

ISSN 0240-8759

Vie et Milieu

Vol. 31 n° 2 - Juin 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 :

À. ANGÉLIER (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

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

	FRANCE	ÉTRANGER
Le fascicule 1981 :	88 F	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

RELATIONS ÉCOLOGIQUES ENTRE *SPHAEROMA SERRATUM* (FABRICIUS, 1787) (CRUSTACEA, ISOPODA, FLABELLIFERA) ET SON COMMENSAL INTESTINAL *PALAVASCIA SPHAEROMAE* Tuzet et Manier, 1948, ex Manier, 1968 (Trichomycètes, Eccrinales, Palavasciaceae)

G. CHARMANTIER (1) et J.-F. MANIER (2)

(1) Groupe d'Ecophysiologie, Laboratoire de Physiologie des Invertébrés,
(2) Laboratoire d'Ichthyologie et de Parasitologie Générale,
Université des Sciences et Techniques du Languedoc
Place Eugène-Bataillon, 34060 Montpellier Cédex (France).

COMMENSALISME
SPHAEROMA, PALAVASCIA
CRUSTACÉ
CHAMPIGNON

RÉSUMÉ. — Le Crustacé Isopode marin *Sphaeroma serratum* héberge dans son proctodeum un Champignon Trichomycète commensal, *Palavascia sphaeromae*. La spécificité liant l'hôte et son commensal est étroite. De l'étude écologique des relations entre ces deux espèces peuvent être dégagés les points principaux : l'infestation par le Champignon a lieu toute l'année chez les Sphéromes de taille supérieure à 2,5 mm ; le développement du Champignon est influencé en particulier par la température, la taille de l'hôte, la longueur de son intermue et son état physiologique ; la sporulation du Champignon, souvent observée vers la fin de l'intermue du Sphérome, semble cependant indépendante de son exuviation : en particulier, le taux d'infestation par le stade de sporulation du Champignon est maximum chez les mâles adultes du Sphérome, bien que ceux-ci ne muent plus.

COMMENSALISM
SPHAEROMA, PALAVASCIA
CRUSTACEAN
FUNGUS

ABSTRACT. — The marine Isopod Crustacean *Sphaeroma serratum* harbours in its proctodeum a commensal Trichomycete fungus, *Palavascia sphaeromae*. The host and its commensal are bound by a strict specificity. The principal facts proceed from the ecological study of the relationship between these species : infestation by the fungus takes place during the entire year in *Sphaeroma* longer than 2,5 mm ; development of the fungus is influenced by temperature, size of the host, duration of its intermolt and its physiological state ; sporulation of the fungus, often observed at the end of the intermolt of the isopod, seems however to be independent of its ecdysis ; in particular, the rate of infestation by sporulating stages of the fungus is highest in the adult males of the isopod, though these animals will not molt again.

I. INTRODUCTION

Depuis les travaux de Tuzet et Manier (1948), il est connu que le Crustacé Isopode *Sphaeroma serratum* héberge dans son proctodeum un Champignon Trichomycète *Palavascia sphaeromae*. La plupart des travaux réalisés à ce jour sur les Trichomycètes [une importante documentation concernant cet ordre est donnée par Manier (1969) et Moss (1979)] sont essentiellement descrip-

tifs et systématiques. C'est pourquoi il nous a paru intéressant d'envisager les relations écologiques entre le Sphérome et son commensal : nous avons abordé ce problème par l'étude des liaisons existant entre les cycles biologiques des deux organismes. Nous avons, de plus, cherché à préciser le degré de spécificité liant *Palavascia sphaeromae* à différents Sphaeromatidae.

Nous donnons en préliminaire de brèves indications concernant le Crustacé et le Champignon.

A) Rappel sur le cycle biologique de *Sphaeroma serratum*

Les cycles biologiques de plusieurs espèces de Sphéromes sont actuellement bien connus. Pour nous en tenir à *Sphaeroma serratum*, son cycle biologique a été successivement étudié au Maroc (Daguerre de Hureaux, 1966), dans l'Etang de Thau (côte méditerranéenne française, Charmantier, 1974) et dans le Bassin d'Arcachon (côte atlantique française, Daguerre de Hureaux, 1979). Nous pouvons ainsi résumer le cycle de cet Isopode dans l'Etang de Thau (Charmantier, 1974) :

La naissance des jeunes a lieu à partir du mois de juin jusqu'en novembre-décembre. Mesurant environ 2 mm et sexuellement indifférenciés à la naissance, ils subissent plusieurs mues de croissance puis une mue de différenciation sexuelle au bout de 2 à 4 mois, suivant la saison.

Les jeunes femelles, abondantes de septembre à février, sont d'abord prépubères. Leur taille s'accroît au cours de plusieurs mues qui, à l'état pubère, les font passer par plusieurs stades sexuels. Le stade 1 (abondant de septembre à février) correspond à de jeunes femelles pubères vierges ou à des femelles qui, après un premier cycle de reproduction, en entament un autre. Le stade 2 (abondant en hiver et au début du printemps) commence lorsque la vitellogenèse devient active et s'achève par la mue parturiale durant laquelle a lieu la fécondation. Les femelles gestantes (stade 3) (le développement des embryons a lieu dans des poches incubatrices sterno-thoraciques limitées par les oostégites) sont nombreuses d'avril à juillet. A partir de juin commencent à apparaître des femelles qui ont mis bas (stade 4) : parmi elles, certaines entament un nouveau cycle de reproduction puis meurent au stade 4 durant l'hiver ; rares sont celles qui franchissent l'hiver et se reproduisent à nouveau l'année suivante.

Les mâles juvéniles sont nombreux de septembre à novembre et subissent plusieurs mues de croissance. La dernière de celles-ci (avant dernière de leur vie) les conduit à l'état de mâles prépubères, nombreux au début de l'hiver. Ceux-ci, après une intermue relativement longue, accomplissent leur mue de puberté qui en fait des mâles pubères dotés d'*appendix masculina*. Ils apparaissent en hiver puis, après la période de reproduction du printemps, passent en été par une étape de sénescence (Charmantier, 1971 ; Charmantier et Trilles, 1973a et b) avant de mourir au début de l'hiver suivant. Une des particularités des Sphéromes est donc que, chez les mâles, la mue de puberté est la dernière : les mâles pubères vivent ainsi plusieurs mois (entre 6 et 10 environ) sans exuvier.

B) Rappels sur les Palavasciaceae et sur le cycle biologique de *Palavascia sphaeromae*

Les Palavasciaceae constituent une famille originale au sein des Trichomycètes Duboscq, Léger et Tuzet

(1948), Eccrinales Léger et Duboscq (1929). Les Palavasciaceae Duboscq, Léger et Tuzet (1948), ex. Manier et Lichtwardt (1968) présentent les caractéristiques suivantes :

Thalle végétatif non ramifié. A maturité formation de : 1) sporanges germant *in situ* des microthalles à microspores dont le rôle n'est pas connu ; 2) spores de dissémination qui sont le seul type de spores fonctionnelles ; il n'y a pas de multiplication endogène comme chez les autres Eccrinales.

Cette famille de Phycomycètes est représentée par le seul genre *Palavascia* Tuz. et Man. (1947), ex. Lichtw. (1964) avec les 3 espèces *P. philosciae* Tuz. et Man. (1947), ex. Man. et Lichtw. (1968) parasite de *Philoscia couchii* Kin., *P. sphaeromae* Tuz. et Man. (1948), ex. Manier (1968), parasite de *Sphaeroma serratum* Fabr., *P. beaufortae* Lichtw. (1961) [*P. beaufortae* n'est pas une bonne espèce, elle est synonyme de *P. sphaeromae* (communication personnelle, R.W. Lichtwardt)], parasite de *Sphaeroma quadridentatum* Say.

Le cycle de *P. sphaeromae* se déroule de la façon suivante : les spores se fixent par une petite ventouse adhésive, le « pavillon ». Le thalle se développe entre le « pavillon » et la thèque de la spore génératrice qui persiste durant toute la vie du champignon [une étude ultrastructurale des différents stades de développement de *P. sphaeromae* vient d'être réalisée (Manier, 1979)] (Pl. II, A).

A l'exception de rares thalles bien développés issus de spores fixées dans la région rectale, tous les thalles végétatifs s'étirent rectilignement et sont orientés en direction de l'anus (Pl. I, A). Au moment de la reproduction, l'apex se recourbe (Pl. II, B) et se cloisonne pour former : — un petit nombre de sporanges qui germent des microthalles, (Pl. II, C ; Pl. I, B) — et de nombreux sporanges contenant des spores durables (Pl. II, D ; Pl. I, B).

Les Champignons s'implantent à différents niveaux du proctodeum du Sphérome. Le plus souvent, les spores infestantes se fixent dans la région sub-médiane de l'intestin postérieur. Cependant, ces spores peuvent s'attacher dans la partie tout à fait antérieure du long intestin postérieur (ce sont elles qui donnent naissance aux plus longs thalles). Enfin quelques spores se fixent à proximité du rectum. Si elles donnent naissance à un thalle bien développé, celui-ci d'abord remonte dans l'intestin puis se courbe à 360° afin qu'à maturité son apex soit dans la région anale.

II. MATÉRIEL ET TECHNIQUES

A) Localisation des stations et espèces de *Sphaeromati- dae* récoltées

Les *S. serratum* utilisés dans l'étude des relations *Palavascia-Sphaeroma* proviennent de la Station 1 proche de Balaruc-les-Bains, dans l'Etang de Thau (Fig. 1).

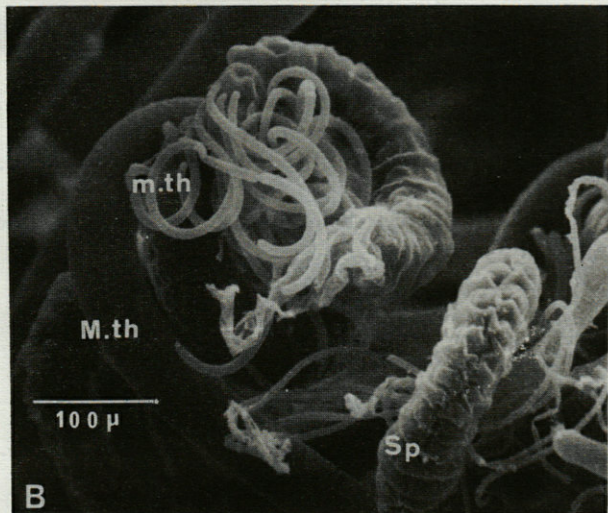
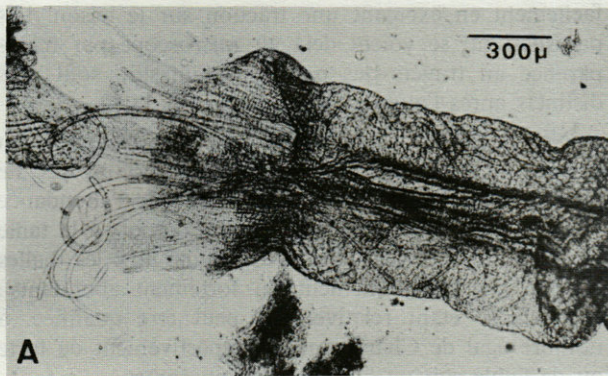


PLANCHE I

A : Intestin de *Sphaeroma serratum* déchiré, laissant voir *Palavascia sphaeromae* aux stades I et II (microscope photomicroscopie). B : Apex enroulés de *Palavascia sphaeromae* contenant des éléments de reproduction (microscopie à balayage). M. th. : macrothalle; m.th. : microthalle; Sp : crosse remplie de spores de dissémination.

A : Opened gut of *Sphaeroma serratum*, with *Palavascia sphaeromae* in stages I and II (optical microscopy). B : Coiled tips of *Palavascia sphaeromae* harbouring structures of reproduction (scanning microscopy). M. th. : macrothallus; m.th. : microthallus; Sp. : coiled tip full of scattering spores.

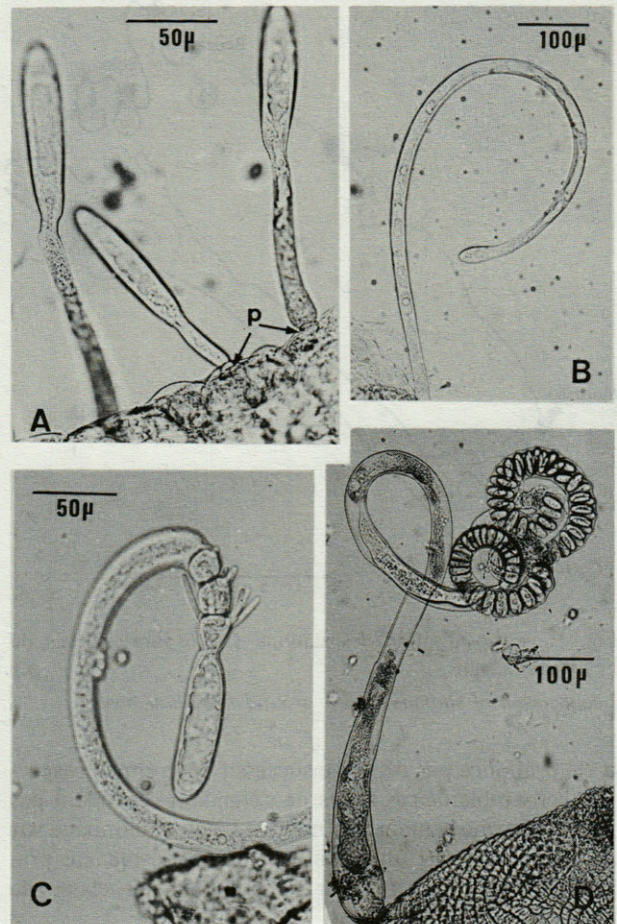


PLANCHE II

Les différents stades retenus de *Palavascia sphaeromae*. A : Stade I. Jeunes thalles en voie de développement fixés à la cuticule proctodéale de *Sphaeroma serratum*. B - C : Stade II. B : apex recourbé (prélude à la phase reproductrice). C : trois sporanges commencent à germer des microthalles. D : Stade III. Thalle arrivé à maturité. La partie végétative dégénère tandis que l'apex enroulé est rempli de spores de dissémination. p : « pavillon » de fixation.

The different choised stages of *Palavascia sphaeromae*. A - Stage I. Young developing thallus stuck on the proctodeal cuticle of *Sphaeroma serratum*. B - C - Stage II. B : coiled tip (before the reproductive phase). C : microthalli begin to emerge from three spore cases. D - Stage III. Mature thallus. Its vegetative part is degenerating while the coiled tip is full of scattering spores. p : « pavillon » : sticking piece.

Dans un but comparatif cette espèce, ainsi que d'autres espèces de Sphaerotidae (*Sphaeroma hookeri*, *Cymodoce truncata*, *Dynamene edwardsi*) ont été récoltées dans d'autres stations (2 à 6, Fig. 1) de l'Etang de Thau et dans l'Etang de l'Arnel (station 7) situé à une vingtaine de kilomètres à l'Est de ce dernier [*P. sphaeromae* avait été également trouvé dans *S. serratum* récolté sur les côtes du Finistère (Manier, 1961)].

B) Techniques de prélèvement des sphéromes et classes choisies

Pour l'étude des relations hôte/commensal les Sphéromes ont été récoltés mensuellement d'octobre 1978 à octobre 1979 au niveau de la station 1 (Fig. 1) sous les cailloux immergés à faible profondeur près du rivage. Ces animaux étant relativement sédentaires, leur récolte

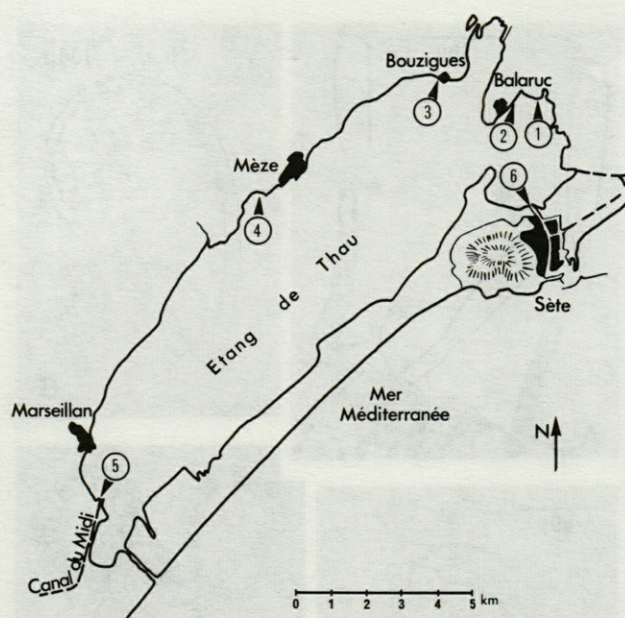


Fig. 1. - Localisation des stations 1 à 6 sur les rives de l'étang de Thau.

Localization of stations 1 to 6 around the Thau pool.

a été pratiquée par décalage successif de la zone prospectée, l'ensemble de ces zones ne s'étendant cependant pas sur plus d'une centaine de mètres. L'échantillonnage sur le terrain et le tri ultérieur en laboratoire ont été pratiqués afin d'obtenir 10 à 20 individus par classe de Sphéromes.

Les critères retenus afin de partager les hôtes en classes portent sur : la taille, le sexe, l'état sexuel et parfois le stade d'intermue (déterminé selon les critères de Tchernigovtzeff et Ragage-Willigens, 1968). Nous avons ainsi retenu 12 classes de Sphéromes : - indifférenciés (taille d'environ 2 à 4,5 mm); - très jeunes mâles et femelles (classe de taille de 4,5 à 6 mm); - femelles en stades de reproduction : 1 (6 à 8 mm), 2 (6 à 9 mm), 3 (6 à 10 mm), 4 (6,5 à 10,5 mm); - mâles juvéniles (6 à 7,5 mm) - mâles prépubères : en stade C du cycle d'intermue, en stade D (Do, D₁, D₂ confondus) (7,5 à 10,5 mm quel que soit le stade); - mâles pubères : en stade A (quelques heures après l'exuviation), en stade C, sénescents (reconnaissables à l'usure de certaines pièces cuticulaires : voir photographies, Charmantier et Trilles, 1973b) (8,5 à 15,5 mm dans les 3 cas).

Pour l'étude de la spécificité du commensalisme par rapport à l'hôte, les récoltes de Sphaerotidae au niveau des stations 2 à 7 (Fig. 1) ont été pratiquées à trois reprises (en février, mai et octobre 1979), sans tri des individus en différentes classes.

C) Prélèvement et évaluation de l'abondance relative des *Palavascia*

Après avoir sectionné la tête et découpé les bords latéraux du corps du Sphérome, l'intestin se dégage

facilement en exerçant une traction sur le telson. Les parasites qui se voient déjà au microscope par transparence au travers des parois de l'intestin, sont plus distincts après l'ouverture de celui-ci (Pl. I, A).

Nous avons pu compter les thalles (globalement ou suivant les stades définis ci-après) dans certains cas. Le plus souvent nous n'en avons évalué que l'abondance relative, c'est-à-dire leur nombre par rapport à la taille de l'intestin de l'hôte. Nous avons ainsi noté les thalles comme peu, moyennement ou fortement abondants : l'abondance étant relative, elle peut être qualifiée, à nombre égal de Champignons, respectivement de forte ou de faible suivant la taille des Sphéromes.

D) Définition des stades retenus chez *Palavascia*

Nous avons défini 3 stades de développement (Pl. II) :

- Stade I : thalles dont l'apex est rectiligne;
- Stade II : thalles dont l'apex se recourbe (prélude de la maturité du champignon);
- Stade III : thalles dont l'apex porte les éléments de reproduction.

III. RÉSULTATS

A) Relations hôte/commensal entre *Sphaeroma serratum* et *Palavascia sphaeromae*

1. Conditions écologiques

Les variations de salinité et de température d'octobre 1978 à octobre 1979 au niveau de la station 1 sont illustrées figure 2. Les températures varient d'environ 6 °C (hiver) à 25 °C (été), les salinités de 410 mEq Na⁺/l (31‰; printemps) à 540 mEq Na⁺/l (40‰; été-automne). La salinité est par ailleurs susceptible de baisses brutales lors de fortes précipitations.

Localisés dans la partie terminale du proctodeum et faisant même parfois saillie à l'extérieur, les *Palavascia* sont donc très vraisemblablement euryhalins.

2. Relations *Sphaeroma*-*Palavascia* en fonction du temps

Taux global d'infestation de *Sphaeroma* par *Palavascia*

Calculé sur tous les individus récoltés durant l'année (soit plus de 1 000 Sphéromes), le taux d'infestation des Sphéromes par *Palavascia* est de 75,01%. De plus, respectivement 70,6%, 23,6%, 14,0% des Sphéromes sont infestés par les stades I, II et III de *Palavascia*. Rappelons que ces pourcentages ne peuvent directement s'appliquer à une population naturelle de Sphéromes, puisque basés sur des récoltes sélectives. On peut cependant admettre, étant donnée la structure des populations de Sphéromes et les résultats exposés ci-après, que le taux d'infestation global des Sphéromes est voisin de 75%.

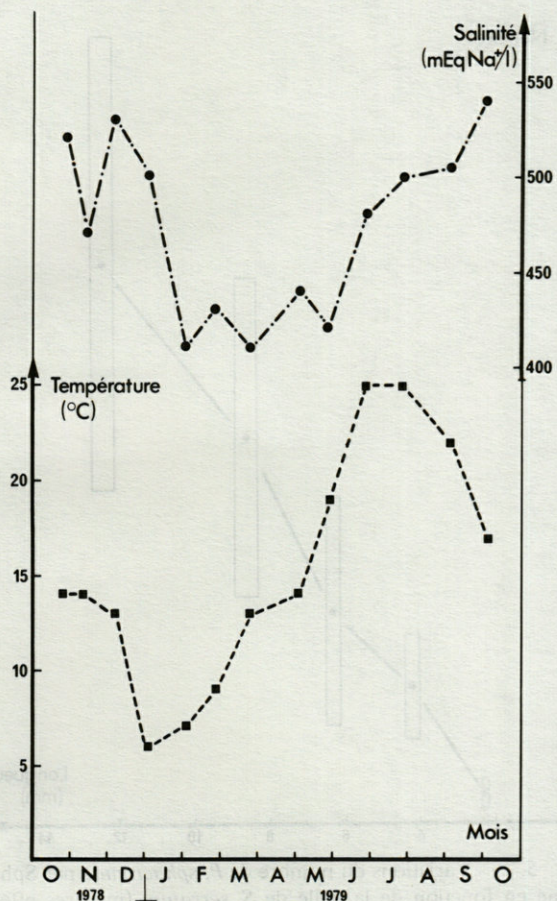


Fig. 2. — Variations de la salinité et de la température au niveau de la Station 1, d'Octobre 1978 à Octobre 1979.

Variations of salinity and temperature in station 1 from October 1978 to October 1979.

Variations du taux d'infestation de *Sphaeroma* par *Palavascia* en fonction du temps (Fig. 3)

Le taux d'infestation par *Palavascia* (tous stades confondus) est variable, entre 60 et 95% selon les mois, et le plus souvent compris entre 75 et 85%. Ces variations peuvent être liées à l'état physiologique des hôtes ou aux conditions de développement des commensaux.

Les Sphéromes sont le plus souvent infestés par le stade I de *Palavascia*; 65 à 95% en hébergent en effet, avec de grandes et irrégulières variations mensuelles. Le taux des Sphéromes infestés par les stades II (5 à 55%) et III (1 à 33%) est nettement inférieur. Dans ces deux derniers cas, la proportion de Sphéromes infestés est faible en automne et au début de l'hiver, plus élevée et stable de février à mai et augmente ensuite pour atteindre un maximum à la fin de l'été.

Variations de l'abondance relative des *Palavascia* chez les Sphéromes infestés en fonction du temps (Fig. 4)

Rappelons que l'abondance relative (importante, moyenne, faible) des *Palavascia* a été évaluée chez les Sphéromes infestés.

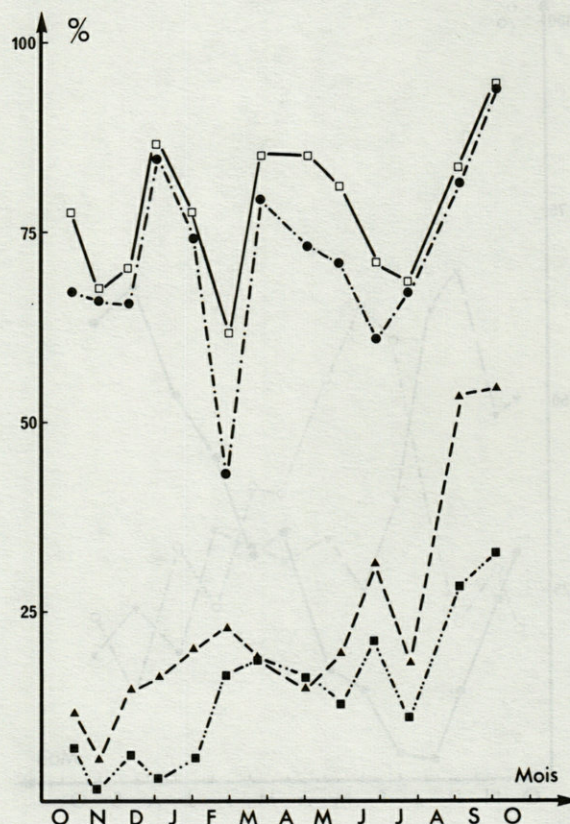


Fig. 3. — Variations du taux d'infestation de *S. serratum* par *P. sphaeromae* en fonction du temps; pourcentages de Sphéromes infestés par :

- — tous les stades de *Palavascia*, confondus;
- — stade I de *Palavascia*;
- ▲ — stade II de *Palavascia*;
- — stade III de *Palavascia*.

Variations of the infestation rate of *S. serratum* by *Palavascia sphaeromae* according to time; percent of *Spheromas* infested by :

- — all the stages of *Palavascia*;
- — stage I of *Palavascia*;
- ▲ — stage II of *Palavascia*;
- — stage III of *Palavascia*.

Globalement sur toute l'année, respectivement 34,7%, 33,2%, 32,1% des Sphéromes infestés le sont abondamment, moyennement ou peu. Ces pourcentages voisins recouvrent de grandes différences selon le mois.

La figure 4 montre en effet, que l'abondance relative des *Palavascia* est faible de décembre à mars-avril, très faible en janvier et février; elle est au contraire élevée de juin à octobre. Un affinement de ces résultats stade par stade de *Palavascia* est difficile à cause d'effectifs parfois trop faibles. De façon générale, l'abondance relative de chacun des stades I, II et III du commensal suit les mêmes variations que celle de l'ensemble de ces stades.

Une relation peut dès maintenant être établie entre ces résultats et les variations de température, l'abondance relative des *Palavascia* étant proportionnelle à la température.

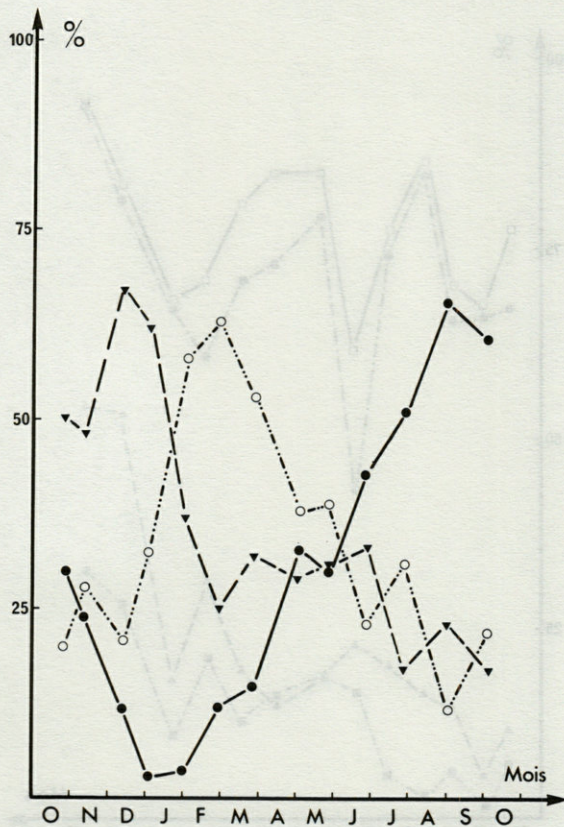


Fig. 4. - Variations de l'abondance relative des *P. sphaeromae* chez des Sphéromes infestés, en fonction du temps; pourcentages des Sphéromes : relativement peu (O---), moyennement (▼---) ou très (●---) infestés.

Variations of relative abundance of *P. sphaeromae* in infested *Sphaeromas* according to time; percent of *Sphaeromas* comparatively little (O---), meanly (▼---) or very (●---) infested.

3. Relations *Sphaeroma*-*Palavascia* en fonction de l'état physiologique de l'hôte

Variations du nombre de *Palavascia* en fonction de la taille de *Sphaeroma*

Afin de préciser l'influence de la taille de l'hôte sur le nombre de commensaux, nous avons pratiqué un comptage de *Palavascia* (tous stades confondus) chez des Sphéromes récoltés au début de mars 1980 et répartis en cinq classes de taille. Les résultats montrent nettement (Fig. 5) que le nombre de Champignons est proportionnel à la taille de l'hôte. Ces résultats chiffrés obtenus pour un mois donné, confirment nos observations non chiffrées de tous les autres mois de l'année.

Le critère de la taille de l'hôte est donc important dans les relations entre *Sphaeroma* et *Palavascia*, mais il n'intervient pas seul comme nous allons le voir.

Taux d'infestation des différents stades de *Sphaeroma* par *Palavascia* (Fig. 6)

- Le taux d'infestation par *Palavascia* (tous stades confondus) varie en général d'environ 75 à 90% selon

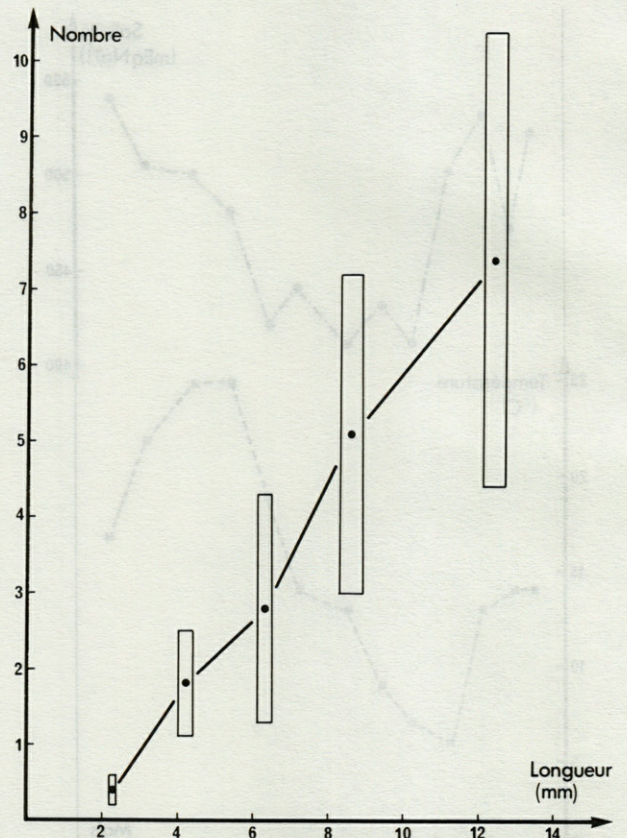


Fig. 5. - Variations du nombre de *P. sphaeromae* par Sphérome en fonction de la taille de *S. serratum* (mesures effectuées sur 5 lots de 20 Sphéromes). Moyennes et intervalles de confiance de chaque groupe de mesures calculés et représentés.

Variations of the number of *P. sphaeromae* per *Sphaeroma* according to the length of *S. serratum* (data collected from 5 groups of 20 *Sphaeromas*). For each group of data, the mean values and standard errors have been calculated and drawn.

les classes de Sphéromes, à 3 exceptions près : les indifférenciés ne sont infestés qu'à environ 50%, les mâles pubères en A ne le sont jamais, les mâles pubères sénescents le sont à 100%.

Des différences importantes existent dans les taux d'infestation par chacun des 3 stades de *Palavascia*. Quelle que soit la classe des Sphéromes, c'est toujours par le stade I de *Palavascia* qu'ils sont le plus fréquemment infestés. Le taux d'infestation par les stades II et III dépend davantage de la classe de l'hôte. De plus, des variations dans les taux d'infestation de chaque classe de Sphéromes apparaissent au cours des mois : nous signalerons les principales mais avec la prudence qu'exigent des estimations sur des effectifs réduits.

- Les indifférenciés, bien que relativement peu infestés, peuvent l'être toutefois dès qu'ils mesurent environ 2,5 mm. Leur infestation par les stades II et III est faible, surtout en été où leurs intermues sont courtes.

- Le même phénomène est noté chez les très jeunes mâles et femelles : ceux-ci sont cependant beaucoup plus infestés par le stade I du Champignon.

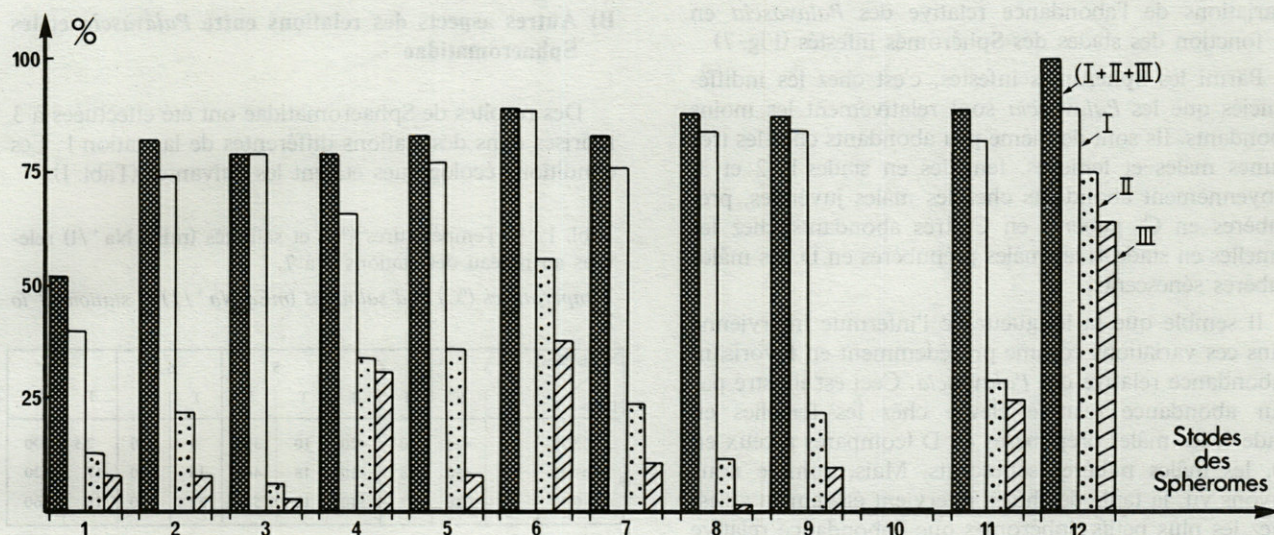


Fig. 6. — Taux d'infestation des différents stades de *S. serratum* par *Palavascia sphaeromae*; pourcentages des Sphéromes infestés par : fond sombre : tous les stades de *Palavascia*, confondus (I + II + III); fond clair : le stade I de *Palavascia*; fond ponctué : le stade II de *Palavascia*; fond hachuré : le stade III de *Palavascia*. Stades des Sphéromes : indifférenciés (1); jeunes mâles et femelles (2); femelles en stades de reproduction 1 (3), 2 (4), 3 (5), 4 (6); mâles juvéniles (7); mâles prépubères en stade C (8), en stade D (9); mâles pubères en stade A (10), en stade C (11), sénescents (12).

