	3	0,1					
<i>Terpios fujax</i> Duchassaing & Michelotti														1	+	1	+	11	9,7	3	1,8					1	0,6	5	17	12,2			
<i>Mycale macilenta</i> Bowerbank														1	+	1	+									9	3,7	2	10	3,7			
<i>Mycale rotalis</i> (Bowerbank)																		1	+							1	1	+					
<i>Stylopus dujardini</i> (Bowerbank)																				4	6				3	9,8	2	7	15,8				
<i>Anchinoe fictitius</i> (Bowerbank)							2	0,1						1	+			1	0,2	1	0,3					4	5	0,6					
<i>Stylostichon dives</i> Topsent														1	+			2	1,1						2	1,2	1	0,2	4	6	2,5		
<i>Lissodendoryx isodictyalis</i> (Carter)																		3	0,7						1	0,1	2	4	0,8				
<i>Microciona gradalis</i> (Topsent)																									3	2,7	1	3	2,7				
<i>Antho involvens</i> Schmidt																		1	0,4							1	1	0,4					
<i>Hymeniacidon sanguinea</i> (Grant)							1	+																		1	1	+					
<i>Haliclona elegans</i> (Bowerbank)																									1	0,2	1	1	0,2				
<i>Haliclona</i> sp.1														1	0,6	5	3,2			8	11,9	2	0,6	4	16	16,3							
<i>Haliclona</i> sp. 2						4	0,2	5	0,2	1	+			2	0,3	1	1,7			2	1	1,5	7	16	4,9								
<i>Reniera</i> sp.																										1	0,1	3	3	0,2			
<i>Dysidea avara</i> ? (Schmidt)						1	+	5	0,2					2	0,1					6	0,7	7	2		7	1,8	8	3,1	7	36	7,9		
<i>Dysidea</i> spp.								4	0,2																3	1,4	2	1,7	6	4,1	4	15	7,4
<i>Spongia pulchella</i> ? (Sowerby)																										1	1	+					
<i>Spongia virgata</i> ? (Schmidt)																										1	1	0,2					
<i>Pleraplysilla minchini</i> Topsent																				2	2,9	5	8,8	2	3,1	3	9	14,8					
<i>Aplysilla rosea</i> (Barrois)						1	+																		1	0,2	2	2	0,2				
Ns Rs	2	0,1	6	0,3	7	0,3	1	+	5	0,2	17	0,7	2	0,1	3	0,1	5	0,2	27	12,7	29	20,6	5	8,8	36	25	25	22,6					
NS	2		3		1		1		2		4		2		3		4		9		10		1		11		8						

L'emploi de panneaux en matériaux différents, sauf le perspex, ne s'est pas révélé déterminant pour l'installation des Spongiaires (Tabl. II). Un type de surface plus sèche, obtenu en recouvrant l'éternit d'un mélange de ciment et de sable, n'a pas donné de meilleurs résultats que ceux des panneaux non recouverts. Un rendement analogue a été fourni par les panneaux en PVC, où on avait creusé un certain nombre de microcavités en faisant des trous sur toute la surface du substrat. Le panneau en perspex, à la surface complètement lisse s'est toutefois montré défavorable à l'installation des Spongiaires, ce qui était facile à prévoir. Notons, que sur un panneau de ce type, immergé pendant 47 mois, la seule espèce présente — *Pleraplysilla minchini* — avait un recouvrement de 8,8% avec 5 exemplaires différents.

En ce qui concerne la composition spécifique du peuplement installé sur les panneaux, on a observé l'absence des Clionides et, peut être en conséquence,

l'absence des espèces insinuantes (*Jaspis johnstoni* et *Fasciospongia cavernosa*) qui, au contraire, sont très abondantes dans la zone littorale environnante. En outre, la presque totalité du peuplement est représentée par des espèces encroûtantes ou au moins par des exemplaires jeunes qui se présentent encore sous la forme encroûtante. Seul *Dysidea avara* commence à montrer un développement massif. Quelques ordres, Homosclerophorida, Tetractinellida, Axinellida, bien représentés dans les biocénoses de substrat dur naturel, comme les hauts-fonds isolés sur les plateaux vaseux ou sableux, aux mêmes profondeurs (Sara' et Siribelli, 1960), ne sont pas présents sur les panneaux.

DISCUSSION

Un des aspects les plus intéressants qui ressort de cette analyse à longue échéance, est la présence des Eponges calcaires seulement sur les panneaux immergés pendant 12 mois (Tabl. I).

Sur tous les substrats immergés pendant une période plus longue, ces Spongiaires n'ont pas été retrouvés. Malheureusement on n'a pas de termes de comparaison sur une plus longue échéance, mais cette installation constante d'éponges calcaires après une brève période d'immersion avait déjà été remarquée dans un milieu coralligène où, après une année, sur 10 espèces installées on comptait 8 Eponges calcaires (Pansini et Pronzato, 1973). On peut les considérer donc, parmi les Spongiai-

Tabl. II. — Différences observées dans l'installation des Spongiaires sur les panneaux en différents matériaux.

Settling of Porifera on the various types of panels : the observed differences.

MATERIAUX	26 MOIS			47 MOIS		
	N° EXEMPL.	N° ESPECES	% RECOUV.	N° EXEMPL.	N° ESPECES	% RECOUV.
FIBROCIMENT	4	3,5	0,15	30,5	9,5	23,8
FIBROCIMENT + MORTIER	5	2	0,2	27	9	12,7
PLEXIGLAS	2	2	0,1	5	1	8,8
P.V.C. PERFORÉ	17	5	0,7	29	10	20,6

res, comme des espèces pionnières, qui n'exigent pas un conditionnement biologique particulier du substrat pour leur installation. Sur les panneaux immergés pendant 2 ou 4 années, toutefois, en raison des facteurs de compétition (dans le cas des espèces incrustantes comme *Clathrina* et *Leucosolenia*) ou bien peut-être parce qu'un substrat dépourvu d'aspérités n'offre pas une protection suffisante aux exemplaires adultes d'espèces dressées (*Sycon*, *Leuconia*), cette classe est complètement remplacée par les Démosponges.

Le nombre d'espèces installées (23), bien qu'il ne soit pas élevé, est toutefois supérieur à celui obtenu pendant d'autres expériences spécifiques sur substrat artificiel (Pronzato, 1972; Pansini, Pronzato et Valsuani, 1974). Ici, de plus, les panneaux ne se trouvaient pas à proximité de biocénoses plus ou moins riches en Spongiaires, mais isolés au-dessus d'un fond vaseux. Cela afin d'obtenir aussi des informations utilisables dans la réalisation de barrières artificielles de repeuplement. Le type de fond vaseux, la profondeur et la distance de la côte peuvent avoir rendu plus difficile la colonisation des panneaux, mais l'installation de 23 espèces différentes montre que la capacité de déplacement des larves est suffisante pour permettre la colonisation d'oasis de substrat dur artificiel comme celle réalisée expérimentalement.

Il est intéressant de remarquer que, sur des petits substrats naturels solides recueillis sur des fonds détritiques vaseux à 70-80 m de profondeur, 24 espèces de Spongiaires ont été trouvées (Clausade, 1969), résultat presque identique à celui obtenu avec les panneaux expérimentaux, même si ceux-ci étaient à une profondeur inférieure. Les espèces dressées étaient en outre presque absentes (sauf *Raspailia viminalis* et *Suberites carnosus*). Ces analogies pourraient être mises davantage en rapport avec la petite dimension des substrats examinés qu'avec leur nature différente. En effet cette pau-

vreté de recouvrement s'oppose à l'extrême richesse des peuplements des rochers isolés en haute mer, qui montre que la distance à la côte ne constitue pas un empêchement pour le développement des Spongiaires, même si la colonisation de ces substrats est probablement plus lente que dans un milieu littoral.

Plusieurs expériences (Coe et Allen, 1937; Simon-Papyn, 1965), démontrent que les temps d'installation des Spongiaires étaient assez longs, les résultats exposés ici viennent confirmer ce fait, valable même en prolongeant le temps d'immersion (Fig. 3). Il est important, toutefois, de remarquer qu'après 4 ans on se trouve encore devant un peuplement de Spongiaires de type initial, caractérisé par un recouvrement faible, par l'isolement de chaque exemplaire (Fig. 4), qui montre peu de points de contact et très peu d'épibioses, et par la presque complète absence d'espèces à développement dressé ou massif. Après 4 ans, donc, on est encore loin de l'installation d'un peuplement de Spongiaires suffisamment structuré, comme celui que l'on retrouve en d'autres zones du Golfe du Tigullio (Sara' *et al.*, 1978).

La variation du type de substrat n'a pas beaucoup d'influence sur le peuplement, même quand on remplace les panneaux à surface lisse par d'autres rugueux, ou quand on crée des cavités qui tendent à reproduire, en partie les conditions du substrat naturel. Ce résultat souligne encore une fois l'importance du conditionnement biologique du substrat par les organismes qui s'installent pendant les premières phases d'immersion et qui, évidemment, a l'effet d'affaiblir les différences existantes, du point de vue édaphique et microclimatique, parmi les panneaux. Cela est confirmé par la plus grande partie des espèces de Spongiaires qui ont colonisé les panneaux seulement après 4 ans d'immersion, alors que les autres organismes les avaient profondément transformés. Il reste toutefois les limitations dérivées des caractéristiques propres du substrat artificiel (surface

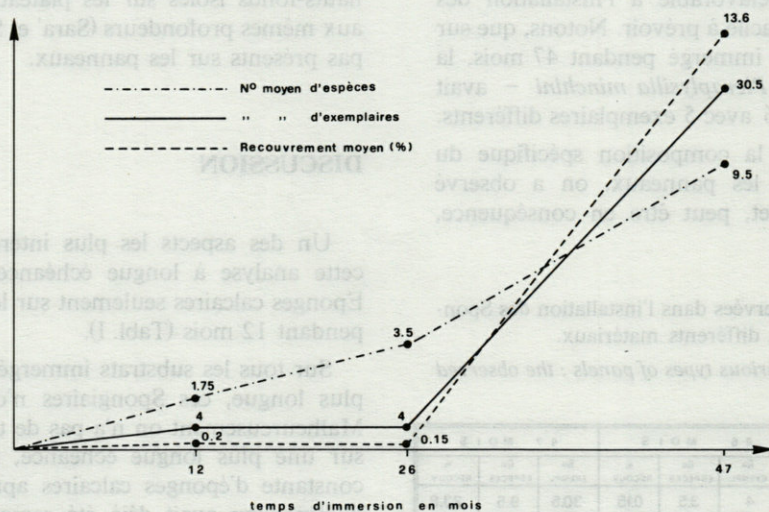


Fig. 3. — Installation des Spongiaires sur les panneaux immergés, en rapport avec la période d'immersion.

Settling of Porifera on the panels according to the time of immersion.

plane, épaisseur limitée, dureté) imposées par des raisons pratiques mais qui, dans le cas des Spongiaires, empêchent plus que l'installation, la fonction écologique normale de certaines espèces. Même si des éponges perforantes comme les Clionides (Sara', 1974), ou insinuantes comme *Jaspis johnstoni* et *Fasciospongia cavernosa* (Pansini, Pronzato et Valsuani, 1974) s'installent sur les panneaux, elles ne présentent pas leurs formes habituelles de développement, elles restent à la surface du substrat. En conditions naturelles, au contraire, l'action destructrice des Clionides et d'autres organismes crée un système de cavités qui constituent l'habitat soit des espèces insinuantes soit de beaucoup d'autres Spongiaires.

Nos expériences ont donc permis d'obtenir un peuplement de Spongiaires qui, même en présentant un certain nombre d'espèces, paraît dans son complexe, pauvre, surtout du point de vue quantitatif et structural, en comparaison de celui des biocénoses normales scia-philes et pourrait donc être comparé à une de leurs phases initiales de développement. Il faut remarquer, toutefois, que le peuplement a subi un accroissement considérable pendant les deux dernières années et qu'il

pourrait donc accélérer son rythme de développement pendant les années suivantes; une poursuite de l'expérience paraît donc nécessaire. Pour permettre aux Clionides perforantes de développer complètement leur action et, aux éponges insinuantes de coloniser les galeries du substrat, il faudrait que les matériaux employés puissent être attaqués par ces Spongiaires. Les panneaux en fibrociment du type standard utilisés jusqu'à maintenant ne se prêtent pas à ce but, pour lequel on devrait utiliser des substrats en matériel calcaire, de réalisation difficile sur le plan pratique sur une grande échelle (pour créer donc des barrières de repeuplement) mais applicables pour l'étude scientifique des communautés du fouling, dans les cas où l'on veut rendre le moyen expérimental le plus semblable possible aux substrats naturels, n'excluant donc pas l'importante composante perforante des Clionides. Enfin on ne doit pas sous-estimer le fait que les panneaux en éternit peuvent permettre d'éclaircir des aspects intéressants de l'écologie des Spongiaires, tels que les temps et les conditions requises pour l'installation larvaire, la croissance et la compétition parmi les adultes de différentes espèces, qui sont des aspects plus difficilement évaluables sur les substrats naturels.

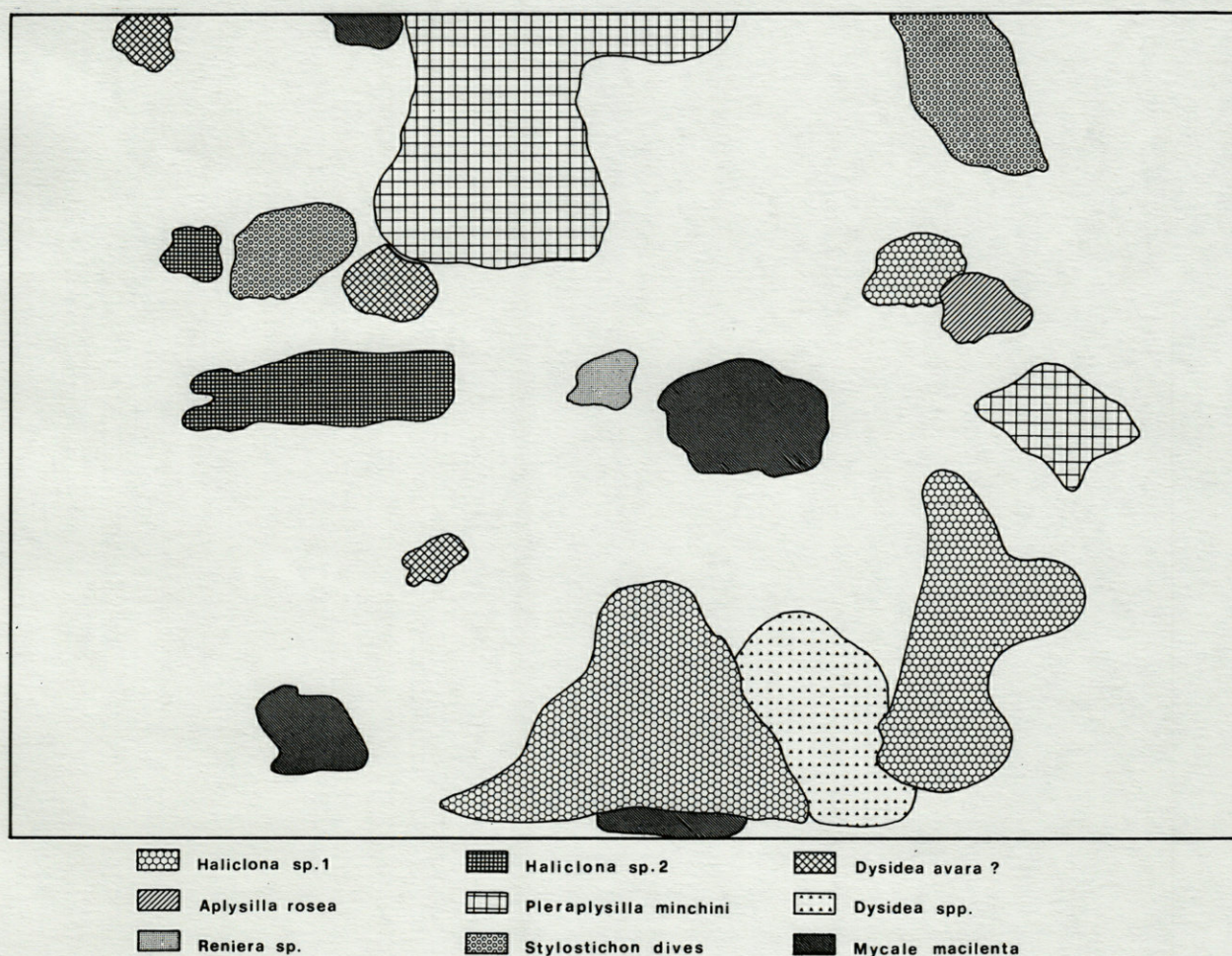


Fig. 4. - Exemple de distribution des Spongiaires sur les panneaux en éternit immergés pendant 47 mois.
An instance of Sponge distribution on asbestos panels immersed for 47 months.