Infestation rates of the different stages of S. serratum by P. sphaeromae; percent Sphaeromas infested by : black drawing : all the stages of Palavascia (I + II + III); clear drawing : stage I of Palavascia; spotted drawing : stage II of Palavascia; hachured drawing : stage III of Palavascia. Stages of Sphaeromas : undifferentiated (1); young males and females (2); females in reproduction stages 1 (3), 2 (4), 3 (5), 4 (6); juvenile males (7); prepubescent males in stage C (8), D (9); pubescent males in stage A (10), C (11) and senescent (12).

- Les femelles sont abondamment infestées par le stade I de *Palavascia*. Celles en stade I sont peu infestées par les stades II et III, sauf de décembre à février où leurs intermues sont longues. Chez les femelles en stade 2 où la vitellogenèse impose une longue intermue, le taux d'infestation par les stades II et III est élevé. Paradoxalement, il n'en est pas de même pour le taux d'infestation par le stade III des femelles en stade 3, bien que la gestation impose aussi une longue intermue. L'examen d'embryons âgés dans la cavité incubatrice ou de très jeunes indifférenciés situés sur la face ventrale de Sphéromes adultes, a montré qu'ils ne sont pas encore infestés par *Palavascia*. Quant aux femelles en stade 4, qui sont parmi les plus âgées et qui ont les plus longues intermues en particulier en hiver, leurs taux d'infestation sont très élevés par les 3 stades de *Palavascia*.

- Les mâles juvéniles sont moyennement infestés par les 3 stades de *Palavascia*.

- Les mâles prépubères ont été séparés en 2 classes suivant le temps écoulé depuis la mue précédente : le taux d'infestation par le stade I est indépendant de ce temps puisqu'il est le même en stade C ou D. Par contre, le taux d'infestation par les stades II et surtout III augmente en fin d'intermue (stade D).

- Chez les mâles pubères en A, le taux d'infestation est nul à la suite de l'exuviation, en particulier du proctodeum ectodermique. L'examen d'exuvies fraîches montre que cette partie porte des *Palavascia*.

- Les mâles pubères, abondamment infestés par le stade I, le sont de façon croissante par les stades II et III en fonction du temps écoulé depuis la mue de puberté.

Ainsi, leur taux d'infestation par les stades II et III ne dépasse pas 10% de décembre à avril (les 1^{re} mues de puberté ont lieu à partir de novembre-décembre); ce taux s'élève ensuite progressivement jusqu'en octobre-novembre (environ 40% en juin, 70 à 80% en août, plus de 90% en novembre) chez des mâles qui sont alors sénescents.

En résumé, sauf chez les Sphéromes indifférenciés où l'infestation est relativement faible et chez les Sphéromes en A où elle est nulle, le taux d'infestation par le stade I de *Palavascia* est assez indépendant de l'état physiologique de l'hôte. Par contre, le développement du champignon, matérialisé par le taux d'infestation par ses stades II et III, semble être lié, entre autres, à la longueur de l'intermue de l'hôte. On peut ainsi considérer deux groupes de Sphéromes :

- les uns à intermues assez courtes ou moyennes (très jeunes mâles et femelles, femelles en stades I et 3, mâles juvéniles, mâles prépubères en C), relativement peu infestés par les stades II et III du commensal;
- les autres à intermues longues ou très longues (femelles en stades 2 et 4, mâles prépubères en D par comparaison à ceux en C, mâles pubères en C et sénescents), beaucoup plus infestés par les stades II et III et chez lesquels le taux d'infestation augmente avec le temps. Il est significatif de constater que, parmi les mâles et les femelles, les individus les plus âgés (femelles en stade 4 et mâles adultes sénescents) sont les plus infestés, à la fois par les stades jeunes et âgés de *Palavascia*.

Variations de l'abondance relative des *Palavascia* en fonction des stades des Sphéromes infestés (Fig. 7)

Parmi les Sphéromes infestés, c'est chez les indifférenciés que les *Palavascia* sont relativement les moins abondants. Ils sont de même peu abondants chez les très jeunes mâles et femelles, femelles en stades 1, 2 et 3, moyennement abondants chez les mâles juvéniles, pré-pubères en C, pubères en C, très abondants chez les femelles en stade 4, les mâles prépubères en D, les mâles pubères sénescents.

Il semble que la longueur de l'intermue intervienne dans ces variations comme précédemment en favorisant l'abondance relative des *Palavascia*. Ceci est illustré par leur abondance relative élevée chez les femelles en stade 4, les mâles prépubères en D (comparés à ceux en C), les mâles pubères sénescents. Mais, comme nous l'avons vu, la taille des hôtes intervient également : c'est chez les plus petits Sphéromes que l'abondance relative des *Palavascia* est la plus faible. Ce fait peut être noté aussi bien sur des classes d'hôtes à intermues brèves (indifférenciés, jeunes mâles et femelles, femelles en stade 1) que sur d'autres à plus longues intermues (femelles en stades 2 et 3 et, pour une moindre part, mâles juvéniles). Les deux facteurs, longueur de l'intermue et taille du Sphérome, agissent donc dans le même sens : ceci est particulièrement évident chez les mâles pubères, de taille importante et qui ne muent plus.

B) Autres aspects des relations entre *Palavascia* et les Sphaeromatidae

Des récoltes de Sphaeromatidae ont été effectuées à 3 reprises dans des stations différentes de la station 1. Les conditions écologiques étaient les suivantes (Tabl. I).

Tabl. I. - Températures (°C) et salinités (mEq Na⁺/l) relevées au niveau des stations 3 à 7.

Temperatures (°C) and salinities (mEq Na⁺/l) of stations 3 to 7.

Stations Dates	3		4		5		6		7	
	T	S	T	S	T	S	T	S	T	S
26.02.79	10	420	10	420	10	390	9	480	2,5	200
29.05.79	19	450	18	450	18	440	18	460	17	420
02.10.79	17	540	17	540	18	520	17	530	18	460

1. Variations du taux d'infestation des Sphaeroma serratum suivant les stations

Des *S. serratum* ont été récoltés au niveau des stations 5 et 6. Leur taux d'infestation est indiqué dans le tableau II.

En outre, une récolte à la station 2 (à 500 mètres de la station 1) le 23.04.79, a permis de calculer un taux d'infestation de 46% (sur 82 Sphéromes). Or le taux relevé à la station 1 à la même époque est d'environ 85% (moyenne sur l'année : environ 85%).

Le taux d'infestation de *S. serratum* dans l'Etang de Thau est donc très variable suivant la localisation des

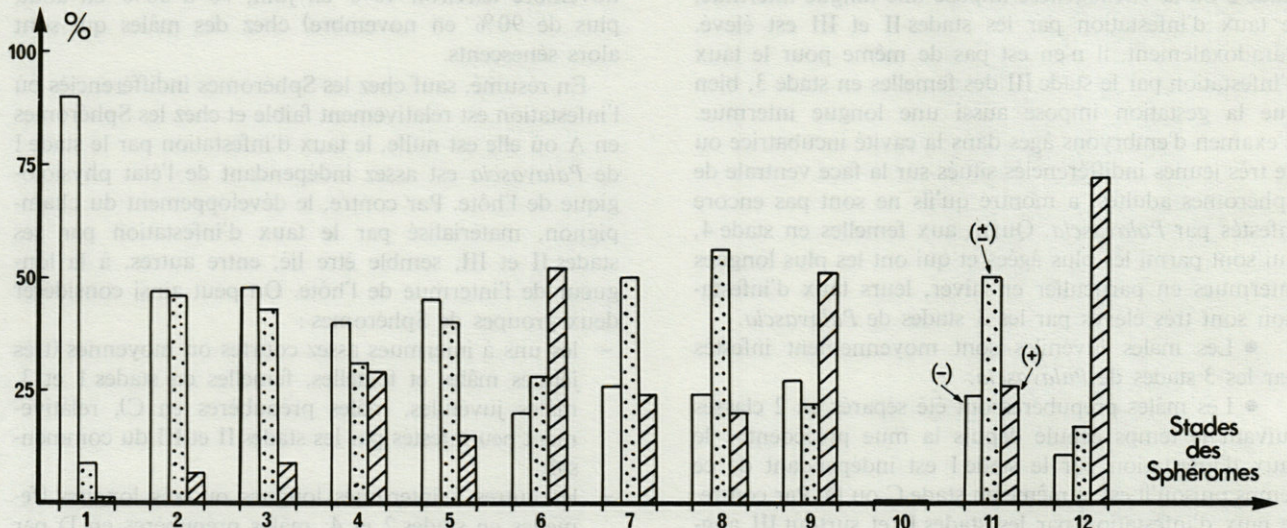


Fig. 7. - Variations de l'abondance relative des *P. sphaeromae* en fonction des stades des Sphéromes infestés; pourcentages des Sphéromes : relativement peu (-) (fond clair), moyennement (±) (fond ponctué), ou très (+) (fond hachuré) infestés.

Stades des Sphéromes : indifférenciés (1); jeunes mâles et femelles (2); femelles en stades de reproduction 1 (3), 2 (4), 3 (5), 4 (6); mâles juvéniles (7); mâles prépubères en stade C (8), en stade D (9); mâles pubères en stade A (10), en stade C (11), sénescents (12).

Variations of relative abundance of *P. sphaeromae* according to the stages of infested *Sphaeroma*; percent of *Sphaeroma* comparatively little (-) (clear drawing), meanly (±) (spotted drawing), or very much (+) (hachured drawing) infested. Stages of *Sphaeroma* : undifferentiated (1); young males and females (2); females in reproduction stages 1 (3), 2 (4), 3 (5), 4 (6); juvenile males (7); prepubescent males in stages C (8), D (9); pubescent males in stage A (10), C (11), and senescent (12).

Tabl. II. — Taux d'infestation de *Sphaeroma serratum* par *Palavascia sphaeromae* aux stations 5 et 6.

Infestation rates of Sphaeroma serratum by Palavascia sphaeromae in stations 5 and 6.

Stations Dates	5		6	
	Nbre infestés	%	Nbre infestés	%
26.02.79	10 sur 50	20	1 sur 26	3,8
29.05.79	17 sur 46	37	0 sur 16	0
02.10.79	14 sur 55	25,5	11 sur 13	84,6*
Total	41 sur 151	27,2	12 sur 55	21,8

* mais abondance relative très faible.

populations. Sauf à la station 1, l'abondance relative des *Palavascia* est toujours faible chez les Sphéromes infestés. Diverses causes peuvent être invoquées : la salinité est en général assez faible au niveau de la station 5 du fait des arrivées d'eau douce du Canal du Midi ; mais des salinités basses ont aussi été relevées à la station 1 durant certains mois, sans influence notable sur les *Palavascia*. Les forts courants et la pollution organique importante qui caractérisent la station 6 expliquent peut-être la faiblesse du taux d'infestation des Sphéromes à cette station et ses fluctuations importantes. Des travaux complémentaires devraient être entrepris pour préciser ces points.

2. Spécificité du commensalisme de *Palavascia* chez les *Sphaeromatidae*

Parmi les autres espèces de *Sphaeromatidae* récoltées dans les conditions écologiques mentionnées ci-dessus (Tabl. I), les taux d'infestation sont les suivants (Tabl. III).

Tabl. III. — Taux d'infestation de différents *Sphaeromatidae* par *Palavascia sphaeromae*.

Infestation rates of different Sphaeromatidae by Palavascia sphaeromae.

Espèces	Station de récolte	Nbre d'animaux récoltés	Taux (%) d'infestation
<i>Sphaeroma hookeri</i>	7	98	0
	5	88	1,1*
<i>Cymodoce truncata</i>	5	6	0
	4 3	165	0
<i>Dynamene edwardsi</i>	6	23	0

* Un seul individu porteur d'un seul thalle d'aspect dégénérescent.

Les taux d'infestation sont nuls pour les 3 espèces envisagées, à l'exception d'un seul individu chez *S. hookeri*. Même au niveau des stations 5 et 6 où certaines de ces espèces et *S. serratum* co-existent, *P. sphaeromae* semble strictement inféodé à *S. serratum*.

Signalons de plus, que nous ne l'avons jamais trouvé chez des *Idotea* et divers Amphipodes récoltés à la station 5. [Lichtwardt a retrouvé *P. sphaeromae* non seulement dans *S. quadridentatum* mais aussi dans *Tecticeps japonicus* de l'île d'Hokkaido, au Japon (communication personnelle)].

Nous avons enfin pratiqué à 3 reprises (mars, avril, mai 1979) des essais d'infestation de *Cymodoce truncata* mâles pubères nourris d'exuvies postérieures fraîches de *S. serratum* porteuses de *Palavascia* : l'autopsie des *Cymodoce* environ 10 jours après l'essai n'a montré aucune infestation.

Il existe donc une importante spécificité de commensalisme entre *S. serratum* et *P. sphaeromae*.

IV. DISCUSSION ET CONCLUSION

Palavascia sphaeromae est un commensal de l'Isopode euryhalin *Sphaeroma serratum*. Ses représentants sont fixés sur la cuticule du proctodeum (ectodermique) de l'hôte, ce qui établit une relation étroite entre le cycle biologique du commensal et le cycle de mue de l'hôte. Le commensalisme liant ces 2 espèces semble très étroit, puisque d'autres espèces de *Sphaeromatidae* voisines de *S. serratum* (et parfois sympatriques) n'hébergent pas ce *Trichomycète*.

L'infestation des Sphéromes par *Palavascia* semble avoir lieu toute l'année. Elle se fait par ingestion des spores mêlées aux végétaux dont se nourrissent les Sphéromes. Contrairement aux observations de Lichtwardt (1961) chez *S. quadridentatum*, les très jeunes indifférenciés de *S. serratum* ne sont pas infestés ; ils ne le deviennent que pour une taille supérieure à 2,5 mm. Ceci est peut-être lié au fait que ces jeunes individus ne semblent pas se nourrir dès leur naissance.

Le développement de *Palavascia*, après sa fixation sur la cuticule proctodéale, semble pouvoir se dérouler en toutes saisons. Cependant, l'abondance relative des champignons chez leurs hôtes est bien plus importante en période chaude qu'en période froide, ce qui paraît montrer une influence de la température sur le déroulement du cycle de *Palavascia*. De plus, le nombre de *Palavascia* infestant un Sphérome est proportionnel à la taille de ce dernier. Enfin le développement du Champignon jusqu'au stade de dissémination est favorisé par une longue intermue de l'hôte. L'ensemble de ces 3 facteurs (température, taille et longueur de l'intermue de l'hôte) conditionne le développement de *Palavascia*. Ainsi en été, la température élevée, la grande taille et l'intermue ininterrompue des mâles pubères, constituent autant de facteurs favorables au Champignon ; même chez les Sphéromes jeunes qui sont alors nombreux, les handicaps de la petite taille et des intermues courtes doivent être compensés par une croissance très rapide de *Palavascia*. Il semble d'ailleurs, d'après nos observations, que la croissance des Champignons soit plus rapide chez les Sphéromes jeunes que chez les individus

âgés. Ceci pourrait être lié à un moindre apport de nourriture chez les hôtes âgés qui se nourrissent peu du fait de l'usure de leurs pièces buccales (Saudray, 1972).

La sporulation de *Palavascia* chez *Sphaeroma* et des Trichomycètes en général chez divers Arthropodes, a été liée par de nombreux auteurs à l'exuviation de l'hôte. Ainsi, dès 1905 Léger et Duboscq étudiant des Trichomycètes Eccrinales, notent le lien qui doit exister entre la mue de l'hôte et la formation des spores de dissémination du Champignon parasite. « ... lorsque le pagure infesté est sur le point de subir la mue... les parasites donnent naissance à des spores durables ».

Tous les auteurs qui depuis cette époque ont étudié les Eccrinales ont lié l'évolution du parasite à l'état physiologique de l'hôte. En particulier ils ont vu une relation de cause à effet entre la genèse des spores de dissémination et la mue.

Pour ne citer que quelques exemples : Duboscq, Léger et Tuzet (1948) p. 43, Manier (1950) p. 136-140, Manier (1969) p. 573, Lichtwardt (1973) p. 11, dans des mémoires de synthèses sur les Trichomycètes, admettent tous l'existence d'une corrélation entre la mue de l'Arthropode et la genèse des spores de dissémination du Champignon.

Enfin, très récemment, Hibbits (1978), Moss (1979), suggèrent encore que l'exuviation déclenche la formation des spores de dissémination; en effet, en hiver, quand certains Crustacés ne muent pas, ces spores ne se forment pas. Moss juge cependant de nouvelles études indispensables pour prouver l'exactitude de cette apparente coordination.

Il est certain que chez des hôtes à mues relativement rapprochées, la croissance du Champignon est concomitante du cours de l'intermue de l'hôte, les stades de dissémination étant donc les plus abondants en fin de prémue. Or, l'exemple du Sphérome nous conduit à penser que le cycle biologique du Trichomycète n'est pas obligatoirement lié au cycle de mue de l'hôte. En effet, les Sphéromes chez lesquels la fréquence des stades de dissémination de *Palavascia* est la plus élevée correspondent aux mâles pubères qui ne muent pas.

Comme les sporanges se trouvent dans la région rectale, les crosses chargées de spores pouvant même faire saillie par l'anus, la propagation des Champignons peut commencer avant l'exuviation de l'hôte, en particulier chez les mâles pubères où cette exuviation ne peut avoir lieu (hors de ce cas cependant, l'exuvie semble être un bon « réservoir » à spores de dissémination). Plusieurs générations de *Palavascia* peuvent donc vraisemblablement se succéder chez les Sphéromes à longues intermues, en particulier chez les mâles adultes. Signalement de plus que chez ces Sphéromes, le taux d'ecdystérone (hormone de mue) est très faible ou nul (Charmantier et Coll., 1977), ce qui semble exclure toute influence endocrine de cet ordre de l'hôte sur le commensal : cette hypothèse ne prenait d'ailleurs pas assez en compte l'existence de la barrière cuticulaire séparant le milieu intérieur du Sphérome du thallosphyte.

BIBLIOGRAPHIE

- CHARMANTIER, G., 1971. Recherches physiologiques chez *Sphaeroma serratum* (Fabricius) (Crustacés, Isopodes) : influence de la taille sur la régulation ionique; existe-t-il une étape de sénescence chez les mâles de grande taille ? *C.r. hebd. Séances Acad. Sci.*, **273** : 211-213.
- CHARMANTIER, G., 1974. Le cycle de *Sphaeroma serratum* (Fabricius, 1787) (Crustacea, Isopoda, Flabellifera) dans l'Étang de Thau (Golfe du Lion). *Vie Milieu*, **24** : 285-300.
- CHARMANTIER, G., M. OLLE et J.-P. TRILLES, 1977. Evolution du taux d'ecdystérone, dégénérescence des organes Y et sénescence chez les mâles pubères de *Sphaeroma serratum* (Fabricius, 1787) (Crustacea, Isopoda, Flabellifera). *C.r. hebd. séances Acad. Sci.*, **285** : 1487-1489.
- CHARMANTIER, G. et J.-P. TRILLES, 1973a. La pression osmotique de l'hémolymphe de *Sphaeroma serratum* (Crustacé, Isopode) : variations en fonction de la salinité et de la sénescence. *C.r. hebd. séances Acad. Sci.*, **276** : 69-72.
- CHARMANTIER, G. et J.-P. TRILLES, 1973b. Dégénérescence de la glande de mue chez les mâles pubères de *Sphaeroma serratum* (Crustacé, Isopode). *C.r. hebd. séances Acad. Sci.*, **276** : 581-583.
- DAGUERRE DE HUREAUX, N., 1966. Etude du cycle biologique de *Sphaeroma serratum* au Maroc. *Bull. Soc. Sci. nat. phys.*, **Maroc**, **46** : 19-52.
- DAGUERRE DE HUREAUX, N., 1979. Etude du cycle biologique annuel d'une population de *Sphaeroma serratum* du bassin d'Arcachon. *Crustaceana*, **37** : 85-99.
- DUBOSCQ, O., L. LÉGER et O. TUZET, 1948. Contribution à la connaissance des Eccrinides. *Arch. Zool. expér. gén.*, **86** : 29-144.
- HIBBITS, J., 1978. Marine Eccrinales (Trichomycetes) found in crustaceans of the San Juan Archipelago, Washington. *Syesis*, **11** : 213-261.
- LÉGER, L. et O. DUBOSCQ, 1905. Les Eccrinides, nouveau groupe de Protozoaires parasites. *C.R. hebd. Séances Acad. Sci.*, **141** : 425-427.
- LÉGER, L. et O. DUBOSCQ, 1929. *Eccrinoides henneyi* n.g. n.sp. et la systématique des Eccrinides. *Arch. Anat. Microsc. Morphol. exp.*, **25** : 309-324.
- LICHTWARDT, R.W., 1961. A *Palavascia* (Eccrinales) from the marine Isopod *Sphaeroma quadridentatum* Say. *J. Elisha Mitchell scient. Soc.*, **77** : 242-249.
- LICHTWARDT, R.W., 1964. Validation of the genus *Palavascia* (Trichomycete). *Mycologia*, **56** : 318-319.
- LICHTWARDT, R.W., 1973. The Trichomycetes : what are their relationships. *Mycologia*, **55** : 1-20.
- MANIER, J.-F., 1950. Recherches sur les Trichomycètes. *Ann. Sci. nat. Bot. Biol. vég. 11^e sér.*, **11** : 53-162.
- MANIER, J.-F., 1961. Eccrinides de Crustacés récoltés sur les côtes du Finistère. (*Eccrinella corophii* n.sp., *Palavascia spheromae* Tuz. et Man., *Taeniella carcini* Lég. et Dub., *Arundinula* sp.). *Cah. Biol. Mar.*, **2** : 313-326.
- MANIER, J.-F., 1968. Validation de Trichomycètes par leur diagnose latine. *Ann. Sci. nat. Bot. Biol. vég. 12^e série*, **9** : 93-108.
- MANIER, J.-F., 1969. Trichomycètes de France. *Ann. Sci. nat. Bot. Biol. vég. 12^e série*, **10** : 565-672.
- MANIER, J.-F., 1979. Etude ultrastructurale de *Palavascia sphaeromae* (Trichomycète Eccrinale) parasite du proctodeum de *Sphaeroma serratum* (Crustacé, Isopode). *Ann. de Parasitol. Hum. Comp.*, **54** : 537-554.

- MANIER, J.-F. et R.W. LICHTWARDT, 1968. Révision de la systématique des Trichomycètes. *Ann. Sci. nat. Bot. Biol. vég. 12^e série*, **9** : 519-532.
- MOSS, S.T., 1979. Commensalism of the Trichomycete. *Insect-fungus symbiosis*, *Batra (éd.) Allanheld, Osmun, Montclair, N.J.*, **8** : 175-217.
- SAUDRAY, Y., 1972. Conséquences du cycle de mue et d'intermue sur la morphologie fonctionnelle des *pars molaris* des Crustacés pécararides. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **36** : 271-273.
- TCHERNIGOVITZEFF, C. et J. RAGAGE-WILLIGENS, 1968. Détermination des stades d'intermue chez *Sphaeroma serratum* (Isopode Flabellifère). *Arch. Zool. exp. gén.*, **109** : 305-318.
- TUZET, O. et J.-F. MANIER, 1947. *Palavascia philoscii* n.g. n.sp., entophyte eccriniforme parasite de *Philoscia couchii* Kin. *C.R. heb. Séances Acad. Sci.*, **224** : 1854-1856.
- TUZET, O. et J.-F. MANIER, 1948. La reproduction sexuée chez *Palavascia philoscii* Tuzet et Manier et chez *Palavascia sphaeromae*; nouvelle espèce de Palavasciées parasite de *Sphaeroma serratum* F. *C.R. heb. Séances Acad. Sci.*, **226** : 2177-2178.

Accepté le 26 septembre 1980

ÉTUDE DU MACROPHYTOBENTHOS EN BAIE DE SEINE : PROBLÈMES MÉTHODOLOGIQUES

J. COSSON et F. THOUIN

*Laboratoire d'Algologie fondamentale et appliquée,
Université de Caen, 14000 Caen*

ALGUES
MACROPHYTOBENTHOS
BAIE DE SEINE
AIRE MINIMA

Station	Algues	Macrophytobenthos
1	0.12	0.05
2	0.15	0.08
3	0.18	0.10
4	0.20	0.12
5	0.22	0.15
6	0.25	0.18
7	0.28	0.20
8	0.30	0.22
9	0.32	0.25
10	0.35	0.28
11	0.38	0.30
12	0.40	0.32
13	0.42	0.35
14	0.45	0.38
15	0.48	0.40
16	0.50	0.42
17	0.52	0.45
18	0.55	0.48
19	0.58	0.50

ALGAE
MACROPHYTOBENTHOS
SEINE ESTUARY
MINIMAL AREA

RÉSUMÉ. - L'étude du macrophytobenthos de l'estuaire de la Seine (Manche Orientale, France) nous a permis de résoudre un certain nombre de problèmes méthodologiques, en particulier ceux qui sont liés aux techniques d'échantillonnage dans un milieu aussi perturbé que l'estuaire de la Seine. La méthode employée est basée sur une évaluation totale pour un ensemble de relevés de grande taille (supérieurs à l'aire minima), répartis de façon continue le long d'un transect perpendiculaire à la côte, qui permettent de caractériser par des chiffres moyens attribués aux paramètres bionomiques classiques (recouvrement, indice de diversité, biomasse, dominance qualitative et quantitative, tension...) la macroflore algale benthique et de comparer entre elles des stations aux biotopes diversifiés.

ABSTRACT. - The study of the macrophytobenthos of the Seine estuary (Manche orientale, France) has enabled us to settle some methodological problems, mainly those linked with the sampling techniques in an area as perturbed as the Seine estuary. The method used here is based on a total evaluation of a set of large continuous samples (larger than the minimal area) along a transect perpendicular to the shore line. These samples permit the characterization of the benthic algal macroflora by assigning mean figures to the classical bionomic parameters (degree of cover, diversity index, biomass, qualitative and quantitative dominance, tension,...) and the comparison between localities with diversified biotopes.

INTRODUCTION

Dans le cadre du schéma d'aptitude et d'utilisation de la mer (S.A.U.M.) concernant l'estuaire de la Seine (Manche Orientale, France), une étude qualitative et quantitative de la macroflore algale benthique de cette région a été réalisée au cours des années 1978 et 1979. Afin que cette étude rende compte de la végétation macrobenthique dans l'ensemble de l'estuaire et puisse tenter de faire la part de la pollution, de l'adaptation au milieu et des variations saisonnières, 19 stations réparties dans l'estuaire, dont une choisie comme point de référence, ont été étudiées 5 fois au cours de l'année.

Un relevé floristique complet a été réalisé dans chacune de ces stations. De plus, un certain nombre de paramètres bionomiques ont été mesurés de façon à évaluer quantitativement le macrophytobenthos (Algues

visibles à l'œil nu : Chlorophycées, Phéophycées, Rhodophycées) de l'estuaire et à comparer entre eux les différents peuplements algaux de cette région. Nous avons adopté les paramètres définis et utilisés par certains algologues comme C.F. Boudouresque (1969, 1970, 1971, 1974) ou Th. Belsher (1977) pour décrire les phytocoenoses benthiques de Méditerranée, J. Cosson et A. Duglet (1973) et A. Duglet (1975, 1977) dans la baie des Veys ou en Manche Orientale, G. Russel (1971) sur les côtes anglaises, A. Aleem (1973) en Californie.

Cependant, très vite, a surgi une difficulté majeure que fera apparaître la première partie de l'exposé, résidant dans le choix de l'échantillonnage et plus particulièrement dans la détermination de l'aire minima, sachant qu'il était nécessaire de tenir compte de toutes les espèces présentes, y compris les plus rares qui sont souvent indicatrices des modifications des conditions de milieu (pollution par ex), et que nous devons étudier une

grande diversité de biotopes, en général très pauvres en espèces et en individus, la superficie de certains estrans à marée basse étant souvent très importante. La détermination des paramètres analytiques utilisés pour calculer des coefficients permettant de comparer entre elles les diverses stations nécessite que soient bien précisées, les méthodes d'échantillonnage : à cet effet, sera exposée dans la 2^e partie la méthode que nous avons suivie, ainsi que les avantages que nous en avons tirés pour l'étude de la macroflore algale benthique de l'estuaire de la Seine.

1. DÉTERMINATION DE L'AIRES MINIMA

Nous avons, dans un souci d'homogénéité méthodologique, tenté de définir une aire minima représentative de la végétation dans les zones étudiées, en établissant une courbe représentative des variations, en fonction de la taille du relevé, du nombre d'espèces (courbe aire-espèces) ou du nombre d'espèces entre relevés de taille identique (courbe aire-coefficient de similitude). Ces courbes ont été obtenues en utilisant la méthode des surfaces imbriquées de taille croissante (Gounot, 1969). La figure 1 indique la disposition et la taille des surfaces utilisées, dans lesquelles sont déterminées, espèce par espèce, toutes les algues macroscopiques benthiques présentes.

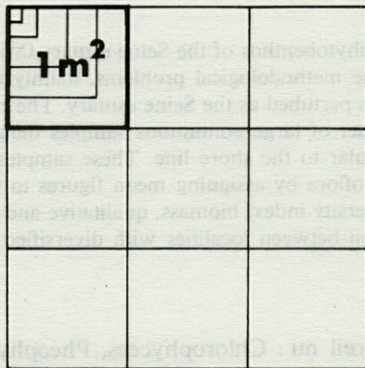


Fig. 1. — Disposition des surfaces imbriquées de taille croissante utilisées pour la détermination de l'aire minima.

Disposition of the overlapping surfaces of increasing size used in the evaluation of the minimal area.

1.1. Résultats obtenus à Luc-sur-mer

Cette station, située à l'extérieur de l'estuaire de la Seine proprement dit, a servi de station de référence tout au long de notre étude. Sur le platier rocheux (Pointe de Sailleure), la végétation algale est bien représentée dans l'horizon inférieur de l'étage médio-littoral (zone à *Fucus serratus*); nous y avons réalisé 4 séries de relevés en mars, dans lesquels ont été déterminées les 19 espèces suivantes :

Ceramium rubrum (Huds.) C. Ag., *Chondrus crispus* (L.) Lyngb., *Cladostephus spongiosus* (Huds.) C. Ag., *Cystoclonium purpureum* (Huds.) Batt., *Fucus serratus* L., *Gelidium crinale* (Turn.) Lam., *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenfuss, *Griffithsia flosculosa* (Ellis) Batt., *Gymnogongrus crenulatus* (Turn.) J. Ag., *Hildenbrandia rubra* (Sommerf.) Meneghini, *Laminaria digitata* (L.) Lam., *Laminaria saccharina* Lam., *Lithothamnium lenormandii* (Aresch.) Fosl., *Polyides rotundus* (Gmel.) Grev., *Polysiphonia nigrescens* (Dillw.) Grev., *Porphyra umbilicalis* (L.) Kütz. var. *laciniata* (Lightf.) Thuret, *Rhodothamniella floridula* (Dillw.) J. Feldm., *Palmaria palmata* (L.) Stackhouse, *Ulva lactuca* L.

Les données recueillies ont permis de calculer par relevé le nombre moyen d'espèces et le coefficient de similitude moyen (Tabl. I) et de construire les courbes de la figure 2.

Tabl. I. — Valeurs moyennes du nombre d'espèces et du coefficient de similitude en fonction de la surface du relevé (Luc-sur-mer, horizon inférieur de l'étage médiolittoral, campagne de printemps).

Mean values of the number of species and of the similarity coefficient as a function of the surface of the sample (Luc-sur-mer, lower horizon of the mediolittoral zone).

Surface des relevés (en m ²)	Nombre moyen d'espèces \bar{n}	Erreur standard	Coefficient de similitude moyen \bar{S}	Erreur standard
0,016	5,8	1,5	0,51	0,05
0,065	8,5	2	0,66	0,07
0,250	9,5	1,7	0,74	0,06
0,563	11,8	1	0,75	0,05
1	12,5	1,1	0,83	0,03
2	14	1,7	0,78	0,02
3	14,3	1,7	0,81	0,03
4	14,8	1,4	0,84	0,02
5	15,3	1,2	0,85	0,02
6	15,5	1,2	0,85	0,02
7	15,5	1,2	0,85	0,02
8	15,8	1,2	0,85	0,03
9	16	1,3	0,87	0,03

Le coefficient de similitude utilisé est le coefficient de Sorensen (1948) :

$$S = \frac{2 \cdot C_{pq}}{n_p + n_q}$$

où C_{pq} représente le nombre d'espèces communes aux 2 relevés p et q, n_p et n_q étant le nombre total des espèces dans les relevés p et q. Ce coefficient, compris entre 0 et 1, permet, selon Gounot (1969), une détermination plus aisée de l'aire minima que celle basée sur l'analyse de la courbe aire-espèces.

1.1.1. Courbe aire-espèces

La courbe aire-espèces obtenue tend vers l'horizontale pour des surfaces de l'ordre de 4 à 5 m².

Pour déterminer, à partir du tracé de la courbe aire-espèces (courbe n°1), l'aire minima, nous avons utilisé la

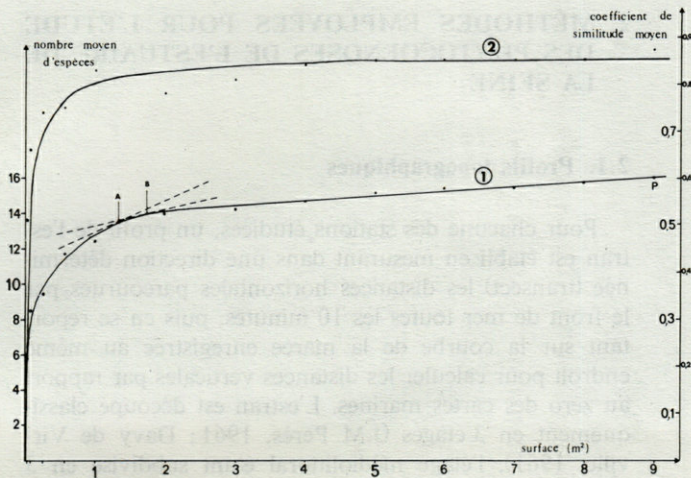


Fig. 2. — Variations en fonction de la surface du relevé du nombre moyen d'espèces (1) et du coefficient de similitude moyen (2) à Luc-sur-mer.

Variations of the average number of species (1) and of the mean similarity coefficient (2) as a function of the surface of the sample at Luc-sur-mer.

méthode de Cain et Castro (1959) : il s'agit, à partir du point P d'augmenter de 10% la surface maximale inventoriée (9 m²) et de 10% le nombre d'espèces identifiées dans cette surface (16) et de faire passer une droite par le point ainsi obtenu et par le point P. La droite est ensuite déplacée de façon à la rendre tangente à la courbe. Ainsi le point de tangence A déterminerait une aire minima de l'ordre du mètre carré, mais il est à remarquer qu'à son niveau, la pente de la courbe est encore importante et que de ce fait, l'aire minima ainsi obtenue ne peut satisfaire à nos objectifs.

En utilisant la même méthode, mais en augmentant cette fois de 5% seulement le nombre d'espèces identifiées, on obtient un nouveau point de tangence B correspondant à une aire minima de 1,7 m²; cependant ce point est encore situé bien avant le plateau de la courbe qui est atteint pour des aires de 4 à 5 m².

1.1.2. Courbe aire-coefficient de similitude

En ce qui concerne la courbe aire-coefficient de similitude (Fig. 2, courbe n° 2), si nous retenons le seuil de 0,80 proposé par Gounot (1969) pour la végétation terrestre, l'aire minima obtenue est voisine des valeurs indiquées ci-dessus (1,70 m²). Cependant nous pouvons remarquer que la courbe se stabilise pour un coefficient de similitude de 0,85, seuil légèrement supérieur à celui retenu par Gounot. Cette valeur est très nettement supérieure au seuil de 0,65 proposé par Boudouresque (1974) pour le phytobenthos marin de Méditerranée, et que nous ne pouvons pas retenir dans le cas étudié. Pour un coefficient de 0,85, l'aire minima serait de l'ordre de 5 m², valeur pour laquelle nous avons noté par ailleurs la stabilisation de la courbe aire-espèces.

Par mesure de sécurité, ainsi que l'indique Belsher (1974), il serait prudent de doubler la valeur obtenue, ce qui reviendrait à choisir des aires de l'ordre de 10 m². Cette taille rend impossible l'utilisation des méthodes de travail des phytosociologues méditerranéens, en particulier le prélèvement total du substrat et l'étude complète au laboratoire.

1.2. Application à l'estuaire de la Seine

Dans la région de Cauville (limite nord extrême de la zone d'influence de la Seine), le platier rocheux n'apparaît que dans l'horizon inférieur de l'étage médiolittoral et est recouvert par une végétation clairsemée, constituée par les 16 espèces suivantes (campagne d'hiver) :

Ceramium diaphanum (Roth) Harv., *Ceramium rubrum*, *Chondrus crispus*, *Cladophora rupestris* (L.) Kütz., *Corallina officinalis* L., *Cystoclonium purpureum*, *Fucus serratus*, *Gigartina stellata* (Stackh.) Batt., *Gigartina acicularis* (Wulf.) Lam., *Griffithsia flosculosa*, *Hildenbrandia rubra*, *Lithothamnium lenormandii*, *Polysiphonia nigrescens*, *Rhodothamniella floridula*, *Palmaria palmata*, *Ulva lactuca*.

En ce qui concerne le nombre moyen d'espèces et le coefficient de similitude moyen, les résultats sont indiqués dans le tableau II. A partir de ces données ont été tracées les courbes de la figure 3 qui semblent se stabiliser pour une surface d'environ 0,5 m², dans laquelle on détermine en moyenne 7 espèces. Mais peut-on retenir cette valeur comme aire minima, sachant que dans cette même zone nous avons recensé 16 espèces au total ?

Tabl. II. — Valeurs moyennes du nombre d'espèces et du coefficient de similitude en fonction de la surface du relevé (Cauville, février 1978, horizon inférieur de l'étage médiolittoral).

Mean values of the number of species and of the similarity coefficient as a function of the surface of the sample (Cauville, February 1978, lower horizon of the mediolittoral zone).

Surface des relevés (en m ²)	Nombre moyen d'espèces \bar{n}	Erreur standard	Coefficient de similitude moyen \bar{S}	Erreur standard
0,016	3,3	0,3	0,52	0,18
0,060	4,5	0,6	0,51	0,17
0,25	7,3	1,1	0,55	0,14
0,56	7,5	0,6	0,60	0,12
1 m ²	7,5	1	0,56	0,14

Nous ne le pensons pas, car l'aire ainsi évaluée ne permettrait de trouver que 50% des espèces présentes dans la zone étudiée. Par ailleurs ! La courbe aire-coefficient de similitude montre l'existence d'un palier pour un coefficient de 0,55, valeur extrêmement faible par rapport au seuil déterminé à Luc-sur-mer (0,85).

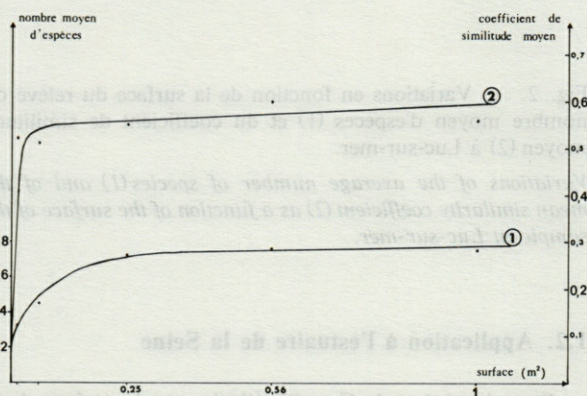


Fig. 3. — Variations en fonction de la surface du relevé du nombre moyen d'espèces (1) et du coefficient de similitude moyen (2) à Cauville.

Variations of the average number of species (1) and of the mean similarity coefficient (2) as a function of the surface of the sample at Cauville.

De plus, l'étude de l'erreur standard montre que, pour un coefficient de sécurité de 95%, l'intervalle de confiance autour des coefficients moyens de similitude est très grand (le coefficient moyen est, pour une aire de 0,56 m² par exemple, compris entre 0,22 et 0,98), ce qui indique bien que l'emploi de l'aire minima ne peut donner, dans ce cas particulier une idée précise de la composition floristique de la population considérée, à moins de multiplier le nombre de prélèvements pour diminuer sensiblement l'intervalle de confiance.

Dans d'autres régions de l'estuaire, par ex. à Villerville, la végétation est encore plus réduite; de plus, elle se répartit sur un estran très étendu (de l'ordre de 600 m de large). Dans ces conditions, il semble illusoire de vouloir délimiter une aire minima qui soit à la fois représentative de la flore étudiée et applicable à l'ensemble des stations choisies dans l'estuaire, sachant par ailleurs que la détermination de toutes les espèces est importante dans une étude de l'action des facteurs du milieu.

Ainsi dans le cas de l'étude du macrophytobenthos de l'estuaire de la Seine, s'est-il avéré nécessaire de modifier les méthodes classiques pour les adapter à 2 objectifs :

- récolter toutes les espèces présentes, y compris les plus rares;
- décrire le plus fidèlement possible la végétation algale, tout en la caractérisant par un certain nombre de paramètres permettant de comparer entre eux les différents points de l'estuaire.

2. MÉTHODES EMPLOYÉES POUR L'ÉTUDE DES PHYTOCOENOSSES DE L'ESTUAIRE DE LA SEINE

2.1. Profils topographiques

Pour chacune des stations étudiées, un profil de l'estran est établi en mesurant dans une direction déterminée (transect) les distances horizontales parcourues par le front de mer toutes les 10 minutes, puis en se reportant sur la courbe de la marée enregistrée au même endroit pour calculer les distances verticales par rapport au zéro des cartes marines. L'estran est découpé classiquement en 3 étages (J.M. Pérès, 1961; Davy de Virville, 1961), l'étage médiolittoral étant subdivisé en 3 horizons en fonction du niveau moyen des marées.

2.2. Technique d'échantillonnage en continu

Le long des transects, nous avons réalisé un très grand nombre de relevés de façon continue, afin de calculer, pour chaque station et pour chaque étage ou horizon, les valeurs moyennes de chaque paramètre. Pour cela, l'estran a été découpé en bandes parallèles, dans lesquelles les mesures ont été effectuées de part et d'autre d'un transect, de telle façon que la surface étudiée (« relevé élémentaire ») soit très nettement supérieure à l'aire minima, ce qui nous permet de récolter toutes les espèces, y compris les moins fréquentes. De ce fait, une augmentation de la surface de relevé n'entraîne pas une augmentation significative du nombre d'espèces et nous pouvons considérer que les variations de surface des relevés, au-dessus de la taille du relevé élémentaire, ne modifient pas sensiblement les résultats, ce qui nous permet de comparer les différents points de l'estuaire, même si les surfaces des relevés n'y sont pas partout identiques.

Environ 500 relevés élémentaires ont été effectués dans 19 stations réparties autour de l'estuaire de la Seine, tout au long de l'année. Nous avons calculé, pour chaque horizon de l'étage médiolittoral et éventuellement pour la frange supérieure de l'étage infralittoral, les valeurs moyennes des différents paramètres à partir des résultats de chacun des relevés élémentaires de l'horizon considéré. Ces moyennes caractériseront « le relevé moyen » représentatif d'une portion bien délimitée de l'estran.

Un exemple d'un ensemble de relevés élémentaires est donné par le tableau III. Ces résultats permettent de calculer un nombre moyen d'espèces \bar{T} par relevé et un recouvrement total $\Sigma \overline{RMG}$ caractérisant un relevé moyen dans l'horizon inférieur de l'étage médiolittoral à Cauville en hiver. Les valeurs obtenues sont très nettement supérieures à celles fournies par la méthode classique d'échantillonnage (Tabl. II) : ainsi la moyenne du nombre d'espèces par relevé augmente de 2,4 (différence hautement significative); de même le coefficient de simi-

Tabl. III. — Un exemple de l'ensemble des résultats relevés à Cauville, en février 1978 dans l'horizon inférieur de l'étage médiolittoral : \overline{RMG} = Recouvrement moyen global d'une espèce i dans un ensemble de n relevés élémentaires (dans ce cas, $n=7$) :

$$\overline{RMG} = \frac{\sum Ri}{n}$$

(Ri étant le recouvrement moyen de l'espèce i dans chacun des n relevés élémentaires; T = nombre d'espèces par relevé élémentaire, \bar{T} = nombre d'espèces par relevé moyen.

An example of the results collected at Cauville in February 1978, in the lower horizon of the mediolittoral zone : \overline{RMG} = average degree of global cover of a species i in a set of elementary samples (in this case, $n=7$);

$$\overline{RMG} = \frac{\sum Ri}{n}$$

(Ri = average degree of cover of the species i in each of the n elementary samples; T = number of species per elementary sample, \bar{T} = number of species per average sample.

Relevés élémentaires No :								\overline{RMG} (en %)	Erreur standard
	1	2	3	4	5	6	7		
<i>Lithothamnium lenormandii</i>	3	3	3	3	2	+	-	23,6	7,4
<i>Gigartina stellata</i>	2	3	2	2	1	+	+	12,2	5,4
<i>Ulva lactuca</i>	1	1	1	1	2	2	1	6,1	2,5
<i>Fucus serratus</i>	+	1	2	1	-	-	-	2,9	2,2
<i>Chondrus crispus</i>	1	2	1	2	1	1	1	6,1	2,5
<i>Cladophora rupestris</i>	+	2	1	-	-	-	+	2,5	2,3
<i>Palmaria palmata</i>	+	+	+	+	+	-	-	0,1	-
<i>Corallina officinalis</i>	+	-	-	-	-	-	-	0,01	-
<i>Gigartina acicularis</i>	-	-	+	+	-	-	-	0,03	-
<i>Polysiphonia nigrescens</i>	-	-	+	+	+	1	+	0,4	0,4
<i>Ceramium diaphanum</i>	-	-	-	2	2	1	+	4,7	2,9
<i>Ceramium rubrum</i>	-	-	+	1	1	+	1	0,7	0,5
<i>Rhodothamniella floridula</i>	+	1	1	+	+	+	1	1,1	0,5
<i>Hildenbrandia rubra</i>	-	-	-	+	+	+	+	0,1	-
<i>Griffithsia flosculosa</i>	-	-	-	-	-	-	+	0,01	-
<i>Cystoclonium purpureum</i>	-	-	-	-	-	-	+	0,01	-
Nombre d'espèces T	9	8	11	11	10	9	11		

Relevé moyen	\bar{T} 9,9 ± 0,5
	$\sum \overline{RMG} (= \overline{RT})$ 60,6

litude moyen croît de 0,60 à 0,73. L'intervalle de confiance autour de cette moyenne est réduit puisque celle-ci est comprise entre 0,67 et 0,79.

2.3. Paramètres utilisés

Ce sont les paramètres classiques utilisés par les phytosociologues et adaptés par Boudouresque (1969, 1974) à l'étude des peuplements algaux benthiques.

2.3.1. Paramètres analytiques

A partir des relevés, nous avons établi une liste floristique complète des espèces benthiques macroscopiques présentes appartenant pour la plupart aux Rhodophycées, Phéophycées et Chlorophycées, déterminées soit directement sur le terrain, soit après examen au laboratoire sous le microscope.

Les paramètres analytiques étudiés sont :

- le nombre d'espèces par relevé T ;
- le coefficient Q (effectif spécifique d'un sous-ensemble quelconque dans un relevé), calculé pour chacun des grands groupes systématiques : Chlorophycées, Rhodophycées, Phéophycées (QC, QR, QP);
- le recouvrement Ri (% de la surface du substrat recouverte par l'espèce i) évalué pour chaque espèce en utilisant l'échelle d'abondance-dominance de Braun-Blanquet;
- l'indice de diversité calculé d'après la formule de Shannon :

$$I = - \sum \frac{Ri}{RT} \log^2 \frac{Ri}{RT}$$

(où RT est le recouvrement total d'un relevé moyen)

- la biomasse exprimée en gramme de matière sèche au mètre carré; les mesures sont effectuées à partir de relevés de 1 m² et dont le nombre varie en fonction de la largeur de l'estran à étudier au niveau du transect considéré. Pour chaque étage ou horizon, dans une station donnée, il est calculé une biomasse moyenne à partir des mesures effectuées dans les relevés correspondants. La biomasse est mesurée pour chacun des grands groupes systématiques : Chlorophycées, Rhodophycées, Phéophycées.

2.3.2. Paramètres synthétiques

- le recouvrement moyen global (\overline{RMG}) est calculé pour chaque espèce;
- la dominance qualitative (\overline{DQ}) calculée à partir de \bar{Q} ;
- la dominance quantitative calculée d'une part en fonction de la biomasse (\overline{DB}), d'autre part en fonction du recouvrement (\overline{DR});
- le rapport R/P est égal au rapport $\overline{QR}/\overline{QP}$;
- la tension Ψ : rapport $\overline{DR}/\overline{DQ}$ pour un groupe d'espèces.

CONCLUSIONS

Ainsi que le souligne Boudouresque (1971), « en biométrie, la méthodologie et la technologie prennent une importance de plus en plus grande ». C'est le mérite de cet auteur d'avoir exposé une méthodologie rigoureuse permettant avec efficacité de décrire les populations algales benthiques. Cependant, dans certains cas, il est nécessaire d'adapter les méthodes de biométrie en fonction des problèmes à aborder. Ainsi, dans un milieu aussi perturbé que l'estuaire de la Seine, nous avons démontré qu'il n'était pas raisonnable de limiter la technique d'échantillonnage à l'emploi d'une aire minima qui devrait représenter, comme l'indique sa définition, la presque totalité des espèces de la communauté. Il est

clair que dans ce cas, où l'estran est parfois très vaste et le nombre d'espèces et d'individus très petit, il faut, si l'on veut tenir compte de toutes les Algues présentes y compris les plus rares, délimiter des aires d'une grande taille (de l'ordre de 10 m²). Les courbes aire-espèces et aire-coefficient de similitude que nous avons obtenues ont une forme générale identique à celles établies par C.F. Boudouresque ou T. Belsher; cependant, nous n'avons pas noté dans le cas de l'estuaire de la Seine, la miniaturisation des peuplements végétaux marins par rapport à leurs homologues terrestres signalée par Boudouresque (1974) pour les peuplements méditerranéens, le seuil de similitude entre relevés étant très voisin (0,85) de celui obtenu par Gounot (1969) pour la végétation terrestre.

Il faut donc, pour réduire les risques d'erreur et pour éviter de négliger certaines Algues rares, utiliser une technique d'échantillonnage qui soit basée sur l'évaluation de la population totale par un ensemble de relevés de grande taille, répartis de façon continue le long du transect, qui permettent de caractériser par des chiffres moyens attribués aux paramètres bionomiques la macroflore algale benthique et de comparer entre elles des stations aux biotopes diversifiés.

Un exemple montrera quel est l'intérêt de cette méthode : il existe à Cauville sur la rive nord de l'estuaire de la Seine quelques thalles de *Laminaria saccharina* que les méthodes classiques fondées sur l'échantillonnage au hasard auraient très probablement ignorés car ces thalles sont extrêmement rares (une dizaine d'individus pour la totalité de l'estran). Le fait d'enregistrer leur présence, ce que permet la méthode d'échantillonnage en continu, est pourtant capital pour montrer la régression de la végétation algale dans l'estuaire, puisque cette espèce formait encore au milieu du XX^e siècle une population bien fournie jusqu'aux alentours du Havre.

Cependant la méthodologie que nous avons exposée repose sur une approximation inhérente à tout ce qui se rapporte aux méthodes statistiques. Nous avons dû faire un choix entre la plus grande rigueur statistique possible et un rendement scientifique optimal, de façon à décrire le plus fidèlement possible les peuplements algaux benthiques de l'estuaire de la Seine. Donc la nécessité de ce choix implique que la méthodologie exposée ci-dessus soit adaptée aux caractéristiques des peuplements étudiés et des buts que se sont fixés les auteurs.

REMERCIEMENTS. Nous remercions vivement Monsieur Boudouresque qui a bien voulu nous faire part des

remarques que la lecture de notre manuscrit lui a suggérées.

BIBLIOGRAPHIE

- ALEEM, A.A., 1973. Ecology of a kelp-bed in Southern California. *Botanica Marina*, **16** : 38-95.
- BELSHER, T., 1977. Analyse des répercussions de pollutions urbaines sur le macrophytobenthos de Méditerranée (Marseille, Port-Cros). *Thèse Doct. 3^e Cycle, Université d'Aix-Marseille II*, 280 p.
- BOUDOURESQUE, C.F., 1969. Une nouvelle méthode d'analyse phytosociologique et son utilisation pour l'étude des phytocoenoses marines benthiques. *Téthys*, **1** (2) : 529-534.
- BOUDOURESQUE, C.F., 1970. Recherches de bionomie analytique, structurale et expérimentale sur les peuplements benthiques sciaphiles de Méditerranée occidentale (fraction algale). *Thèse Doct. état Sci. Nat., Université d'Aix-Marseille*, 624 p.
- BOUDOURESQUE, C.F., 1971. Méthodes d'étude qualitative et quantitative du benthos (en particulier du phytobenthos). *Téthys*, **3** (1) : 79-104.
- BOUDOURESQUE, C.F., 1974. Aire minima et peuplements algaux marins. *Bull. Soc. Phycol. Fr.*, **19** : 141-157.
- CAIN, St. A. et OLIVIERA CASTRO, G.M., 1959. Manual of vegetation analysis, New York, 325 p.
- COSSON, J. et DUGLET, A., 1973. Résultats écologiques concernant la flore algale benthique de la baie des Veys. *Rapport CNEXO n° 72/613* : 45 p.
- DAVY de VIRVILLE, W., 1961. Projet de classification des différents niveaux du système littoral sur les côtes atlantiques. *Bull. Res. Counc. of Israël*, **10 D** : 116-120.
- DUGLET, A., 1975. Contribution à l'étude qualitative et quantitative de la macroflore algale benthique de la Manche orientale (du Cap Lévy à Ste-Honorine-des-Pertes). *Thèse de Doct. 3^e Cycle, Université de Caen*, 171 p.
- DUGLET, A., 1976. Premières contributions à l'étude des phytocoenoses de la Manche orientale (du Cap Lévy à la baie des Veys). *Bull. Soc. Phycol. Fr.*, **22** : 206-217.
- GOUNOT, M., 1969. Méthodes d'étude quantitative de la végétation, Masson et Cie, Paris, 314 p.
- PERES, J.M., 1961. Océanographie biologique et biologie marine, T. I - La vie benthique, P.U.F., 541 p.
- RUSSELL, G., 1971. Phytosociological studies on a two zone shore. I-Basic pattern. *J. Ecol.*, **60** : 539-545.
- SORENSEN, 1948. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content. *Biol. Skr.*, **5** (4) : 1-34.

Accepté le 2 avril 1981

CONTRIBUTIONS RELATIVES DU MICRO- ET DU NANOPHYTOPLANCTON A LA PRODUCTION PRIMAIRE DANS UNE ZONE CÔTIÈRE DE MÉDITERRANÉE NORD-OCCIDENTALE

Silvia IBARRA O.

Cicese, Apdo. Postal 2732. Ensenada, B.C. Mexico

MICROPLANCTON
NANOPLANCTON
FILTRATION EN PARALLÈLE
FERTILISATION
DILUTION

RÉSUMÉ. – Afin d'évaluer la contribution relative des différentes fractions de taille à la production primaire, la concentration chlorophyllienne et la fixation à l'obscurité, nous avons fractionné des populations naturelles de phytoplancton par la méthode des filtrations en parallèle. Les prélèvements ont été effectués au cours d'un cycle annuel, dans la région de Banyuls-sur-Mer en 1976-1977. Nous avons défini 2 types de réponses biologiques : les phases de fertilisation favorisant la photosynthèse des Diatomées de grande taille, et les périodes de dilution favorisant les cellules nanoplanctoniques. Dans les 2 cas, la biomasse chlorophyllienne provient, principalement du nanoplancton. A l'obscurité, la fixation du ^{14}C semble liée à la présence de cellules de grande taille, et s'avère d'autant plus importante que la concentration en éléments minéraux est élevée. Enfin, les conséquences de la pré-filtration sont brièvement discutées.

MICROPLANKTON
NANNOPLANKTON
PARALLEL FILTRATION
FERTILIZATION
DILUTION

ABSTRACT. – In order to know the relative contribution of each of several phytoplankton sizes to the chlorophyll concentration, primary production and dark fixation of ^{14}C , the natural phytoplankton population was divided into several size classes using parallel filtration. The samples were taken in Banyuls-sur-Mer during an annual cycle (1976-1977). Two types of biological response were observed : 1) enhancement of the photosynthesis of large diatoms and 2) "blooms" of the nanoplankton cells. The first response is related to conditions of fertilization, the second to conditions of dilution caused by the input of fresh water through precipitation and runoff. Most of the biomass, expressed as chlorophyll *a*, seems to be represented by the nanoplankton fraction. The dark fixation of ^{14}C is related to the largest cells and to large amounts of nutrients. The consequences of prefiltration are also analyzed.

INTRODUCTION

D'un point de vue hydrodynamique, la région du Golfe du Lion située au large de Banyuls-sur-Mer se caractérise par l'existence d'importants déplacements saisonniers de masses d'eau bien individualisées sur le plan physico-chimique. Chaque masse d'eau déterminant des conditions biologiques particulières, les variations géographiques de la concentration chlorophyllienne et de la production planctonique sont contrôlées par le déplacement des masses d'eau plutôt que par l'évolution propre

des communautés (Jacques, 1970). Cette région constitue donc un terrain favorable à l'étude des relations entre la nature des masses d'eau et le phytoplancton. On peut résumer comme suit les origines des masses d'eau rencontrées au large de Banyuls-sur-Mer (Coste *et al.*, 1977) :

1. eaux d'origine atlantique. Ces eaux se situent sur le plateau continental la plus grande partie de l'année. Elles se caractérisent par leur pauvreté en éléments minéraux et leur salinité relativement basse, entre 37,70 et 37,90‰;

2. nappe de dilution rhodanienne, localisée en surface au printemps et en été. Pendant l'hiver, les eaux du Rhône sont enrichies par les apports secondaires de l'Aude et de l'Hérault (Jacques *et al.*, 1969) et longent la côte où, après mélange, elles peuvent gagner les profondeurs;
3. eaux de remontée. En été, on assiste souvent à un envahissement du plateau continental par des eaux originaires de -200 à -300 m, jusqu'au niveau de la thermocline saisonnière. En hiver, on observe parfois l'apparition, à proximité du plateau continental, d'eaux ayant subi un mélange vertical au large. La concentration en sels nutritifs à leur arrivée près des côtes dépend de leur temps de séjour en surface.

Dans le but d'identifier la fraction du phytoplancton contribuant principalement à la production primaire et constituant l'essentiel de la biomasse chlorophyllienne, nous avons réalisé une série de filtrations en parallèle.

Les premiers fractionnements de communautés phytoplanctoniques en fonction des dimensions cellulaires sont dus à Birge et Jurday (1922). Les travaux postérieurs, réalisés dans différents milieux, ont montré que dans certaines conditions, le nanoplancton peut représenter 80 à 100% de la production primaire, et l'essentiel de la biomasse végétale (Saijo, 1964; Saijo et Takesue, 1965; Malone, 1971a et b; Smayda, 1975; etc.). Zeitzschel (1970) signale que les particules comprises entre 1 et 10 μm prédominent dans les eaux du large, tandis que dans les eaux côtières, en particulier dans les aires de remontée d'eau profonde, les particules comprises entre 10 et 40 μm dominent.

Du fait de la méthode de filtration, l'analyse de la contribution du micro- et du nanoplancton ne donne pas une séparation parfaite selon la taille. Nous utilisons les termes microplancton et nanoplancton définis par Dussart (1965) (ultrananoplancton < 2 μm ; nanoplancton (*sensu stricto*), 2 à 20 μm ; microplancton 20 à 200 μm ; mesoplancton, 200 à 2 000 μm ; mégaplancton > 2 000 μm). Remarquons cependant que des cellules faisant partie du « microplancton » peuvent traverser la soie de mailles 25 μm et être faussement attribuées au « nanoplancton », et qu'à l'intérieur de ces 2 groupes, il existe une gamme relativement large de tailles cellulaires.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

La station choisie est située à 6 miles de Banyuls, sur un fond de 90 m environ (Fig. 1). Les prélèvements, effectués à l'aide d'une bouteille Niskin de 30 litres à -10 et -50 m, correspondent à 3 époques différentes :

- hiver : 14 décembre 1976; 20, 26 et 31 janvier 1977;
- printemps : 22 avril; 6 et 10 mai 1977;
- fin de l'été : 25 août; 1^{er} et 8 septembre 1977.

Les échantillons d'eau ont été filtrés sur un tamis de 200 μm , de façon à retenir la plus grande partie du

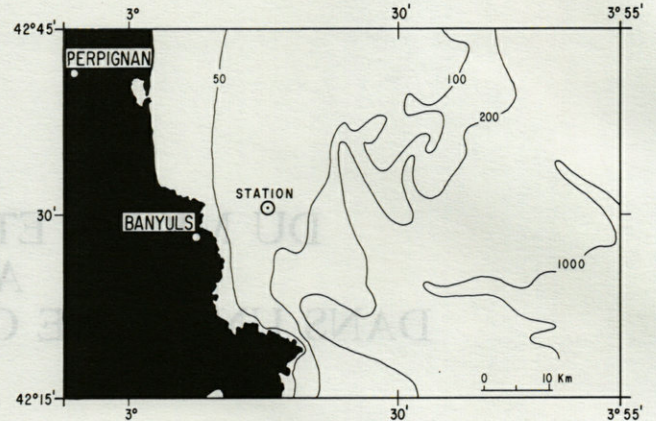


Fig. 1. - Emplacement de la station dans la région de Banyuls.

Location of the station in the Banyuls region.

zooplancton, avant d'être fractionnés en 4 fractions aliquotes. Pour ce faire, on a utilisé : 1) soie de 25 μm d'ouverture de maille; 2) membrane Nuclepore de 5 μm ; 3) membrane Nuclepore de 1 μm . La 4^e fraction, non filtrée sert de témoin. Des filtrations directes sous vide modéré (150 mm de Hg) sont réalisées avec des filtres de 25, 5 et 1 μm .

Sur chaque fraction, nous avons mesuré (en triple) :

- la teneur en chlorophylle *a* (Yentsch et Menzel, 1963);
- la capacité photosynthétique : adjonction d'un ml d'une solution radioactive de NaHCO_3 d'activité 8 mCi/l à 125 ml d'échantillon. Incubation de 3 H à température constante (18-20 °C). Filtration sur membranes Sartorius de 0,45 μm de porosité, en rinçant avec de l'eau de mer préalablement filtrée. Après séchage des filtres, on détermine la radioactivité à l'aide d'un compteur proportionnel à circulation gazeuse et fenêtre ultra-mince;
- la fixation de ^{14}C à l'obscurité. Les valeurs retenues sont les valeurs absolues, car les valeurs relatives reflètent essentiellement les variations de la production claire (Sournia, 1968).

Les prélèvements effectués en hiver n'ont subi que les 2 premiers stades du fractionnement.

RÉSULTATS

Situation générale par saison

En hiver (Fig. 2) la colonne d'eau est thermiquement homogène et les valeurs des températures observées (de 12,9 à 10,5 °C) en décembre et janvier, sont en bon accord avec celles observées pour la même période par Jacques *et al.* (1969). En déc., la salinité est comprise entre 37,70 et 38,00‰; en janv., les basses salinités mesurées dans les 5 premiers m (37,40‰) peuvent être attribuées à un effet de dilution par les eaux du Rhône

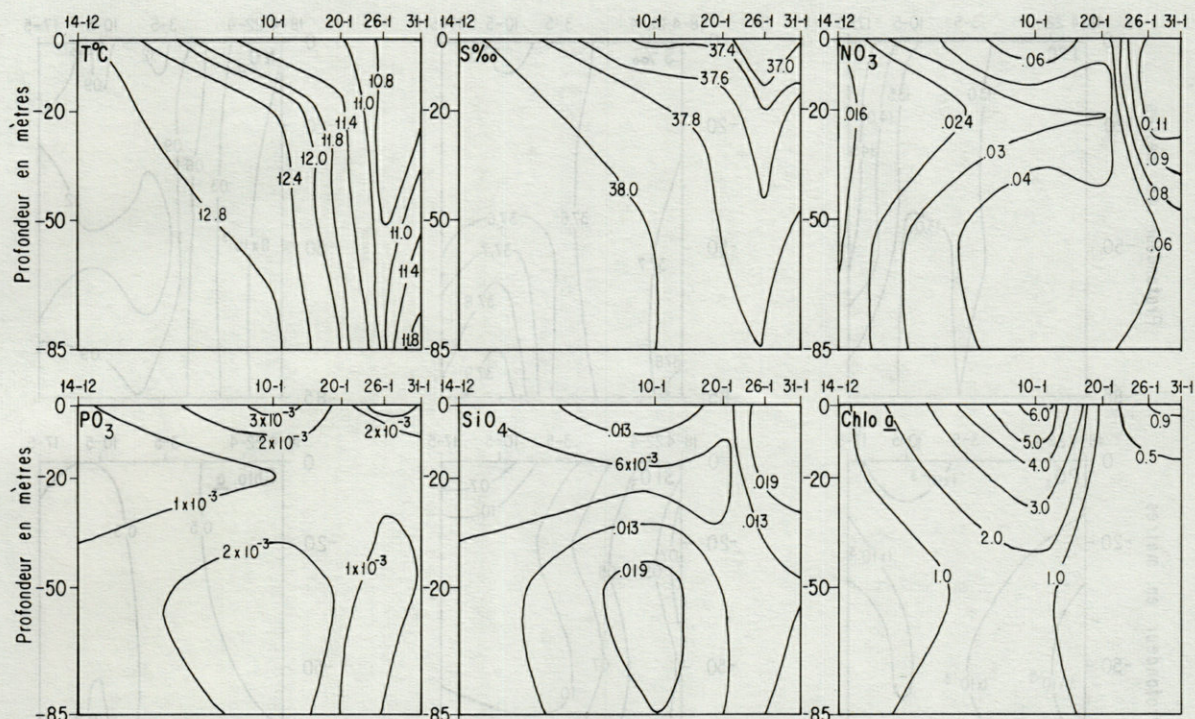


Fig. 2. - Paramètres physico-chimiques et concentration chlorophyllienne en hiver.
Physico-chemical variables and chlorophyll concentration in Winter.

et du courant liguro-provençal près des côtes du Languedoc et du Roussillon. Cet apport d'eaux douces a été signalé annuellement entre février et mars (Jacques *et al.*, 1969). La précocité du phénomène observé en 1977 est liée à la fréquence des précipitations survenues durant janvier : 156,4 mm par rapport à la moyenne pour janvier de 1974 à 1976 : 79,5 mm (1977 inclus).

En hiver, ces eaux étant enrichies par les apports secondaires de l'Aude et de l'Hérault, on observe qu'entre le 14 déc. et le 31 jan., à 20 m de profondeur, les nitrates passent en effet de 0,02 à 0,11 $\mu\text{moles}\cdot\text{l}^{-1}$. Notons que « l'effet plus ou moins bénéfique des eaux d'origine rhodanienne pour la production primaire dépend de l'âge des eaux diluées » (Coste *et al.*, 1977). On peut en effet admettre que, leur arrivée étant rapide en hiver, elles sont encore riches en éléments minéraux.

Entre le 14 déc. 76 et le 20 jan. 77, la biomasse chlorophyllienne est élevée. On constate un maximum de chlorophylle *a* superficiel de 6 $\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$ le 10 janv. ; à cette période les salinités en surface varient entre 37,30‰ et 37,5‰ sous l'effet déjà mentionné des apports du Rhône et des fleuves du Languedoc. Du 21 au 31 janv., la concentration chlorophyllienne atteint des valeurs comprises entre 0,5 et 0,9 mg chl. a l^{-1} qui sont supérieures à la valeur moyenne annuelle (0,1 à 0,3 $\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$) (Jacques, 1970). Les concentrations sont très inférieures à celles trouvées une dizaine de jours auparavant, quoique l'on rencontre un maximum d'éléments minéraux et un minimum de salinité en surface (36,80‰ à 37,40‰). On est donc en présence d'une fertilisation locale due à

l'apport des fleuves roussillonnais, mais qui n'a pu encore avoir d'effet sur le phytoplancton.