Remerciements. Nous remercions M. le Prof. Michel Sara' pour la révision critique du texte.

BIBLIOGRAPHIE

CLAUSADE, M., 1969. Peuplement animal sessile des petits substrats solides récoltés dans trois bioécoses des fonds détritiques des fanges de Marseille. *Téthys*, 1 (3) : 719-750.

COE, W.R. & W.E. ALLEN, 1937. Growth of sedentary marine organisms on experimental blocks and plates for nine successive years. *Bull. Scripps Inst. Oceanography*, 4 (4) : 101-136.

PANSINI, M. & R. PRONZATO, 1973. Il Coralligeno di Bogliasco ed il suo popolamento di Poriferi. *Boll. Mus. Ist. Biol. Univ. Genova*, 41 : 5-34.

PANSINI, M., R. PRONZATO & G. VALSUANI, 1974. Popolamenti di substrati artificiali posti su un fondo coralligeno ed in una prateria di posidonia. III Poriferi. *Mem. Biol. Marina e Oceanogr.*, 4 (4, 5, 6) : 263-275.

PRONZATO, R., 1972. I Poriferi del « Fouling » del porto di Genova. *Boll. Mus. Ist. Biol. Univ. Genova*, 40 : 89-98.

RELINI, G., 1974. La colonizzazione dei substrati duri in mare. *Mem. Biol. Marina e Oceanogr.*, 4 (4, 5, 6) : 201-261.

RELINI, G., 1977. Le metodologie per lo studio del fouling nell'indagine di alcuni ecosistemi marini. *Boll. Zool.*, 44 : 97-118.

SARA', M., 1974. Catalogue of main marine fouling organisms. *CREO Boulogne*, 1-44.

SARA', M., A. BALDUZZI, F. BOERO, M. PANSINI, D. PESSANI & R. PRONZATO, 1978. Analisi di un popolamento bentonico di falesia del Promontorio di Portofino : dati preliminari. *Boll. Mus. Ist. Biol. Univ. Genova*, 46 : 45-54.

SARA', M. & L. SIRIBELLI, 1960. La fauna di Poriferi delle « secche » del Golfo di Napoli. I. La « secca » della Gaiola. *Ann. Ist. Mus. Zool. Univ. Napoli*, 12 (3) : 1-93.

SIMON-PAPYN, L., 1965. Installation expérimentale du benthos sessile des petits substrats durs de l'étage circalittoral en Méditerranée. *Rec. Trav. Stat. Mar. End.*, 39 (55) : 51-94.

Accépté le 21 janvier 1980

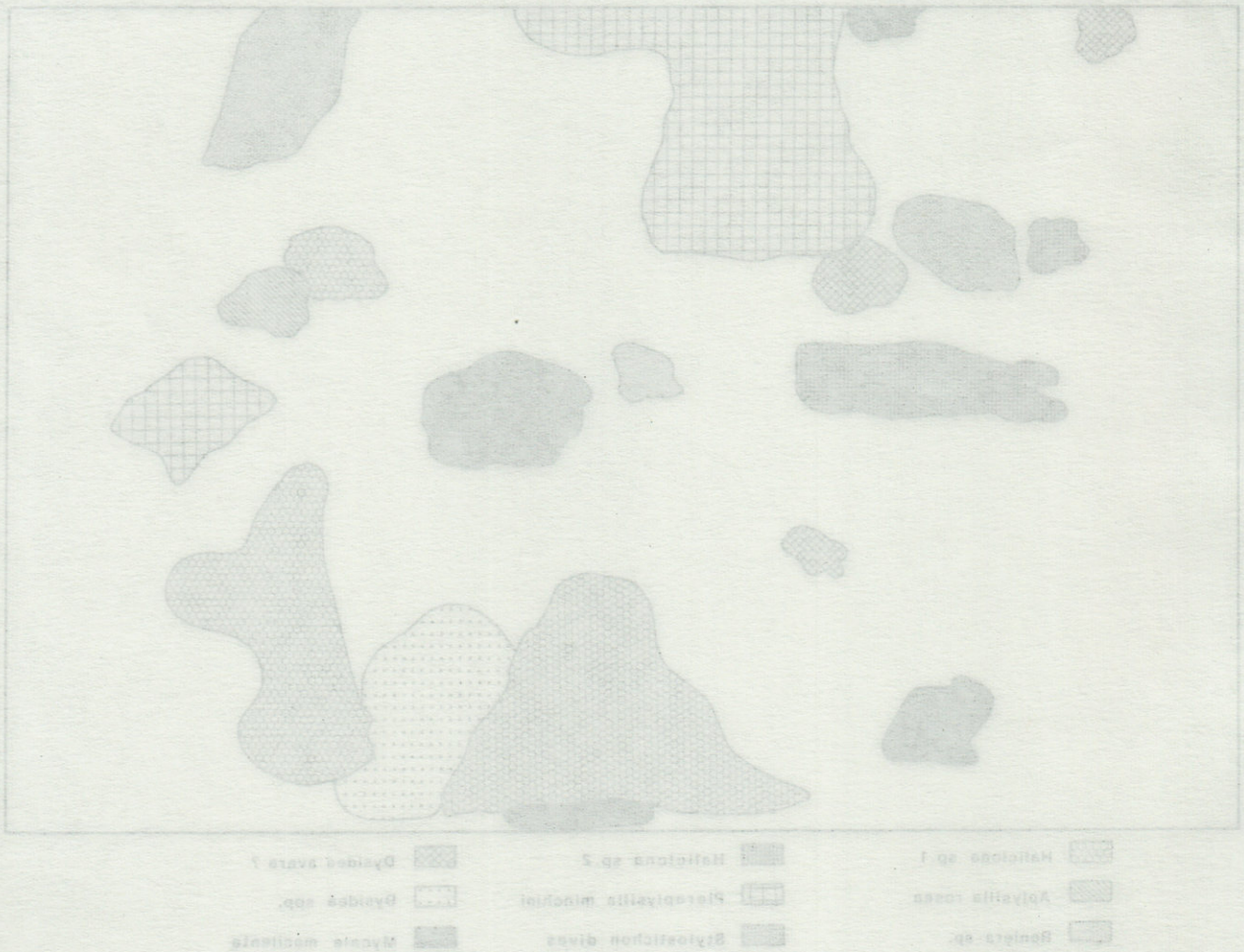


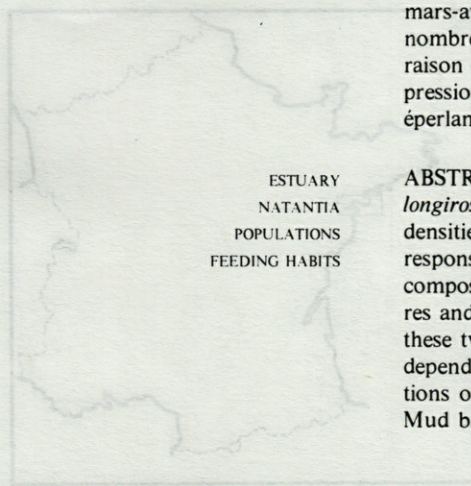
Fig. 1 - Esempio di distribuzione dei Spongiferi sui blocchi sperimentali in un'area del mare ligure. - Example of sponge distribution on experimental blocks immersed for 47 months.

OBSERVATIONS SUR L'ÉCOLOGIE DE *CRANGON CRANGON* (LINNÉ) ET *PALAEEMON LONGIROSTRIS* H. MILNE EDWARDS (CRUSTACEA, DECAPODA, NATANTIA) Estuaire interne de la Loire (France)

Jocelyne MARCHAND

Laboratoire de Biologie Marine
2, chemin de la Houssinière, 44072 Nantes Cedex

ESTUAIRE
NATANTIA
POPULATIONS
RÉGIMES ALIMENTAIRES



ESTUARY
NATANTIA
POPULATIONS
FEEDING HABITS

RÉSUMÉ. – Au niveau des grandes vasières de l'estuaire interne de la Loire, *Palaemon longirostris* et *Crangon crangon*, sont des espèces représentées par des populations endémiques ou saisonnières dont les densités varient en fonction des déplacements du front de salinité. La chlorinité des eaux est responsable d'une ségrégation des sexes. Alors que les populations de *C. crangon* sont constituées de juvéniles et d'immatures, celles de *P. longirostris* sont formées d'immatures et d'adultes dont la période de reproduction va de mars-avril à juillet-août. Les régimes alimentaires de ces deux espèces présentent de nombreux éléments communs qu'elles utilisent en fonction des abondances saisonnières. En raison de leurs densités élevées, les populations de *C. crangon* juvéniles subissent une forte pression de prédation de la part d'espèces commercialisées de Poissons (sole, flet, bar, éperlan). Les vasières constituent de véritables nurseries à Crevettes grises.

ABSTRACT. – On the mud banks of the inner part of the Loire estuary, *Palaemon longirostris* and *Crangon crangon* are endemic or seasonal species of which population densities run parallel with the migrations of the salinity front. The water chlorinity is responsible of a partial sexual segregation. Even though the shrimp populations are composed of juveniles and immatures, the prawn populations are constituted with immatures and adults of which reproduction occurs from march-april to july-august. The diets of these two species have several common terms, shrimps and prawns using the macrofauna dependent of the seasonal abundances. In consideration of their densities, young populations of *C. crangon* are the prey of some commercial fishes (sole, flounder, bass, smelt). Mud banks of the Loire estuary are really nurseries for the shrimps.

INTRODUCTION

Crangon crangon (Linné) et *Palaemon longirostris* H. Milne Edwards sont deux espèces de Décapodes nageurs bien représentées dans l'estuaire interne de la Loire. La biologie de *P. longirostris*, espèce oligohaline, a été peu étudiée, les quelques données que nous possédons étant relatives à sa dispersion dans les eaux hollandaises (Heerebout, 1974). En revanche, l'écologie et la physiologie de *Crangon crangon* sont l'objet de nombreux travaux.

Certains d'entre eux concernent sa distribution spatiale, sa croissance et sa reproduction dans des milieux à salinité variable, ses migrations jouant un rôle important dans l'économie des pêches (Havinga, 1930 ; Broekema, 1942 ; Lloyd et Yonge, 1947 ; Hartsuyker, 1966 ; Heerebout, 1974 ; Boddeke, 1975 et 1976 ; Dahm, 1975 ; Labat, 1977 a et B). D'autres auteurs se sont intéressés au rôle joué par *Crangon crangon* dans les chaînes alimentaires en milieu marin ou saumâtre (Hartley, 1940 ; Olney, 1964 ; Tiewes, 1975).

Il nous a semblé intéressant d'étudier l'évolution saisonnière des populations de ces deux espèces pendant 16 mois dans un milieu saumâtre tel que l'estuaire de la Loire où des observations sur la faune pélagique et benthique depuis une dizaine d'années ont donné lieu à un certain nombre de travaux (Marchand, 1972, 1973, 1978; Denayer, 1973; Gruet, Maillard et Marchand, 1978).

BIOTOPE

Long d'environ 60 km, l'estuaire de la Loire présente une alternance de berges envasées et empierrées. Actuellement, 80% des rives étant constituées de digues artificielles, les dernières vasières sont localisées entre Donges et Cordemais sur la rive nord et entre Mindin et Paimboeuf sur la rive sud (Fig. 1). C'est sur ces étendues de vase qu'est pratiqué l'essentiel de la pêche en estuaire. Situées dans la zone intertidale, les vasières de l'estuaire interne constituent des biocénoses très riches où les espèces sont peu nombreuses, représentées par des populations de densités élevées.

Bien que très différentes, les compositions faunistiques des deux secteurs étudiés : bancs de Bilho et de l'île Pipy, possèdent quelques points communs. Dans le secteur aval (Bilho), qui est soumis à une très forte

influence marine, le faciès est essentiellement constitué de Mollusques filtreurs : *Scrobicularia plana* (Da Costa), *Macoma balthica* (Linné) et *Mya arenaria* Linné, espèces auxquelles il faut ajouter des Crustacés benthiques : *Corophium volutator* Vanhoffen, *Cyathura carinata* (Kroyer), ou suprabenthiques : *Neomysis integer* (Leach), des Annélides Polychètes : *Nereis diversicolor* O.F. Muller, *N. succinea* Leuckart, *Boccardia ligERICA* Ferronière, *Streblospio shrubsolii* (Buchanan) et Oligochètes : *Monopylephorus rubroniveus* (L.E.V.), *Tubifex costatus*, *Tubifex tubifex* O.F. Muller, *Limnodrilus hoffmeisteri* Claparède, *Brachiura sowerbyi* Beddard, et de Polychètes : *Nereis diversicolor*, *Boccardia ligERICA*. Cette biocénose couvre une superficie d'environ 650 ha.

Ce rapide descriptif des ensembles faunistiques de l'estuaire interne de la Loire montre que ce vaste milieu saumâtre présente des caractéristiques biotiques correspondant aux exigences écologiques de nombreuses espèces de Poissons et de Crustacés littoraux dont le cycle comporte une écophase saumâtre obligatoire.

MÉTHODES

Afin d'étudier la structure des populations des crevettes présentes en Loire, ainsi que leurs régimes alimentaires, les pêches sont effectuées dans les 2 secteurs cités

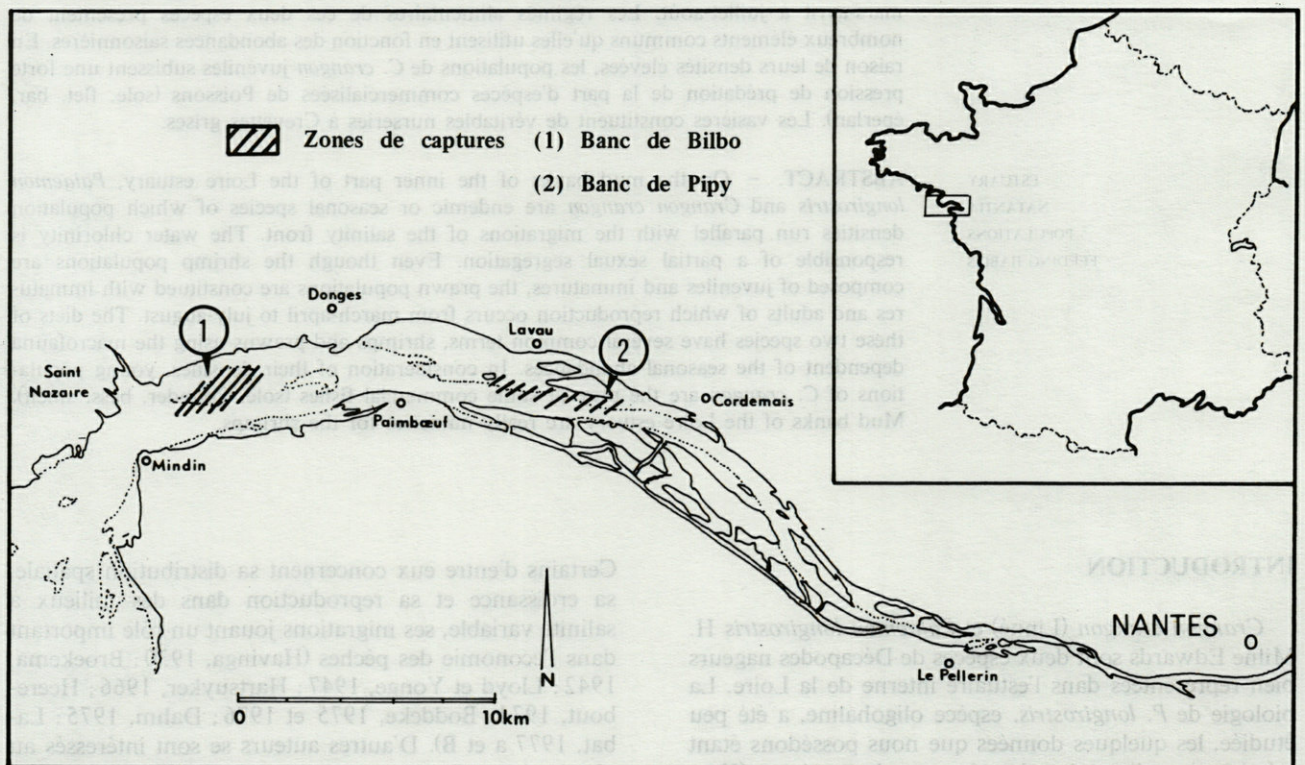


Fig. 1. - L'estuaire de la Loire : lieux de capture de *Crangon crangon* et *Palaemon longirostris*.
Map of the Loire estuary with sampling locations of *Crangon crangon* and *Palaemon longirostris*.

précédemment à raison d'un prélèvement tous les 1 ou 2 mois. Les captures sont faites à l'aide d'un chalut, dont le vide de maille est de 12 mm à l'ouverture et de 10 mm dans la poche. Ce chalut est tracté pendant 20 à 30 minutes par un bateau allant à une vitesse maximale de 2 nœuds. L'ouverture du chalut étant de 4 m, on peut évaluer la surface chalutée à 1,5 ha/h.