Le printemps correspond au réchauffement des eaux de surface. Entre fin avril et début mai, la température et la salinité sont homogènes sur toute la colonne d'eau, comme en hiver, par suite de l'action des vents (Fig. 3). Début mai, un gradient de salinité et un gradient de température s'installent autour de -40 m. L'eau méditerranéenne est recouverte en surface par des eaux diluées. Cette baisse de salinité semble, encore une fois, liée à l'abondance des précipitations :

avril 1977 : 33,5 mm	moyenne pour avril de 1974 à 1979 : 41,7 mm.
mai 1977 : 339,2 mm	moyenne pour mai de 1974 à 1979 : 90,1 mm.

Les éléments minéraux n'augmentent dans la colonne d'eau qu'au moment des dilutions. Ainsi, le 22 avril, la teneur en nitrates à -20 m est de 0,02 et le 17 mai, de 0,13 $\mu\text{moles}\cdot\text{l}^{-1}$. La partie superficielle de ces eaux de dilution se caractérise par un excès relatif d'azote (rapport molaire N/P = 23,8 le 10 mai), alors que le rapport azote-silice demeure voisin de 1.

En avril, la biomasse chlorophyllienne mesurée est assez élevée ($\geq 0,5 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$) et parallèlement la teneur en sels nutritifs est basse. En mai, par contre, lorsque les précipitations sont fortes, les teneurs en chlorophylle *a* s'abaissent, étant donné l'apport minéral trop récent et l'existence d'un déséquilibre du rapport N/P.

Entre le 16 août et le 15 septembre 1977 (Fig. 4), on retrouve la situation estivale classique, avec une thermo-

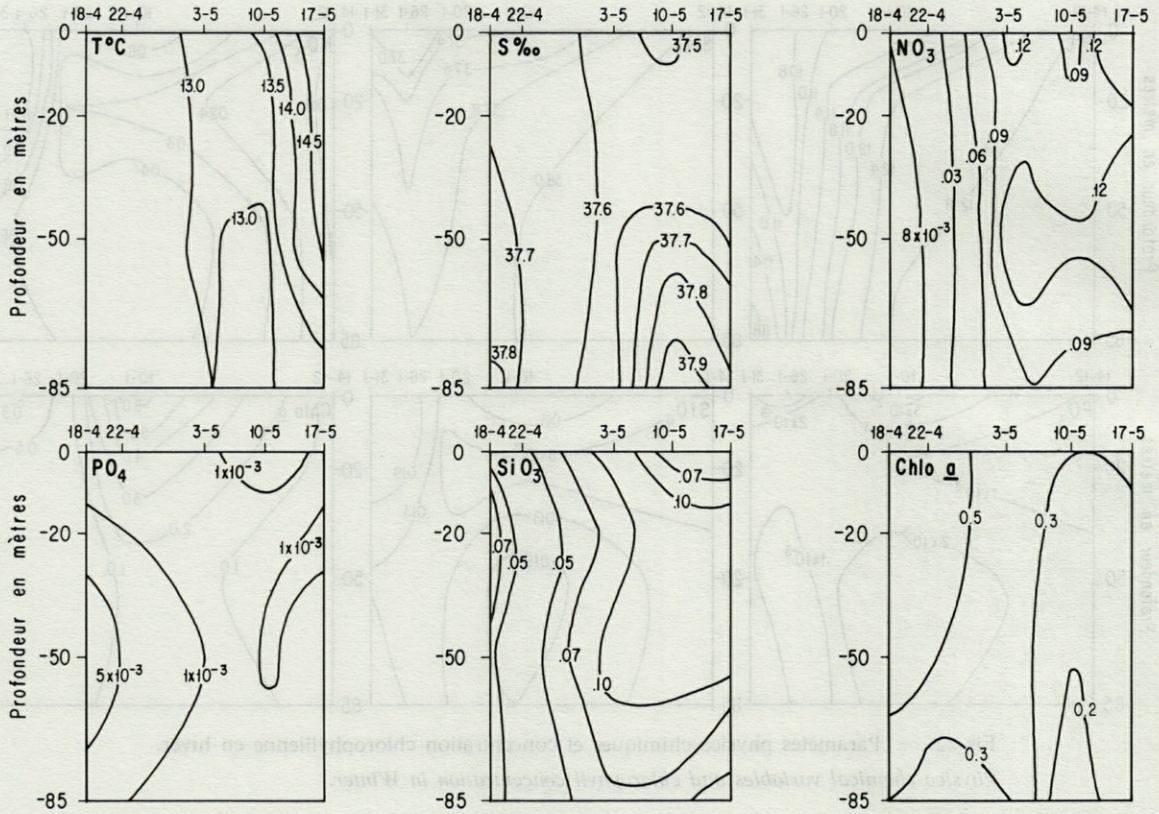


Fig. 3. - Paramètres physico-chimiques et concentration chlorophyllienne au printemps.
 Physico-chemical variables and chlorophyll concentration in Spring.

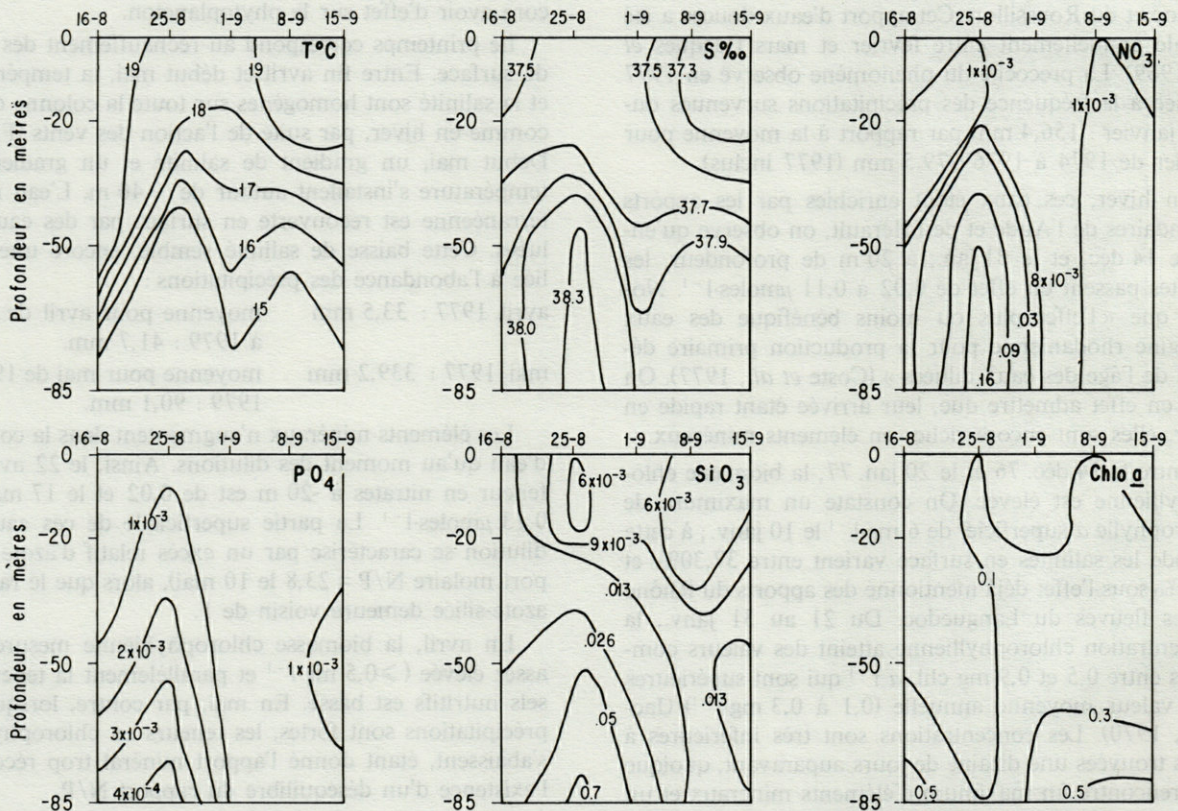


Fig. 4. - Paramètres physico-chimiques et concentration chlorophyllienne en été.
 Physico-chemical variables and chlorophyll concentration in Summer.

cline qui sépare une couche pauvre en éléments nutritifs, d'une autre, riche en sels minéraux en profondeur. La thermocline, plus ou moins marquée, oscille entre - 20 et - 50 m.

La distribution des salinités en surface (Fig. 4) indique la présence d'eaux diluées, pauvres en éléments minéraux, dans les premiers mètres correspondant à la nappe de dilution rhodanienne. En raison de l'éloignement de l'embouchure, la région de Banyuls reçoit des eaux devenues oligotrophes durant le printemps et l'été, ne supportant qu'une très faible biomasse phytoplanctonique (Neveux *et al.*, 1975). En effet, dans nos mesures la chlorophylle *a* oscille autour de $0,1 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$.

Du 16 août au 1^{er} sept., existe en profondeur un gradient marqué de température, auquel sont associées de très fortes salinités : le 25 août, 38,34‰ à - 50 m, et 38,47‰ à - 85 m. Les teneurs en phosphates sont de $0,003 \mu\text{moles l}^{-1}$ à - 50 m et $0,005$ à - 85 m.

Ces valeurs correspondent à une remontée des eaux profondes qui viennent se placer en dessous de la thermocline saisonnière. Ce phénomène a déjà été mentionné par Cahet *et al.* (1972), qui regardent ces eaux comme provenant de l'horizon supérieur de l'eau intermédiaire méditerranéenne située normalement vers - 200 à - 300 m de profondeur. Une remontée semblable a été décrite dans la région de Marseille par Minas (1968), où, contrairement au cas de Banyuls, elle atteint la surface. L'effet bénéfique de ces eaux riches en éléments nutritifs s'observe au niveau de la concentration chlorophyllienne : maximum de chlorophylle *a* en profondeur, soit plus de $0,5 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$ à - 85 m le 8 sept. 77.

Ce maximum provient d'un phytoplancton actif, riche en chlorophylle non dégradée (Cahet *et al.*, 1972).

Du 2 au 15 sept., la salinité et la teneur en sels nutritifs se caractérisent par des valeurs proches des valeurs moyennes que l'on rencontre en Méditerranée. Dans ces conditions d'oligotrophie, la biomasse chlorophyllienne est comprise entre $0,3$ et $0,5 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$.

Contribution des différentes fractions de taille

L'analyse de l'effet des conditions hydrologiques sur la capacité photosynthétique de la communauté phytoplanctonique a permis d'établir 2 types de réponses biologiques (Fig. 5) :

- Réponse-type I - dominance de Diatomées de grande taille. Ces prélèvements ont en commun d'avoir été réalisés au moment d'un apport minéral important.
- Réponse-type II - dominance des cellules de petite taille : durant toute l'année au moment des dilutions.

L'analyse microscopique de fractions de taille, par la technique d'Utermöhl, apporte une confirmation de la prédominance des Diatomées dans le type I. Ainsi par exemple, le 1^{er} sep. (Tabl. I) on constate un plus grand nombre de cellules à - 50 m dans toutes les fractions de taille, et une plus grande richesse spécifique caractérise cette profondeur. Pour chaque profondeur, la différence entre le nombre total de cellules dans le témoin et celui trouvé après filtration sur $25 \mu\text{m}$ représente l'abondance

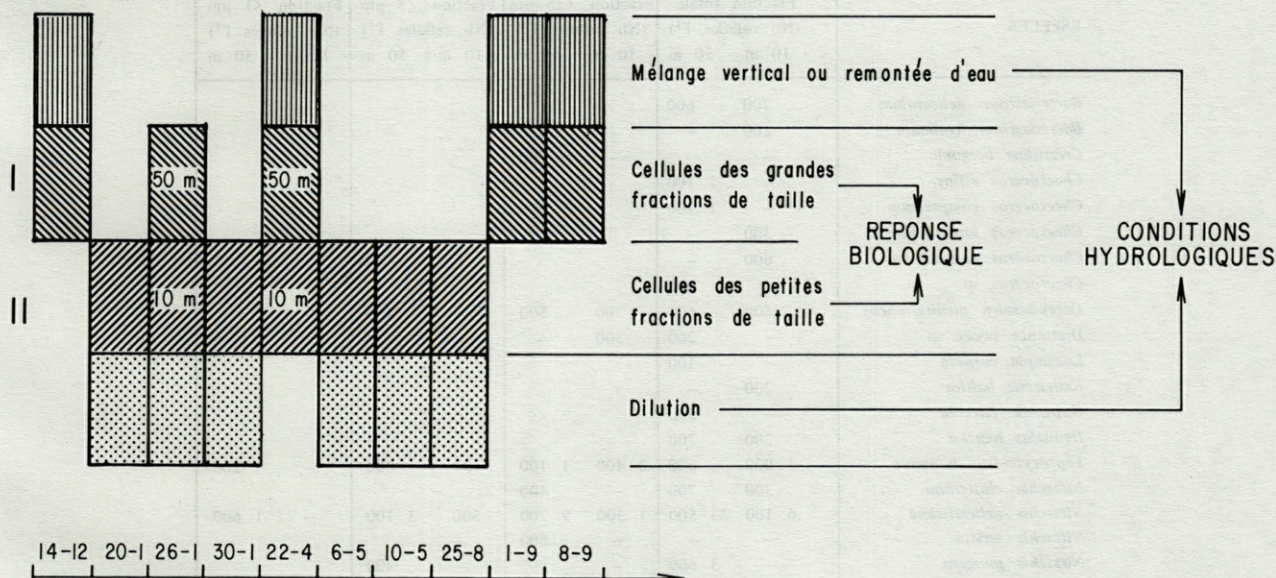


Fig. 5. - Types de réponses biologiques en fonction des conditions physico-chimiques. Réponse-type I : les phases de fertilisation favorisent la photosynthèse des diatomées de grande taille. Réponse-type II : les périodes de dilutions favorisent les cellules nanoplanktoniques.

Types of biological responses as a function of the physico-chemical condition. Type I-response : fertilization periods are favorable to the largest diatoms photosynthesis. Type II-response : dilution periods are favorable to nannoplanktonic cells.

de la fraction microplanctonique. A - 10 m elle est de 6,100 cellules l^{-1} et à - 50 m de 37,200 cellules l^{-1} . Cependant, il est intéressant de constater que ces chiffres sont très bas pour des conditions postérieures à une fertilisation.

Dans la région de Banyuls, l'existence des maxima de production au niveau de la thermocline a été attribuée à l'activité de *Nitzschia delicatissima* et de plusieurs espèces du genre *Chaetoceros* (Jacques; 1970). Ces mêmes genres, ainsi que *Rhizosolenia fragilissima* et *Thalassiotrix frauenfeldii*, sont importants dans les échantillons analysés pendant l'été (Tabl. I).

Capacité photosynthétique. Dans la réponse-type I (Fig. 6), la contribution de la fraction 200-25 μm varie entre 35% et 93%. Le 26 janv. à - 50 m la photosynthèse provient essentiellement de la fraction < 25 μm .

Dans la réponse-type II, l'importance des petites formes s'observe dès la filtration sur 25 μm . En général, cette fraction contient de 86 à 100% de la production totale, valeur très supérieure à celles de la réponse-type I (3-12%).

Biomasse chlorophyllienne. L'influence des grandes formes telles que les Diatomées est moins nette sur la biomasse chlorophyllienne totale que sur la photosynthèse. Ces grandes formes représentent 27% le 8 sept. à - 10 m, la valeur maximale étant de 79% (14 déc. à

- 50 m). Même au moment de la remontée estivale d'eaux profondes, la fraction 25-200 μm a une contribution plutôt basse (27%) qui peut même être nulle en profondeur. Dans ce cas, c'est la fraction < 25 μm qui prédomine.

Il semble que la chlorophylle *a* mesurée provient principalement du nanoplancton. Ce fait est évident le 26 janv. à - 50 m où la fraction < 5 μm contient 77% de la biomasse totale mesurée, tandis que sa contribution à la photosynthèse n'est que de 3%. De même, le 22 avr. à - 50 m, la fraction < 1 μm représente 94% de la chlorophylle *a* mesurée et sa capacité photosynthétique représente 11% du total.

Si, dans la réponse-type I, la contribution de la fraction < 5 μm est comprise entre 10% et 77%, dans la réponse-type II, elle varie entre 23% et 100%. La biomasse chlorophyllienne moyenne des cellules < 1 μm varie entre 22 et 25%, indépendamment des conditions hydrologiques.

Fixation à l'obscurité. En ce qui concerne les variations saisonnières, la fixation à l'obscurité (Fig. 7) est basse en hiver, sauf le 26 janv. à - 50 m où à l'augmentation de la production claire, correspond celle de la fixation sombre. Au printemps, elle connaît un maximum le 6 mai, pour diminuer une semaine plus tard, en même temps que la capacité photosynthétique. La première valeur pour l'été représente le minimum observé aux 2 profon-

Tabl. I. - Espèces associées aux différentes fractions de taille, prélèvement du 1^{er} septembre.
Species associated with the different size fractions in the September 1st. sample.

ESPECES	Fraction totale (Nb cellules Γ^l)		Fraction < 25 μm (Nb cellules Γ^l)		Fraction < 5 μm (Nb cellules Γ^l)		Fraction < 1 μm (Nb cellules Γ^l)	
	- 10 m	- 50 m	- 10 m	- 50 m	- 10 m	- 50 m	- 10 m	- 50 m
<i>Bacteriastrum delicatulum</i>	200	600						
<i>Bacteriastrum hyalinum</i>	100	-						
<i>Ceratulina bergonii</i>	-	-	-	200				
<i>Chaetoceros affine</i>	-	1 100						
<i>Chaetoceros compressum</i>	-	1 100						
<i>Chaetoceros lorenzianum</i>	300	-						
<i>Chaetoceros peruvianum</i>	600	-						
<i>Chaetoceros</i> sp.	-	300						
<i>Dactyliosolen mediterraneus</i>	500	600	700	500	-	100		
Diatomée penée sp.	-	200	300	-				
<i>Eucampia cornuta</i>	-	100						
<i>Exuviaella baltica</i>	200	-						
<i>Guinardia flaccida</i>	-	500						
<i>Hemialus hauckii</i>	200	700						
<i>Leptocylindrus minimus</i>	1 000	600	3 400	1 100	100	600	-	200
<i>Nitzschia closterium</i>	300	700	-	400				
<i>Nitzschia delicatissima</i>	6 100	33 500	1 300	9 700	500	3 100	-	1 600
<i>Nitzschia seriata</i>	-	-	-	800				
<i>Nitzschia pungens</i>	-	3 600	-	-	-	400		
<i>Rhizosolenia alata</i>	900	700	300	-				
<i>Rhizosolenia fragilissima</i>	-	1 600						
<i>Rhizosolenia stolterforthii</i>	500	-						
<i>Thalassiotrix frauenfeldii</i>	2 000	4 100	800	100	300			
Total :	12 900	50 000	6 800	12 800	900	4 200	-	1 800

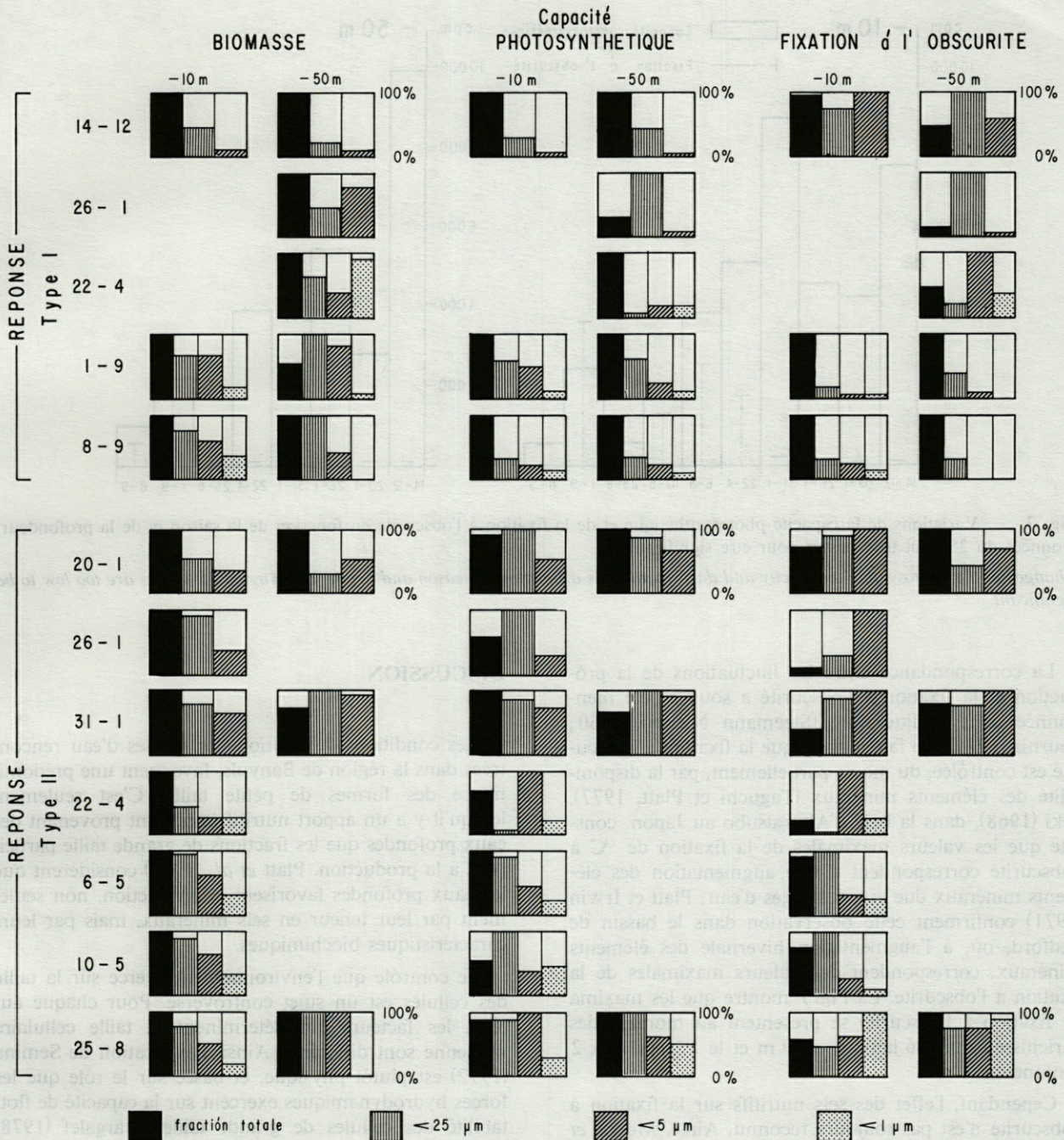


Fig. 6. - Contribution relative de chaque fraction de taille aux différents paramètres biologiques, en pourcentage par rapport au maximum trouvé. La capacité photosynthétique, qui reflète le mieux les modifications subies par la communauté, représente le critère de base pour séparer les prélèvements en 2 groupes selon que le micro- ou le nanoplancton domine.

Relative contribution of each size fraction to the different biological variables, as a percentage of the maximum measured. The photosynthetic capacity, that reflects the best modifications suffered by the community, represents the basic criterion to separate the samples in 2 groups according to the dominance of the micro or nannoplanktonic fraction.

deurs et dans les 2 types de mesures. L'arrivée d'eaux profondes provoque une augmentation de la fixation à l'obscurité qui, à -10 m, dépasse celle de la photosynthèse, et à -50 m, lui est à peine inférieure.

On remarque qu'au moment des maxima estivaux, la fixation à l'obscurité provient de la fraction 25-200 μm (Fig. 6). Une tendance à la diminution de cette fixation

chez les formes de petite taille s'observe aussi les 6 et 10 mai. Le 14 déc. et le 26 janv. à -50 m, la production et la fixation à l'obscurité proviennent de la fraction < 25 μm. La fraction < 5 μm se caractérise par une contribution plus importante que celle de la fraction < 1 μm et ce n'est que le 25 août que l'on note une situation inverse.

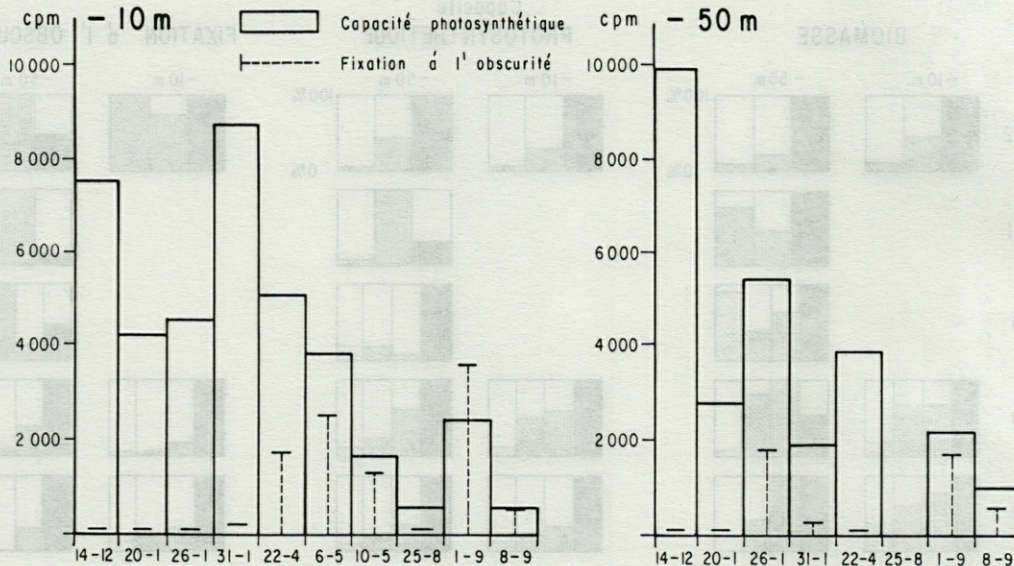


Fig. 7. — Variations de la capacité photosynthétique et de la fixation à l'obscurité en fonction de la saison et de la profondeur. Données du 25 août trop basses pour être significatives.

Changes in the photosynthetic capacity and dark fixation as a function of season and depth. The August 25 values are too low to be significant.

La correspondance entre les fluctuations de la production et la fixation à l'obscurité a souvent été mentionnée dans la littérature (Stemann Nielsen, 1960; Sournia, 1971). Ce fait suggère que la fixation à l'obscurité est contrôlée, du moins partiellement, par la disponibilité des éléments minéraux (Taguchi et Platt, 1977). Seki (1968), dans la baie d'Aburatsubo au Japon, constate que les valeurs maximales de la fixation de ^{14}C à l'obscurité correspondent à une augmentation des éléments minéraux due aux échanges d'eau; Platt et Irwin (1971) confirment cette observation dans le bassin de Bedford, où, à l'augmentation hivernale des éléments minéraux, correspondent des valeurs maximales de la fixation à l'obscurité. La Fig. 7 montre que les maxima de fixation à l'obscurité se présentent au moment des enrichissements (26 janv. à - 50 m et le 1^{er} sept. aux 2 profondeurs).

Cependant, l'effet des sels nutritifs sur la fixation à l'obscurité n'est pas toujours reconnu. Ainsi, Morris *et al.* (1971) considèrent que c'est l'effectif de la population qui détermine le taux de fixation à l'obscurité. Une augmentation du nombre de cellules serait accompagnée d'un accroissement du taux de fixation, ce phénomène étant plus important à la lumière qu'à l'obscurité.

Tant que l'origine de cette activité n'est pas connue, l'interprétation des données reste délicate. Taguchi et Platt (1977) ont signalé que dans la zone euphotique, la production et la fixation à l'obscurité ne sont pas forcément indépendantes; il est possible qu'en confinant le phytoplancton dans des bouteilles sombres, on mesure le résultat d'une réaction ayant débuté à la lumière.

DISCUSSION

Les conditions de dilution des masses d'eau rencontrées dans la région de Banyuls, favorisent une prédominance des formes de petite taille. C'est seulement lorsqu'il y a un apport nutritif important provenant des eaux profondes que les fractions de grande taille participent à la production. Platt *et al.* (1977) considèrent que les eaux profondes favorisent la production, non seulement par leur teneur en sels minéraux, mais par leurs caractéristiques biochimiques.

Le contrôle que l'environnement exerce sur la taille des cellules est un sujet controversé. Pour chaque auteur, les facteurs qui déterminent la taille cellulaire moyenne sont différents. Ainsi, l'explication de Semina (1972) est plutôt physique, et basée sur le rôle que les forces hydrodynamiques exercent sur la capacité de flottabilité des cellules de grande taille. Margalef (1978) confirme cette hypothèse dans les aires de remontée d'eau profonde où dominant, selon lui, des Diatomées d'assez grande taille. Pour Parsons et Takahashi (1973), les éléments minéraux, principalement l'azote, sont déterminants dans le contrôle des taux de croissance selon une cinétique de Michaelis-Menten, ce qui assure une sélection des espèces. Ils signalent aussi que dans une région de forte intensité lumineuse et riche en éléments minéraux, les grandes cellules phytoplanctoniques peuvent se développer plus rapidement que les petites. De ce fait, 2 observations écologiques trouvent une justification: d'une part, la prédominance du nanoplancton dans le milieu marin; d'autre part, l'eutrophie observée dans les lacs, accompagnée d'une augmentation de la contribution du microplancton. Garrison (1976)

confirme les concepts de Parsons et Takahashi (1973) dans les aires de remontée d'eau profonde tandis que Malone (1977) considère que, même si les facteurs cités par ces auteurs sont importants, il ne sont pas déterminants. Ainsi, à l'intérieur des estuaires c'est plutôt le taux de dilution qui limite la croissance du microplankton, étant donné que le nanoplankton est la seule fraction montrant des taux de croissance plus élevés que les taux de dilution (Uhlmann, 1971).

Ce facteur pourrait intervenir dans le cas des dilutions observées au large de Banyuls et indiquerait que d'autres éléments doivent être pris en considération (Malone, 1977). Nos résultats indiquent qu'à Banyuls, en tant que zone de dilution, production et concentration chlorophyllienne proviennent principalement du nanoplankton.

La méthode des filtrations sur des tamis de différente ouverture de maille, visant à séparer le phytoplancton selon sa taille, est critiquable, vu la variabilité de rétention des tamis (Sheldon et Sutcliffe, 1969). Ce fractionnement peut se faire avant ou après les mesures physiologiques. Quand on le fait après l'inoculation du ^{14}C des pertes du carbone récemment assimilé se produisent (McCarthy *et al.*, 1974). L'avantage de la pré-filtration est qu'elle évite ces pertes et annule l'effet du zooplankton herbivore. La filtration directe par dépression provoque la fragmentation des cellules fragiles (Holmes et Anderson, 1963; Anderson, 1965; Arthur et Rigler, 1967). Pareil traumatisme influence les mesures physiologiques. Ainsi, Venrick *et al.* (1977), analysant l'effet de la préfiltration sur les mesures de production observent des résultats erratiques.

L'expérience semble indiquer que pour ce type de travail, dans lequel les caractéristiques de la filtration sont importantes, et si l'on recherche le minimum de dommage cellulaire, la filtration en flux inversé peut constituer une meilleure approche.

Cependant, la méthode utilisée ici constitue un outil de travail valable dans le cadre d'une étude préliminaire et comparative de l'abondance du micro et du nanoplankton. Son utilisation a permis de mettre en évidence le rôle majeur joué par les cellules de petite taille dans la production des milieux aquatiques. Les résultats ainsi obtenus peuvent, actuellement, être confirmés par des méthodes plus fines telles que l'autoradiographie et l'utilisation de compteurs de particules.

REMERCIEMENTS. Je suis redevable à M.G. Jacques, Maître de Recherche, de l'intérêt qu'il a manifesté tout au long de la réalisation de ce travail. La révision du manuscrit a été réalisée par C. Badin et M.S. Caschetto. M.E. Corona a assuré la dactylographie du texte.

BIBLIOGRAPHIE

- ANDERSON, G.C., 1965. Fractionation of phytoplankton communities off the Washington and Oregon coasts. *Limnol. Oceanogr.*, **10** (3) : 477-480.
- ARTHUR, C.R. et F.H. RIGLER, 1967. A possible source of error in the ^{14}C method of measuring primary productivity. *Limnol. Oceanogr.*, **12** (1) : 121-214.
- BIRGE, E.A. et C. JURDAY, 1922. The inland lakes of Wisconsin. The Plankton. I : its quantity and chemical composition. *Wis. Geol. Nat. Hist. Surv., Bull.*, **64** : 1-222.
- CAHET, G., M. FIALA, G. JACQUES et M. PANOUSE, 1972. Production primaire au niveau de la thermocline en zone néritique de Méditerranée Nord-Occidentale. *Mar. Biol.*, **14** (1) : 32-40.
- COSTE, B., G. JACQUES et H.J. MINAS, 1977. Sels nutritifs et production primaire dans le Golfe du Lion et ses abords. *Ann. Inst. Océanogr.*, **53** (2) : 189-202.
- DUSSART, B.H., 1965. Les différentes catégories de plancton. *Hydrobiologia*, **26** : 72-74.
- GARRISON, D.L., 1976. Contribution of the net plankton and nanoplankton to the standing stocks and primary productivity in Monterey Bay, California, during the upwelling season. *Fish. Bull.*, **74** (1) : 183-194.
- HOLMES, R.W. et G.C. ANDERSON, 1963. Size fractionation of ^{14}C labeled natural phytoplankton communities. Symposium on Marine Microbiology Ed. C.H. Oppenheimer, Charles C. Thomas, Publisher, Springfield, Illinois, U.S.A. : 241-250.
- JACQUES, G., 1970. Aspects quantitatifs du phytoplancton de Banyuls-sur-Mer (Golfe du Lion). 1965-1969, IV. Biomasse et production. *Vie Milieu*, **21** (1-B) : 37-102.
- JACQUES, G., C. RAZOULS et A. THIRIOT, 1969. Climat et Hydrologie à Banyuls-sur-Mer (Golfe du Lion), 1965-1968. *Vie Milieu*, **20** (2-B) : 279-316.
- MALONE, T.C., (a) 1971. The relative importance of nanoplankton and netplankton as primary producers in the California current system. *Fish Bull. U.S.*, **69** (4) : 799-820.
- MALONE, T.C., (b) 1971. The relative importance of nanoplankton and netplankton as primary producers in tropical oceanic and neritic phytoplankton communities. *Limnol. Oceanogr.*, **16** (4) : 633-639.
- MALONE, T.C., 1977. Environmental regulation of phytoplankton productivity in the lower Hudson estuary. *Estuarine Coastal Mar. Sci.*, **5** (2) : 157-171.
- MARGALEF, R., 1978. Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an instable environment. *Oceanol. Acta*, **1** (4) : 493-509.
- Mc CARTHY, J.J., R.W. TAYLOR et M.E. LOFTUS, 1974. Significance of nanoplankton in the Chesapeake Bay estuary and problems associated with the measurement of nanoplankton productivity. *Mar. Biol.*, **24** : 7-16.
- MINAS, H.J., 1968. A propos d'une remontée d'eaux « profondes » dans les parages du Golfe de Marseille (octobre 1964). Conséquences biologiques. *Cah. Océanogr.*, **20** (8) : 647-674.
- MORRIS, I., C.M. YENTSCH et C.S. YENTSCH, 1971. Relationship between light carbon dioxide fixation and dark carbon dioxide fixation by marine algae. *Limnol. Oceanogr.*, **16** (6) : 854-858.
- NEVEUX, J., M. FIALA, G. JACQUES et M. PANOUSE, 1975. (Phytoplancton et matériel particulaire à Banyuls-sur-Mer (Golfe du Lion), 1973. *Vie Milieu*, **25** (1-B) : 85-98.
- PARSONS, T.R. et M. TAKAHASHI, 1973. Environmental control of phytoplankton cell size. *Limnol. Oceanogr.*, **18** (4) : 511-515.
- PLATT, T. et B. IRWIN, 1971. Phytoplankton production and nutrients in Bedford Basin, 1969-1970. *Fish. Res. Bd. Can., Tech. Rep.*, **77**, 123 pp.
- PLATT, T., D.V. SUBBA RAO et K.L. DENMAN, 1977. Quantitative stimulation of phytoplankton productivity by deep

water admixture in a costal inlet. *Estuarine Coastal Mar. Sci.*, **5** : 567-573.