Chaque capture est pesée et les individus dénombrés. Afin d'en faire l'analyse ultérieure, tout ou partie de la pêche est fixé au formol à 5%. L'examen des seconds pléopodes permet la détermination du sexe. La longueur de chaque individu est mesurée du rostre au telson inclus (au mm près). Par échantillon, 20 à 40 individus sont disséqués et les contenus des chambres gastriques analysés.

Le sex-ratio calculé pour chaque échantillon correspond au rapport : nombre de mâles/ nombre de femelles.

RÉSULTATS

1. Populations de *Crangon crangon*

Espèce marine, *C. crangon* effectue des migrations saisonnières que les auteurs attribuent soit aux variations de salinité ou de température, soit à la recherche de nourriture. Il est connu qu'au printemps, les crevettes grises se dirigent vers les eaux saumâtres peu profondes et repartent vers les eaux marines plus chaudes en

automne et en hiver. Ces grandes lignes peuvent être modulées en fonction des conditions hydrologiques observées en Loire.

A. Abondance relative et densité

Dans l'ensemble (Fig. 2), les densités de *Crangon crangon* sont plus élevées sur le banc de Bilho que sur celui de Pipy. La raison essentielle de ces écarts de densité réside dans le fait que, dans le secteur aval, la nourriture est plus diversifiée et plus abondante qu'en amont, et que les eaux y sont nettement plus salées (12 à 17‰ contre 0,3 à 2‰ Cl⁻).

De plus, les densités évoluent en fonction des déplacements du front de salinité (0,25 g/l Cl⁻) dont la position dépend du débit fluvial et du coefficient de marée (Le Douarec, 1978). Lorsque la limite eau douce - eau saumâtre se situe dans le secteur aval, l'extension des populations de *C. crangon* est limitée au banc de Bilho. En période d'étiage, ces populations migrent vers l'amont et les densités atteignent des valeurs plus élevées sur le banc de Pipy que sur le banc de Bilho.

La rareté des individus observée au cours de l'étiage tardif en 1978 peut s'expliquer par une température trop élevée et une faible oxygénation des eaux recouvrant les vasières à chaque flot.

Quant aux poids des captures, ils n'atteignent des valeurs élevées qu'en période estivale : 25 kg/ha sur le banc de Bilho et 15 kg/ha sur le banc du Pipy. Cependant ces Crevettes ne présentent aucun intérêt commercial, leur taille étant trop petite.

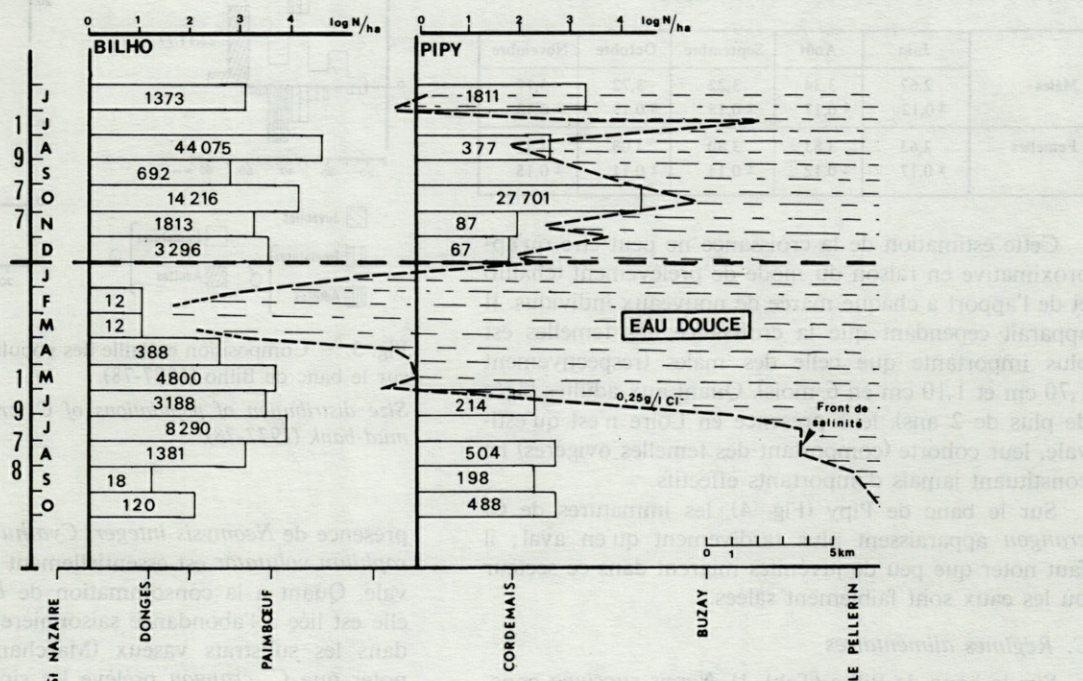


Fig. 2. — Densités mensuelles de *C. crangon* sur les bancs de Bilho et de Pipy avec la situation du front de salinité.
Monthly densities of *C. crangon* on the Bilho and the Pipy mud-banks with the position of the salinity front.

B. Structure des populations

B₁. Sex-ratio

Quel que soit le lieu de capture, le sex-ratio est toujours en faveur des femelles, la valeur moyenne étant $0,33 \pm 0,15$ sur le banc de Bilho et $0,12 \pm 0,66$ sur le banc de Pipy. On constate que les femelles pénètrent plus en amont dans l'estuaire que les mâles. D'après Lloyd et Yonge (1947), cette migration différentielle peut être expliquée par le fait que les femelles possèdent un plus grand pouvoir osmorégulateur, qu'elles ont une plus grande longévité et que leur pénétration dans les eaux saumâtres est plus précoce que celle des mâles. Cette dernière remarque est valable pour la Loire où les effectifs de mâles qui sont faibles au printemps, s'accroissent au cours de l'été.

B₂. Composition en taille et en âge

Dans l'estuaire de la Loire, nous avons constaté que les *C. crangon* juvéniles ont une taille inférieure à 20 mm. Selon de nombreux auteurs (Lloyd et Yonge, 1947; Havinga, 1930; Tiews, 1967; Nouvel Van Ryselberghe, 1936), la maturité sexuelle de *C. crangon* est atteinte à l'âge de 21 à 24 mois à une taille de 40-45 mm pour les mâles et de 50-55 mm pour les femelles. En Loire, les mâles sont adultes à 40 mm et les femelles à 50 mm.

Sur le banc de Bilho (Fig. 3), la population printanière pénétrant en Loire n'est pratiquement constituée que de femelles immatures proches de l'état adulte (taille moyenne : $4,01 \pm 0,53$ cm). En mai-juin, les juvéniles ($1,73 \pm 0,17$ cm) apparaissent et constituent très rapidement des cohortes de mâles et femelles immatures dont on peut suivre l'évolution des moyennes de taille (mm) :

	Juin	Août	Septembre	Octobre	Novembre
Mâles	2,67 $\pm 0,12$	3,34 $\pm 0,17$	3,22 $\pm 0,15$	3,72 $\pm 0,19$	3,77 $\pm 0,13$
Femelles	2,63 $\pm 0,17$	3,83 $\pm 0,12$	3,80 $\pm 0,14$	4,08 $\pm 0,11$	4,33 $\pm 0,15$

Cette estimation de la croissance ne peut être qu'approximative en raison du mode de prélèvement (chalut) et de l'apport à chaque marée de nouveaux individus. Il apparaît cependant que la croissance des femelles est plus importante que celle des mâles (respectivement 1,70 cm et 1,10 cm en 6 mois). Quant aux adultes (âgés de plus de 2 ans), leur présence en Loire n'est qu'estivale, leur cohorte (comportant des femelles ovigères) ne constituant jamais d'importants effectifs.

Sur le banc de Pipy (Fig. 4), les immatures de *C. crangon* apparaissent plus tardivement qu'en aval; il faut noter que peu de juvéniles migrent dans ce secteur où les eaux sont faiblement salées.

C. Régimes alimentaires

Sur le banc de Bilho (Tabl. I), *Nereis succinea* constitue un élément constant du régime alimentaire où il est noté dans 25% des contenus analysés. En revanche, la

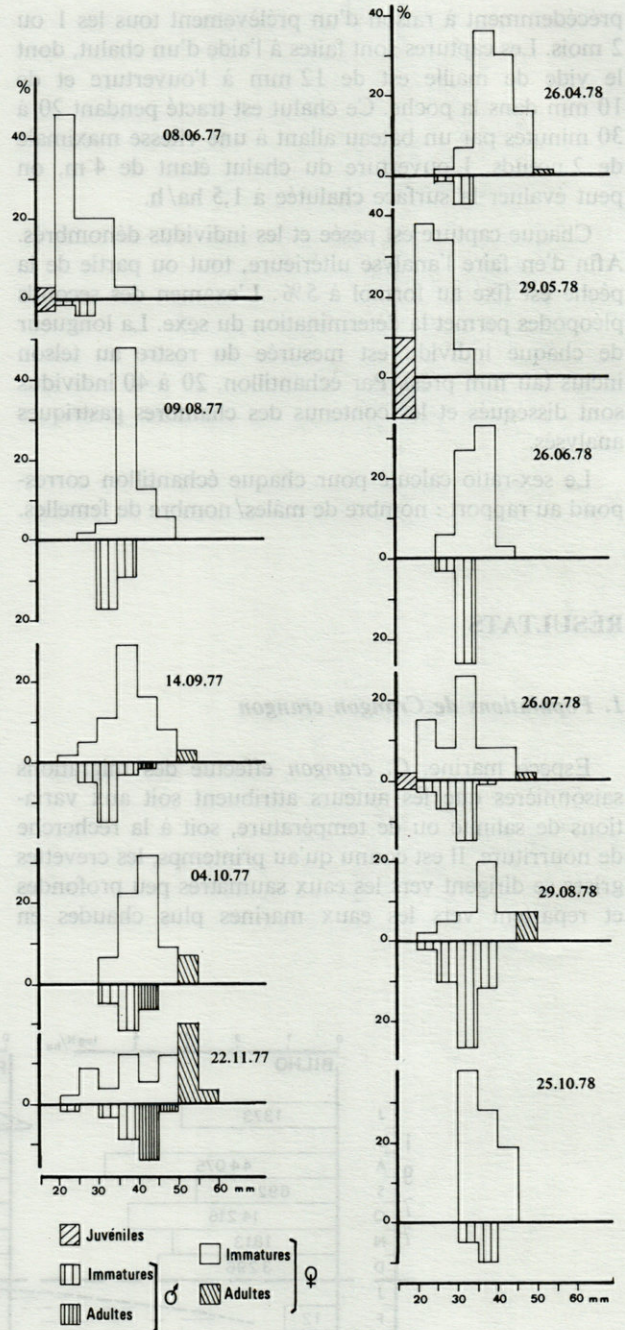


Fig. 3. — Composition en taille des populations de *C. crangon* sur le banc de Bilho (1977-78).

Size distribution of populations of *C. crangon* on the Bilho mud-bank (1977-78).

présence de *Neomysis integer*, *Cyathura carinata* et *Cochroplum volutator* est essentiellement printanière et estivale. Quant à la consommation de *Boccardia ligierica*, elle est liée à l'abondance saisonnière de cette Annélide dans les substrats vaseux (Marchand, 1973). Il faut noter que *C. crangon* prélève les siphons des Myes et des Scrobiculaires et se nourrit également des stades juvéniles de sa propre espèce. En ce qui concerne l'ali-

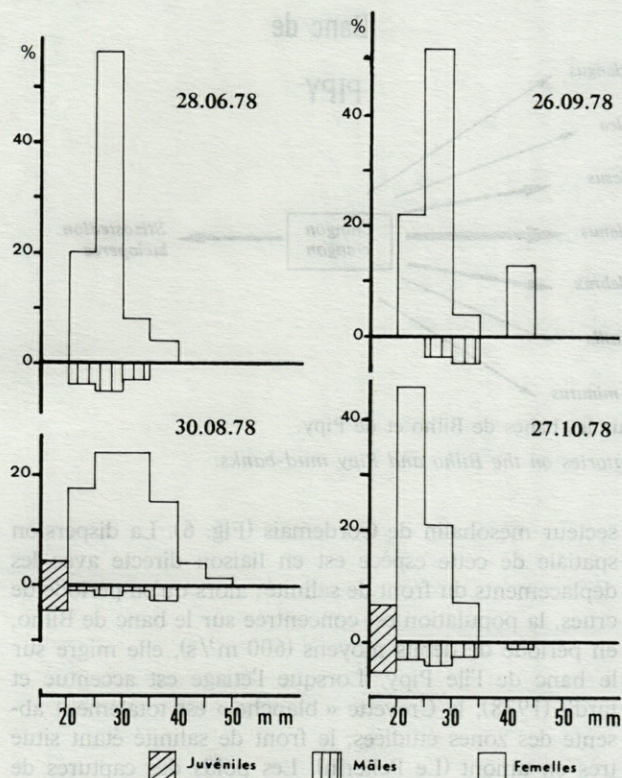


Fig. 4. — Composition en taille des populations de *C. crangon* sur le banc de Pipy (1978).

Size distribution of populations of C. crangon on the Pipy mud-bank (1978).

Tabl. I. — Composition du régime alimentaire de *C. crangon* sur le banc de Bilho : variations mensuelles et pourcentages moyens de fréquence des aliments.

Feeding habits of C. crangon on the Bilho mud-bank : seasonal variations and mean percentages of frequency.

ALIMENTS	1977						1978						% moy.
	VI	VIII	IX	X	XI	XII	IV	V	VI	VII	VIII	X	
<i>Boccardia ligERICA</i>													19,6
<i>Nereis succinea</i>													25,9
<i>Mya arenaria</i>													2,7
<i>Scrobicularia plana</i>													0,4
COPEPODES													7,9
<i>Neomysis integer</i>													13,0
<i>Corophium volutator</i>													1,8
<i>Cyathura carinata</i>													9,1
<i>Crangon crangon</i>													4,8
<i>Gammarus</i> sp.													0,8
SEDIMENT													71,3

mentation de ces derniers, elle n'est constituée que de Copépodes de l'espèce *Eurytemora hirundoides* Nordquist.