SAIJO, Y. 1964. Size distribution of photosynthesizing phytoplankton in the Indian Ocean, *J. Oceanogr. Soc. Jpn.*, **19** (4) : 187-189.

SAIJO, Y. et K. TAKESUE, 1965. Further studies on the size distribution of photosynthesizing phytoplankton in the Indian Ocean. *J. Oceanogr. Soc. Jpn.*, **20** (6) : 264-271.

SEKI, H., 1968. Relation between production and mineralization of organic matter in Aburatsubo Inlet, Japan. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **25** : 625-637.

SEMINA, H.J., 1972. The size of phytoplankton cells in the Pacific Ocean. *Int. Rev. Ges. Hydrobiol.*, **57** : 177-205.

SHELDON, R.W. et W.H. SUTCLIFFE Jr., 1969. Retention of marine particles by screens and filters. *Limnol. Oceanogr.*, **14** (3) : 441-444.

SMAYDA, T.J., 1975. Net phytoplankton and the greater than 20 micron phytoplankton size fraction in upwelling waters off Baja California. *Fish. Bull.*, **73** (1) : 38-50.

SOURNIA, A., 1968. Recherches sur le phytoplankton et la production primaire dans le canal de Mozambique. Thèse Doct., Fac. Sci, Univ. Paris, 96 p. + annexes.

SOURNIA, A., 1971. Mesure de la productivité primaire des Océans par la méthode du C¹⁴. L'énergie nucléaire et ses applications biologiques à Madagascar. *Terre malgache.*, **12** : 251-267.

STEEEMANN NIELSEN, E., 1960. Dark fixation of CO₂ and measurements of organic productivity with remarks on chemo-synthesis. *Physiol. Plant.*, **13** : 348-357.

TAGUCHI, S. et T. PLATT, 1977. Assimilation of ¹⁴CO₂ in the dark compared to phytoplankton production in a small coastal inlet. *Estuarine Coastal Mar. Sci.*, **5** (5) : 679-684.

UHLMANN, D., 1971. Influence of dilution, sinking and grazing on phytoplankton populations of hyperfertilized ponds and microecosystems. *Mitt. Internat. Verein. Limnol.*, **19** : 100-124.

VENRICK, E.L., J.R. BEERS et J.F. HEINBOKEL, 1977. Possible consequences of containing microplankton for physiological rate measurements. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, **26** : 55-76.

YENTSCH, C.S. et D.W. MENZEL, 1963. A method for the determination of phytoplankton chlorophyll and pheophytin by fluorescence. *Deep-Sea-Res.*, **10** : 221-231.

ZEITZSCHEL, B., 1970. The quantity, composition and distribution of suspended particulate matter in the Gulf of California. *Mar. Biol.*, **7** (4) : 305-318.

Accepté le 16 septembre 1980

JACQUES, G., 1970. Aspects quantitatifs du phytoplankton de Banyuls-sur-Mer (Golfe du Lion, 1962-1969). IV. Biomasse et production. *Hydrobiologia*, **21** (1-8) : 37-102.

JACQUES, G., C. RAZOUZ et A. THIRIAUX, 1969. Climat et hydrologie à Banyuls-sur-Mer (Golfe du Lion, 1962-1968). *Hydrobiologia*, **20** (5-8) : 279-316.

MATHEW, T.C. (a) 1971. The relative importance of nanoplankton and netplankton as primary producers in the California current system. *Fish. Bull. U.S.*, **69** (4) : 799-820.

MATHEW, T.C. (b) 1971. The relative importance of nanoplankton and netplankton as primary producers in tropical oceanic and neritic phytoplankton communities. *Limnol. Oceanogr.*, **16** (4) : 633-639.

MATHEW, T.C. 1977. Environmental regulation of phytoplankton productivity in the lower Hudson estuary. *Estuarine Coastal Mar. Sci.*, **5** (2) : 157-171.

MARGALEF, R., 1978. Life-forms of phytoplankton as survival strategies in an unstable environment. *Oceanic Acta*, **1** (4) : 493-508.

Mc CARTHY, J.L., R.W. TAYLOR et M.E. LOFFUS, 1977. Significance of nanoplankton in the Chesapeake Bay estuary and problems associated with the measurement of nanoplankton productivity. *Mar. Biol.*, **24** : 7-16.

MINAS, H.J., 1968. A propos d'une remontée d'eau « proton-deux » dans les parages du Golfe de Marseille (octobre 1964). *Conséquences biologiques*. *Cah. Oceanogr.*, **20** (8) : 647-674.

MORTAS, I., C.M. YENTSCH et C.S. YENTSCH, 1971. Relation ship between light carbon dioxide fixation and dark carbon dioxide fixation by marine algae. *Limnol. Oceanogr.*, **16** (5) : 824-828.

NEVENS, I., M. FILLA, G. JACQUES et M. PAROUSSE, 1975. Phytoplankton et matériel particulaire à Banyuls-sur-Mer (Golfe du Lion, 1973). *Hydrobiologia*, **25** (1-8) : 83-98.

PARSONS, T.R. et M. TAKAHASHI, 1971. Environmental control of phytoplankton cell size. *Limnol. Oceanogr.*, **16** (4) : 511-515.

PLATT, T. et B. IRWIN, 1971. Phytoplankton production and nutrients in Bedford Basin, 1969-1970. *Fish. Res. Bd. Can.*, **28** : 123 pp.

PLATT, T., D.V. SUBBA RAO et K.L. DENMAN, 1977. Quantitative estimation of phytoplankton productivity by deep applications biologiques à Madagascar. *Terre malgache.*, **12** : 251-267.

STEEEMANN NIELSEN, E., 1960. Dark fixation of CO₂ and measurements of organic productivity with remarks on chemo-synthesis. *Physiol. Plant.*, **13** : 348-357.

TAGUCHI, S. et T. PLATT, 1977. Assimilation of ¹⁴CO₂ in the dark compared to phytoplankton production in a small coastal inlet. *Estuarine Coastal Mar. Sci.*, **5** (5) : 679-684.

UHLMANN, D., 1971. Influence of dilution, sinking and grazing on phytoplankton populations of hyperfertilized ponds and microecosystems. *Mitt. Internat. Verein. Limnol.*, **19** : 100-124.

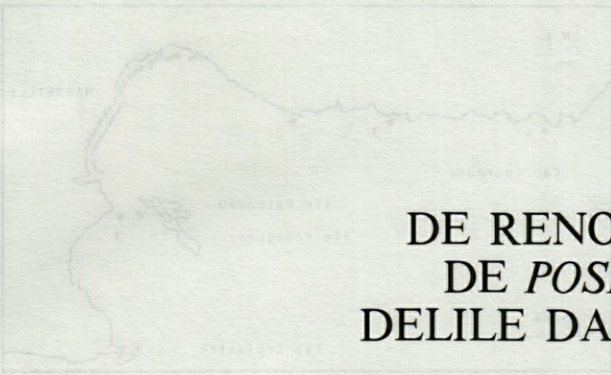
VENRICK, E.L., J.R. BEERS et J.F. HEINBOKEL, 1977. Possible consequences of containing microplankton for physiological rate measurements. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, **26** : 55-76.

YENTSCH, C.S. et D.W. MENZEL, 1963. A method for the determination of phytoplankton chlorophyll and pheophytin by fluorescence. *Deep-Sea-Res.*, **10** : 221-231.

ZEITZSCHEL, B., 1970. The quantity, composition and distribution of suspended particulate matter in the Gulf of California. *Mar. Biol.*, **7** (4) : 305-318.

BIBLIOGRAPHIE

ANDERSON, G.C., 1965. Fixation of phytoplankton communities of the Washington and Oregon coasts. *Limnol. Oceanogr.*, **10** (3) : 477-480.



SUR UN CYCLE DE RENOUVELLEMENT DES FEUILLES DE *POSIDONIA OCEANICA* (LINNAEUS) DELILE DANS LE GOLFE DE MARSEILLE

P. PANAYOTIDIS et G. GIRAUD

Laboratoire de Biologie Végétale Marine
Faculté des Sciences de Luminy, 13288 Marseille Cédex 9, France

POSIDONIA
FEUILLES
PHÉNOLOGIE
MARSEILLE

RÉSUMÉ. – Les trois types de feuilles de *Posidonia oceanica* (juvéniles, intermédiaires et adultes), ont fait l'objet de mesures au cours d'un cycle annuel, pour quatre stations situées dans le golfe de Marseille (Endoume, Niolon, Carry et Couronne). Cette méthode a permis de dégager deux caractéristiques relatives au cycle des éléments végétatifs : le renouvellement continu des feuilles et la modulation saisonnière de la vitesse de croissance des feuilles intermédiaires.

POSIDONIA
LEAVES
PHENOLOGY
MARSEILLE

ABSTRACT. – Measurements of different types of leaves (adult, intermediary and juvenile leaves) in *Posidonia oceanica* shoots were taken seasonally, in order to describe the annual cycle of leaf renovation. The main characteristic of this cycle is that the leaf renovation is continuous throughout the year and the growth of intermediary leaves is seasonally modulated.

INTRODUCTION

D'après l'inventaire détaillé des travaux concernant les herbiers de *Posidonia oceanica* (Linnaeus) Delile, publié par Boudouresque *et al.* (1977), Molinier et Zevaco (1961, 1962) semblent être les premiers à avoir effectué une étude statistique de la croissance des feuilles de *Posidonia oceanica*. Cette étude a mis en évidence l'existence d'un enchainement de 3 phases dans le cycle phénologique de la plante : une phase de latence, d'octobre à janvier, caractérisée par une croissance très limitée des feuilles ; une phase de grande activité, de février à mai, au cours de laquelle les feuilles présentent une croissance accélérée ; enfin une phase de ralentissement de la croissance (ou phase sénile), de juin à septembre, se terminant par une chute massive des feuilles lors des tempêtes de l'automne.

Maggi *et al.* (1977) ont étudié, d'une façon ponctuelle dans le temps (juillet-août), l'influence de la pollution sur la croissance et la vitalité de *Posidonia*, par la méthode des histogrammes de longueur des feuilles. Ce travail a

montré que la taille des feuilles diminue sensiblement à proximité des sources de pollution.

Récemment, Eugène (1978), par l'étude annuelle de la longueur moyenne des feuilles par prélèvement, a mis en évidence des décalages dans la poussée des feuilles entre les *Posidonia* récoltées dans le Golfe de Marseille et celles provenant de l'île de Port-Cros.

Enfin Bay (1978), dans une étude annuelle du nombre moyen et de la surface moyenne des feuilles par faisceau et des histogrammes de longueur des feuilles, confirme l'hypothèse de la coexistence de deux générations de feuilles sur le même faisceau. L'auteur met en évidence que le nombre moyen de feuilles par faisceau atteint sa valeur maximale en décembre-février, au moment où la surface moyenne des feuilles par faisceau atteint sa valeur minimale.

Les travaux de Giraud (1977, 1979a et b) reprennent le même principe d'étude par polygones de fréquence mais en introduisant des notions visant à préciser le facteur « maturité » des faisceaux (notion utilisée également par Cooper (1976, 1979), mais dans un sens légè-

rement différent). Ainsi les feuilles ont été classées en 3 types : les feuilles juvéniles, de longueur inférieure à 5 cm qui n'ont pas de base (pétiole); les feuilles intermédiaires, de longueur supérieure ou égale à 5 cm, dépourvues de base; les feuilles adultes, dont la base est bien développée.

Cette méthode a permis de différencier, sur un polygone ou un histogramme de longueur des feuilles, la partie correspondant aux feuilles âgées de celle correspondant aux feuilles jeunes. Nous avons en effet démontré (Giraud, 1977) que, sur une courbe bimodale comme celle de Molinier et Zevaco (1962), ce sont les feuilles adultes qui constituent, en juin, le pic des petites longueurs et les intermédiaires celui des grandes longueurs.

Il était nécessaire d'appliquer cette méthode d'analyse sur plusieurs prélèvements, dans une zone donnée et pour les 4 saisons, afin de dégager un modèle détaillé et reproductible du cycle annuel de la plante, tenant compte des rapports quantitatifs entre feuilles adultes et intermédiaires à l'intérieur des faisceaux.

2. MATÉRIEL ET MÉTHODES

2.1. Méthodes de prélèvement

Les études de Panayotidis (1980) et Panayotidis *et al.* (1981) sur les problèmes d'échantillonnage des faisceaux de *Posidonia* ont montré, d'une part l'existence au sein d'un herbier donné et sur de très courtes distances de « tâches » (patchiness) de faisceaux présentant des différences phénologiques dans certaines phases de leur cycle, et d'autre part, que l'histogramme de longueur des feuilles obtenu à partir de 3 faisceaux contigus n'est pas statistiquement différent de celui provenant d'une trentaine de faisceaux contigus appartenant à la même « tâche » d'herbier.

Pour tenir compte de ces résultats chaque prélèvement a été effectué ainsi : au sein d'un herbier d'apparence homogène, 4 lots de faisceaux contigus, portés par des tiges à croissance verticale (pour les types de croissance de *Posidonia* et leur signification, voir Cooper, 1976, 1979 et Giraud, 1977), ont été récoltés; chaque lot, espacé de quelques mètres des autres, comportait 4 à 5 faisceaux.

Par la suite, les feuilles de chaque faisceau ont fait l'objet d'une série de mesures suivant le protocole proposé par Giraud (1977, 1979).

2.2. Stations

Nous avons essayé de fixer un maximum de paramètres en ce qui concerne les lieux de prélèvements : dans le Golfe de Marseille et vers 10 m de profondeur, nous

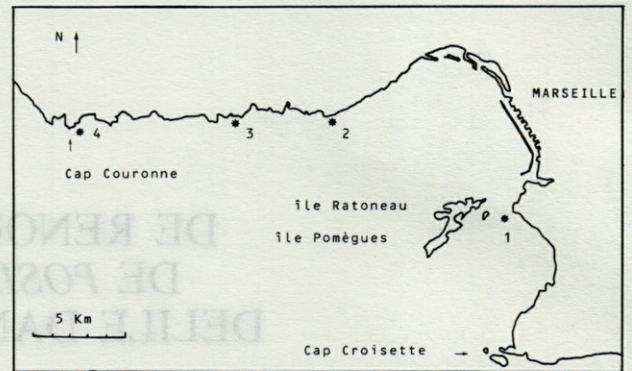


Fig. 1. - Le golfe de Marseille. 1, 2, 3, 4, les stations étudiées.

Marseille gulf area. 1, 2, 3, 4, sampling sites.

avons choisi 4 stations relativement protégées des vents de nord nord-ouest (Fig. 1) :

1. Endoume (îlot Gaby);
2. Niolon (sortie du port);
3. Carry (Anse de Rousset);
4. Cap Couronne (Anse de la Vieille Couronne).

Les prélèvements ont été effectués du 4 au 13 septembre 1978, du 12 au 26 décembre 1978, du 2 au 10 avril 1979 et du 19 au 21 juin 1979; par ailleurs, un prélèvement isolé a été effectué à Endoume le 5 juin 1978.

2.3. Paramètres utilisés

2.3.1. Distribution de fréquence des longueurs des feuilles adultes et intermédiaires

Pour obtenir une plus grande clarté de la représentation graphique, nous avons tracé pour chaque relevé :

1. un histogramme regroupant les fréquences de l'ensemble des feuilles adultes et intermédiaires;
2. un polygone de fréquence spécifique des feuilles adultes;
3. un polygone de fréquence spécifique des feuilles intermédiaires.

Le nombre de feuilles par faisceau variant selon la saison, l'ensemble des 4 lots prélevés n'en comporte pas le même nombre selon le mois de prélèvement. Nous nous sommes alignés sur le nombre minimal obtenu pour les mois de juin ou de septembre et qui est égal à une centaine de feuilles.

2.3.2. Nombre moyen et surface moyenne des feuilles par faisceau

Pour l'ensemble des faisceaux de chaque relevé (4 lots), le nombre moyen et la surface moyenne des feuilles adultes, intermédiaires et juvéniles ont été calculés ainsi que leur intervalle de confiance.

En ce qui concerne le nombre moyen des feuilles, nous avons d'abord étudié séparément les feuilles adul-

tes, intermédiaires et juvéniles, puis l'ensemble adultes + intermédiaires.

Pour l'étude des surfaces foliaires, nous n'avons pas tenu compte des feuilles juvéniles dont la surface est négligeable.

2.3.3. Indices Rn et Rs

Pour chaque faisceau étudié nous avons établi :

1. le rapport du nombre de feuilles adultes sur la somme des feuilles adultes et intermédiaires. Nous avons défini comme indice Rn la moyenne de ce rapport pour chaque relevé.

$$Rn = \frac{\sum \frac{n_a}{n_a + n_i}}{N}$$

- où : n_a = le nombre de feuilles adultes par faisceau ;
 n_i = le nombre de feuilles intermédiaires par faisceau ;
 N = le nombre de faisceaux par relevé.

2. le rapport de la surface de feuilles adultes sur la somme des surfaces des feuilles adultes et des feuilles intermédiaires. Nous avons défini comme indice Rs la moyenne de ce rapport pour chaque relevé.

$$Rs = \frac{\sum \frac{s_a}{s_a + s_i}}{N}$$

- où : s_a = la surface des feuilles adultes par faisceau ;
 s_i = la surface des feuilles intermédiaires par faisceau ;
 N = le nombre de faisceaux par relevé.

Ces deux rapports représentent une tentative de mise au point d'indices capables de caractériser l'état phénologique de la plante à une saison donnée ; en effet, ils sont indépendants des artéfacts provoqués par la coupure des feuilles consécutives notamment, à l'action des brouetteurs et de l'hydrodynamisme.

3. RÉSULTATS

3.1. Variation des indices Rn et Rs

Les valeurs de Rn et Rs (Tabl. I et II) ont fait l'objet d'une analyse de variance à 2 facteurs. Celle-ci a permis de déceler un effet significatif de la saison de prélèvement mais pas de la station.

Rn et Rs sont donc bien des indices dont la valeur est fonction de la saison ; cependant, seules les valeurs obtenues en septembre sont bien individualisées, celles des autres mois sont, par contre, relativement proches les unes des autres.

Tabl. I. - Variations spatiotemporelles de l'indice Rn.
Site-time variation of Rn index.

	Sept. 1978	Dec. 1978	Avril 1979	Juin 1979
Endoume	69 ± 5	48 ± 3	45 ± 5	62 ± 4
Niolon	64 ± 6	53 ± 3	47 ± 3	54 ± 4
Carry	74 ± 3	47 ± 3	44 ± 4	54 ± 3
Couronne	74 ± 5	54 ± 3	43 ± 4	54 ± 4

Effet de ligne	Effet de colonne	Valeurs théoriques
F(observé) = 0,18	F(observé) = 28,06	F(3;9) ₀₀₁ = 6,99
$\nu_1 = 3$	$\nu_1 = 3$	F(3;9) ₀₀₅ = 3,86
$\nu_2 = 9$	$\nu_2 = 9$	F(3;9) ₀₀₁ = 2,81

Tabl. II. - Variations spatiotemporelles de l'indice Rs.
Site-time variations of Rs index.

	Sept. 1978	Dec. 1978	Avril 1979	Juin 1979
Endoume	86 ± 6	60 ± 5	43 ± 5	60 ± 6
Niolon	87 ± 4	70 ± 4	47 ± 4	51 ± 7
Carry	89 ± 3	48 ± 3	43 ± 5	45 ± 4
Couronne	91 ± 4	69 ± 4	43 ± 4	47 ± 4

Effet de ligne	Effet de colonne	Valeurs théoriques
F(observé) = 1,20	F(observé) = 40,48	F(3;9) ₀₀₁ = 6,99
$\nu_1 = 3$	$\nu_1 = 3$	F(3;9) ₀₀₅ = 3,86
$\nu_2 = 9$	$\nu_2 = 9$	F(3;9) ₀₀₁ = 2,81

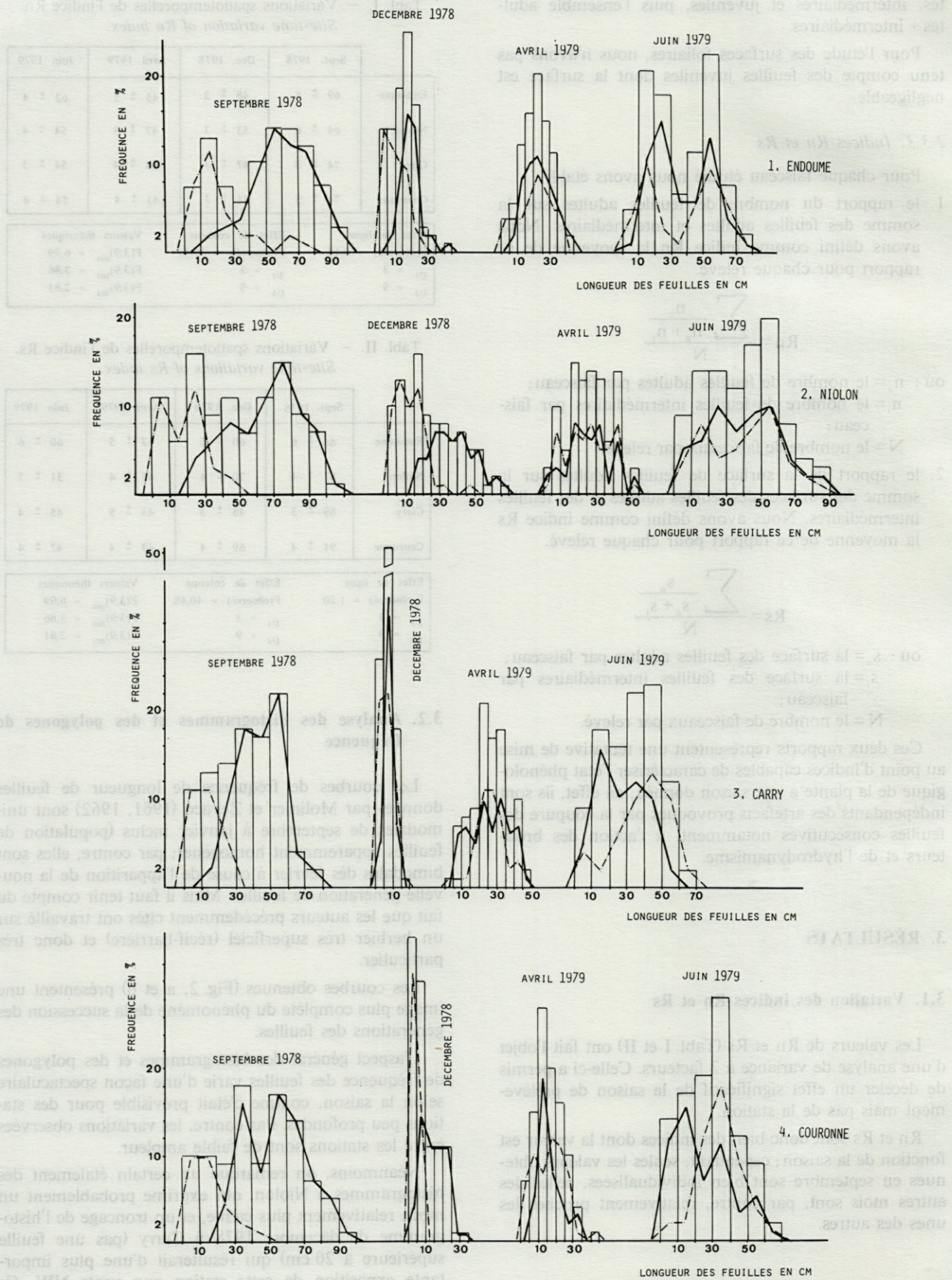
3.2. Analyse des histogrammes et des polygones de fréquence

Les courbes de fréquence de longueur de feuilles données par Molinier et Zevaco (1961, 1962) sont unimodales de septembre à janvier inclus (population de feuilles apparemment homogène) ; par contre, elles sont bimodales dès février à cause de l'apparition de la nouvelle génération de feuilles. Mais il faut tenir compte du fait que les auteurs précédemment cités ont travaillé sur un herbier très superficiel (récif-barrière) et donc très particulier.

Les courbes obtenues (Fig. 2, a et b) présentent une image plus complète du phénomène de la succession des générations des feuilles.

L'aspect général des histogrammes et des polygones de fréquence des feuilles varie d'une façon spectaculaire selon la saison, comme c'était prévisible pour des stations peu profondes. Par contre, les variations observées entre les stations sont de faible ampleur.

Néanmoins, on remarque un certain étalement des histogrammes à Niolon, qui exprime probablement un mode relativement plus calme, et un tronçage de l'histogramme de décembre 1978 à Carry (pas une feuille supérieure à 20 cm) qui résulterait d'une plus importante exposition de cette station aux vents NW. Ce



tronçage pourrait aussi être le résultat du broutage des feuilles par l'Oursin *Paracentrotus lividus*; mais le « taux de réplétion » de l'intestin de cet herbivore étant bas en décembre (Régis, 1978) cette hypothèse est moins vraisemblable.

La reproductibilité des phénomènes saisonniers nous permet de faire l'analyse suivante :

Septembre 1978 : pour les 4 stations, image semblable. Les 2 polygones nettement séparés; celui qui correspond aux feuilles intermédiaires se trouve toujours à gauche (faibles classes de taille) de celui des feuilles adultes.

Décembre 1978 : disposition des 2 polygones la même qu'en septembre dans les 4 stations, mais écart entre eux plus faible.

Avril 1979 : superposition des deux polygones, amorcée en décembre 1978, maintenant complète.

Vers la fin juin 1979 : à Carry et à Couronne, image inverse de celle de sept. 1978 : polygone des feuilles intermédiaires se retrouvant maintenant à droite de celui des feuilles adultes.

Pendant la même période, à Endoume et à Niolon, on retrouve une image de superposition.

On peut penser que pour ces 2 stations, le passage du pic des intermédiaires à droite de celui des adultes s'est effectué avec un mois d'avance (mai).

Un relevé effectué à Endoume le 5 juin 1978 (Fig. 5) semble confirmer cette hypothèse : l'étude de la longueur des bases des feuilles adultes nous permet, dans certains cas, de préciser le moment du passage des intermédiaires en adultes.

Sur la figure 2 (Endoume) on constate que le polygone de fréquence des feuilles adultes de juin est bimodal : le premier pic est situé entre 20 et 30 cm, le second entre 50 et 60 cm. Les feuilles correspondant à ces pics ont respectivement 49 et 31 mm de longueur moyenne de base; un test de Wilcoxon-Mann Whitney (*in Applied Statistics*, Texas Instruments, 1977) met en évidence que ces moyennes sont statistiquement différentes (seuil de confiance 95%).

On peut penser qu'un certain nombre d'intermédiaires se sont récemment transformés en adultes, d'où l'existence d'adultes à courte base mais à limbe long (2^e pic).

Par contre, le polygone des feuilles adultes (Fig. 2, Niolon) présente, en juin, 2 pics moins accentués; dans ce cas, le même test ne permet pas de rejeter l'hypothèse de l'égalité de la longueur moyenne des bases (respectivement 43 et 35 mm).

3.3. Variation du nombre moyen et de la surface moyenne des feuilles par faisceau

L'examen de la Figure 3 montre que :

- 1) Le nombre moyen des feuilles adultes varie très peu; en effet, il y a tout au long de l'année 3 à 4 feuilles adultes par faisceau;

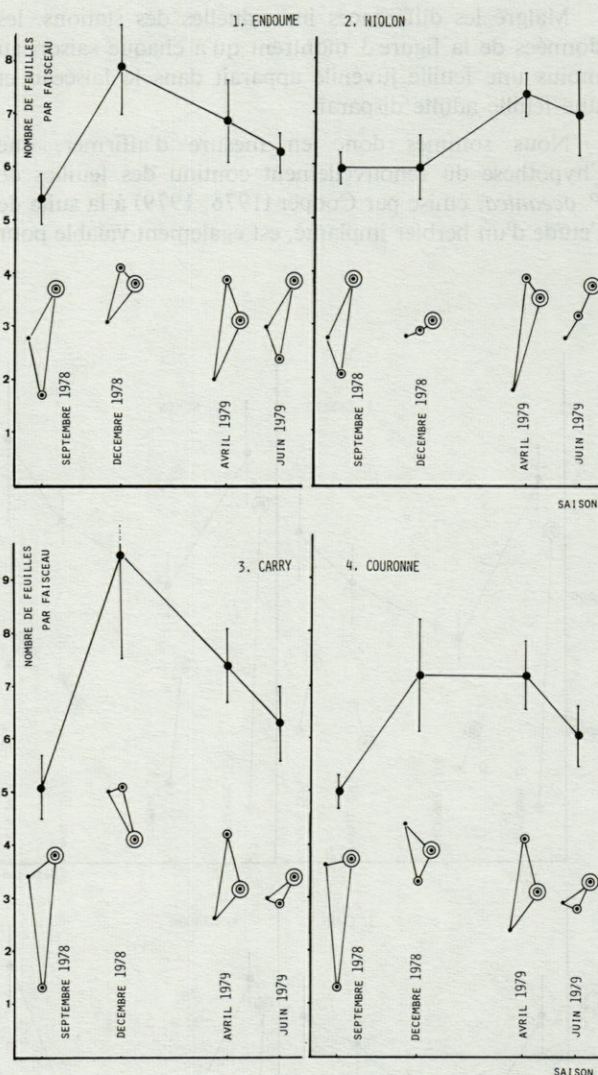


Fig. 3. - Variations spatiotemporelles du nombre de feuilles par faisceau. (●) feuilles adultes, (⊙) feuilles intermédiaires, (•) feuilles juvéniles, (⊗) adultes + intermédiaires.

Site-time variations of the number of leaves per shoot. (●) adult leaves, (⊙) intermediate leaves, (•) juvenile leaves, (⊗) adult + intermediate leaves.

Fig. 2. - a) distribution spatiotemporelle des fréquences de longueur des feuilles adultes (trait continu) et intermédiaires (trait discontinu). L'histogramme regroupe les fréquences de l'ensemble des feuilles (adultes et intermédiaires); b) suite.

a) site-time distribution of length frequencies of adult leaves (solid line) and intermediate leaves (broken line). The histogramme regroups length frequencies of both adult and intermediate leaves; b) continued.

- 2) Dans toutes les stations, le nombre moyen des feuilles intermédiaires atteint sa valeur minimale en septembre (1 à 2 feuilles par faisceau); sa valeur maximale est atteinte en décembre à Endoume et Carry (4 à 5 feuilles par faisceau) et en avril à Niolon et Couronne (Environ 4 feuilles par faisceau);
- 3) Le nombre de feuilles juvéniles paraît beaucoup plus variable suivant les stations, mais on constate partout une diminution sensible en avril.

Malgré les différences individuelles des stations, les données de la figure 3 montrent qu'à chaque saison au moins une feuille juvénile apparaît dans le faisceau et une feuille adulte disparaît.

Nous sommes donc en mesure d'affirmer, que l'hypothèse du renouvellement continu des feuilles de *P. oceanica*, émise par Cooper (1976, 1979) à la suite de l'étude d'un herbier implanté, est également valable pour

les herbiers naturels que nous avons étudiés dans le Golfe de Marseille.

Si l'on considère les feuilles adultes + intermédiaires, on constate que leur nombre atteint sa valeur maximale pendant la période froide. En ce qui concerne les variations de la surface moyenne des feuilles par faisceau (figure 4), on constate que :

- 1) dans toutes les stations les feuilles adultes voient leur surface diminuer sensiblement entre septembre et décembre, se stabiliser entre décembre et avril, et reprendre une tendance à l'augmentation entre avril et juin;
- 2) les intermédiaires voient leur surface augmenter considérablement de septembre à avril et ceci pour l'ensemble des stations. Entre avril et juin, la tendance à l'augmentation persiste. A Carry, Niolon et Endoume, il semble y avoir stabilité (variations non significatives).

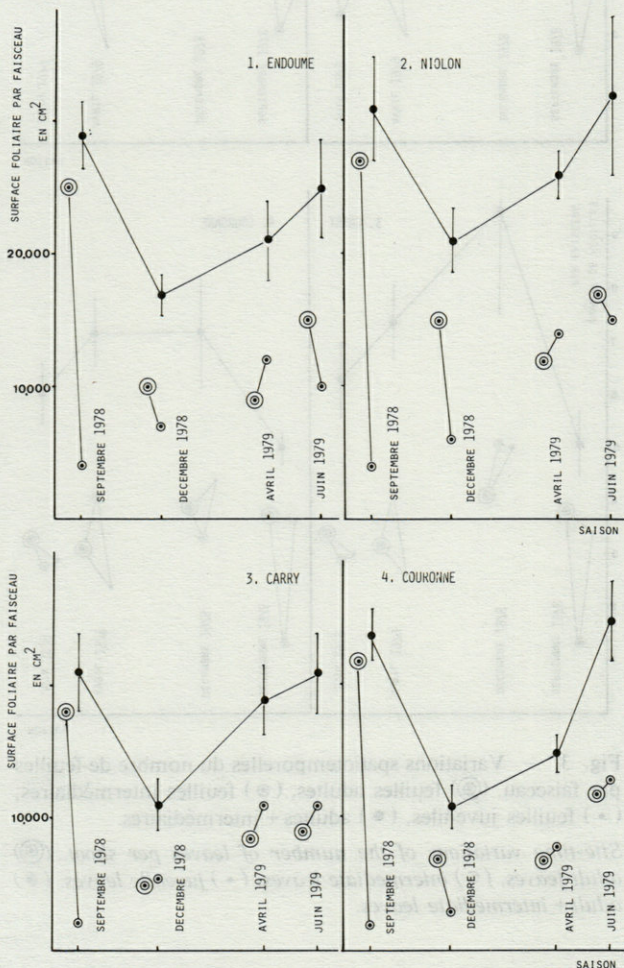


Fig. 4. - Variations spatiotemporelles de la surface des feuilles par faisceau. (●) feuilles adultes, (◐) feuilles intermédiaires, (●) adultes + intermédiaires.

Site-time variations of the surface of leaves per shoot. (●) adult leaves, (◐) intermediate leaves, (●) adult + intermediate leaves.

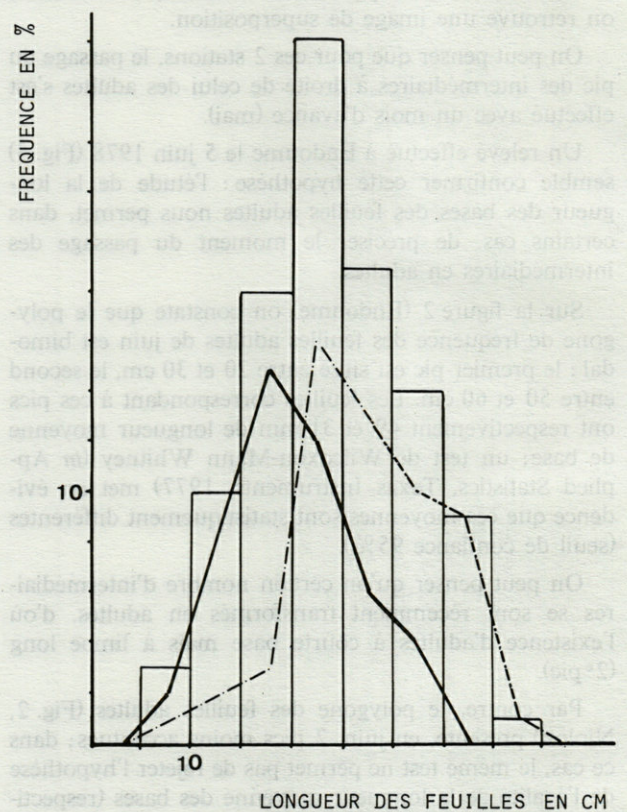


Fig. 5. - Distribution des fréquences de la longueur des feuilles adultes (trait continu) et intermédiaires (trait discontinu) à Endoume le 5 juin 1978. L'histogramme regroupe les fréquences de l'ensemble des feuilles (adultes et intermédiaires).

Distribution of length frequencies of adult leaves (solid line) and intermediate leaves (broken line), in Endoume site on 5/6/1978. The histogram regroups length frequencies of both adult and intermediate leaves.

4. DISCUSSION

Les résultats énoncés nous permettent de penser que les 3 catégories de feuilles, distinguées à l'aide de caractères morphologiques, auraient chacune un rôle physiologique différent : les feuilles juvéniles seraient des « embryons » ; les feuilles intermédiaires seraient des éléments à croissance rapide et les feuilles adultes, des éléments à croissance ralentie assurant la photosynthèse et le maintien de la cohésion du faisceau (engainement).

Nous pouvons donc tenter une première approche du cycle phénologique de *P. oceanica* tenant compte de la coexistence de ces types de feuilles au sein des faisceaux (Fig. 6).

Entre septembre et décembre

Du point de vue de la longueur des feuilles, les polygones des feuilles adultes et intermédiaires se rapprochent.

Corrélativement, on assiste à une brusque chute des indices Rn et Rs ; or pendant la même période, le nombre moyen des feuilles adultes par faisceau ne varie pas, seule leur surface est en baisse ; donc il y a eu apparition de nombreuses feuilles juvéniles et intermédiaires.

Ces divers éléments conduisent à penser :

- soit que la chute massive des feuilles classiquement décrite entre septembre et décembre, a été très vite compensée par un rapport de feuilles jeunes ;
- soit que l'hypothétique chute n'est qu'une simple coupure d'une partie du limbe des adultes lors de tempêtes d'automne.

En tout état de cause, entre septembre et décembre, on assiste à un rajeunissement du faisceau de *Posidonia*.

Entre décembre et avril

La croissance des feuilles intermédiaires, amorcée dès la saison précédente se poursuit lentement : l'indice Rs continue de diminuer et les polygones des feuilles adultes et intermédiaires se superposent.

Entre avril et juin

La croissance des feuilles intermédiaires s'accélère (apparition massive de classes de taille supérieure à 50 cm).

De jeunes adultes (à courte base) se forment aux dépens des intermédiaires, à côté des adultes plus âgées (à longue base) issues des saisons précédentes. Malgré l'apparition de ces jeunes feuilles adultes, le nombre moyen des adultes par faisceau n'augmente pas, on peut donc affirmer qu'il y a eu simultanément à l'apport des jeunes adultes une chute d'adultes âgées.

A ce stade, du fait de l'accélération de la croissance des feuilles, d'éventuels décalages de cycle peuvent être mis en évidence de façon très nette au niveau de la répartition des longueurs des feuilles. C'est le cas pour

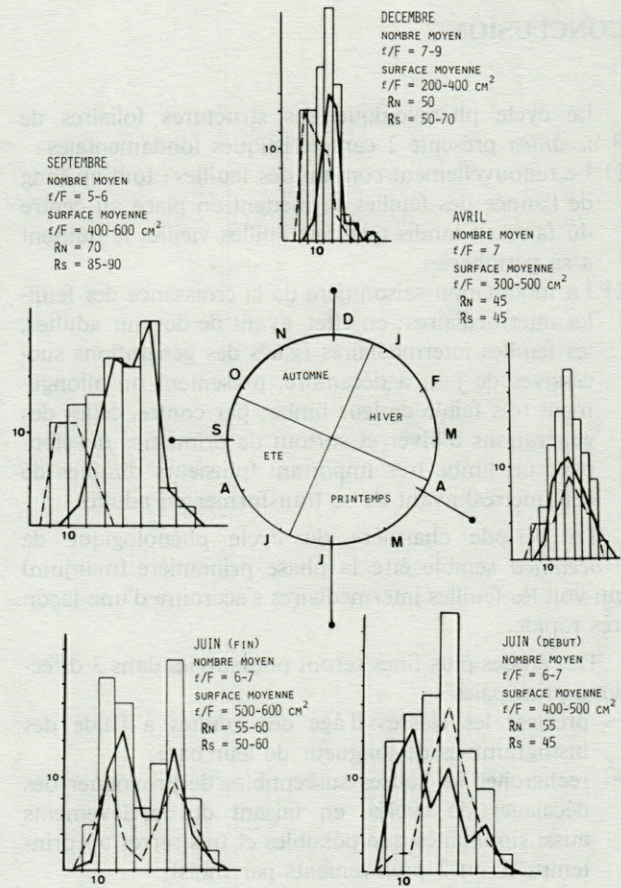


Fig. 6. - Modèle d'un cycle annuel de renouvellement des feuilles de *P. oceanica*. Abscisse : longueur des feuilles (cm), Ordonnée : fréquences de longueur des feuilles adultes (trait continu) et des feuilles intermédiaires (trait discontinu).

Model of an annual cycle of leaf renovation of *P. oceanica*. Abscissa axis : leaf length (cm); ordinate axis : length frequencies of adult leaves (solid line) and intermediate leaves (broken line).

nos prélèvements ; en effet, selon la position des stations dans le Golfe de Marseille, le pic des intermédiaires se retrouve soit à droite de celui des adultes (Carry et Couronne), soit superposé au pic des adultes (Endoume et Niolon).

Entre juin et septembre

Les feuilles intermédiaires, après avoir atteint leur rythme maximal de croissance en juin, retrouvent un rythme de croissance ralenti ; elles se transforment en adultes (développement de leur base) alors que leur limbe a une longueur nettement inférieure à celle observée à la saison précédente.

Cependant, le nombre moyen des feuilles adultes par faisceau n'augmente pas, ce qui confirme une nouvelle chute de feuilles adultes.

En même temps le nombre moyen des feuilles intermédiaires par faisceaux diminue ; les indices Rn et Rs atteignent leur valeur maximale, ce qui exprime bien un vieillissement général du faisceau.

CONCLUSION

Le cycle phénologique des structures foliaires de *P. oceanica* présente 2 caractéristiques fondamentales :

- 1) Le renouvellement continu des feuilles : tout au long de l'année des feuilles se mettent en place au centre du faisceau tandis que des feuilles vieilles le quittent à sa périphérie;
- 2) La modulation saisonnière de la croissance des feuilles intermédiaires; en effet, avant de devenir adultes, les feuilles intermédiaires issues des générations successives de juin à décembre, présentent un allongement très faible de leur limbe; par contre, celles des générations d'hiver et surtout de printemps développent un limbe très important (plusieurs dizaines de centimètres) avant de se transformer en adultes.

La période charnière du cycle phénologique de *P. oceanica* semble être la phase printanière (mai-juin) qui voit les feuilles intermédiaires s'accroître d'une façon très rapide.

Des études plus fines seront poursuivies dans 3 directions principales :

- préciser les classes d'âge des adultes à l'aide des histogrammes de longueur de leur base;
- rechercher les causes susceptibles de provoquer des décalages de cycles, en faisant des prélèvements aussi simultanés que possibles et très serrés au printemps (1 ou 2 prélèvements par mois);
- tester l'effet de la profondeur et du substrat (sable, roche, vase, etc.) sur le cycle phénologique, ce qui suppose une autre stratégie de prélèvement.

BIBLIOGRAPHIE

BAY, D., 1978. Etude *in situ* de la production primaire d'un herbier de Posidonies (*Posidonia oceanica* (L.) Delile) de la baie de Calvi Corse. *Progress Rapport n° 16 Université de Liege, Stareso*. 352 p.

- BOUDOURESQUE, C.F., G. GIRAUD et M. PERRET, 1979. *Posidonia oceanica* Bibliographie. Contrat CNEXO et Univ. D'Aix-Marseille II, document offset.
- COOPER, G., 1976. La Posidonie, plante étonnante. La pêche ou la mariculture... ? Association Fondation G. Cooper, *Jardinier de la mer*, 1 : 1-57.
- COOPER, G., 1979. *Posidonia oceanica* = un arbre... Association Fondation G. Cooper, 3 : 65 p.
- EUGÈNE, C., 1978. Etude de l'épifaune des herbiers de *Posidonia oceanica* (L.) Delile, du littoral provençal. Thèse 3^e cycle, Univ. Aix-Marseille II, 117 p.
- GIRAUD, G., 1977. Contribution à la description et la Phénologie quantitative des herbiers de *Posidonia oceanica* (L.) Delile. Thèse 3^e cycle, Univ. Aix-Marseille II, 150 p.
- GIRAUD, G., 1979a. Polygone de fréquence de longueur des feuilles de *Posidonia oceanica* (L.) Delile. *Rap. P.V. Réunions Comm. Internat. Explor. Sci. Mer Médit.*, 25-26 (4) : 215-217.
- GIRAUD, G., 1979b. Sur une méthode de mesure et de comptage des structures foliaires de *Posidonia oceanica* (L.) Delile. *Bull. Hist. Nat. Marseille*, 39 : 33-39.
- MAGGI, P., Y. GROUET et P. LASSUS, 1977. Influence de la pollution urbaine sur la vitalité des herbiers à Posidonies dans le Golfe de Giens (Var). *Sciences Pêches, Bull. Inst. Pêches marit.*, Nantes, 269 : 5-13.
- MOLINIER, R., et C. ZEVACO, 1961. Observations sur la croissance des feuilles de Posidonies (*Posidonia oceanica* Delile). *C.R. hebdomadaire Séances Acad. Sci., Paris*, 252 : 1650-1652.
- MOLINIER, R. et C. ZEVACO, 1962. Etudes écologiques et biocénologiques dans la baie du Brusuc (Var). 3 : étude statistique et physiologique de la croissance des feuilles de Posidonies (*Posidonia oceanica* Delile). *Bull. Inst. océanogr. Monaco*, 1234 : 1-46.
- PANAYOTIDIS, P., 1980. Contribution à l'étude de l'association *Posidonietum oceanicae* Funk, 1927. Thèse 3^e cycle, Univ. Aix-Marseille II, 213 p.
- PANAYOTIDIS, P., C.F. BOUDOURESQUE et J. MARCOT-COQUEUGNIOT, 1981. Microstructure de l'herbier de *Posidonia oceanica* (Linnaeus) Delile. *Botanica Marina, Germ.*, 24 : 115-124.
- RÉGIS, M.B., 1978. Croissance de deux échinoides du Golfe de Marseille *Paracentrotus lividus* (Lmk) et *Arbacia lixula* (L.). Aspects écologiques de la microstructure du squelette et de l'évolution des indices physiologiques. Thèse doct. Etat, Univ. de Droit d'Economie et des Sciences, Aix-Marseille.

Accepté le 17 février 1981

ÉCOLOGIE DES UROPODIDES ÉDAPHIQUES (ARACHNIDES : PARASITIFORMES) DE TROIS ÉCOSYSTÈMES FORESTIERS

1. Introduction, Matériel, Biologie

Françoise *ATHIAS-BINCHE*

Laboratoire Arago. F - 66650 Banyuls-sur-Mer

UROPODIDES
DÉVELOPPEMENT
PHORÉSIE
NUTRITION
RESPIRATION

RÉSUMÉ. — Les Uropodides constituent une lignée très homogène de l'ordre des Gamasides (= Parasitiformes). La plupart sont édaphiques, mais certaines formes colonisent des biotopes variés (bois mort, matière organique décomposée, zones humides, denrées conservées, nids d'Insectes ou de Mammifères, etc.). Ce sont des animaux lents, aux faibles dépenses énergétiques. Leur nourriture est biochimiquement élaborée (sucs d'origine végétale ou animale); elle est souvent consommée sous forme liquide, après prédigestion extraorale, et parfois sous forme de petites particules, principalement des organismes unicellulaires (algues, levures). Les Uropodides se situent donc en fin de chaîne trophique et sont tributaires de la qualité des transferts d'énergie. Le comportement reproducteur est très élaboré pour des Acariens; il comporte une parade sexuelle et un pseudo-accouplement. La natalité est faible. Le développement comprend 4 stases (larve, protonympe, deutonympe et adulte); la longévité totale avoisine 1 an. La deutonympe, par sa résistance aux aléas mésologiques et sa possibilité de phorésie, a un rôle prépondérant dans la conservation de l'espèce. Une liste des espèces édaphiques rencontrées dans les 3 écosystèmes forestiers étudiés (hêtraie de la Massane - Pyrénées-Orientales, Tillaie en forêt de Fontainebleau et Chênaie à charmes de Meeradal, en moyenne Belgique) est brièvement commentée.

UROPODINA
DEVELOPMENT
PHORESIS
FEEDING BEHAVIOUR
RESPIRATION

ABSTRACT. — Uropodina constitute a very homogeneous cohort within the Gamasida (= Mesostigmata). Most of them are edaphic, whilst some species inhabit various other biotopes (dead wood, decomposed organic matter, damp habitats, stored food, insect and mammal nests, ...). Uropodina are slow moving mites, with low energetic budget. They feed on complex organic substances from their prey or fungal material; and they are usually liquid-feeders. Several species feed on unicellular organisms such as soil algae or yeast. Thus, they are situated at the end of food chains and are heavily dependent on the efficiency of energetic exchanges. Reproductive behaviour is highly elaborate within the mites, and involves generally a courship period, mating behaviour and low egg production. Post-embryonic developmental cycle comprises 4 stasis: larva, protonymph, deutonymph and adult. The total life duration is approximately one year. The deutonymph plays the main part in the persistence of the species, because its resistance to strong environmental factors; it is long lived and in some conditions it is capable of phoresy. The species collected in the soil of 3 deciduous forest (the Fontainebleau beech-wood, Seine-et-Marne; the Massane beech-wood, Pyrénées-Orientales and the Meerdael mixed oakhornbeam forest, Belgium) are listed.

1. INTRODUCTION

Les Microarthropodes du sol, associés aux Vers de terre, et éventuellement aux Insectes sociaux dans les sols tropicaux, regroupent l'essentiel de la faune édaphique. Avec des biomasses de l'ordre de la tonne à l'hectare, les Vers de terre occupent la première place des éléments de la faune du sol. Avec des densités de l'ordre de 100 à 300 000 individus/m², les Microarthropodes édaphiques y sont sans doute les plus nombreux avec les Protozoaires. Leur nombre multiplie la surface de contact avec la matière organique en décomposition qu'ils dilacèrent et transforment, souvent en étroite synergie avec la microflore tellurique. On compare fréquemment leur rôle à celui des villosités intestinales, elles aussi minuscules et nombreuses, de façon à présenter une surface d'absorption maximale. Si les Microarthropodes décomposeurs sont les plus abondants, la part des prédateurs, et dans certains cas des phytophages, n'est pas négligeable.

Si l'on juge préférable d'aborder l'ensemble du peuplement en Microarthropodes, il faut se borner à les diviser en grands groupes taxinomiques. De telles études globales ont toutefois le mérite de donner une vue générale du fonctionnement du sous-système sol et permet souvent d'obtenir un diagnostic relativement précis de son activité biologique. Si l'on désire affiner l'analyse, il devient nécessaire de restreindre les recherches à une communauté définie. On peut estimer légitime de s'intéresser à des groupes bien représentés comme les Collemboles ou les Acariens Oribates. La tâche se révèle vite insurmontable dans les sols forestiers actifs où l'on rencontre plusieurs centaines d'espèces différentes, dont beaucoup sont encore inédites.

Il semble alors plus efficace de choisir des taxocénoses plus restreintes, mais dont tous les éléments sont connus. C'est cette dernière démarche qu'il m'a paru intéressant de suivre en choisissant les Acariens Uropodides, un groupe dont l'écologie était jusque là peu connue.

Ces Acariens doivent leur nom au curieux mode de fixation des formes phorétiques : des glandes anales secrètent un pédicelle anhiste, l'urostyle ou uroprocte, dont l'extrémité se fixe sur les téguments de l'hôte vecteur, généralement un Coéloptère. Dès le XVIII^e siècle, les zoologistes ont été intrigués par ces étranges « mites » suspendues aux Insectes par leur « uropode ». C'est au grand entomologiste et acarologue, Antonio Berlese, créateur de l'extracteur de microfaune qui porte son nom, que l'on doit la première classification raisonnée du groupe. Depuis, les descriptions d'espèces nouvelles se sont multipliées, mais elles se réduisent encore souvent à des catalogues d'unités taxinomiques isolées de leur contexte systématique, biologique et écologique.

Les Uropodides s'observent principalement dans le milieu édaphique dont ils sont certainement issus, mais de nombreuses formes colonisent aussi les milieux ri-

ches en matière organique en décomposition (fumiers, déjections, bois mort, etc.). On en rencontre dans les nids d'Insectes sociaux et les terriers de petits Mammifères. Certaines espèces se sont spécialisées à la vie dans les milieux humides, voire dans la zone intertidale. Il existe des lignées commensales et phorétiques d'Insectes sociaux ; un petit nombre d'entre elles paraissent avoir évolué vers l'ectoparasitisme. Certaines espèces sont associées aux activités humaines et peuvent pulluler dans les déchets organiques, les serres, les denrées conservées et certains élevages. Ces espèces, peu nombreuses, mais cosmopolites, sont bien connues du fait de leur importance économique. Les populations naturelles sont en revanche peu étudiées faute de spécialiste acceptant d'identifier le matériel pléthorique d'un échantillonnage quantitatif. Même pour les écosystèmes européens, les quelques données quantitatives et faunistiques disponibles sont très fragmentaires. La structure des peuplements, la place dans les chaînes trophiques, la production et les stratégies démographiques, par exemple, n'avaient jamais été abordées jusque'à présent.

Le présent travail est le condensé d'un mémoire de Thèse consacré à l'étude des Uropodides libres de 3 écosystèmes forestiers européens. La 1^{re} partie analyse sommairement nos connaissances sur la systématique du groupe, présente une liste des espèces rencontrées lors des recherches sur le terrain et se termine par une revue des connaissances sur la biologie de ces Acariens. La suite du travail traite de l'écologie des peuplements édaphiques de la hêtraie relicte de la Réserve Naturelle de la Massane (Pyrénées-Orientales). Certains résultats précédemment obtenus dans la chênaie à charmes de Meerdael en Moyenne Belgique (Athias & Mignolet, 1979) et dans la hêtraie de la Réserve Naturelle de la Tillaie en forêt de Fontainebleau (Athias-Binche, 1978), sont comparés à ceux de la Massane. Outre les aspects purement quantitatifs, l'attention se porte sur l'effet des facteurs édaphiques sur les caractères des peuplements. On montre inversement comment l'étude faunistique apporte des précisions sur la connaissance du milieu. La dernière partie du travail compare les divers paramètres démographiques et la production d'espèces de valence écologique et de biotopes variés.

2. PLACE DES UROPODIDES AU SEIN DES ACARIENS

Les Acariens constituent l'une des 15 sous-classes connues des Arachnides. La classification naturelle de ce groupe ancien est encore confuse (Petrunkevitch, 1949 ; Savory, 1964 ; Van Der Hammen, 1978, 1979).

Les Acariens se définissent généralement comme des Arachnides miniatures, à la segmentation obsolète et au système nerveux condensé. Ils possèdent un gnathosome, c'est-à-dire la partie du corps qui porte la bouche, les pédipalpes et les chélicères (Grandjean, 1936 ; Van Der Hammer, 1976). Le pédipalpe est simple, et la

chélicère se termine par une pince. Leur dernier point commun est la présence d'une forme hexapode issue de l'œuf, connue sous le nom de larve.

Les affinités des Acariens sont très discutées; les problèmes viennent notamment de l'origine certainement polyphylétique du groupe. Les Uropodides constituent l'une des cohortes des Acariens Gamasides (= Parasitiformes), groupe qui représente l'essentiel du phylum des Anactinotriches avec les Tiques et les Holothyres (voir par exemple Krantz, 1978). Les Actinotriches, avec les Oribates, les Acarides et les Actinédides par exemple, forment l'autre lignée des Acariens. Un 3^e groupe, les Opilioacarides, généralement considérés comme très primitifs, se place selon les auteurs dans les Anactinotriches ou dans une lignée distincte.

Les Uropodides se distinguent aisément des autres Gamasides par plusieurs caractères. On remarque particulièrement les chélicères très longues et fines, les faibles dimensions relatives du gnathosome et les pattes relativement courtes.

On peut reconnaître 3 groupes principaux chez les Uropodides libres (à part une série de familles spécialisées inféodées aux Dorylines, voir Sellnick, 1926; Elzinga, 1979): le groupe trachytoïde ou Uropodides Inférieurs, aux téguments souples et jaunâtres; le type dinychoïde, plus sclérifié mais dont les structures de protection, notamment les fosses pédieuses et les tectums protecteurs ne sont pas développés, et enfin le type uropodoïde ou Uropodides Supérieurs, très sclérifiés et protégés, à la morphologie complexe et variable (Athias-Binche, 1977 a). Il existe enfin un groupe très peu spécialisé, actuellement connu par une seule espèce; *Protodinychus punctatus* Evans, 1957, qui est considéré comme le représentant le plus primitif de la lignée et qui constitue une charnière entre les Uropodides et le reste des Gamasides (Athias-Binche et Evans, 1981).

On peut rencontrer chez toutes les lignées de la cohorte des deutonymphes phorétiques (le développement postembryonnaire comprend quatre stases (voir Grandjean, 1969): la larve hexapode, la protonympe, la deutonympe et l'adulte). Leurs glandes anales sécrètent une substance anhiste qui forme un pédicelle, l'urostyle, qui leur permet de se fixer sur les téguments de l'hôte vecteur, très généralement un Coléoptère.

On trouvera des éléments de la morphologie et de la systématique dans Baker & Wharton (1952), Evans (1957), Athias-Binche (1975; 1976, 1977a, b, 1979a), Krantz (1978), Evans & Till (1979); Athias-Binche & Evans (1981).

La faune de l'Europe moyenne comprend actuellement 60 genres environ qui regroupent plus de 300 espèces connues.

3. LISTE DES ESPÈCES RENCONTRÉES

Dans les 3 stations étudiées, 19 espèces édaphiques ont été rencontrées (Tabl. I). La Massane qui se révèle

faunistiquement plus riche avec 11 espèces différentes dont 6 sont nouvelles (les espèces nouvelles ont été brièvement décrites dans un mémoire de Thèse d'Etat (Athias-Binche, 1981); leur diagnose sera complétée dans un travail ultérieur); dans les deux autres stations, Meerdael et la Tillaie, 7 espèces seulement ont été récoltées. La faune de la Massane est particulière, sans doute pour des raisons biogéographiques – la barrière des Pyrénées est en effet très complexe –, mais il faut savoir que les peuplements d'Uropodides des zones circum-méditerranéennes sont encore mal connus malgré les importantes contributions de Berlese.

Tabl. I. – Liste des espèces d'Uropodides édaphiques rencontrées dans les 3 écosystèmes étudiés. + : espèce présente déjà connue; × : espèce présente inédite; X : espèce représentée par une nouvelle variété; O : espèce absente de la station considérée; Total : nombre total d'espèces récoltées dans chaque station; ? : détermination à préciser.

List of soil uropodid species collected in the 3 studied ecosystems. + : species present in the studied locality; × : species present, n.sp.; X : species present, n.var.; O : species absent; total number of species collected in each locality; ? : provisional identification.

Familles	La Tillaie	Meerdael	La Massane
TRACHYTIDAE			
<i>Trachytes aegroti</i> (Koch 1841)	+	+	+
<i>T. lamda</i> Berlese 1903	0	0	+
<i>T. pi</i> Berlese 1910	+	+	0
<i>T. pauperior</i> (Berlese 1914)	0	0	0
<i>T. cf. baloghi</i>	0	0	+
<i>Pofoaspinus cylindricus</i> Berlese 1916	+	?	0
<i>P. quadrangularis</i> Athias-Binche 1981	0	0	x
DISCOURELLIDAE			
<i>Discourella modesta</i> (Leonardi 1899)	0	0	+
PRODINYCHIDAE			
<i>Dinychus perforatus</i> (Kramer 1882)	+	0	0
<i>D. cf. perforatus</i>	0	+	0
CILLIBIDAE			
<i>Cilliba cassidea</i> (Hermann 1804)	+	+	0
<i>C. massanae</i> Athias-Binche 1981	0	0	x
UROPODIDAE (?)			
<i>Olodiscus minimus</i> (Berlese 1910)	+	+	+
URODASPIDAE			
<i>Urodaspis tecta</i> (Kramer 1876)	0	+	0
TRACHYUROPODIDAE			
<i>Neodiscopoma cordieri</i> (Berlese 1916)	+	0	0
<i>N. (Pseudodiscourella) catalonica</i> Athias-Binche 1981	0	0	x
URODINYCHIDAE			
<i>Urodinychus carinatus magnus</i> Athias-Binche 1981	0	0	X
<i>Oodinychus alveolus</i> Athias-Binche 1981	0	0	x
<i>Armaturopoda coriacea</i> Athias-Binche 1981	0	0	x
Total	7	7	11

Les espèces répertoriées sont strictement paléarctiques, voire holarctique pour *Trachytes aegroti*. Les limites orientales de ces aires sont encore floues car le territoire soviétique est encore peu exploré (Guiliarov & Bregotova, 1977). La faune des espèces européennes a une diversité spécifique et morphologique moindre que dans les régions tropicales où les radiations adaptatives paraissent très nombreuses (Sellnick, 1926, 1930, 1941 a, b, 1954, 1962, 1963, 1973; Krantz, 1978; Elzinga, 1979).

4. ÉLÉMENTS DE LA BIOLOGIE DES UROPODIDES

4.1. Biologie des relations

Comme beaucoup d'Acariens, les Uropodides sont aveugles. Ils sont toutefois très sensibles à la lumière et présentent une phototaxie négative. Ils suppléent à leur cécité par un important bagage d'organes chimiosensibles. Les poils chémorécepteurs se regroupent dans des cuvettes apicales du pédipalpe et de la patte I. Le mors fixe de la chélicère porte fréquemment des expansions de formes diverses et qui ont un rôle « gustatif ». La perception des odeurs permet de caractériser le milieu, mais autorise aussi le rapprochement sexuel au cours duquel interviennent sans doute des phéromones sexuelles. Leur existence a été démontrée chez plusieurs groupes d'Acariens. Les deutonymphes phorétiques spécialisés présentent en outre des poils périanaux particuliers qui ont un rôle lors du choix de l'hôte et du site de la phorésie.

La sensibilité tactile est assurée par des phanères comme chez tous les Arthropodes. Un bouquet de soies plus ou moins longues insérées à l'extrémité distale du pédipalpe et des pattes I – ces dernières présentent une évolution antenniforme – assure l'exploration du milieu lors de la marche et de la prise de nourriture. Des soies tactiles dispersées sur le corps et les pattes permettent d'apprécier le substrat et d'adopter certains comportements, notamment une thigmotaxie positive chez les formes humicoles. Comme chez tous les Arachnides, les Uropodides ont des lyrifissures (sans doute des organes propriocepteurs); elles sont de petite taille et insérées sur le corps. Elles peuvent constituer des coupures ou fausses articulations sur le fémur et le tarse des pattes.

Les Uropodides sont sensibles à l'assèchement de l'atmosphère; ils fuient le milieu dès que l'humidité relative de l'air devient inférieure à 80% environ. Les deutonymphes phorétiques supportent en revanche des valeurs plus basses (Tabl. II) particulièrement lors de leurs migrations.

4.2. Reproduction et développement

La fécondation est externe, le mâle produit un sac spermatique qu'il transmet à la femelle après une courte parade sexuelle. La femelle introduit ensuite progressivement la gouttelette spermatique dans l'endogyne cependant que le mâle reste à proximité. Le couple se sépare définitivement lorsque le spermatophore atteint la spermathèque. Autour de ce schéma général, se greffent des comportements spécifiques plus ou moins variés (cf. Radinovsky, 1965; Faash, 1967; Compton & Krantz, 1978). La figure 1 en donne un exemple pour *Oodinychus alveolus* (Urodinychidae), une espèce nouvelle de la Massane: dès que le mâle est introduit dans la cellule d'élevage de la femelle, il se précipite et la place rapide-

ment en position supérieure avec ses pattes II-IV (A). Il produit alors un sac spermatique (B) qui grossit en une minute environ. La femelle devient passive (C), la griffe II du mâle la maintenant par le bord du scutum marginal. Le mâle fait avancer légèrement la femelle avec les pattes II-IV pour que l'extrémité antérieure du spermatophore soit à la partie antérieure de l'épigyne (D). Le mâle fixe ensuite le sac spermatique sur l'épigyne (E) avec les palpes et sans doute les chélicères, il fait avancer encore la femelle, recule et monte sur le dos de la femelle (F), qui fait progresser le sac spermatique vers l'avant avec ses pièces buccales (F, G). Le spermatophore pénètre progressivement dans l'endogyne alors que le mâle reste sur le dos de la femelle (H). Le couple se sépare lorsque le spermatophore est entièrement absorbé par la femelle. Si l'on dérange le couple aux stades C, D ou E, le mâle grimpe vivement sur le dos de la femelle qui s'éloigne du danger, le mâle se maintenant par les griffes II. Le calme revenu, le mâle recule (E'') et se replace en position inférieure (E''') pour terminer de fixer le spermatophore sur l'épigyne (E). Le mâle revient sur le dos de la femelle tant que le spermatophore n'est pas entièrement introduit dans l'endogyne.

Tabl. II. – Taux de mortalité (nombre de décès/effectif total en %) de certains Uropodides de la Massane au cours de la dessiccation (HR = humidité relative en %) du plâtre des cellules d'élevage. L'humidité relative a été estimée d'après l'aspect et la couleur du plâtre. Le décompte des décès a débuté au 3^e jour de l'expérience. La température a varié de 25 à 27 °C au cours de l'expérience. N : nombre total d'animaux; A : adultes; DN : deutonymphes; PN : protonymphes; L : larves.

Jours		3	4	6	7	N
HR		60	50	40	40	
Espèce	Stases					
<i>N. catalonica</i>	A	82	84	96	100	46
	DN	33	50	70	70	11
	PN	20	66	66	80	11
	L	80	100	100	100	5
<i>O. minimus</i>	A	100	100	100	100	45
<i>A. coriacea</i>	A	15,3	15,3	80	100	24
	DN	0	20	50	80	6
<i>U. carinatus magnus</i>	A	0	100	100	100	8
	DN	0	0	20	33	17
	PN	0	0	0	50	7
<i>T. lamda</i>	A	100	100	100	100	6
	DN	0	0	0	80	5
<i>P. quadrangularis</i>	A	75	90	100	100	8

ment en position supérieure avec ses pattes II-IV (A). Il produit alors un sac spermatique (B) qui grossit en une minute environ. La femelle devient passive (C), la griffe II du mâle la maintenant par le bord du scutum marginal. Le mâle fait avancer légèrement la femelle avec les pattes II-IV pour que l'extrémité antérieure du spermatophore soit à la partie antérieure de l'épigyne (D). Le mâle fixe ensuite le sac spermatique sur l'épigyne (E) avec les palpes et sans doute les chélicères, il fait avancer encore la femelle, recule et monte sur le dos de la femelle (F), qui fait progresser le sac spermatique vers l'avant avec ses pièces buccales (F, G). Le spermatophore pénètre progressivement dans l'endogyne alors que le mâle reste sur le dos de la femelle (H). Le couple se sépare lorsque le spermatophore est entièrement absorbé par la femelle. Si l'on dérange le couple aux stades C, D ou E, le mâle grimpe vivement sur le dos de la femelle qui s'éloigne du danger, le mâle se maintenant par les griffes II. Le calme revenu, le mâle recule (E'') et se replace en position inférieure (E''') pour terminer de fixer le spermatophore sur l'épigyne (E). Le mâle revient sur le dos de la femelle tant que le spermatophore n'est pas entièrement introduit dans l'endogyne.