Sur le banc de Pipy (Tabl. II), *Boccardia ligERICA* est l'aliment principal de la Crevette grise (fréquence

moyenne : 56 %), les autres espèces d'Annélides n'étant que peu consommées. Comme dans le secteur aval, les Mysidacés ne sont présents dans le régime qu'au printemps et en été.

Tabl. II. — Composition du régime alimentaire de *C. crangon* sur le banc de Pipy : variations mensuelles et pourcentages moyens de fréquence.

Feeding habits of C. crangon on the Pipy mud-bank : seasonal variations and mean percentages of frequency.

ALIMENTS	1977					1978				% moy.
	VI	VIII	X	XI	XII	VI	VIII	IX	X	
OLIGOCHETES										3,3
<i>Boccardia ligERICA</i>										55,6
<i>Nereis diversicolor</i>										4,3
COPEPODES										5,0
<i>Neomysis integer</i>										13,1
<i>Mesopodopsis slabberi</i>										1,1
<i>Crangon crangon</i>										2,4
LARVES D'INSECTES										10,3
SEDIMENT										79,1

D'après la littérature concernant l'éthologie alimentaire de *Crangon crangon*, cette espèce serait essentiellement détritivore. Dans le cas présent, nous avons montré que dans le régime alimentaire le macrobenthos (Annélides surtout) est aussi bien représenté que la fraction sédimentaire (en fréquence moyenne respectivement : 65,5% et 75,2%). Il apparaît que *C. crangon* ne possède pas d'exigences alimentaires strictes mais adapte son régime en fonction de l'abondance de telle ou telle espèce. Il ne faut pas négliger le rôle du sédiment qui, absorbé avec la nourriture, intervient dans le broyage des aliments et dans l'apport en micro-organismes. Quant au nectobenthos, il n'est consommé que lorsqu'il est très abondant. En revanche, les stades juvéniles ont un régime plus strict dans la mesure où ils ne sont que planctonophages.

D. Relations Crangon crangon-prédateurs

En raison du caractère maritime du secteur aval où certaines espèces de Poissons pénètrent de façon saisonnière, le nombre de prédateurs est plus élevé sur le banc de Bilho que sur le banc de Pipy (Fig. 5). En période d'étiage le Tcaud (*Gadus luscus* (Linné)), le Merlan (*Merlangius merlangus* (Linné)) et la Motelle (*Ciliata mustela* (Linné)), sont quantitativement les principaux consommateurs de cette espèce.

Du printemps à l'automne, la plus forte pression de prédation est exercée par les stades juvéniles de la Sole (*Solea solea* (Linné)) et du Flet (*Platichthys flesus* (Linné)) pour lesquels *C. crangon* constitue un véritable support trophique. A ces espèces essentielles, il faut ajouter

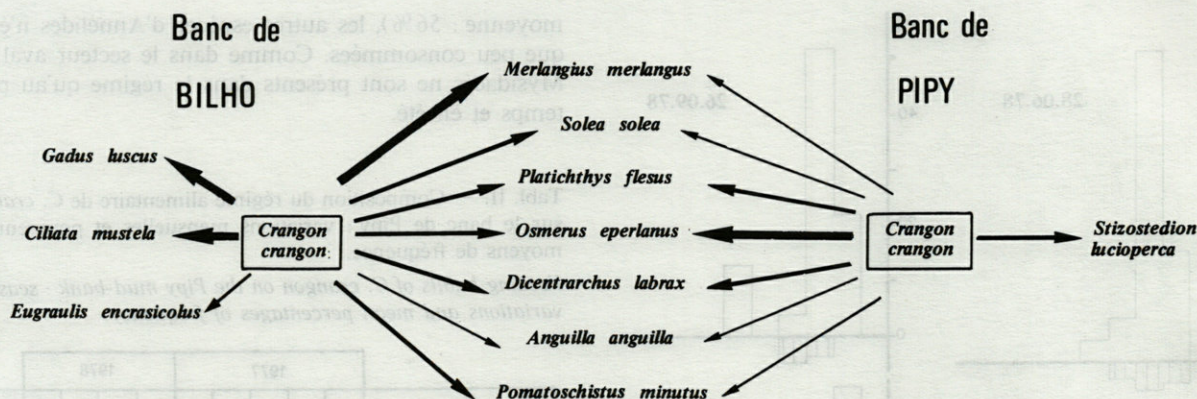


Fig. 5. - Relations prédateurs - *C. crangon* sur les bancs de Bilho et de Pipy.
Relationships between *C. crangon* and its predators on the Bilho and Pipy mud-banks.

l'Eperlan (*Osmerus eperlanus* (Linné)), le Gobie (*Pomatoschistus minutus* (Pallas)) et le Bar (*Dicentrarchus labrax* (Linné)) dont les stades juvéniles sont également bien représentés dans le biotope.

2. Populations de *Palaemon longirostris*

En Loire, *P. longirostris*, Crevette typique des milieux saumâtres, est présente de façon permanente; cependant son abondance est fonction des conditions hydrologiques de l'estuaire.

A. Abondance relative et densité

Comparativement aux populations de *C. crangon*, celles de *Palaemon longirostris* sont beaucoup moins denses, les valeurs les plus élevées se situant dans le

secteur mésohalin de Cordemais (Fig. 6). La dispersion spatiale de cette espèce est en liaison directe avec les déplacements du front de salinité; alors qu'en période de crues, la population est concentrée sur le banc de Bilho, en période de débits moyens (600 m³/s), elle migre sur le banc de l'île Pipy. Lorsque l'étiage est accentué et tardif (1978), la Crevette « blanche » est totalement absente des zones étudiées, le front de salinité étant situé très en amont (Le Pellerin). Les poids des captures de cette espèce de Crevette non commercialisée ne représentent jamais de valeurs importantes : moins du kg/ha.

B. Structure des populations

B₁. Sex-Ratio

Quel que soit le lieu de capture, le sex-ratio est le plus souvent en faveur des mâles, les valeurs moyennes étant plus élevées en aval qu'en amont (sur le banc de Bilho,

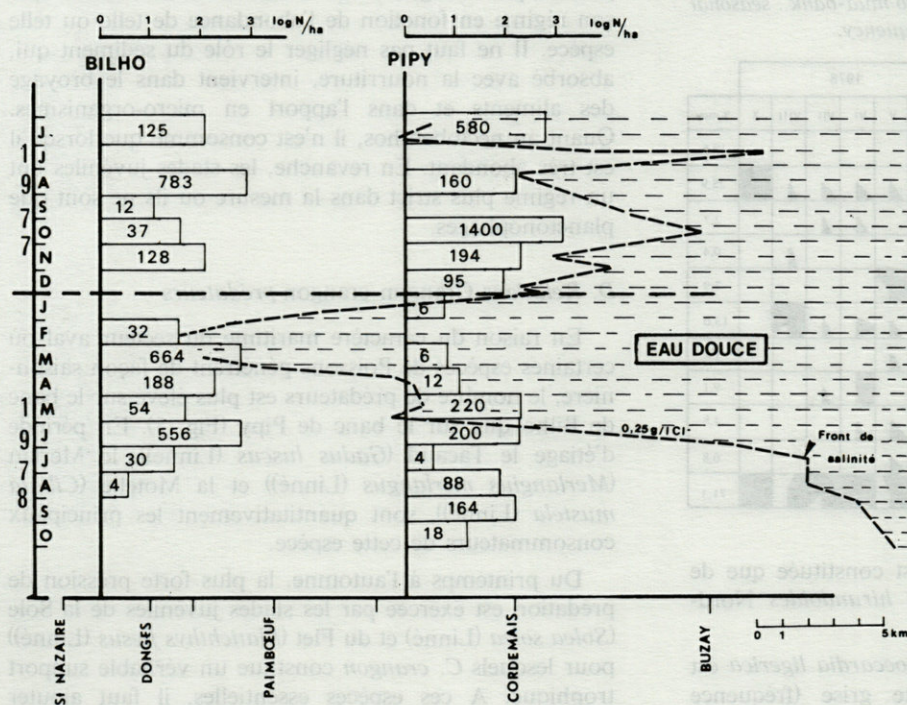


Fig. 6. - Densités mensuelles de *P. longirostris* sur les bancs de Bilho et de Pipy avec la situation du front de salinité.

Monthly densities of *P. longirostris* on the Bilho and the Pipy mud-banks with the position of the salinity front.

3,97; sur le banc de Pipy, 1,82). Il semble donc y avoir une ségrégation des sexes, les mâles recherchant les eaux mésosalines de l'estuaire. Le même phénomène a été signalé dans l'estuaire de la Gironde (Sorbe, 1978, communication personnelle).

B₂. Composition en taille

Dans les secteurs étudiés, les limites de taille sont comprises entre 25 et 60 mm pour les mâles et entre 30 et 75 mm pour les femelles. Comme chez beaucoup de *Natantia*, les mâles de *P. longirostris* sont plus petits que les femelles, leur maturité sexuelle étant atteinte entre 30 et 35 mm, alors que les femelles deviennent matures à 40 mm. L'absence des individus juvéniles de taille inférieure à 25 mm dans nos prélèvements faits au chalut ou au filet à plancton peut s'expliquer par la position plus amont de leur cohorte (Le Pellerin-Buzay).

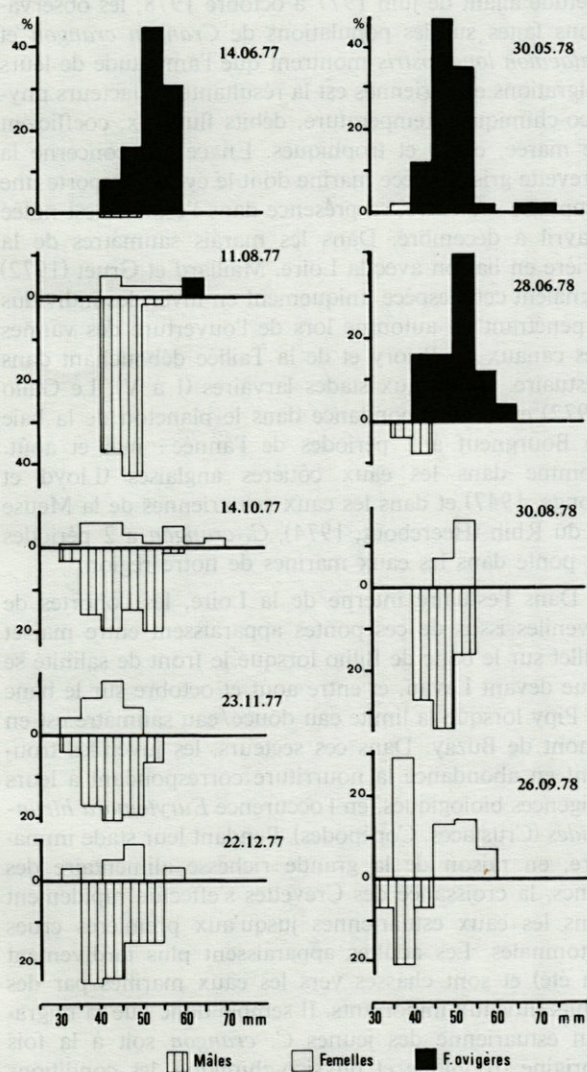


Fig. 7. — Composition en taille des populations de *P. longirostris* sur le banc de Pipy (1977-78).

Size distribution of populations of *P. longirostris* on the Pipy mud-bank (1977-78).

Dans les secteurs étudiés, cette espèce rare ou absente pendant l'hiver, est représentée par des cohortes d'immatures et d'adultes (Fig. 7 et 8) où dominent les femelles à la fin de l'hiver et les mâles au printemps. Entre mars et juin, la croissance des mâles est importante et peut être évaluée en moyenne à 1,20 cm; quant à celle des femelles, elle est d'environ 1,80 cm. De juillet à septembre, en raison de l'introduction d'éléments plus jeunes, il n'est plus possible de suivre l'évolution de la croissance. Dans les prélèvements, les premières femelles ovigères apparaissent en avril sur le banc de Pipy et restent localisées dans la zone du front de salinité tout au long de leur gestation. Il est vraisemblable que les femelles adultes ont un comportement migratoire évoluant en fonction de leur état physiologique: les jeunes issus de ces pontes se trouvent alors dans le secteur oligohalin de l'estuaire où les conditions sont favorables à leur développement jusqu'au stade immature. A partir de cette étape, leur physiologie leur permet de supporter des eaux plus salées et d'élargir leur aire de répartition dans l'estuaire.

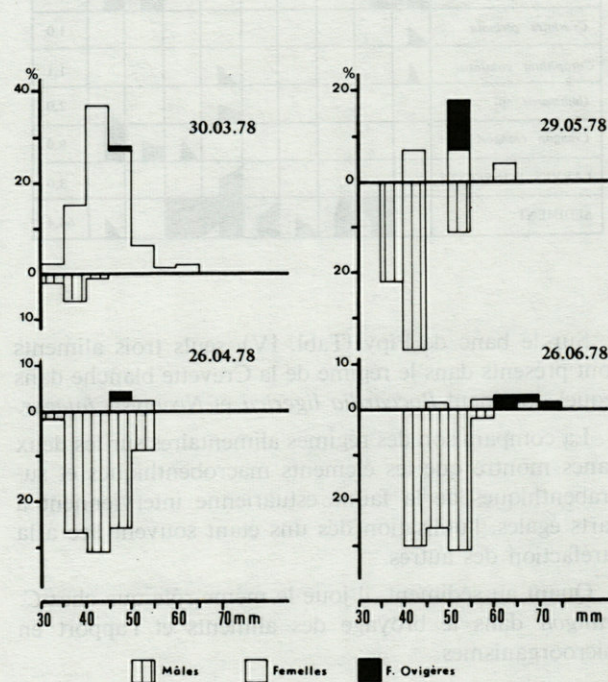


Fig. 8. — Composition en taille des populations de *P. longirostris* sur le banc de Bilho (1978).

Size distribution of populations of *P. longirostris* on the Bilho mud-bank (1978).

C. Régimes alimentaires

Il faut tout d'abord noter que les chambres gastriques des femelles dont les ovaires sont en cours de maturation sont toujours vides et que celles des ovigères ne contiennent le plus souvent que du sédiment.

Sur le banc de Bilho (Tabl. III), 11 aliments composent le régime alimentaire. Un des principaux est *Neomysis integer*, suivi de *Nereis succinea* et *Crangon cran-*

gon. Les autres espèces n'interviennent qu'accessoirement et ne représentent que de faibles pourcentages de fréquence (*Boccardia ligERICA*, *Cyathura carinata*, etc.).

Tabl. III. — Composition du régime alimentaire de *P. longirostris* sur le banc de Bilho : variations mensuelles et pourcentages moyens de fréquence.

Feeding habits of *P. longirostris* on the Bilho mud-bank : seasonal variations and mean percentages of frequency.

ALIMENTS	1977					1978				% moy.
	VI	VIII	IX	X	XI	III	IV	V	VI	
OLIGOCHETES						■				1,0
<i>Boccardia ligERICA</i>				■	■					1,7
<i>Nereis diversicolor</i>	■	■	■	■	■	■	■	■		11,7
LAMELLIBRANCHES			■							1,1
COPEPODES						■				1,5
<i>Neomysis integer</i>	■	■	■					■	■	20,0
<i>Cyathura carinata</i>	■									1,0
<i>Corophium volutator</i>	■					■				1,1
<i>Gammarus</i> sp.						■			■	2,0
<i>Crangon crangon</i>							■	■	■	8,0
LARVES D'INSECTES						■	■			3,0
SEDIMENT	■	■	■	■	■	■	■	■	■	64,4

Sur le banc de Pipy (Tabl. IV), seuls trois aliments sont présents dans le régime de la Crevette blanche dans lequel dominant *Boccardia ligERICA* et *Neomysis integer*.

La comparaison des régimes alimentaires sur les deux bancs montre que les éléments macrobenthiques et suprabenthiques de la faune estuarienne interviennent à parts égales, l'utilisation des uns étant souvent liée à la raréfaction des autres.

Quant au sédiment, il joue le même rôle que chez *C. crangon* dans le broyage des aliments et l'apport en microorganismes.

Tabl. IV. — Composition du régime alimentaire de *P. longirostris* sur le banc de Pipy : variations mensuelles et pourcentages moyens de fréquence.

Feeding habits of *P. longirostris* on the Pipy mud-bank : seasonal variations and mean percentages of frequency.

ALIMENTS	1977					1978					% moy.	
	VI	VIII	X	XI	XII	I	IV	V	VI	VIII		IX
<i>Boccardia ligERICA</i>			■	■	■	■	■	■		■		25,9
COPEPODES			■	■	■	■	■	■				9,8
<i>Neomysis integer</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	25,8
SEDIMENT	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	70,1

D. Relations *Palaemon longirostris* - prédateurs

Contrairement à la Crevette grise, la Crevette blanche est un aliment peu recherché par les Poissons, la morphologie de son rostre puissant en étant sans doute la principale raison. Seuls la Motelle (*Ciliata mustela*) et le Bar (*Dicentrarchus labrax*) en consomment, mais ces captures ne sont qu'occasionnelles. En revanche, il est probable que cette espèce intervienne pour une part importante dans le régime alimentaire de certains Oiseaux tels que le Héron dont les lieux de reproduction sont situés en bordure de l'estuaire et dans les marais annexes.

DISCUSSION ET CONCLUSION

Dans l'estuaire de la Loire, au cours d'une période d'étude allant de juin 1977 à octobre 1978, les observations faites sur les populations de *Crangon crangon* et *Palaemon longirostris* montrent que l'amplitude de leurs migrations estuariennes est la résultante de facteurs physico-chimiques (température, débits fluviaux, coefficient de marée, etc...) et trophiques. En ce qui concerne la Crevette grise, espèce marine dont le cycle comporte une écophase saumâtre, sa présence dans l'estuaire est notée d'avril à décembre. Dans les marais saumâtres de la Brière en liaison avec la Loire, Maillard et Gruet (1972) signalent cette espèce uniquement en hiver, les individus y pénétrant en automne lors de l'ouverture des vannes des canaux du Priory et de la Taillée débouchant dans l'estuaire. Quant aux stades larvaires (I à V), Le Gallo (1972) en note l'abondance dans le plancton de la baie de Bourgneuf à 2 périodes de l'année : mai et août. Comme dans les eaux côtières anglaises (Lloyd et Yonge, 1947) et dans les eaux estuariennes de la Meuse et du Rhin (Heerebout, 1974), *C. crangon* a 2 périodes de ponte dans les eaux marines de notre région.

Dans l'estuaire interne de la Loire, les cohortes de juvéniles issus de ces pontes apparaissent entre mai et juillet sur le banc de Bilho lorsque le front de salinité se situe devant Lavau, et entre août et octobre sur le banc de Pipy lorsque la limite eau douce/eau saumâtre est en amont de Buzay. Dans ces secteurs, les juvéniles trouvent en abondance la nourriture correspondant à leurs exigences biologiques, en l'occurrence *Eurytemora hirundoides* (Crustacés, Copépodes). Pendant leur stade immature, en raison de la grande richesse alimentaire des bancs, la croissance des Crevettes s'effectue rapidement dans les eaux estuariennes jusqu'aux premières crues automnales. Les adultes apparaissent plus tardivement (en été) et sont chassés vers les eaux marines par des débits fluviaux importants. Il semble donc que la migration estuarienne des jeunes *C. crangon* soit à la fois d'origine trophique et physico-chimique, les conditions de milieu convenant à leurs exigences biologiques (température, salinité). Cependant pour des combinaisons températures élevées/faibles débits, le phénomène migratoire est perturbé.

Pour *C. crangon*, les vasières de l'estuaire de la Loire jouent le rôle de nurseries et constituent ainsi des biotopes nécessaires à la croissance et au développement de cette espèce qui intervient pour une part importante dans notre économie régionale des pêches.

Parallèlement à nos études sur les Crustacés *Natantia*, nous avons suivi l'évolution saisonnière qualitative et quantitative de l'ichtyofaune (Marchand, 1980). Nous pouvons en conclure que l'abondance de *C. crangon* est indicatrice de nurseries littorales de Poissons plats (Soles et Flets). Ainsi, dans l'estuaire interne de la Loire, la crevette grise peut être considérée comme une espèce « fourrage » jouant le rôle de support trophique par les espèces exploitées (Sole, Flet, Anguille, Eperlan, Bar, etc...).

Vis-à-vis de *Palaemon longirostris*, les secteurs mésoligohalins de l'estuaire (salinité variant entre 0,5 et 16 ‰) compris entre Donges et Le Pellerin constituent l'habitat permanent où ces Crevettes blanches trouvent les conditions favorables à leur reproduction, les femelles ovigères recherchant les eaux oligohalines du front de salinité.

Non signalée dans les marais de la Brière (Maillard et Gruet, 1972), il est vraisemblable que cette espèce soit présente dans les marais reliés au secteur estuarien de Donges-Couéron par des étiers (la Peille, la Gicquelais, etc...) qui constituent des refuges où les Crevettes blanches peuvent migrer lorsque l'environnement fluvial devient défavorable. En effet, quelques pêches pratiquées dans ces étiers ont révélé la présence d'individus de *P. longirostris*. Il serait intéressant de compléter notre étude par des observations dans le vaste réseau hydrographique adjacent à la Loire.

Quelle que soit l'espèce considérée, il apparaît très nettement une ségrégation des sexes en liaison avec le gradient de salinité, les mâles préférant les eaux du secteur polyhalin (*C. crangon*) ou mésohalin (*P. longirostris*). L'analyse des régimes alimentaires a montré que les deux espèces de *Natantia* n'ont pas d'exigences trophiques strictes mais présentent une capacité d'adaptabilité remarquable, leur régime variant en fonction de l'abondance des éléments du macro et du nectobenthos. Contrairement à de nombreuses données bibliographiques, le régime alimentaire de ces Crevettes n'est pas uniquement détritivateur.

Bien qu'ayant des niches écologiques présentant des points communs, il ne semble exister aucune compétition alimentaire ou spatiale entre les diverses populations de Crevettes dont l'éthologie est différente. En outre, les densités de *C. crangon* sont toujours plus élevées que celles de *P. longirostris* dont les cohortes subissent de faibles pressions de prédation. De ce fait, *C. crangon* constitue un des maillons fondamentaux du réseau trophique de l'estuaire interne de la Loire et vraisemblablement des zones adjacentes telles que la baie de Bourgneuf.

BIBLIOGRAPHIE

- BODDEKE, R., 1975. Autumn migration and vertical distribution of the brown shrimp *Crangon crangon* L. in relation to environmental conditions. In : H. Barnes. *Proc. 9th Europ. mar. biol. Symp.*, Aberdeen University Press : 483-484.
- BODDEKE, R., 1976. The seasonal migration of the brown shrimp *Crangon crangon*. *Neth. J. Sea Res.*, **10** (1), 103-130.
- BROEKEMA, M.M.M., 1942. Seasonal movements and the osmotic behaviour of the shrimp *Crangon crangon* L. *Arch. néerl. Zool.*, **6**, 1-100.
- DAHM, E., 1975. Untersuchungen zum Nahrungserwerb von *Crangon crangon* Linné. *Ber. Dtsch. Wiss. Komm. Meeresforsch.*, **24** (2-3), 105-133.
- DENAYER, J.C., 1973. Trois méduses nouvelles ou peu connues des côtes françaises : *Maeotias inexpectata* Ostrooumov, 1896, *Blackfordia virginica* Mayer, 1910, *Nemopsis bachei* Agassiz, 1849. *Cah. Biol. Mar.*, **14**, 285-294.
- GRUET, Y., Y. MAILLARD & J. MARCHAND, 1978. Etude écologique des bassins à flot du port de Saint-Nazaire (Loire-Atlantique). *Bull. Ecol.*, **9** (2), 157-168.
- HARTLEY, P.H.T., 1940. The Saltash tuck-net fishery and the ecology of some estuarine fishes. *J. mar. biol. Assoc. U.K.*, **24**, 1-68.
- HARTSUYKER, L., 1966. Daily tidal migrations of the shrimp *Crangon crangon*. *Neth. J. Sea Res.*, **3**, 52-67.
- HAVINGA, B., 1930. Der Granat (*Crangon vulgaris* Fabr.) in den holländischen Gewässern. *J. Cons. int. Explor. Mer.*, **5**, 57-87.
- HEEREBOUT, G.R., 1974. Distribution and ecology of the *Decapoda Natantia* of the estuarine region of the rivers Rhine, Meuse and Scheldt. *Neth. J. Sea Res.*, **8**, 73-93.
- LABAT, J.P., 1977a. Ecologie de *Crangon crangon* (L.) (*Decapoda, Caridea*) dans un étang de la côte languedocienne. I - Croissance, reproduction, migrations mer/étang. *Vie Milieu*, **27** (2), 273-292.
- LABAT, J.P., 1977b. Ecologie de *Crangon crangon* (L.) (*Decapoda, Caridea*) dans un étang de la côte languedocienne. II - Mouvements et répartition intralagunaires. *Vie Milieu*, **27** (3), 359-367.
- LE DOUAREC, P., 1978. L'intrusion saline dans l'estuaire interne de la Loire. Etude du front de salinité et de ses variations saisonnières. *Thèse Doct. 3^e cycle*, Nantes, 197 p.
- LE GALLO, J.Y., 1972. Recherches sur les variations saisonnières de l'épifaune en baie de Bourgneuf. *Thèse Doct. 3^e cycle*, Nantes, 63 p.
- LLOYD, A.J. & C.M. YONGE, 1947. The biology of *Crangon crangon* (L.) in the Bristol Channel and Severn Estuary. *J. mar. biol. Assoc. U.K.*, **26**, 626-661.
- MAILLARD, Y. & Y. GRUET, 1972. Introduction à l'hydroécologie des marais saumâtres du bassin du Brivet (Loire-Atlantique). *C. R. Actes Congrès nat. Soc. Sav.*, Nantes, mars 1972, **3**, 121-153.
- MARCHAND, J., 1972. Bionomie benthique de l'estuaire de la Loire. Observations sur l'estran maritime de la mer à Cordemais. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **36** (1), 47-67.
- MARCHAND, J., 1973. Contribution à l'étude des milieux saumâtres : essai d'une analyse de populations de *Rhithropanopeus harrisi* (Gould) *tridentatus* Maitland. *Thèse Doct. 3^e cycle*, Nantes, 188 p.

MARCHAND, J., J.C. DENAYER & D. MONTFORT, 1978. Etude écologique de la Basse-Loire de Nantes à Saint-Nazaire (Invertébrés-Vertébrés). *Rapport OREAM*, n° 959-76-002-04, 347 p.

MARCHAND, J., 1980. Distribution saisonnière, abondances et diversités de l'ichtyofaune de l'estuaire interne de la Loire en 1977-1978. *Annls. Inst. Océanogr.*, **56** (2) : 127-137.

NOUVEL - VAN RYSSELBERGHE, L., 1936. Contribution à l'étude de la mue, de la croissance et de la régénération chez les Crustacés Natantia. *Thèse*, Forton, Bruxelles, 1-161.

BRACKLEY, M.M., 1942. Seasonal movements and the monthly behaviour of the shrimp *Crangon crangon* L. *Irish Jour. Mar. Biol.*, **4** : 1-100.

DEHN, E., 1975. Untersuchungen zum Nahrungswahl von *Crangon crangon* Linné. *Dtsch. Wiss. Z.*, **30** : 102-111.

DENAYER, J.C., 1973. Trois espèces nouvelles ou peu connues des côtes françaises : *Mysis* et *Stomatopoda*. *Revue de Biologie*, **18** : 287-304.

GRUET, Y., Y. MARCHAND & J. MARCHAND, 1978. Etude comparative des bassins à flot du port de Saint-Nazaire. *Hydrobiologie*, **7** (2) : 157-189.

HARTLEY, P.H.T., 1940. The shallow water fishery and the ecology of some estuarine fishes. *J. mar. biol. Assoc. U.K.*, **34** : 1-88.

HARTUYKER, J., 1956. Daily tidal migrations of the shrimp *Crangon crangon* Linné. *J. Sea Res.*, **3** : 22-67.

HAYNES, B., 1970. Der Grant (*Crangon vulgaris* Fabr.) in den holländischen Gewässern. *A. Conf. Int. Explor. Mer.*, **8** : 27-87.

HETEROUD, G.R., 1974. Distribution and ecology of the European *Natantia* of the estuarine region of the river Rhine. *Meeres und Stille Welt*, **8** : 73-91.

LABAT, J.P., 1977a. Ecologie de *Crangon crangon* L. (Decapoda, Crustacea) dans un étang de la côte languedocienne. I. Croissance, reproduction, migrations, mortalité. *Mémoires*, **17** (2) : 273-292.

LABAT, J.P., 1977b. Ecologie de *Crangon crangon* L. (Decapoda, Crustacea) dans un étang de la côte languedocienne. II. Mouvements et répartition intraspecifics. *Mémoires*, **17** (3) : 329-367.

LE DOUARIC, P., 1978. L'intrusion saline dans l'estuaire interne de la Loire. Etude du front de salinité et de ses variations saisonnières. *Thèse Doct. 3^e cycle*, Nantes, 197 p.

LE GALLO, J.Y., 1972. Recherches sur les variations saisonnières de l'épilune en baie de Bourgneuf. *Thèse Doct. 3^e cycle*, Nantes, 63 p.

LLOYD, A.J. & C.M. YONGE, 1947. The biology of *Crangon crangon* L. in the Bristol Channel and Severn Estuary. *J. mar. biol. Assoc. U.K.*, **26** : 656-661.

MARCHAND, J. & Y. GRUET, 1972. Introduction à l'hydroécologie des marais salés du bassin du Bivort. *Hydrobiologie*, **1** : 1-121.

MARCHAND, J., 1972. Bionomie pélagique de l'estuaire de la Loire. Observations sur l'estuaire maritime de la mer Méditerranée. *Revue de Biologie*, **17** (1) : 43-67.

MARCHAND, J., 1973. Contribution à l'étude des milieux saumâtres : essai d'une analyse de populations de *Rhinogobius* (Gobius) vivants. *Thèse Doct. 3^e cycle*, Nantes, 188 p.

OLNEY, P.J.S., 1964. The food of mallard *Anas platyrhynchos* collected from coastal and estuarine areas. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, **142**, 397-418.

TIEWS, K., 1967. Synopsis of biological data on the common shrimp *Crangon crangon* (Linnaeus, 1758). *F.A.O. Fish. Rep.*, **57** (4), 1167-1224.

TIEWS, K., 1975. Über die Feind Beute-Beziehung zwischen den Fischbeständen und dem Nordsee-Garnelebebrand an der deutschen Nordseeküste. *Inf. Fischwirtsch.*, **22** (3-4), 89-91.

Accepté le 31 juillet 1979.

pour un certain nombre de poissons plus (soit) et (Fisch) / dans l'estuaire interne de la Loire, la crevette peut être considérée comme une espèce « fourrage » jouant le rôle de support trophique par les espèces exploitées (soit) l'Argentine, l'Épaulé, Bar, etc.).

Vie à vie de l'espèce langoustine, les secteurs mésobenthiques de l'estuaire (salinité variant entre 0,5 et 1,5) compris entre Donges et Le Petit-Cliff contiennent l'habitat permanent où ces Crévettes blanches trouvent les conditions favorables à leur reproduction, les femelles ovigères recherchant les eaux oligohalines du front de salinité.

Non signalée dans les marais de la Brière (Mallard et Gruet, 1972), il est vraisemblable que cette espèce soit présente dans les marais situés au secteur estuaire de Donges-Couron par des étiages de Petit-Cliff (Gruet, etc.) qui constituent des refuges où les Crévettes blanches peuvent migrer lorsque l'environnement fluvial devient défavorable. En effet, quelques pêches pratiquées dans ces étiers ont révélé la présence d'individus de *P. longicarpus*. Il serait intéressant de compléter notre étude par des observations dans le vaste réseau hydrographique adjacents à la Loire.