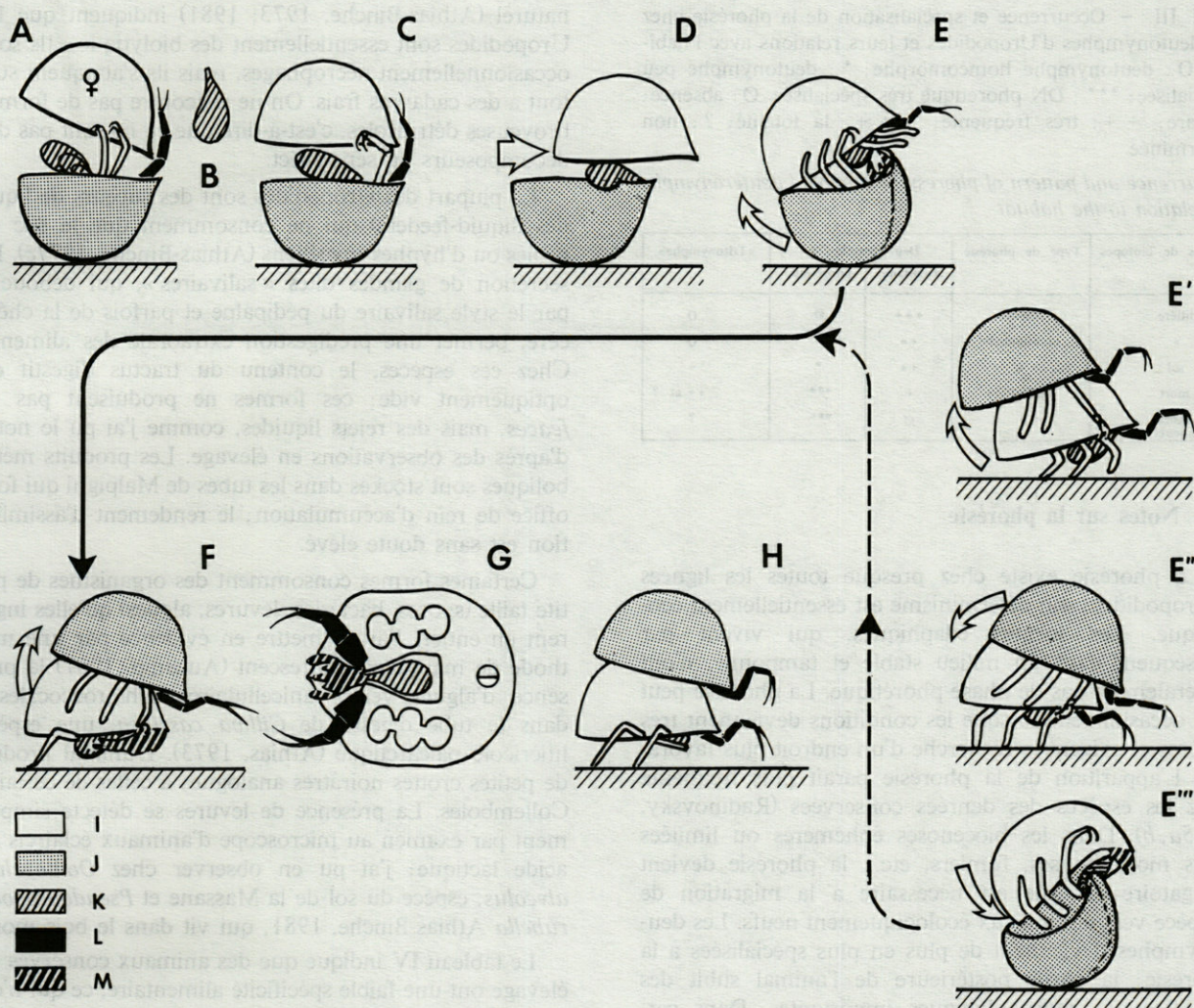


Fig. 1. — Comportement reproducteur chez *Oodinychus alveolus* (A à H, voir texte). I) femelle; J) mâle; K) sac spermatique; L) patte I; M) gnathosome.

Mating behaviour of Oodinychus alveolus (A to H, see text). I) female; J) male; K) sperm packet; L) legs I; M) gnathosoma.

Remarquer que les pattes I ne jouent aucun rôle mécanique pendant le comportement reproducteur. On peut noter que si l'approche et la pariaade sexuelle ne durent que quelques minutes et que l'expulsion du spermato-phore par le mâle est très rapide, la pénétration du spermato-phore dans l'endogone de la femelle est bien plus longue. Selon les espèces, elle varie de 20 m à plus d'1 h.

L'œuf, télolécyste, est de grande taille; il représente environ 1/3 de la longueur du corps de la femelle. D'après des résultats obtenus en élevage, une femelle peut en produire jusqu'à 60 environ au cours de sa vie (Krasinkaya, 1961). La femelle gravide porte en général de 2 à 4 œufs mûrs, mais elle n'en pond qu'un à la fois. La ponte suivante a généralement lieu après un délai de 24 h.

A des températures voisines de 20 °C, l'éclosion a lieu au bout de 8 à 26 jours. La larve mue ensuite au bout de 13 à 39 jours selon les espèces et les conditions

d'élevage. La protonympe se transforme en deutonympe après un délai de 2 semaines à 2 mois (Krasinkaia, 1961; Radinowsky, 1965; Faasch, 1967; Compton & Frantz, 1978). La durée de vie de la deutonympe est très variable, généralement de 3 à 5 mois; la mue imaginale peut être différée de plusieurs mois si les conditions sont défavorables (Athias-Binche, 1981). Les adultes vivent de 2 à 5 mois. Le développement complet demande donc rarement moins de 3 mois; la longévité totale est voisine d'un an.

Les deutonymphes, et dans une moindre mesure, les protonymphes, sont plus résistantes aux aléas mésologiques que les autres stases. Elles supportent des disettes prolongées, par exemple pendant la phase phorétique. En conditions expérimentales, elles résistent bien mieux que les adultes et les larves à l'assèchement de l'atmosphère (Tabl. II). Ce caractère est principalement lié aux potentialités phorétiques.

Tabl. III. — Occurrence et spécialisation de la phorésie chez les deutonymphes d'Uropodides et leurs relations avec l'habitat. O : deutonymphe homéomorphe; * : deutonymphe peu spécialisée; *** : DN phorétique très spécialisée. Ø : absence; + : rare; ++ : très fréquente; +++ : la totalité; ? : non déterminée.

Occurrence and pattern of phoresy in uropodid deuteronymphs in relation to the habitat.

Types de biotopes	Type de phorésie	Deutonymphes :		«Tritonymphe»
		sédentaire	phorétique	
sol, litière	absente	+++	Ø	O
» »	occasionnelle	++	*	O
grain sol	»	++	*	+
bois mort	obligatoire	+	***	++ et ?
bois mort, excréments	»	Ø	***	?

4.3. Notes sur la phorésie

La phorésie existe chez presque toutes les lignées d'Uropodides; son déterminisme est essentiellement écologique. Les formes édaphiques, qui vivent par conséquent dans un milieu stable et tamponné, n'ont généralement pas de phase phorétique. La phorésie peut être occasionnelle lorsque les conditions deviennent très sévères et exigent la recherche d'un endroit plus favorable. L'apparition de la phorésie paraît plus fréquente chez les espèces des denrées conservées (Radinovsky, 1965a, b). Dans les biocénoses éphémères ou limitées (bois mort, bouses, fumiers, etc.), la phorésie devient obligatoire car elle est nécessaire à la migration de l'espèce vers des milieux écologiquement neufs. Les deutonymphes deviennent de plus en plus spécialisées à la phorésie; la partie postérieure de l'animal subit des modifications morphologiques importantes. Dans certains cas, il existe des deutonymphes sédentaires conjointement aux deutonymphes phorétiques; leur habitus est plus « normal » (= deutonymphe homéomorphe) comme chez *Allodinychus flagelliger* (Berlese, 1910) par exemple (Athias-Binche, 1978). On peut aussi rencontrer des deutonymphes sédentaires hétéromorphes d'aspect juvénile comme chez *Polyaspis patavinus* Berlese, 1881 (Athias, 1975).

L'existence de 2 formes deutonymphales pose un problème biologique important, à savoir l'apparition d'une stase supplémentaire, ou « tritonymphe », au cours du cycle biologique. Radinovsky (1965a) signale la présence de cette « tritonymphe » chez *Leiodinychus krameri*. Le plus souvent, il semble que les 2 formes de deutonymphe cohabitent sans que l'une soit affiliée à l'autre (Faasch, 1967; Athias-Binche, 1978/1979, 1981). Le tableau III résume les différentes modalités actuellement connues de l'apparition de la phorésie chez les Uropodides libres.

4.4. Nutrition, place dans les chaînes trophiques

De nombreuses observations en élevage (Tabl. IV) et quelques résultats d'examen d'animaux issus du milieu

naturel (Athias-Binche, 1973; 1981) indiquent que les Uropodides sont essentiellement des biolytiques. Ils sont occasionnellement nécrophages, mais ils s'attaquent surtout à des cadavres frais. On ne rencontre pas de formes broyeur-détriticoles, c'est-à-dire que ce ne sont pas des décomposeurs au sens strict.

La plupart des Uropodides sont des suceurs de liquides (liquid-feeders) qui ne consomment que le suc de proies ou d'hyphes mycéliens (Athias-Binche, 1977c). La sécrétion de glandes dites « salivaires », qui débouche par le style salivaire du pédipalpe et parfois de la chélicère, permet une prédigestion extraorale des aliments. Chez ces espèces, le contenu du tractus digestif est optiquement vide; ces formes ne produisent pas de *feces*, mais des rejets liquides, comme j'ai pu le noter d'après des observations en élevage. Les produits métaboliques sont stockés dans les tubes de Malpighi qui font office de rein d'accumulation; le rendement d'assimilation est sans doute élevé.

Certaines formes consomment des organismes de petite taille (spores, bactéries, levures, algues) qu'elles ingèrent en entier. J'ai pu mettre en évidence par une méthode de marquage fluorescent (Aucamp, 1967) la présence d'algues vertes unicellulaires (*Chlorococcales* ?) dans le tube digestif de *Cilliba cassidea*, une espèce litiericole paléarctique (Athias, 1973). L'animal produit de petites crottes noirâtres analogues à celles de certains Collembolés. La présence de levures se détecte simplement par examen au microscope d'animaux éclaircis en acide lactique; j'ai pu en observer chez *Oodinychus alveolus*, espèce du sol de la Massane et *Pseudouropoda rubella* Athias-Binche, 1981, qui vit dans le bois mort.

Le tableau IV indique que des animaux conservés en élevage ont une faible spécificité alimentaire, ce qui n'est pas forcément le cas dans la nature. *Fuscuropoda marginata* par ex. consomme aussi bien de la bouillie, des larves, des Nématodes et même de la viande crue !

A la différence des Gamasides prédateurs qui sont très actifs, les Uropodides sont des animaux lents qui chassent à l'affût de petites proies peu mobiles, affaiblies ou blessées ou encore immobiles comme des œufs d'Arthropodes. De ce fait, les dépenses énergétiques dévolues à la nourriture sont faibles.

Dans certains cas, la nourriture semble être composée. *Neodiscopoma catalonica* et *Armaturopoda coriacea*, 2 espèces édaphiques de la Massane, n'acceptent des cadavres de Vers de terre qu'après leur colonisation par des moisissures. Il est alors difficile de déterminer la nature exacte de la nourriture. Par contre, ces mêmes espèces consomment rapidement des Collembolés fraîchement sacrifiés.

Dans tous les cas, les chélicères fines et longues des Uropodides ne leur permettent pas de broyer des matières très résistantes. *Polyaspinus patavinus* présente toutefois des chélicères plus robustes qui lui permettraient d'écraser et de blesser ses proies (Athias, 1975). Chez certaines espèces, comme *Aramaturoopoda coriacea*, le tendon actionnant le mors mobile de la chélicère porte un nodule qui s'enclenche dans une cavité du

Tabl. IV. — Régimes alimentaires de quelques espèces d'Uropodides (toutes les observations ont été faites en élevage).

Feeding habits of some uropodid species (only reared animals were observed).

Espèce	Famille	Biotope	Consommateurs secondaires (proies)	Autres régimes	Auteurs
<i>Uroseius novus</i>	Trachytoide <i>Polyaspinidae</i>	nids d'insectes sociaux	mouches écrasées		Neumann (1950) in Faasch (1967)
<i>Polyaspinus quadrangularis</i> n. sp.	»	édaphique	petits Acariens		Athias-Binche (1981)
<i>Polyaspis patavinus</i>	<i>Polyaspidae</i>	bois mort	petits Arthropodes		Johnston (comm. pers.) in Athias-Binche (1978)
<i>Uropoda</i> (?) <i>ovalis</i>	?	édaphique		bactéries, spores levures	Cummins (1898)
<i>Phaulotrachytes rakei</i>	Dinychoide <i>Prodinychiidae</i>	cavernicole	Nématodes		Valle (1954)
<i>Dynichus</i> sp.	»	édaphique		bactéries, Mucorale	Athias (1973)
<i>Cilliba cassidea</i>	Uropodoide <i>Cillibidae</i>	édaphique		algues vertes (Chlorococcales)	Athias (1973)
<i>Trichocylliba comata</i>	»	myrmécophile	ectoparasite sur <i>Lasius mixtus</i>		Trouessart (1902)
<i>Uroactinia anchor</i>	<i>Uropodidae</i>	élevage de Polychètes (appâts de pêche) Annélides	Vers blessés	bouillie de farine et de levures	Stone & Ogles (1953) Miura (1967)
<i>Fuscuropoda obnoxia</i>	<i>Uropodidae</i>	édaphique		feuilles de légumes	Reuter (1905) in Faasch (1967) Karg (1963)
<i>F. marginata</i>	»	édaphique coprophile		bouillie de farine et de levures	Krasinskaya (1961)
<i>F. marginata</i>	»	»	Nématodes, Enchytréides larves d'Arthropodes, viande		Faasch (1967)
<i>F. marginata</i>	»	»	Acaridides		Robde (1959)
<i>Uropoda</i> (?) <i>tarsale</i>	»	édaphique		cadavres	Dunger (1964) in Faasch (1967)
<i>Dendrouropoda vallei</i>	»	supralittoral	Arthropodes affaiblis, larves		Schuster (1979)
<i>Urosternella neptuni</i>	?	»	»		»
<i>Trachyuropoda coccinea</i>	<i>Trachyuropodidae</i>	myrmécophile		débris de fourmi- lière, bois pourri en poudre	Krasinskaya (1961)
<i>Discopoma</i> sp.	»	édaphique	hyphes et extraits		Farahat (1966)
<i>Neodiscopoma catalonica</i> n. sp.	»	édaphique	Vers et Arthropodes blessés	cadavres et moisissures	Athias-Binche (1981)
<i>Oodinychus janeti</i>	<i>Urodinychiidae</i>	myrmécophile		débris de feuilles de fourmi- lière	Krasinskaya (1961)
<i>Leiodinychus krameri</i>	»	denrées conservées	Nématodes, oeufs de mouche		Radinovsky (1965)
<i>Armaturpoda coriacea</i>	»	édaphique	Vers et Arthropodes	cadavres et moisissures	Athias-Binche (1981)
<i>Urodiaspis</i> sp.	<i>Urodiaspidae</i>	édaphique		hyphes et extraits	Farahat (1966)
<i>U. tecta</i>	»	»		hyphes et extraits (<i>Phoma</i> sp.)	Athias (1973)
<i>Olodiscus minimus</i>	?	»		»	»
<i>Phaullocylliba orbicularis</i>	?	édaphique et coprophile	Nématodes	hyphes et spores	Faasch (1967)
<i>Uroplutella minutissima</i>	<i>Oplutinae</i>	myrmécophile		débris de feuilles de fourmi- lière, poudre de bois pourri	Krasinskaya (1961)
<i>U. paradoxa</i>	»	»		»	»
<i>Metagnyura carpatica</i>	<i>Matagnyellidae</i>	bois mort		bouillie de farine et levures	»

mors fixe lors de l'ouverture de la pince. La traction du tendon débloque le nodule et la pince se referme brutalement sectionnant ainsi les hyphes ou de petites proies (Evans, 1972).

Malgré une certaine diversité de régimes alimentaires, les Uropodides sont tous des biolytiques et ne consomment que des substances biochimiquement complexes, dont les éléments ont longuement transité le long des réseaux trophiques. Ils se situent par conséquent en fin de chaîne trophique dans le sous-système sol, ce qui en fait des animaux caractéristiques des biocénoses évoluées aux circuits énergétiques complexes. Ce caractère explique leur faible abondance dans les milieux naturels et leur sensibilité à la qualité des cycles biogéochimiques. Ils peuvent par contre être très nombreux dans les milieux biologiquement actifs comme certaines décharges, les fumiers ou certains déchets organiques.

4.5. Respirométrie

Les Uropodides sont des animaux assez peu actifs, à la démarche lente; leurs dépenses énergétiques sont donc limitées. On doit à Wood et Lawton (1973) des mesures de consommation d'oxygène chez différents Uropodides édaphiques.

Les Uropodides trachytoïdes paraissent avoir un métabolisme légèrement plus actif que celui des Uropodides Supérieurs (Tabl. V). Ce caractère peut être lié à la stratégie de protection passive des Uropodides Supérieurs, qui présentent un réflexe d'acinesse devant un

danger au lieu de fuir. Toutefois cette hypothèse doit être vérifiée car ils ne sont représentés dans cette expérience que par *Cilliba cassidea*. Chez les Gamasides prédateurs, les dépenses énergétiques sont 2 à 3 fois plus importantes (Tabl. V). En revanche, chez des Gamasides peu actifs comme *Epicrius mollis*, la consommation d'oxygène est voisine de celle des Uropodides.

Comparé à d'autres Acariens, le métabolisme des Uropodides se rapproche de celui des Oribates, Acariens décomposeurs et peu véloces pour la plupart (Tabl. VI). Les Actinédides (= Prostigmates) paraissent avoir un métabolisme plus élevé, mais c'est en fait un groupe très hétérogène. Le genre *Bdella*, un prédateur actif, a une consommation voisine de 1 000 $\mu\text{l/g/h}$ alors que le genre *Lorryia*, un phytophage, n'atteint que 500 $\mu\text{l/g/h}$.

Tabl. VI. — Taux moyen de la consommation d'oxygène par unité de poids (T : $\mu\text{l/g/h}$) à 10 °C et régime alimentaire le plus souvent représenté chez les adultes de 3 groupes d'Acariens (Oribatida, Gamasida, Actinedida). Matériel récolté dans une hêtraie d'Angleterre. (*) Exception faite du genre *Epicrius*, qui est peu véloce; (**) résultat très influencé par le genre *Bdella*, prédateur extrêmement actif dont la consommation est de 1 012 $\mu\text{l/g/h}$ (d'après Wood & Lawton, 1973).

Mean weight-specific respiratory rate ($T = \mu\text{l O}_2/\text{g/hr}$) at 10 °C and usual feeding habits of adults in three mite groups (Oribatida, Gamasida, Actinedida). Mites collected from a British beechwood. (*) Excepted the genus *Epicrius*, a slow moving mite. (**) Results strongly influenced by the genus *Bdella*, a very active predator, of which the respiratory rate reaches 1 012 $\mu\text{l O}_2/\text{g/hr}$ (after Wood & Lawton, 1973).

Groupe	T ($\mu\text{l/g/h}$)	Régime alimentaire principal
<i>Phthiracaridae</i>	102 \pm 98,3	phytophage, décomposeur
Autres Oribates	170,7 \pm 69,1	décomposeur <i>sensu lato</i>
Uropodides	171,4 \pm 52,8	créophage, décomposeur <i>s. l.</i>
Autres Gamasides	392,1 \pm 63,4	prédateurs (*)
Actinédides	706,3 \pm 273,1	prédateurs, décomposeurs <i>s. l.</i> (**)

Tabl. V. — Consommation d'oxygène chez 4 espèces d'Uropodides et 3 espèces de Gamasides prédateurs mesurée au ludion (cartésien diver) à 10 °C. B : poids individuel frais (μg); n : nombre d'individus observés; O_2 : consommation moyenne individuelle d'oxygène pour les n exemplaires observés ($\mu\text{l.ind/h.10}^{-3}$); T : taux spécifique de la consommation d'oxygène par unité de poids ($\mu\text{l/g/h}$); \pm : intervalle de confiance au seuil de 95 %; DN : deutonymphes; PN : protonymphes; L : larves (d'après Wood & Lawton, 1973).

Respiratory rates of 4 uropodid species and 3 predatory gamasids, using cartesian diver and measured at 10 °C. B : live weight (μg); n : number of individuals; O_2 : mean oxygen uptake ($\mu\text{l/animal/hr.10}^{-3}$); T : weight-specific oxygen uptake ($\mu\text{l/g/hr}$); \pm : 95 % confidence intervals; DN : deutonymph; PN : protonymph; L : larva (after Wood & Lawton, 1973).

Espèce	Stade	B μg	n	O_2 ($\mu\text{l/ind/h.10}^{-3}$)	T ($\mu\text{l/g/h}$)
<i>Cilliba cassidea</i>	δ	102.5	8	10.3 \pm 4.5	104.76 \pm 49.41
	\varnothing	97.1	9	10.9 \pm 2.1	113.17 \pm 22.55
	DN	52.2	6	8.4 \pm 3	174.5 \pm 105.11
	PN	26.6	8	7.9 \pm 3.3	298.43 \pm 129.71
	L	20.3	3	7.2 \pm 13.5	327.2 \pm 545.4
<i>C. minor</i>	\varnothing gravis	23.0	4	3.3 \pm 3.1	139.8 \pm 129.48
	\varnothing non gravis	11.3	5	2.2 \pm 0.7	189.6 \pm 25.07
<i>Polyaspinus cylindricus</i>	\varnothing gravis	22	3	5.8 \pm 3.7	265.3 \pm 192.2
	\varnothing non gravis	24	5	4.3 \pm 1.7	176.5 \pm 60.7
<i>Trachytes aegrosa</i>	\varnothing	23.8	8	5.2 \pm 2.5	210.68 \pm 82
	PN + DN	10.5	6	3.5 \pm 2.5	328.6 \pm 233.8
<i>Vegia serrata</i>	\varnothing	28.5	2	12.1 \pm 33.7	418.6 \pm 341
<i>Pergamasus crassipes</i>	\varnothing	340	10	132.33 \pm 22.3	391 \pm 62.55
<i>P. misellus</i>	\varnothing	15.8	3	9.8 \pm 4.8	614.8 \pm 72.07

5. CONCLUSIONS

Parmi les Acariens, les Uropodides constituent un groupe restreint; toutefois, des prospections ultérieures devraient faire découvrir une richesse spécifique insoupçonnée jusqu'à présent, notamment dans la zone néotropicale.

La majorité des Uropodides sont des formes libres du sol et de ses annexes. Quelques taxons colonisent les milieux humides, voire le domaine intertidal. Plusieurs lignées sont spécialisées au commensalisme avec des Insectes sociaux, mais contrairement aux autres Gamasides l'ectoparasitisme est rare.

La phorésie et le mode de fixation sur l'hôte sont des caractères remarquables du groupe. La présence de l'uostyle chez la deutonymphe est très rare chez les autres Gamasides et absente chez les Actinotriches. La

phorésie survient chez toutes les lignées et dépend essentiellement de phénomènes écologiques indépendants de la phylogénie.

Le groupe est morphologiquement très homogène et s'est certainement isolé très tôt du reste des Gamasides (Athias-Binche & Evans, 1981). Si l'on peut distinguer 3 groupes structuraux, les groupes trachytoïde, dinychoïde et uropodoïde, ces lignées sont liées par une évolution continue que l'on suit aisément, en particulier pour ce qui concerne les relations du gnathosome et des coxas I. Des Uropodides « Inférieurs » aux Uropodides « Supérieurs », les dimensions relatives des appendices et du gnathosome diminuent en même temps que se développe une stratégie de « protection passive » (sclérotisation progressive du corps, apparition de divers tectums). L'immobilité réflexe devient plus prononcée alors qu'elle est fugace chez les Uropodides trachytoïdes. Ces derniers paraissent tenus à une activité plus intense qui se traduit par un taux respiratoire plus élevé. La longueur relative des chélicères et leur minceur semblent constantes au sein du groupe. Elles ne peuvent s'attaquer qu'à des nourritures peu résistantes ou liquides.

Nos connaissances sur la biologie du groupe sont encore fragmentaires. Les Uropodides partagent avec beaucoup d'autres Acariens la cécité, qui est compensée par une chimio-sensibilité développée. L'effet répulsif de l'assèchement de l'atmosphère est commun à de nombreux organismes édaphiques; les Uropodides paraissent plus sensibles à cet égard que beaucoup d'autres Acariens.

L'accouplement, qui comporte une transmission active du spermatophore, est comparable à celui des autres Gamasides. C'est un comportement élaboré pour des Acariens; chez les Actinotriches au contraire, le spermatophore est souvent abandonné sur le substrat, la présence du mâle est facultative et la pariade sexuelle rare.

Les données de terrain et de laboratoire montrent que les Uropodides sont des formes uni- voire bivoltines. Le rôle particulier de la deutonymphé paraît propre au groupe; très résistante aux aléas mésologiques, elle paraît assurer la survie et, le cas échéant, la dissémination de l'espèce. L'œuf est fragile et ne constitue pas une forme de résistance. La femelle en produit au maximum une soixantaine, ce qui est peu pour des Arthropodes. Cette faible natalité place les Uropodides dans les K-stratégies.

La parthénogenèse, essentiellement télytoque, est répandue chez les Uropodides, comme chez beaucoup d'Acariens. Son avantage écologique paraît être principalement la suppression de l'occurrence de gènes peu compétitifs (Suomalainen *et al.*, 1976). Cette hypothèse paraît se vérifier chez les Uropodides: les espèces européennes à large répartition, comme *Olodicus minimus* et *Trachytes aegrota*, sont très généralement parthénogénétiques.

Les Uropodides paraissent avoir un bon rendement d'assimilation. Ils consomment surtout des nourritures biochimiquement élaborées, fréquemment ingérées sous forme liquide, dont la digestion fournit peu de déchets

figurés. C'est aussi le cas chez les Gamasides prédateurs, mais les Uropodides affectent moins de dépenses énergétiques à la recherche de la nourriture. Les formes qui consomment des aliments figurés, s'attaquent toujours à des éléments de petite taille (levures, bactéries, algues du sol, ...).

Les principales caractéristiques des Uropodides – métabolisme lent, stratégie démographique de type K, consommation de substances élaborées, comportement reproducteur complexe et morphologie évoluée – en font des Invertébrés ayant connu une longue évolution, écologiquement exigeants et placés en fin de chaîne trophique. Ces caractères impliquent qu'ils ne se rencontrent en abondance que dans des milieux eux-mêmes évolués, aux échanges énergétiques complexes et à diversité spécifique élevée. Les formes les plus spécialisées qui ont quitté le milieu édaphique se rencontrent de préférence dans des biotopes riches en matière organique en décomposition.

BIBLIOGRAPHIE

- ATHIAS, F., 1973. Utilisation d'un colorant fluorescent pour l'étude du contenu digestif d'Acariens Uropodides. Communication Soc. Acarologue Langue Française, Leyde 1973, ronéo., 5 pp.
- ATHIAS, F., 1975. Observations morphologiques sur *Polyaspis patavinus* Berlese, 1881 (Acariens: Uropodides). I. Morphologie de l'idiosoma au cours du développement postembryonnaire. *Acarologia*, 17 (3): 410-435.
- ATHIAS, F., 1976. Observations morphologiques sur *Polyaspis patavinus* Berlese, 1881. II. Morphologie et chétotaxie des appendices au cours du développement postembryonnaire. *Acarologia*, 18 (2): 194-216.
- ATHIAS-BINCHE, F., 1977a. Observations morphologiques au cours du développement postembryonnaire chez *Cilliba cassidea* (Hermann, 1804) (Anactinotriches: Uropodides). *Acarologia*, 18 (4): 575-593.
- ATHIAS-BINCHE, F., 1977b. Les relations de l'infra-capitulum et du coxa I chez quelques familles d'Uropodides (Acariens: Uropodides). *Acarologia*, 19 (1): 30-37.
- ATHIAS-BINCHE, F., 1977c. Données sur la niche écologique des Uropodides édaphiques (Acarina: Anactinotrichida). Exemple de la hêtraie de la Tillaie en forêt de Fontainebleau. In Soil Organisms as Components of Ecosystems. Proc. VIth Congr. Soil Zool. U. Lohm & T. Persson (eds), Ecol. Bull. Stockholm, 25: 36-44.
- ATHIAS-BINCHE, F., 1978. Etude quantitative des Uropodes édaphiques de la hêtraie de la Tillaie en forêt de Fontainebleau (Acariens, Anactinotriches). *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 15: 67-88.
- ATHIAS-BINCHE, F., 1977 paru en 1979. Etude quantitative des Uropodes (Acariens: Anactinotriches) d'un arbre mort de la hêtraie de la Massane. I. Caractères généraux du peuplement. *Vie Milieu*, 27 (2C): 157-175.
- ATHIAS-BINCHE, F., 1979a. Observations morphologiques sur *Allodinychus flagelliger* (Berlese, 1910) au cours du développement postembryonnaire (Acariens: Uropodides). *Acarologia*, 20 (1): 44-57.

- ATHIAS-BINCHE, F., 1979b. Etude quantitative des Uropodides (Acariens : Anactinotriches) d'un arbre mort de la hêtraie de la Massane. 2. Eléments démographiques d'une population d'*Allodinychus flagelliger* (Berlese, 1910). *Vie Milieu*, **28** (1C) : 157-175.
- ATHIAS-BINCHE, F., 1979c. Effects of some soil features on an uropodine mite community in the Massane forest (Pyrénées-Orientales, France). In *Recent advances in Acarology*, J.G. Rodriguez (ed.), Academic Press, New York, **1** : 567-573.
- ATHIAS-BINCHE, F., 1981. Contribution à la connaissance des Uropodides libres (Arachnides : Anactinotriches) de quelques écosystèmes forestiers européens. Thèse Doct. Etat, Université Paris VI, 308 pp.
- ATHIAS, F. et R. MIGNOLET, 1979. Colonisation de litières mono-spécifiques en décomposition par les Uropodides (Acariens : Anactinotriches) d'une forêt belge. In *Proc. 4th Congr. Acarology 1974*, E. Piffel (ed), Akademiai Kiado Budapest : 101-110.
- ATHIAS-BINCHE, F. et G.O. EVANS, 1981. Observations on the genus *Protodinychus* Evans, 1957 (Acari : Mesostigmata), with description of the male and phoretic deuteronymph. *Proc. Roy. Irish Acad.*, **81** B (4) : 25-36.
- AUCAMP, J.L., 1967. A fluorescence method for investigating the feeding behaviour of astigmatid mites associated with groundnuts. *Proc. 2nd Int. Congr. Acarology*; G.O. Evans (ed), Akademiai Kiado, Budapest : 573-575.
- BAKER, E.W. et G.W. WHARTON, 1952. An introduction to acarology. Macmillan, N.Y. : 462 pp.
- COMPTON, L. et G.W. KRANTZ, 1978. Mating behavior and related morphological specialization in the uropodine mite. *Caminella peraphora*. *Science*, **200** : 1300-1301.
- CUMMINS, H.A., 1898. On the food of Uropoda. *J. Linn. Soc. London* : 26.
- CURRY, J.P., 1979. The arthropod fauna associated with cattle manure applied as slurry to grassland. *Proc. Roy. Irish Acad.*, **79** B (2) : 15-27.
- ELZINGA, R.J., 1979. Evolution of the holdfast structures in *Planodiscus-Antennequesoma-Coxequesoma* complex of army ant mites. In *Recent advances in Acarology*; J.G. Rodriguez (ed); Academic Press, N.Y. **2**. 447-450.
- EVANS, G.O., 1957. An introduction to the british Mesostigmata (Acarina) with keys to families and genera. *Linn. Soc. J. Zool.*, **43** (291) : 203-259.
- EVANS, G.O., 1972. Leg chaetotaxy and the classification of the Uropodina (Acari : Mesostigmata). *J. Zool. Lond.*, **167** : 193-206.
- EVANS, G.O. et W.M. TILL, 1979. Mesostigmatic mites of Britain and Ireland (Chelicerata : Acari-Parasitiformes). An introduction to their morphology and classification. *Trans. Zool. Soc. London*, **35** (2) : 139-270.
- FAASCH, H., 1967. Beitrag zur Biologie der einheimischen Uropodiden *Uroobovella marginata* (C.L. Koch, 1839) und *Uropoda orbicularis* (O.F. Muller, 1776) und experimentelle Analyse ihres Phoresieverhaltens. *Zool. Jb. Syst.*, **94** (4) : 521-608.
- FARAHAT, A., 1966. Studies on the influence of some fungi on Collembola and Acari. *Pedobiologia*, **6** : 258-268.
- GHILAROV, M.S. et I. BREGETOVA, 1977 (en russe). Détermination des Acariens qui vivent dans le sol. Mesostigmata. *Inst. Zool. SSSR « Nauka »*, Leningrad : 718 pp.
- GRANDJEAN, F., 1936. Observations sur les Acariens (3^e sér.). *Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris*, 2^e sér. **8** : 84-91.
- GRANDJEAN, F., 1969. Stases. Actinopiline. Rappel de ma classification des Acariens en 3 groupes majeurs. Terminologie en soma. *Acarologia*, **11** (4) : 796-827.
- HAARLØV, N., 1957. Microarthropods from danish soils. Systematics. *Spolia Zool. Mus. Hauniensis*, **7** : 1-60.
- HAARLØV, N., 1960. Microarthropods from danish soils. Ecology, phenology. *Oikos*, suppl. **3** : 397-411.
- HAMMEN, L. (van der), 1976. Glossaire de la terminologie acarologique. 2. Opilioacarida. Junk. the Hague : 137 pp.
- HAMMEN, L. (van der), 1978. The evolution of the chelicerate life-cycle. *Acta Biotheor.*, **27** : 44-60.
- HAMMEN, L. (van der), 1979. Comparative studies in the Chelicerata. I. The Cryptognomae (Ricinulei, Architarbi and Anactinotrichida). *Zool. Verh., Leiden*, **174** : 1-62.
- KRANTZ, G.W., 1978. A manual of acarology. 2nd Edition. O.S.U. Book Store, Corvallis : 509 pp.
- KRASINSKAYA, A.L., 1961. (en russe). Caractères morphologiques et biologiques du développement postembryonnaire d'Uropodides de la région de Léningrad. *Parasit. Sbornik.*, **20** : 108-147.
- MIURA, T., 1967. The life history and the morphology of the earthworm mite *Uroactinia anchor* (Trouessart, 1902) (Acarina : Uropodidae) with preliminary ethological study of behavior. Ph. D. Thesis, North Carolina Univ. : 130 pp.
- PETRUNKEVITCH, A., 1949. A study of paleozoic Arachnidae. *Trans. Connecticut Acad. Sci.*, **37** : 69-315.
- RADINOVSKY, S., 1965a. The biology and ecology of granary mites of the Pacific Northwest. 3. Life history and development of *Leiodinychus krameri* (Acarina, Uropodidae). *Ann. Ent. Soc. Amer.*, **58** (3) : 259-267.
- RADINOVSKY, S., 1965b. The biology and ecology of granary mites of the Pacific Northwest. 4. Various aspects of behaviour of *Leiodinychus krameri* (Acarina, Uropodidae). *Ann. Ent. Soc. Amer.*, **58** (3) : 267-272.
- ROHDE, C.J., 1959. Studies on the biology of two mites species, predator and prey, including some effects of gamma radiation on selected developmental stages. *Ecology*, **40** : 572-579.
- SAVORY, T., 1964. Arachnida. Academic Press. London : 291 pp.
- SCHUSTER, R., 1979. Soil mites in the marine environment. In : *Recent advances in Acarology*, J.G. Rodriguez (ed.) Academic Press, N.Y. : 593-602.
- SELLNICK, M., 1926. Alguns novos Acaros (Uropodidae) myrmecophilos e termitophilos. *Arq. Mus. nac. Rio Jaceiro*, **26** : 29-56.
- SELLNICK, M., 1930. Eine neue Milbe von Martinique. *Zool. Anz.*, **91** (5/8) : 168-180.
- SELLNICK, M., 1941a. Milben von Fernando Poo. 13. Beitr. wissensch. Ergeb. Forsch. H. Heidmann nach Spanisch Guinea. *Zool. Anz.*, **136** : 221-228.
- SELLNICK, M., 1941b. Eine neue südamerikanische Milbe. *Zool. Anz.*, (13557/8) : 145-156.
- SELLNICK, M., 1945. Alte und neue Milbenarten. *Blat. f. Milbenkunde*, **15** (1) : 42-49.
- SELLNICK, M., 1954. Neue Milben aus Brasilien. I. *Chelonuropoda bispirata* nov. gen. nov. spec. (Acar. Urop.) *Dusenja*, **5** (3/4) : 195-208.
- SELLNICK, M., 1962. Eine neue Uropodiden-Art aus Brasilien (Acari). *Acarologia*, **4** (2) : 177-184.
- SELLNICK, M., 1963b. Karibisch Landmilben. I. Uropodina. *Stud. Fauna Curaçao. Carrib. isl.*, **16** : 1-58.