Quelle que soit l'espèce considérée, il apparaît très nettement une ségrégation des sexes en liaison avec le gradient de salinité, les mâles préférant les eaux du secteur polyhalin (*C. crangon*) ou mésohalin (*P. longicarpus*). L'analyse des régimes alimentaires a montré que les deux espèces de *Natantia* n'ont pas d'exigences trophiques strictes mais présentent une capacité d'adaptabilité remarquable, leur régime variant en fonction de l'abondance des éléments du macro et du microbenthos. Contrairement à de nombreuses données bibliographiques, le régime alimentaire de ces Crévettes n'est pas uniquement détritivore.

Bien qu'ayant des niches écologiques présentant des points communs, il ne semble exister aucune compétition alimentaire ou spatiale entre les diverses populations de Crévettes dont l'écologie est différente. En outre, les étiages de *C. crangon* sont toujours plus élevés que celles de *P. longicarpus* dont les cohortes subissent de faibles pressions de prédation. De ce fait, *C. crangon* constitue un des maillons fondamentaux du réseau trophique de l'estuaire interne de la Loire et vraisemblablement des zones adjacentes telles que la baie de Bourgneuf.

FAUNE SOUTERRAINE REJETÉE PAR UNE EXSURGENCE TEMPORAIRE DU LIBAN : *PROASELLUS BARDAUNII* n. sp.

Nicolas ALOUF (1), Jean-Paul HENRY (2) et Guy MAGNIEZ (2)

(1) Département des Sciences Naturelles, Université Libanaise, Hadeth Beyrouth, Liban

(2) Laboratoire de Biologie Animale et Générale, Université de Dijon, 21100 Dijon, France

LIBAN
AQUIFÈRE KARSTIQUE
ASELLIDE

RÉSUMÉ. — La filtration d'une exsurgence temporaire de l'aquifère karstique cénomaniens du massif du Sannine (Liban) a révélé l'existence d'une abondante faune aquatique souterraine dans ce système, en particulier d'un Asellide dépigmenté et anophtalme : *Proasellus bardaunii* n. sp., caractérisé par une croissance hypertrophique des uropodes chez les grands adultes. Cette espèce est apparentée à une forme anophtalme d'Asie Mineure : *P. lykaonicus* du Taurus. L'absence de femelles ovigères dans tous les échantillons laisse présumer l'existence d'une saison de reproduction bien marquée pour cet Asellide souterrain.

LEBANON
KARSTIC AQUIFER
ASELLID

ABSTRACT. — The filtering of a temporary exsurgence of the karstic aquifer of Sannine Mountain (Lebanon) pointed out the existence of an abundant subterranean aquatic fauna, particularly the albinistic and anophtalmous Asellid *Proasellus bardaunii* n. sp., characterized by an hypertrophic growth of the uropods in large adults. This species is related to *P. lykaonicus* Argano and Pesce, 1978 from Asia Minor (Taurus Mountain). The absence of ovigerous female in all samples is probably due to the existence of a well defined reproductive season in this hypogean Asellid.

I. LE BIOTOPE ET LA FAUNE CAPTURÉE

L'exsurgence temporaire Nab'-1-Assuad est située sur le flanc Est du Mont Liban, à 10 km environ au Nord de Zahlé (altitude 1 234 m). Cette station a été étudiée par l'un de nous (N.A.), de février à juin 1978, puis de janvier à juin 1979, dans le cadre d'un programme de recherches financé par le C.N.R.S. du Liban, que nous remercions très vivement ici.

L'exsurgence est du type dit de débordement par faille (Fig. 1). Elle est alimentée par l'important aquifère Cénomaniens constitué par le massif du Sannine qui culmine à 2 600 m. Les précipitations atmosphériques sur ce mont surviennent sous forme de pluie durant la

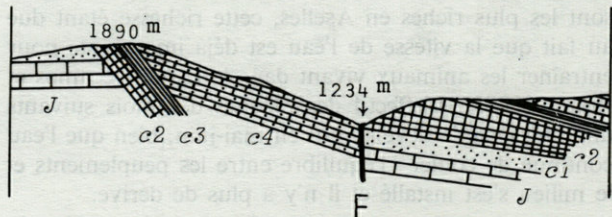


Fig. 1. — Situation géologique du système karstique Nab'-1-Bardauni d'après Dubertret. J = Jurassique; C1 = base du Crétacé; C2 = Aptien; C3 = Albien; C4 = Cénomaniens; F = faille; la flèche indique l'emplacement de l'exsurgence.

Geological site of Nab'-1-Bardauni karstic system, according to Dubertret. J = Jurassic; C1 = bottom of Cretaceous; C2 = Aptian; C3 = Gault; C4 = Cenomanian; F = fault; the arrow points to the position of the exsurgence.

première moitié de l'automne, puis de neige de décembre à avril et enfin de pluie jusqu'à la fin de la saison humide, en mai-juin.

L'exurgence sourd de janvier à juillet-août, à quelques centaines de mètres à l'Ouest de l'exurgence principale du système, appelée Nab'-1-Bardauni, qui est pérenne et alimente la rivière du même nom (autres orthographes possibles : Bardawni ou Bardaouni).

La technique de récolte utilisée en 1978 était celle du filet de Surber de 1/10 de m² de surface et de 3 mailles par millimètre. Le fond était raclé sur quelques cm de profondeur, au point de sortie de l'eau et le filtrat placé directement dans l'alcool. Elle a permis la capture de nombreux spécimens d'un Asellide dépigmenté et anophtalme nouveau, appartenant au genre *Proasellus*, bien représenté en Afrique et en Europe, sur le pourtour de la Méditerranée. Il a été dénommé *P. bardaunii* n. sp., en raison de sa localisation hydrographique.

Les récoltes de 1979 furent effectuées avec une simple époussette de 3 mailles/mm, avec laquelle l'eau était simultanément agitée et filtrée. La comparaison des 2 séries de prélèvements est difficile, du fait du changement de technique, mais un certain parallélisme dans le nombre d'organismes recueillis s'observe pourtant, d'une année à l'autre. L'effectif des récoltes, ainsi que la température de l'eau (°C) relevés au cours de chaque prospection, sont consignés dans le tableau suivant :

	Janvier	Février	Mars	Avril	Mai	Juin
	RELEVÉ DES TEMPÉRATURES					
1978	—	9,4	9,2	7,2	7,2	6,8
1979	8,6	8,7 8,2	7,4	7,3	7,2	7,3
	EFFECTIF DES RÉCOLTES					
1978	—	71	30	15	5	2
1979	0	3 9	1	0	0	0

La récolte de janvier 1979 était négative, le filtrat était plein de débris organiques qui doivent provenir du lessivage du karst par les premières eaux apparaissant après les mois de sécheresse. Les prélèvements de février sont les plus riches en Aselles, cette richesse étant due au fait que la vitesse de l'eau est déjà importante pour entraîner les animaux vivant dans le karst (Décamps et Rouch, 1973). L'effectif des récoltes des mois suivants diminue jusqu'à devenir nul en mai-juin, bien que l'eau continue de couler : l'équilibre entre les peuplements et le milieu s'est installé et il n'y a plus de dérive.

L'exurgence Nab'-1-Assuad (la grande source noire), doit son nom à la présence d'Algues brunes qui lui donnent une couleur foncée. De gros éboulis et de petits galets en obstruent la sortie. L'eau ne sourd que lorsque l'exutoire pérenne (Nab'-1-Bardauni) n'arrive plus à éliminer les nouvelles masses liquides provenant des pluies d'automne et de la fonte des neiges. C'est un milieu limite (Henry, 1976) où les Aselles n'apparaissent que

lorsque le débit augmente après une période de sécheresse. Ce biotope ne doit pas être considéré comme occasionnel ou permanent, mais comme saisonnier et cyclique, car le Liban est soumis au climat méditerranéen et les précipitations y sont localisées entre septembre et mai (Alouf, 1979). Ce cycle n'est pas sans rappeler celui de *Niphargus nadarini* dans l'exurgence Shamsine (Alouf, 1977). Le rythme d'apparition de ces Amphipodes, dans les récoltes faites au moyen du filet de Surber, commence en février, atteint un maximum en avril et s'annule à la fin du printemps. Le décalage entre ces deux cycles est en rapport avec le mode d'alimentation et de circulation des eaux dans le karst : en effet, le massif surplombant Shamsine reçoit moins de neige que le Sannine.

Les Planaires, probablement *Dugesia gonocephala*, sont les premiers macroinvertébrés à faire leur apparition au Nab'-1-Assuad, en janvier, de même que les Algues brunes. Ces dernières deviennent envahissantes en février, jusqu'au tarissement de la source. Les Insectes, Plécoptères, Ephéméroptères et Diptères, apparaissent en février-mars ; un seul Gammare fut capturé en mars.

Le nombre important d'Asellides récoltés au cours de l'année 1978 nous a permis d'étudier la composition de la population.

a) capture du 23 février : 69 individus dont 25 ♂ adultes de 3,1 à 6,6 mm + 39 ♀ adultes de 3,3 à 6 mm + 1 ♂ juv. de 2,6 mm + 3 ♀ juv. de 2,3 à 2,5 mm + 1 ♀ adulte incomplète. Le ♂ de 6,6 et la ♀ de 6 mm sont désignés comme holotype et allotype dans la description ci-dessous.

b) capture du 18 mars : 28 individus dont 11 ♂ adultes de 3,1 à 6 mm + 14 ♀ adultes de 3,4 à 6,2 mm + 2 ♀ juv. de 2,3 et 2,4 mm + 1 ♀ adulte incomplète.

c) capture du 11 avril : 15 individus dont 6 ♂ juv. et adultes de 2,1 à 4 mm + 9 ♀ juv. et adultes de 2 à 5,6 mm.

d) capture du 16 mai : 4 individus dont 1 ♂ juv. de 2,7 mm et 2 ♀ adultes de 5,7 et 5,9 mm + 1 ♀ juv. de 2,3 mm.

e) capture du 14 juin : 2 individus dont 1 ♂ adulte de 3,6 mm et 1 ♀ juv. de 2,1 mm.

Pour l'ensemble des lots, la taille moyenne des mâles est comprise entre 3,00 et 3,49 mm, tandis que celle des femelles est comprise entre 4,00 et 4,49 mm (Fig. 2). Ces dernières sont donc significativement plus grandes. Notons que les quelques 60 femelles adultes recueillies entre le 23 février et le 16 mai 1978 étaient toutes au repos génital (oostégites pratiquement nuls). Les lots ne contiennent donc ni femelles ovigères, ni femelles à poche incubatrice vidée, ni larves marsupiales. Par contre, la présence d'individus juvéniles dans ces captures de fin d'hiver et début de printemps semble indiquer que la reproduction des Aselles s'effectue dans le système karstique avant l'époque de fonctionnement de l'exurgence temporaire.

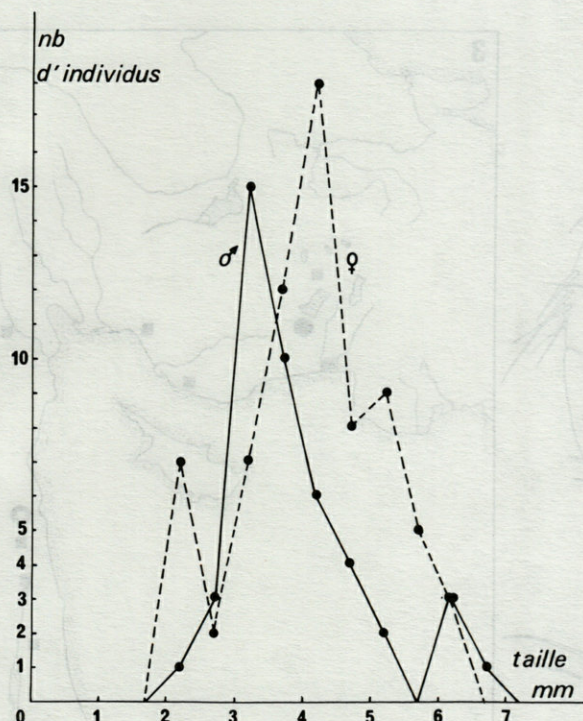


Fig. 2. — Composition en classes de taille de 1/2 mm de la population de *P. bardaunii* n. sp. capturée de février à juin 1978.

Composition in .5 mm size classes of the population of *P. bardaunii* captured from February to June 1978.

II. DESCRIPTION SOMMAIRE DE *PROASELLUS BARDAUNII* N. SP.

Caractères généraux : Asellide totalement dépigmenté et anophtalme au corps assez allongé (coefficient d'allongement légèrement inférieur à 5 chez le mâle); la femelle est moins longiligne ($c = 4,5$). Chétotaxie générale normale. Céphalon subtrapézoïdal plus large que long, avec marge antérieure très concave, et lobes postmandibulaires nettement marqués. Coxopodites des péréiopodes I à VII débordant les marges latérales des péréionites et visibles en vue dorsale. Pléonites I et II libres mais peu dégagés. Pléotelson plus long que large ($c = 1,20$) subquadrangulaire à pointe caudale très atténuée. Largeurs respectives de la tête, des 7 péréionites libres et du pléotelson chez le mâle de 6,6 mm : 1,06 - 1,10 - 1,26 - 1,34 - 1,26 - 1,26 - 1,34 - 1,26 et 1,10.

Appendices céphaliques : Antennules plus courtes que la hampe de l'antenne; hampe de 4 articles et fouet de 7 articles pour un mâle de 5,1 mm. Une lame olfactive de 75 μm sur chaque article du fouet, sauf sur le dernier (Pl. III-1). Le fouet ne comporte que 4 articles et 3 lames olfactives seulement chez les plus grandes femelles (6 mm).

Antennes longues (5,5 mm pour un mâle de 6,6 mm); hampe de 6 articles et fouet de 45 articles au maximum.

Paragnathes subovalaires avec de fines soies sur la marge distale.

Mandibules très redressées, avec processus inciseur à 4 dents; *lacinia mobilis* de la mandibule gauche à 4 dents suivie d'une rangée de 7-8 tiges rameuses (10 à la mandibule droite).

Maxillules avec lobe interne garni de 5 soies plumeuses et lobe externe avec une douzaine de tiges polymorphes de 40 à 80 μm de long.

Maxilles trilobées : lobe externe avec une rangée distale de 14-15 tiges falciformes pectinées intérieurement, décroissantes de 140 à 50 μm vers l'intérieur; lobe médian avec 10-11 tiges identiques aux précédentes et décroissantes de 160 à 55 μm ; lobe interne à double crête distale avec d'une part du côté interne une quinzaine de longues tiges droites et fines (65-75 μm) et d'autre part du côté externe une douzaine de tiges plus courtes (40 μm) pectinées distalement.

Maxillipèdes typiques d'Asellides : épipodite lamelleux subquadrangulaire avec 5 soies lisses à l'angle rostral-externe et 6 soies très courtes sur le bord externe; endite avec rétinacle à 4-5 crochets; palpe normal de 5 articles.

Péréiopodes : longueurs absolues chez un mâle de 6 mm : 1,93 - 2,28 - 2,30 - 2,20 - 2,68 - 3,12 et 3,51; longueurs relatives au péréiopode II : 0,85 - 1 - 1,01 - 0,97 - 1,17 - 1,52 et 1,54.

Péréiopode I♂ (Pl. I-1) à propodite renflé, son bord sternal avec 4 phanères ensiformes, les 2 proximales étant les plus fortes, et une rangée de plusieurs tiges submarginales-caudales dont 1 très longue et fine.

Dactylopodite avec 4 épines sternales bien espacées. Propodite du péréiopode I♀ (Pl. I-2) moins renflé mais avec une armature voisine de celle du mâle; au dactylopodite, l'épine sternale distale est plus forte que les 3 autres.

Péréiopode IV légèrement plus court que les II et III et non transformé en crochet nuptial chez le mâle. Le dactylopodite des péréiopodes II à VII porte 2 épines sternales bien espacées (Pl. III-2); chez les plus petits individus capturés (jusqu'à 3 mm environ), il n'y a qu'une seule épine sternale. Les papilles génitales du mâle sont longues (200 μm de long sur 50 μm de diamètre pour un mâle de 5,3 mm); elles sont insérées sur la marge caudale du sternite du péréionite VII et leurs bases sont relativement proches l'une de l'autre.

Pléopodes I♂ : protopodite subtrapézoïdal un peu plus long que large. Bord externe fortement convexe; bord interne rectiligne avec un seul crochet rétinaculaire bien développé, à insertion très proximale, et une bordure épineuse sur la moitié distale. Exopodite ovalaire court avec une quinzaine de tiges marginales ou submarginales lisses sur le bord externe et 8 tiges plumeuses sur le bord distal suivies de 4 tiges identiques sur la moitié distale du bord interne, ce qui est exceptionnel sur cet appendice (Pl. II-1).

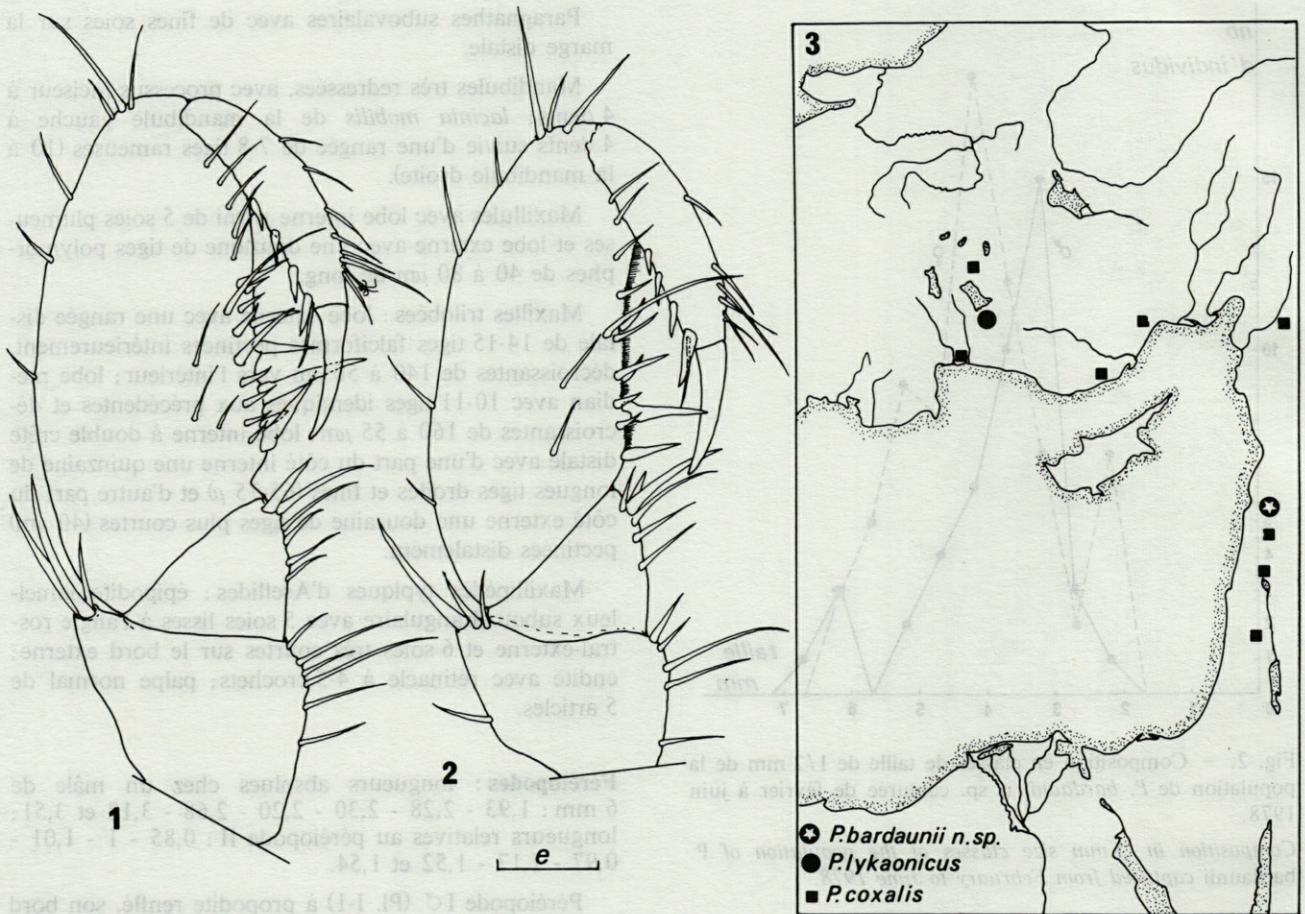


PLANCHE I

1, Périopode I droit d'un mâle de 6 mm ($e = 100 \mu\text{m}$) – 2, Périopode I droit d'une femelle de 5,5 mm ($e = 100 \mu\text{m}$) – 3, Carte schématique de la Turquie occidentale et du Proche-Orient avec localisation des stations de *P. bardaunii* n. sp., *P. lykaonicus* et *P. coxalis*.

1, Right I pereopod of a 6 mm male ($e = 100 \mu\text{m}$) – 2, Right I pereopod of a 5.5 mm female ($e = 100 \mu\text{m}$) – 3, Schematic map of Southwestern Turkey and Near East, showing the localities of *P. bardaunii* n. sp., *P. lykaonicus* and *P. coxalis*.

Pléopodes II ♂ : protopodite subpentagonal plus long que large, à bords externe et interne rectilignes, portant 1 seule tige lisse sur la marge interne. Exopodite biarticulé plus court que l'endopodite avec article proximal plus large que le distal, celui-ci semi-ovalaire avec 7 tiges marginales lisses insérées du milieu du bord externe jusqu'à l'apex de l'article (Pl. II-2). Endopodite (organe copulateur) cylindroïde, 2,7 fois plus long que large; région proximale peu dilatée portant 2 apophyses, l'une interne et l'autre externe assez massive. Région distale (Pl. III-3) caractéristique du genre *Proasellus* avec apophyse tergale et goulot sternal, mais chez *P. bardaunii* n. sp., ces pièces sont particulièrement petites; l'apophyse arrondie et ténue est à direction externe, comme le goulot plus court et très mince. Une telle réduction de l'apophyse tergale et du goulot de la vésicule interne est rare chez les *Proasellus*, on la retrouve cependant chez deux autres espèces anophtalmes, *P. burgundus* de Bourgogne et *P. lykaonicus* de Turquie.

Pléopodes II ♀ : subtriangulaires et allongés, ils portent 3 tiges lisses distales et 1 soie exopodiale au niveau d'une petite dépression médiane de la marge externe (Pl. III-3).

Pléopodes III des deux sexes : protopodite petit et uniarticulé portant 1 tige lisse du côté externe ce qui est exceptionnel, cet article étant toujours glabre chez les Aselles. Exopodite (opercule) subovalaire à suture médiane légèrement oblique. Seule la marge distale est garnie de soies peu nombreuses, courtes et lisses, la plus développée étant à l'angle distal-interne. Du côté sternal, quelques soies courtes et lisses près du bord interne. Endopodite à article distal court, charnu à rôle respiratoire (Pl. II-4).

Pléopodes IV des deux sexes : protopodite petit, uniarticulé et glabre. Exopodite ovale, 2 fois plus long que large. La *linea areae* délimite une aire charnue bien

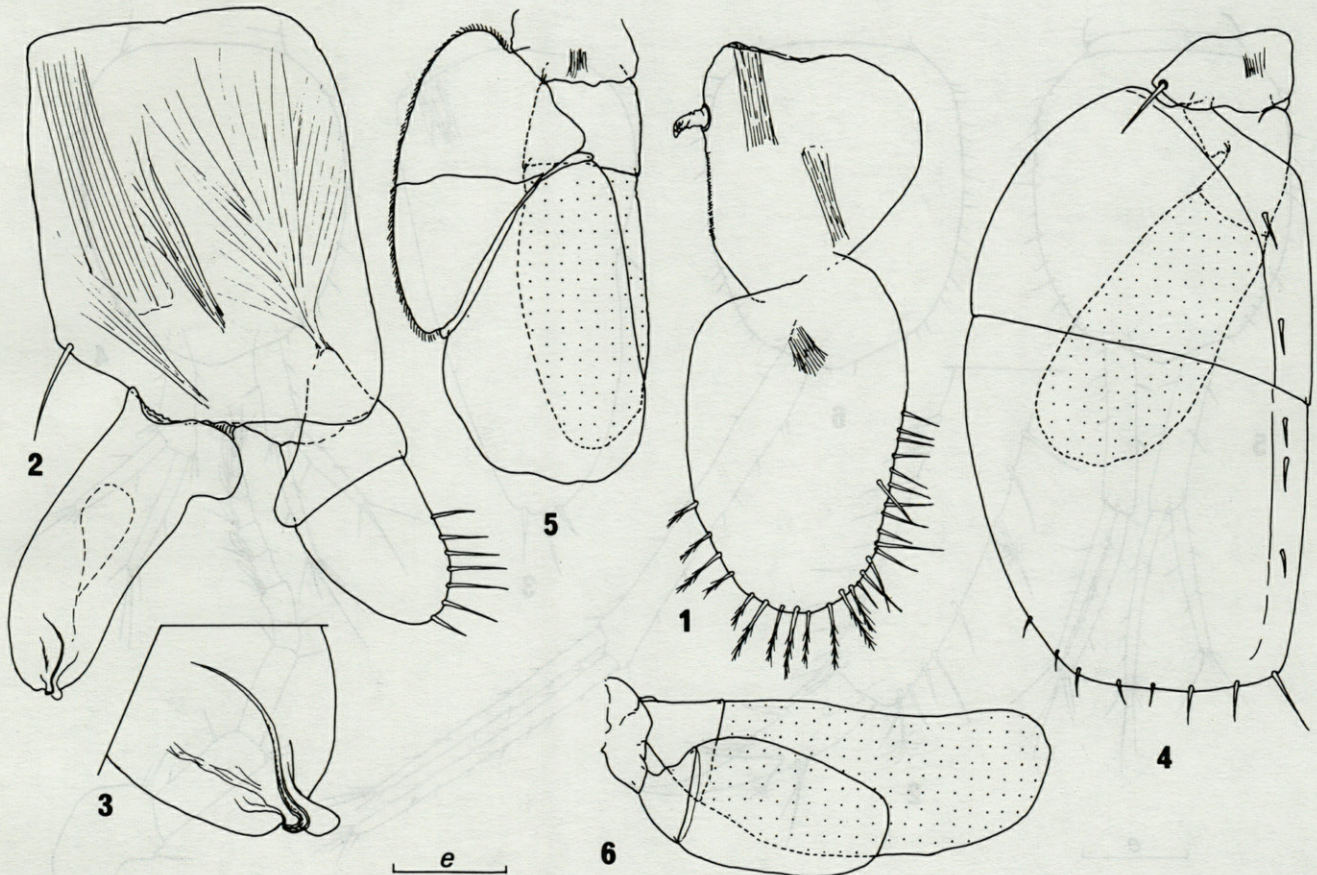


PLANCHE II

1, Pléopode I gauche d'un mâle de 6 mm ($e = 95 \mu\text{m}$) - 2, Pléopode II gauche du même individu ($e = 55 \mu\text{m}$) - 3, Région distale de l'endopodite du pléopode précédent ($e = 24 \mu\text{m}$) - 4, Pléopode III droit d'une femelle de 5,5 mm ($e = 200 \mu\text{m}$) - 5, Pléopode IV droit de l'individu précédent ($e = 200 \mu\text{m}$) - 6, Pléopode V droit du même individu ($e = 200 \mu\text{m}$).

1, Left I pleopod of a 6 mm male ($e = 95 \mu\text{m}$) - 2, Left II pleopod of the same ($e = 55 \mu\text{m}$) - 3, Distal part of the endopodite of the previous appendage ($e = 24 \mu\text{m}$) - 4, Right III pleopod of a 5.5 mm female ($e = 200 \mu\text{m}$) - 5, Right IV pleopod of the same ($e = 200 \mu\text{m}$) - 6, Right V pleopod of the same ($e = 200 \mu\text{m}$).

développée (*area*) et converge avec la *linea transversalis* en direction de la marge interne. La marge externe est finement ciliée jusqu'au niveau de la *linea areae*. Endopodite presque aussi long que l'exopodite mais nettement moins large. Article proximal court et article distal charnu à rôle respiratoire (Pl. II-5).

Pléopodes V des deux sexes : protopodite très petit. Exopodite ovalaire peu développé, presque 2 fois plus court que l'endopodite. La *linea duplex* le divise en 2 articles, le proximal très court, le distal charnu et respiratoire. Endopodite un peu plus long que l'endopodite IV, divisé en 2 articles, le proximal court et le distal charnu à rôle respiratoire (Pl. II-6).

Uropodes : structure générale typique : aspect grêle, endopodite et exopodite allongés, le premier étant légèrement plus long. Ces appendices présentent une crois-

sance tardive en longueur exceptionnelle. Chez les individus de taille moyenne (σ de 3 mm par exemple), le rapport longueur de l'uropode (protopodite + endopodite) sur longueur du pléotelson (U/P) vaut environ 0,7 (Pl. III-4), tandis que le rapport longueur de l'uropode sur longueur du corps (U/L) vaut environ 0,19. Chez les individus de plus grande taille (σ de 4,7 mm par exemple), U/P = 1,08 (Pl. III-5) tandis que U/L = 0,26. Chez les plus grands individus capturés (σ type de 6,6 mm), U/P = 2,03 (les uropodes sont deux fois plus longs que le pléotelson) (Pl. III-6) et U/L = 0,44, ce qui montre l'existence d'une croissance allométrique positive tardive très accentuée pour ces appendices. Le protopodite est largement responsable de cette croissance (comparer les fig. 4 et 6 Pl. III). Ce phénomène d'hypertrophie des uropodes est peu commun dans le genre *Proasellus*, mais fréquent dans le genre américain *Caecidotea* chez les espèces cavernicoles comme *C. recurvata* (Steeves, 1963) de Virginie par exemple.

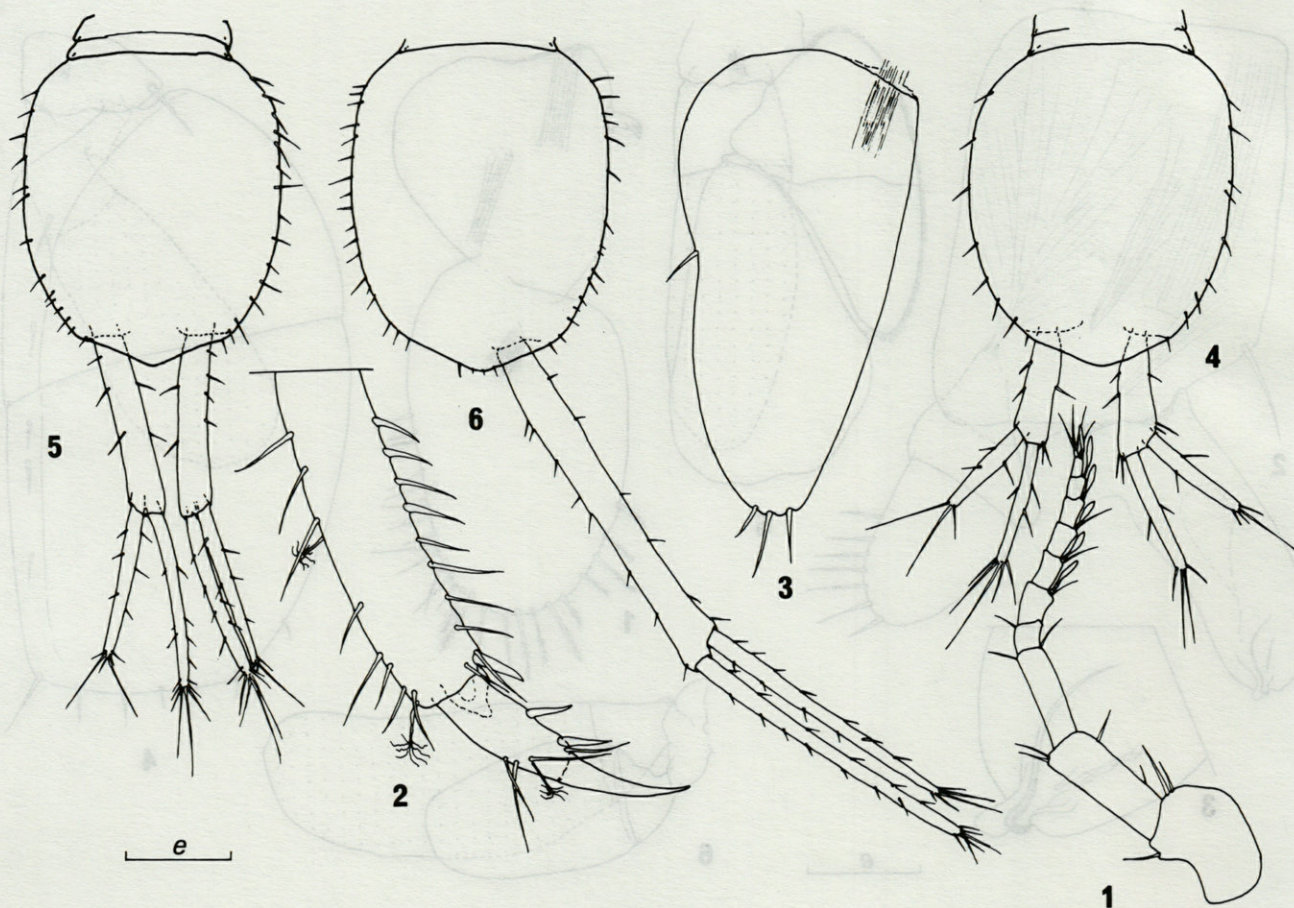


PLANCHE III

1, Antennule gauche d'un mâle de 5,1 mm ($e = 200 \mu\text{m}$) - 2, Dactylopodite et région distale du propodite du périopode IV droit d'un mâle de 6 mm ($e = 100 \mu\text{m}$) - 3, Pléopode II droit d'une femelle de 5,5 mm ($e = 130 \mu\text{m}$) - 4, Pléotelson et uropodes d'un mâle de 3 mm ($e = 250 \mu\text{m}$) - 5, Pléotelson et uropodes d'un mâle de 4,7 mm ($e = 380 \mu\text{m}$) - 6, Pléotelson et uropodes d'un mâle de 6,6 mm ($e = 450 \mu\text{m}$).

1, Left antennule of a 5.1 mm male ($e = 200 \mu\text{m}$) - 2, Dactylopodite and distal part of the propodite of the right IV pereopod of a 6 mm male ($e = 100 \mu\text{m}$) - 3, Right II pleopod of a 5.5 mm female ($e = 130 \mu\text{m}$) - 4, Pleotelson and uropods of a 3 mm male ($e = 250 \mu\text{m}$) - 5, Pleotelson and uropods of a 4.7 mm male ($e = 380 \mu\text{m}$) - 6, Pleotelson and uropods of a 6.6 mm male ($e = 450 \mu\text{m}$).

III. REMARQUES BIOGÉOGRAPHIQUES

Proasellus bardaunii n. sp., premier Asellide anophthalmes du Liban, est la seconde espèce de *Proasellus* signalée au Proche-Orient. La première forme connue, *P. coxalis*, peuple les eaux douces épi-gées de cette région (Racovitza, 1919; Alouf, *in litt.*) comme d'ailleurs celles de tous les pays qui bordent la Méditerranée (Henry et Magniez, 1968). L'étude morphologique de *P. bardaunii* n. sp. montre qu'il n'est pas possible d'envisager une parenté immédiate entre les deux espèces. Par contre, la nouvelle forme du Liban présente des affinités indiscutables avec une autre espèce souterraine qui vit dans une grotte du Taurus, en Turquie occidentale (Pl. I-3): *P. lykaonicus* Argano et Pesce, 1978. En effet, comme nous l'avons souligné lors de la description, les 2 espèces

possèdent à l'organe copulateur une apophyse tergale et un goulot spermatique de taille extrêmement réduite. Cette particularité anatomique jointe à une certaine homogénéité de structure des autres appendices (pléopodes I♂, pléopodes II♂ et autres pléopodes en particulier) témoigne probablement d'une parenté entre ces deux *Proasellus*, qui d'autre part ne sont pas trop éloignés biogéographiquement. En tous cas, il semble difficile de rapprocher la nouvelle forme libanaise du groupe « *anophthalmus* » qui réunit différentes espèces des Balkans et du Caucase, comme le suggèrent Argano et Pesce (1978) pour *P. lykaonicus*. A notre avis, sous réserve d'une révision complète des *Proasellus* périméditerranéens et en attendant la découverte de nouvelles espèces, *P. bardaunii* n. sp. et *P. lykaonicus* pourraient être les représentants d'une faune ancienne d'Asellides répandue sur le pourtour méditerranéen avant l'expansion

sion des *Proasellus coxalis* et ils constitueraient une nouvelle lignée évolutive indépendante des autres lignées du genre, en particulier du groupe *anopthalmus*.

BIBLIOGRAPHIE

- ALOUF, N.J., 1977. Nouvelles données sur l'écologie et la biogéographie de *Niphargus nadarini* Alouf (Crustacés, Amphipodes). *Int. J. Speleol.*, **9** : 59-63.
- ALOUF, N.J., 1979. Cycle de reproduction de deux espèces parentes de *Gammarus* du Liban (Crustacés, Amphipodes). *Annls Limnol.*, **14** : 181-195.
- ARGANO, R. et G.L. PESCE, 1978. Asellidae di Turchia (Crustacea, Isopoda) in Fauna Ipogea di Turchia. *Quad. di Speleol.*, *Circolo Speleol. Romano*, **3** : 15-25.
- DECAMPS, H. et R. ROUCH, 1973. Recherches sur les eaux souterraines. 19 - Le système karstique du Baget. I. Premières estimations sur la dérive des Invertébrés aquatiques d'origine épigée. *Ann. Spéléol.*, **28** : 89-110.
- DUBERTRET, L., 1953. Carte géologique du Liban au 1/50 000. Feuille de Zahlé avec notice explicative. *Rép. Libanaise Min. Trav. Publ. Beyrouth*.
- HENRY, J.-P., 1976. Recherches sur les Asellidae hypogés de la lignée *cavaticus*. *Th. sc. Nat. Univ. Dijon*, n° CNRS AO 12 143, 270 p. Declume, Lons-le-Saunier.
- HENRY, J.-P. et G. MAGNIEZ, 1968. Sur la systématique et la biogéographie des Asellides. C.R. Hebd. Séances Acad. Sc., Paris, **267** : 87-89.
- RACOVITZA, E.G., 1919. Notes sur les Isopodes. 4. *Asellus coxalis* Dollfus. *Arch. Zool. exp. gén.*, **58** : 55-68.
- STEEVES, H.R.III., 1963. Two new troglobitic Asellids from West Virginia. *Amer. Midl. Natur.*, **70** : 462-465.

Accepté le 2 octobre 1979

- DECAMPS, H. et R. ROUCH. 1977. Recherches sur les eaux souterraines 19 - Le système karstique du Bassin I. Premières estimations sur la dérive des inversions spatiales d'origine épigée. Ann. Spéleol., 28 : 83-110.
- DUBERTRET, L. 1953. Carte géologique du Liban au 1/50 000. Feuille de Zaitzé avec notice explicative. R.ép. Liban. n° 170. Publ. Beyrouth.
- HENRY, J.-P. 1976. Recherches sur les Asellidae hypogés de la lignée cavennae. Tr. sc. Nat. Univ. Dijon, n° CNRS AO 12 143, 270 p. Dechambre, Fontaine-la-Vallée.
- HENRY, J.-P. et G. MAHONEX. 1968. Sur la systématique et la biogéographie des Asellidae. C. R. Hebd. Séances Acad. Sc. Paris, 267 : 87-89.
- RACOVITZA, E.C. 1919. Notes sur les Isopodes 4. Asellus cavatus. Doctus. Arch. Zool. exp. appl. 28 : 55-68.
- STEVENS, H.R. III. 1963. Two new troglobitic Asellids from West Virginia. Amer. Midl. Natur., 70 : 465-467.

Reçue le 7 octobre 1979

tion des troglobites connus et ils constitueraient une nouvelle lignée évolutive indépendante des autres. B. gues du genre, en particulier du groupe anophthalmus

BIBLIOGRAPHIE

- ARON, J. 1977. Nouvelles données sur l'écologie et la biogéographie de *Niphargus niphargus* Aron (Crustacés, Amphipodes). Tr. Spéleol. 9 : 59-67.
- ARON, J. 1979. Cycle de reproduction de deux espèces parentes de *Gammarus* du Liban (Crustacés, Amphipodes). Tr. Spéleol. 14 : 181-192.
- ARON, J. et G.L. PERCE. 1978. Asellidae de Turchin (Crustacés, Isopodes) in France. *Isopodes de Turchin*. Quad. de Spéleol. Circulo Spéleol. Romano, 3 : 15-25.

Directeur gérant de la publication : J. SOYER

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

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

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

Printed in France

Dépôt légal : 1^{er} trimestre 1981

Commission paritaire n° 22217

Imprimerie LOUIS-JEAN, 05002 GAP - Dépôt légal n° 279 - mai 1982

INSTRUCTIONS AUX AUTEURS

Les auteurs sont priés de se conformer aux indications suivantes :

TEXTE

Les manuscrits, dactylographiés en double interligne sur le recto seulement de feuilles numérotées (ne pas excéder 20 pages) sont présentés en trois jeux complets, sous leur forme définitive.

Le titre du manuscrit doit être le plus court possible; il est suivi du prénom et du nom de l'auteur (ou de chacun des auteurs) ainsi que de l'adresse (ou des adresses) du Laboratoire dans lequel a été effectué le travail.

Chaque manuscrit comportera :

- un résumé en français de 15 lignes maximum figurant en début d'article, suivi de sa traduction en anglais,
- des mots clés français et anglais (6 au maximum) permettant un traitement rapide par les revues analytiques,
- un titre abrégé pour haut de page (60 signes et espaces au plus),
- la traduction anglaise du titre de l'article,
- une liste hors texte des légendes des illustrations et leur traduction en anglais,
- une liste hors texte des légendes des tableaux numérotés en chiffres romains et traduites en anglais.

Les noms d'auteurs figurent en capitale ou soulignés d'un double trait, les noms scientifiques (genres, espèces, sous-espèces) en italiques ou soulignés d'un seul trait.

Les références bibliographiques des auteurs cités dans le texte sont regroupées à la fin du manuscrit dans l'ordre alphabétique des noms d'auteur; elles doivent être conformes aux modèles suivants :

GRIFFITHS C.L., and J.A. KING, 1979. Some relationships between size, food availability and energy balance in the Ribbed Mussel *Aulacomya ater*. *Mar. Biol.*, **51** (2) : 141-150.

EAGLE R.A. and P.A. HARDIMAN, 1977. Some observations on the relative Abundance of species in a benthic community. *In* *Biology of Benthic Organisms*. Edited by B.F. Keegan, P.O. Ceidigh and P.J.S. Boaden, Pergamon Press, Oxford-New York, 197-208.

Le titre des périodiques doit être abrégé d'après les règles internationales (World list of Scientific Periodicals).

Les notes infrapaginales et les remerciements seront aussi brefs que possible.

ILLUSTRATIONS

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

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

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

ÉPREUVES ET TIRÉS À PART

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

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

VIE ET MILIEU, 1981, 31 (1)

SOMMAIRE – SUMMARY

René Ormières (1927-1981)	J. THÉODORIDÈS	1
Croissance, Dynamique du « Stock » et de la biomasse du <i>Turbo setosus</i> (Gastropode-Turbinidae) de l'Atoll de Hao (Tuamotu, Polynésie Française).		
<i>Growth, stock dynamics and biomass of Turbo setosus</i> (Gastropod-Turbinidae) of the Hao Atoll (Tuamotu, french Polynesia)	L. VILLIERS	3
<i>A bromo compound in Halopitys incurvus</i> (Huds.) Batters		
	H. WAGNER, K.C. GÜVEN, Z. KIZIL, S. VURAL, R. ÖGÜTMAN	15
L'étang de Canet-Saint-Nazaire (P.O.). Écologie générale et Ichtyofaune.		
<i>The lagoon of Canet-Saint-Nazaire (P.O.). General ecology and Ichtyofauna.</i>	P. HERVÉ et J. BRUSLÉ	17
Méthodes récentes de cartographie et surveillance des herbiers de Phanérogames marines. Leur application sur les côtes françaises de la Méditerranée.		
<i>Recent methods of mapping and survey of sea-grass beds. Their applications to the Mediterranean French coast.</i>	A. MEINESZ, M. CUVELIER et R. LAURENT	27
Évolution du plancton dans la baie de Villefranche-sur-Mer à la fin du printemps (mai et juin 1971) : V – Ichthyoplancton.		
<i>Evolution of plankton in bay of Villefranche-sur-Mer at the end of spring (May and June 1971) : V – Ichthyoplankton.</i>	J. SARDOU	35
Variations de quelques activités enzymatiques au cours du développement de <i>Macrocyclus albidus</i> (Crustacé, Copépode).		
<i>Variations in some enzymatic activities through development in Macrocyclus albidus</i> (Crustacea, Copepoda).	D. DEFAYE et B. DUSSART	41
<i>Hatching of eggs of Pontella mediterranea Claus</i> (Copepoda : Calanoida).		
	G. D. GRICE and V.R. GIBSON	49
Expérimentation de transducteurs de cisaillement sur des sédiments marins prélevés en baie de Banyuls.		
<i>Shear wave transducers experimentation on marine sediments from Banyuls bay.</i>	J. BRESSON et P. VILLALONGUE	53
Cycle annuel et survie de quelques vipères d'Europe; influence des températures exceptionnellement élevées de l'année 1976.		
<i>Effects of an exceptionally hot summer on the annual cycle and survival of some European vipers.</i>	H. SAINT GIRONS	59
<i>Egg laying in two populations of Acartia clausi exposed to different degrees of pollution.</i>		
	M. MORAITOU-APOSTOLOPOULOU and G. VERRIOPOULOS	65
Sur l'écologie du scorpion buthidae : <i>Tityus trivittatus fasciolatus</i> Pessoa, 1935.		
<i>The ecology of the buthidae scorpion : Tityus trivittatus fasciolatus</i> Pessoa, 1935.	W. LOURENÇOT	71
Étude des spongiaires de substrats artificiels immergés durant quatre ans.		
<i>A study of sponges in situ on artificial substrates over a four year period</i>	M. PANSINI et R. PRONZATO	77
Observations sur l'écologie de <i>Crangon crangon</i> (Linné) et <i>Palaemon longirostris</i> H. Milne Edwards (Crustacea, Decapoda, Natantia); estuaire interne de la Loire (France).		
<i>Observations on the ecology of Crangon crangon</i> (Linné) and <i>Palaemon longirostris</i> H. Milne Edwards (Crustacea, Decapoda, Natantia); inner part of the Loire estuary (France).	J. MARCHAND	83
Faune souterraine rejetée par une exsurgence temporaire du Liban : <i>Proasellus bardaunii</i> n.sp.		
<i>The underground fauna flown out a temporary exsurgence of Lebanon : Proasellus bardaunii</i> n.sp.	N. ALOUF, J.-P. HENRY et G. MANIEZ	93

Analysé dans / indexed in : Current Contents (série "Agriculture, Biology and environmental Sciences"), Biological Abstracts, Zoological Record, Bulletin signalétique du CNRS, Aquatic Sciences and Fisheries Abstracts, Animal Behavioural Abstracts, Marine Science Contents Tables.