- SELLNICK, M., 1973. Karibisch Landmilben. II. Uropodina. *Stud. Fauna Curaçao. Carrib. isl.*, **43** : 143-171.
- STONE, P et G.D. OGLES, 1953. *Uropoda agitans*, a mite pest in commercial fishworms bed. *J. Econ. Ent.*, **46** : 711.
- SUOMALAINEN, E., A. SAURA et J. LOKKI, 1976. Evolution of parthenogenetic Insects. *Evol. Biol.*, **9** : 209-257.
- TROUESSART, E., 1902. Note sur les *Uropodinae* et descriptions d'espèces nouvelles. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **27** : 29-45.
- VALLE, A., 1954. Intorno alle sviluppo postembryonale di « *Phaulotrachytes rackei* ». *Comm. Pontifica. Acad. Sci. Vatican*, **16** (16) : 291-314.
- WOOD, T.G. et J.H. LAWTON, 1973. Experimental studies on the respiratory rates of mites (Acari) from beech-woodland leaf litter. *Oecologia (Berl.)* : **12** : 169-191.

Accepté le 25 mars 1981

RUNCINA FERRUGINEA KRESS 1977, ET PRUVOTFOLIA PSELLIOTES (LABBE, 1923) DANS LES EAUX IBÉRIQUES

J.A. ORTEA* et V. URGORRI**

* Laboratoire de Zoologie, Faculté de Biologie, Université d'Oviedo (Espagne)

** Laboratoire de Zoologie, Faculté de Biologie, Université de Santiago de Compostela (Espagne)

MOLLUSQUES
OPISTHOBRANCHES
EAUX IBÉRIQUES

RÉSUMÉ. – Deux espèces d'Opisthobranches sont signalées pour la première fois dans les eaux ibériques : *Runcina ferruginea* Kress 1977 récoltée seulement à Plymouth (Iles Britanniques) et *Pruvotfolia pselliotes* (Labbe, 1923) des côtes atlantiques françaises. Un bref commentaire à propos de quelques particularités morphologiques de celles-ci est ajouté.

MOLLUSCS
OPISTHOBRANCHS
IBERIAN WATERS

ABSTRACT. – Two Opisthobranchs species unknown to the Iberian waters, are recorded for the first time in this paper : *Runcina ferruginea* Kress, 1977, only found before at Plymouth (British Isles) and *Pruvotfolia pselliotes* (Labbe, 1923) from the French atlantic coast. A briefly comment about some of their morphology particularities is also given.

INTRODUCTION

Au cours des 6 dernières années nous avons réalisé, de façon périodique et continue, de nombreuses récoltes d'Opisthobranches le long des côtes de la Galice et des Asturies, Nord de l'Espagne. Au total, plus de 200 espèces ont été récoltées; nombre d'entre elles, nouvelles pour la science, ont fait l'objet de plusieurs publications (Ortea et Urgorri, 1978, 1979a, 1979b). Deux espèces – *Runcina ferruginea* et *Pruvotfolia pselliotes* – par leur rareté, ont retenu notre attention.

RUNCINA FERRUGINEA Kress 1977 (Fig. A)

Matériel. – Aguiño, Ría de Arousa (La Corogne) (42° 31' N; 9° 1' W), 14-XI-78; niveaux inférieurs de marée; un exemplaire de 3 mm de longueur capturé par remontée de plusieurs espèces d'algues rouges. Dans le même relevé il y avait 3 exemplaires de *Runcina coronata*.

Description. – Longueur totale, 3 mm; largeur, 0,9 mm; coloration du manteau, marron-rougeâtre

(rouge 101); pied ocre-orange (jaune 248); à la loupe binoculaire on observe dans ces deux zones un fin pointillé marron-foncé; il est plus dense au niveau du manteau qu'au niveau du pied où il est surtout concentré vers le bord.

La branchie, de coloration voisine de celle du pied, est légèrement plus jaunâtre que celui-ci et présente des points marrons aux extrémités.

C'est un animal limaciforme et sans tentacules dont le manteau a une forme allongée, semi-circulaire dans sa partie postérieure et la tête tronquée sur le front, avec une légère concavité. Contrairement à ce que Kress (1977) avait indiqué, le manteau de notre exemplaire n'est pas lisse, mais présente sur toute sa surface des rugosités très petites et irrégulières que l'on voit nettement à la loupe binoculaire. Quand l'animal est en mouvement ces rugosités prennent une disposition longitudinale par suite de l'étirement de la peau.

Il présente deux grands yeux visibles de façon diffuse à travers le tégument.

Dans la moitié postérieure dorsale on observe à travers la peau une tache allongée, marron foncé, qui correspond à la glande digestive. Kress (1977) constate

(*) Boursier de la Fondation Juan March, contribution n° 13.

aussi la présence de cette tache, mais uniquement sur les exemplaires de moins de 2 mm.

Le pied est allongé, avec le bord antérieur légèrement déprimé, et présente 2 petites expansions latérales au niveau de la tête. La queue occupe 1/5 de la longueur totale de l'animal; elle se rétrécit légèrement vers son extrémité qui est arrondie mais légèrement tronquée. Sous la partie postérieure droite du manteau il existe 3 petites branchies, qui, contrairement à ce que Kress (1977) avait observé, ne sont jamais visibles, même pendant la locomotion.

Afin de ne pas endommager le seul exemplaire dont nous disposons nous n'avons pas disséqué la radula ni les autres structures internes.

Discussion. — *R. ferruginea* est une espèce de description récente (Kress, 1977), qui n'avait jamais été signalée en dehors des Iles Britanniques.

Les exemplaires étudiés par Kress ont été trouvés dans le réservoir d'eau de mer du Marine Biological Laboratory à Plymouth, qui contenait des algues et des animaux de la zone mésolittorale supérieure.

Ultérieurement, le même auteur a eu l'occasion d'examiner un exemplaire dragué à 10 m de profondeur à Drake Rock (Plymouth Sound). Cette découverte a fait supposer l'existence possible d'une différence au niveau de l'habitat des deux espèces de *Runcina* (*R. coronata* et *R. ferruginea*). Grâce à notre capture dans la zone mésolittorale inférieure, en compagnie de 3 exemplaires de *R. coronata*, il apparaît que ces 2 espèces peuvent coexister au moins dans cette zone.

Connue uniquement par sa localité type (Plymouth, Iles Britanniques), cette espèce voit son aire de répartition s'élargir vers le sud et constitue la première citation pour les eaux ibériques.

PRUVOTFOLIA PSELLIOTES (Labbé, 1923) (Fig. B)

Matériel. — Oviñana (Asturies) (43° 30' N; 6° 15' W); 31-VIII-73, niveaux moyens de marée (MWL); 1 exemplaire de 20 mm, sous une pierre plate dans une flaque avec beaucoup d'*Anemonia sulcata*. Pedras Negras (Pontevedra) (42° 35' N; 8° 55' W); 19-VII-78; zone sublittorale; 1 exemplaire de 35 mm récolté à 0,5 m à marée basse sous une pierre en compagnie d'Ascidies (*Ciona intestinalis*) et de Bryozoaires encroûtants.

Description. — Le plus grand des exemplaires capturés mesurait 35 mm dont 9 correspondaient à la longueur de la queue. Corps et palpes des 2 exemplaires beiges excepté la zone dorsale à l'arrière des rhinophores sur l'aire cardiaque, qui prend une couleur châtain foncé avec de nombreux pointillés blancs. Pied et côtés blancs translucides avec un pointillé blanc opaque très fin et peu dense. Palpes très longs, robustes et effilés (1,5 mm pour l'exemplaire le plus grand); quand l'animal se déplace, leurs extrémités se tournent vers l'arrière. Tardy (1969) indique l'existence au niveau des palpes

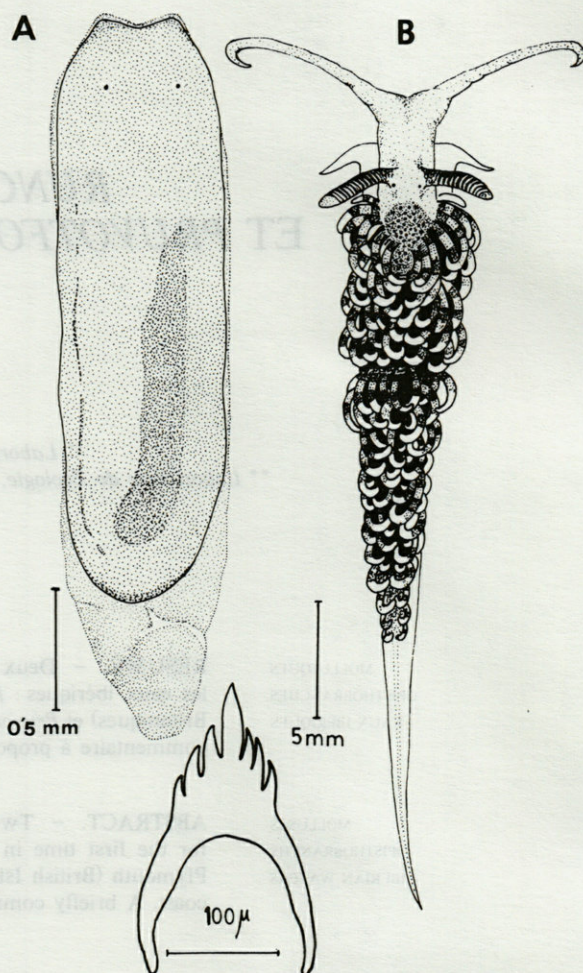


Fig. 1. — A : *Runcina ferruginea* Kress, 1977, vue dorsale; B : *Pruvotfolia pselliotes* (Labbé, 1923), vue dorsale et dent radulaire.

A : *Runcina ferruginea* Kress, 1977, dorsal view; B : *Pruvotfolia pselliotes* (Labbé, 1923), dorsal view and radular tooth.

d'un anneau moyen ocre, absent sur nos exemplaires. Rhinophores châtain-foncé, apex plus ou moins ocre, avec 28 petites lamelles légèrement géciculées dans l'exemplaire de 35 mm.

Il montre 8 groupes de papilles de chaque côté, disposées en rangées obliques dorso-latérales et dirigées vers l'arrière. Les papilles dorsales sont très longues, elles s'enroulent sur elles-mêmes et diffèrent de celles d'autres espèces de Facelinidae par la présence de plissements transversaux, qui permettent un allongement excessif quand l'animal est dérangé. Extérieurement, ils sont brunâtres ou brun-grisâtres avec deux larges anneaux blanchâtres ou ocres et l'apex ocre. En général on remarque sur les papilles une alternance de larges zones brunes et ocre clair, la base étant toujours sombre et l'apex clair. Intérieurement le diverticule hépatique est brunâtre et le cnidosac blanchâtre, ovoïde avec un apex très effilé.

Les papilles latérales sont petites. Selon Tardy (1969) il existe d'autres types de papilles qui apparaissent lors

de la période de maturité de l'animal. Ces papilles n'existent pas sur nos exemplaires et ceci laisse penser que la reproduction de cette espèce n'a pas lieu en été sur nos côtes.

La radula est unisériée, avec environ 20 dents de 250 μm et présente une forte cuspide moyenne et 3 ou 4 denticules de chaque côté.

Discussion. — Cette espèce avait été décrite par Labbé (1923) comme *Facelina pselliotes*, puis par Tardy (1969) comme appartenant à un nouveau genre, *Pruvotfolia*, basé sur l'existence, chez les adultes, d'une lame copulatrice non rétractile située derrière le premier groupe droit de papilles. Apparemment, cette lame, qui a récemment fait l'objet d'études approfondies (Clergier et Tardy, 1978), se développe uniquement en période de reproduction. Son absence chez nos exemplaires peut donc s'expliquer par le fait que cette espèce n'est pas sexuellement active sur nos côtes en été, période de la récolte.

Les seules données concernant le régime alimentaire de cette espèce (Tardy, 1969), montrent que dans les conditions d'élevage en laboratoire, l'animal accepte sans difficultés différents types d'Hydriaires (*Coryne vaginata*, *Clava squamata*, *Obelia geniculata*...) et refuse les Actinies. Les 2 exemplaires que nous avons récoltés vivaient dans des zones pauvres en Hydriaires et par conséquent nous sommes dans l'impossibilité de préciser le régime alimentaire dans les conditions naturelles.

En ce qui concerne la distribution géographique, *P. pselliotes* signalée uniquement des côtes atlantiques françaises, a été récoltée sur les côtes du Maroc (com-

munication personnelle de J. Tardy et H. Gantes). Rare sur notre littoral (2 exemplaires en 6 années d'échantillonnage continu), elle est signalée ici pour la première fois des eaux ibériques.

BIBLIOGRAPHIE

- CLERGIER, M.P. et J. TARDY. 1978. Etude histologique de la lame péniale de *Pruvotfolia pselliotes* (Labbé, 1923) (Mollusque Gastéropode Nudibranche). *Haliotis*, **9** (1) : 89-90.
- KRESS, A., 1977. *Runcina ferruginea* n.sp. (Cephalaspidea : Opisthobranchia : Gastropoda), a new runcinid from Great Britain. *J. ar. biol. Ass. U. K.*, **57** : 201-211.
- LABBÉ, A., 1923. Note préliminaire sur cinq espèces nouvelles d'Eolidiens de la station du Croisic. *Bull. Soc. Zool.*, **48** : 265-268.
- ORTEA, J.A. & V. URGORRI, 1978. El género *Doto* (Oken, 1815) en el Norte y Noroeste de España. *Bol. Estación Central Ecología*, **7** (14) : 73-92.
- ORTEA, J.A. & V. URGORRI, 1979a. Primera cita de *Hancockia uncinata* — (Hesse, 1872) (Gasteropoda; Nudibranchia) para el litoral ibérico. *Trabajos Compostelanos de Biología*, **8** : 79-86.
- ORTEA, J.A. & V. URGORRI, 1979b. Una nueva especie de *Onchidoris* (Moluscos, Opisthobranchios, Doridáceos) del Norte y Noroeste de España, *Onchidoris cerviñoi* n.sp. *Cah. Biol. Mar.*, **20** : 507-513.
- TARDY, J., 1969. Un nouveau genre de Nudibranche méconnu des côtes Atlantiques et de la Manche : *Pruvotfolia* (nov. g.) *pselliotes* (Labbé), 1923. *Vie Milieu*, **20** (2A) : 327-346.

Accepté le 29 janvier 1981

REMARKS ON THE GENUS *AFROLAOPHONTE* (CRUSTACEA, COPEPODA, HARPACTICOIDA)

Description of three new species

V. COTTARELLI and G. MURA

Institute of Zoology - University Roma

HARPACTICIDES INTERSTITIELS
AFROLAOPHONTE
NOUVELLES ESPÈCES

RÉSUMÉ. - Dans cet article trois nouvelles espèces de Copépodes Harpacticoïdes du genre *Afrolaophonte*, dont deux originaires des Iles Maldives et la troisième de Sierra Leone sont décrites. L'étude de ce matériel a souligné l'exigence d'une révision de la diagnose du genre à laquelle ont été apportés des changements qui vont être discutés dans le texte. Une clé des espèces connues jusqu'à présent, ainsi que des éléments sur la taxonomie, les affinités et la géonomie des espèces citées seront donnés.

INTERSTITIAL HARPACTICIDS
AFROLAOPHONTE
NEW SPECIES

ABSTRACT. - Three new species of the genus *Afrolaophonte* (Crustacea, Copepoda, Harpacticoidea) are listed and described; two are from the Maldive Islands, the third is from Sierra Leone. The data provided by the study of these three species necessitate a further review of the diagnosis of the genus and some changes, which are discussed together with some data on taxonomy and affinity of the species. Furthermore, a key to the species hitherto known is given.

In the present paper three new species of Harpacticoidea of the genus *Afrolaophonte* Chappuis (1960) are established and described; two of them were collected in interstitial littoral waters of the Maldive Islands, while the third one comes from interstitial waters of Sierra Leone. The results of our study on these specimens demonstrate the need for changes in the diagnosis of the genus; these will be given together with some remarks on the taxonomy and affinity of the discussed species. Besides, a key to the species of the genus hitherto known, is given together with some data on their geonomy.

small island of Dunidu (Male Atoll, Republic of Maldives, Indian Ocean).

Types. - Holotype: 1 female specimen prepared in polyvinyl-lactophenole on a slide, marked as *Afrolaophonte michaelae* ht. Paratypes: all the remaining specimens, some of them dissected, prepared in the same way, on slides marked as *Afrolaophonte michaelae* pt. and numbered from 2 to 19. All of them are part of the collection of the authors, in the Institute of Zoology, University of Rome.

Diagnosis. A small-sized species, with six-segments in first antenna, and sub-rectangular short furca; exopodite of P2 fused with basipodite; endopodite absent; exopodite of P3 fused with basipodite; endopodite fused with basipodite and reduced; P4 with two-segmented exopodite, endopodite fused with basipodite; baseoendopodite of P5 with 3 setae on its inner side, exopodite with 4 setae.

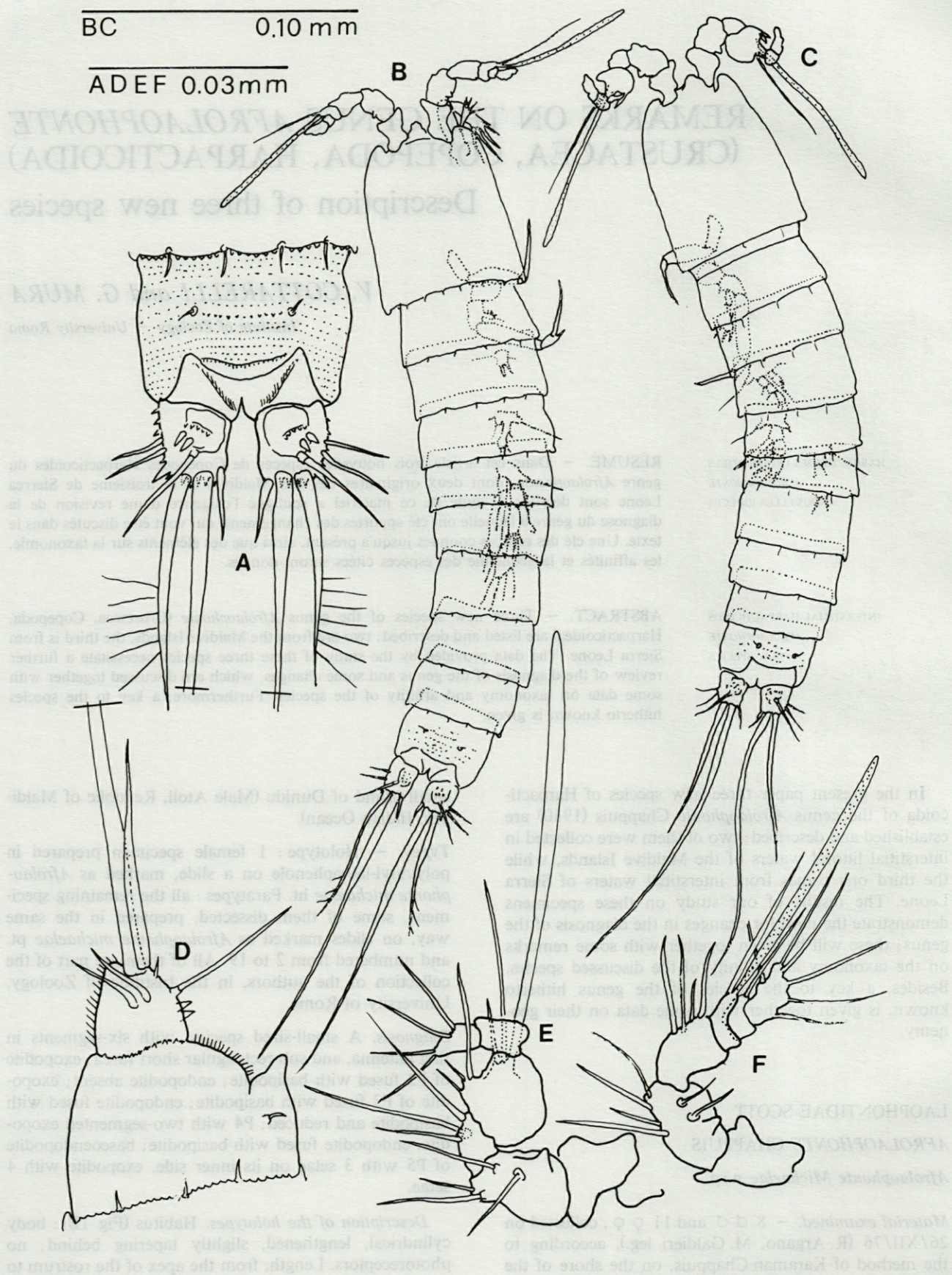
LAOPHONTIDAE SCOTT

AFROLAOPHONTE CHAPPUIS

Afrolaophonte Michaelae n.sp.

Material examined. - 8 ♂♂ and 11 ♀♀, collected on 26/XII/76 (R. Argano, M. Galdieri leg.), according to the method of Karaman-Chappuis, on the shore of the

Description of the holotypes. Habitus (Fig. 1B): body cylindrical, lengthened, slightly tapering behind; no photoreceptors. Length, from the apex of the rostrum to



the distal margin of the anal operculum, 0,238 mm. Distal dorsal margin of the somites with thin denticles; ventral surface covered with thin setae, also on the distal edge. 1st antenna (Fig. 1F) with 6-segments; 1st article without ornamentation; 2nd article with an exolateral sharply pointed apophysis; 4th article with a long sensillum and a seta; (for further details about ornamentation and morphology see illustrations). Rostrum (Fig. 2S) rounded. 2d antenna (Fig. 2M) coxa and allobasipodite without ornamentation; single exopodite with 4 setae; endopodite with 6 apical setae, 3 geniculate and 3 spiniform setae, another spiniform seta sub-apical. Mandible (Fig. 2H): palp consisting of a short article with 2 apical setae; pars molaris with 2 teeth and an indented lamina apically. Maxillula (Fig. 2F): arthrite of praecoxa with 2 apical curved spines; coxa with an apical seta; basipodite with 3 setae on its apex, the innermost more developed; exopodite formed by a small article with a thin seta. Maxilla (Fig. 26): with 2 cylindrical endites, the proximal one with an apical plumose seta, the 2nd one with 2 setae; basipodite running out into a sharp-pointed claw. Maxillipede (Fig. 2T). P1 (Fig. 2A): coxa with lateral outer margin indented; basipodite with 2 spiniform setae inserted near the exopodite, which is one-segmented, provided with 2 apical setae and 4 small setae on its outer lateral margin; well

developed two-segmented endopodite: 1st article lengthened, without ornamentation; 2nd article short, distally provided with 2 small spines and a sharp-pointed claw. P2 (Fig. 2C): reduced, basipodite with an outer-lateral seta on the tip of a short projection; one segmented exopodite fused with the basipodite and provided with an apical seta and 2 sub-apical; endopodite absent. P3 (Fig. 2D): projection bearing the lateral seta of the basipodite more developed; exopodite consisting of a rectangular article partially fused with the basipodite, with 2 apical setae, a 3rd one on the outer distal corner, and a 4th one, the longest, on the outer margin at 2/3 of the total length; endopodite represented by a small tubercle fused with the basipodite, bearing a thin seta on its tip. P4 (Fig. 2I): basipodite as in P3, but the outer seta is longer; 2 segmented exopodite, not fused with basipodite: the 1st article bears a seta on its outer distal margin, the 2nd article is provided with 3 distal setae; endopodite represented by an article not much longer than the 1st article of the corresponding exopodite, fused with the basipodite and provided with 2 apical setae. P5 (Fig. 2L): baseoendopodite laminar, nearly triangular in form, as long as the halfth of the exopodite, ornamented with 1 outer-lateral and 3 inner setae, 2 apical while the 3rd one sub-apical, of different length. Exopodite nearly quadrangular with 2 apical

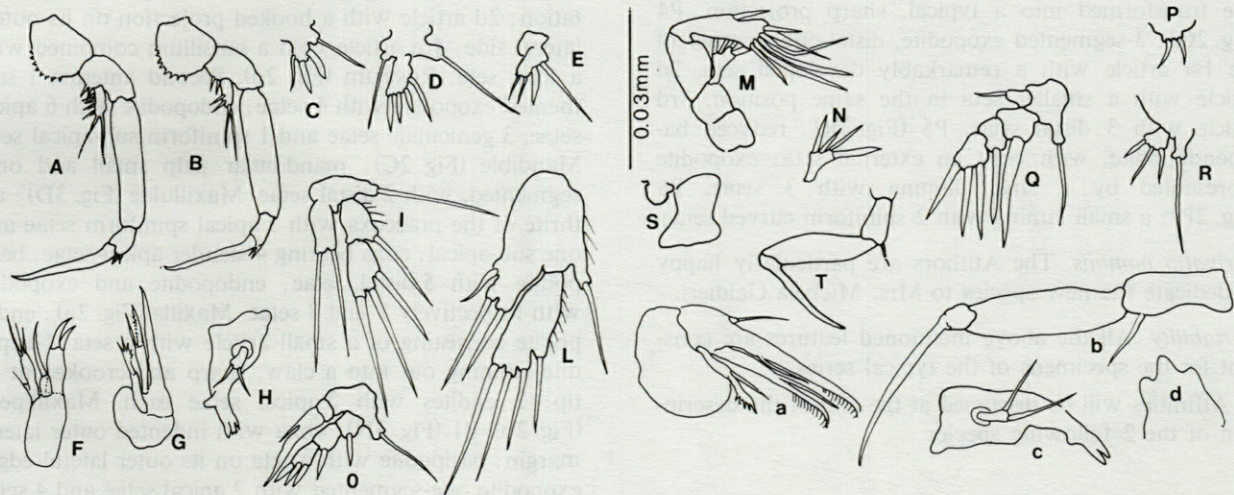


Fig. 2. — *Afrolaophonte michaelae* n.sp. Holotypus ♀ : A, C, D, F, G, H, I, L, M, N, S, T. Paratypus ♂ : B, E, O, P, Q, R. *Afrolaophonte aequatorialis* n. sp. Holotypus ♀ : a, b, c, d. A : P1, B : P1, C : P2, D : P3, E : P2, F : first maxilla; G : second maxilla; H : mandible; I : P4, L : P5, M : second antenna; N : exopodite of the second antenna; O : P3, Q : P4; R : P5; S : rostrum; T : maxillipede. a : second maxilla; b : maxillipede; c : mandible; d : rostrum.

Afrolaophonte michaelae n.sp. Holotypus ♀ : A, C, D, F, G, H, I, L, M, N, S, T. Paratypus ♂ : B, E, O, P, Q, R. *Afrolaophonte aequatorialis* n. sp. Holotypus ♀ : a, b, c, d. A : P1, B : P1, C : P2, D : P3, E : P2, F : 1^{re} maxille; G : 2^{me} maxille; H : mandibule; I : P4, L : P5, M : 2^{me} antenne; N : exopodite de la 2^{me} antenne; O : P3, Q : P3; P : P6; Q : P4; R : P5; S : rostrum; T : maxillipède. a : 2^{me} maxille; b : maxillipède; c : mandibule; d : rostre.

Fig. 1. — *Afrolaophonte michaelae* n.sp. Holotypus ♀ : A, B, D, F. Paratypus ♂ : C, E. A : last abdominal somite with furca, dorsal; B : habitus; C : habitus; D : last abdominal somite with furca, lateral; E : first antenna; F : first antenna.

Afrolaophonte michaelae n.sp. Holotypus ♀ : A, B, D, F. Paratypus ♂ : C, E. A : dernier segment abdominal et furca, vue dorsale; B : habitus; C : habitus; D : dernier segment abdominal et furca, vue latérale; E : 1^{re} antenne; F : 1^{re} antenne.

setae, a 3rd one sub-apical outer, and a 4th one on the outer lateral margin at 3/4 of the total length. Anal operculum (Fig. 1A). Furcal rami (Fig. 1A): nearly as long as one half of the last abdominal somite; dorsally they look nearly rectangular in shape, while laterally they are tapering toward the apex; dorsal surface provided with a seta combined with 2 spines; proximally a row of slender tubercles is arranged transversally; on the outer-lateral margin are ranged several spinules and 2 setae at about 1/2 of the total length; on the distal outer corner occurs a stronger spine; the main apical seta is combined with a thin, small seta on the inner distal corner and with a strong, plumose seta on the distal outer corner; below, the distal margin is provided with spinules.

Description of the male. Habitus (Fig. 1C); smaller than the female: 0,223 mm of length. Rostrum, antenna, oral appendages, ornamentation of the somites, P2, anal operculum and furca as in the female. Antennula (Fig. 1E) 6-segmented, the 4th article, enlarged and rounded, bears a sensillum more developed than in the female. P1 (Fig. 2B): differ from those of the female because of the chaetotaxy of the exopodite, which is provided with 4 setae. P2 (Fig. 2E). P3 (Fig. 20): 3-segmented exopodite, last article with 3 distal setae; endopodite transformed for mating, 2-segmented; the basal article short, without ornamentation; the second one transformed into a typical, sharp projection. P4 (Fig. 2Q): 3-segmented exopodite, distal-outer corner of the 1st article with a remarkably developed seta, 2d article with a smaller seta in the same position, 3rd article with 3 distal setae. P5 (Fig. 2R): reduced baseopodite, with only an external seta; exopodite represented by a small lamina with 3 setae. P6 (Fig. 2P): a small lamina with 2 spiniform curved setae.

Derivatio nominis. The Authors are particularly happy to dedicate the new species to Mrs. Michela Galdieri.

Variability. All the above mentioned features are constant for the specimens of the typical series.

Affinities will be discussed at the end of the description of the 2 following species.

Afrolaophonte aequatorialis n.sp.

Material examined. – 11 ♂♂, 6 non ovigerous ♀♀, 1 ovigerous ♀ (2 eggs) collected on 28/XII/76 (R. Argano, M. Galdieri leg.) according to the method indicated by Karaman-Chappuis, on the shore of the

small island of Furana-Fushi (Male Atoll, Republic of Maldives, Indian Ocean).

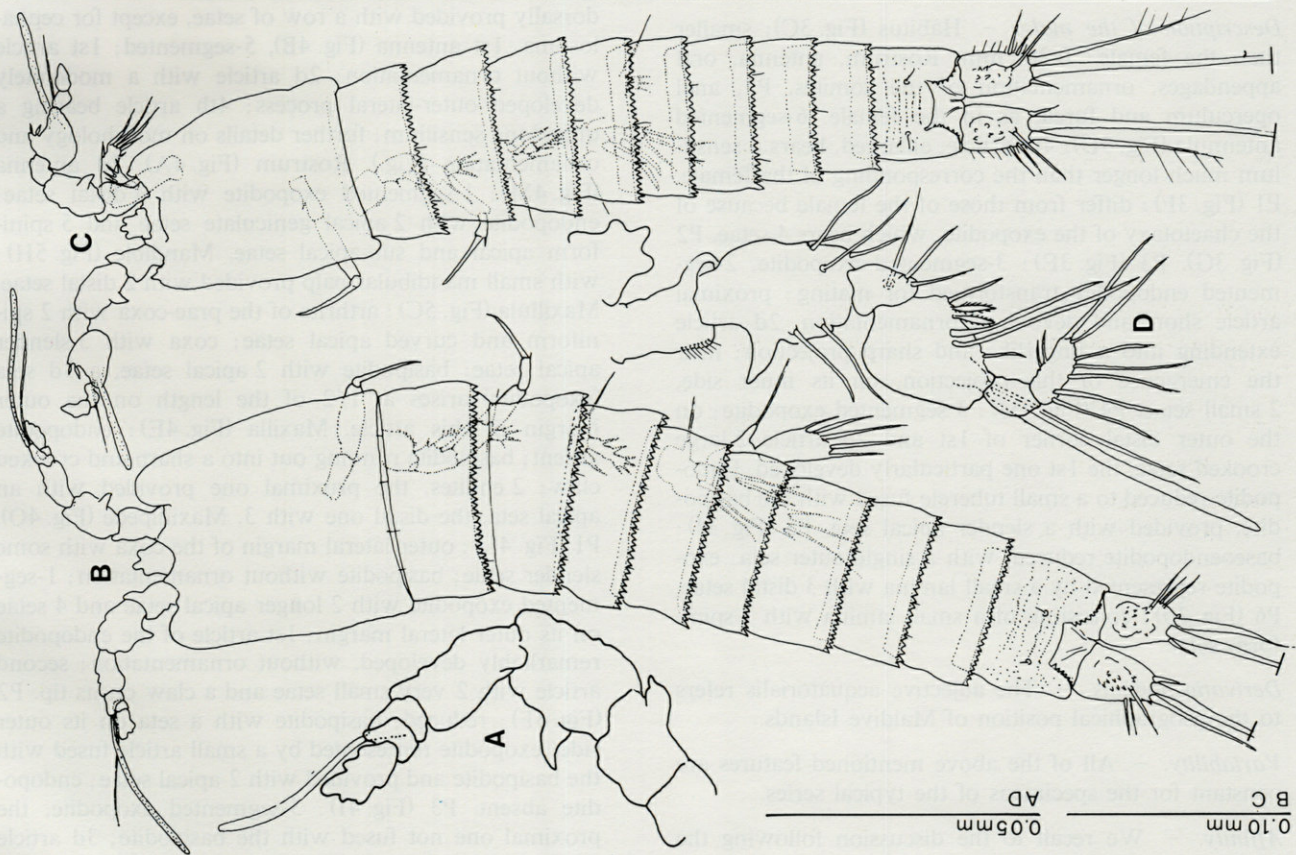
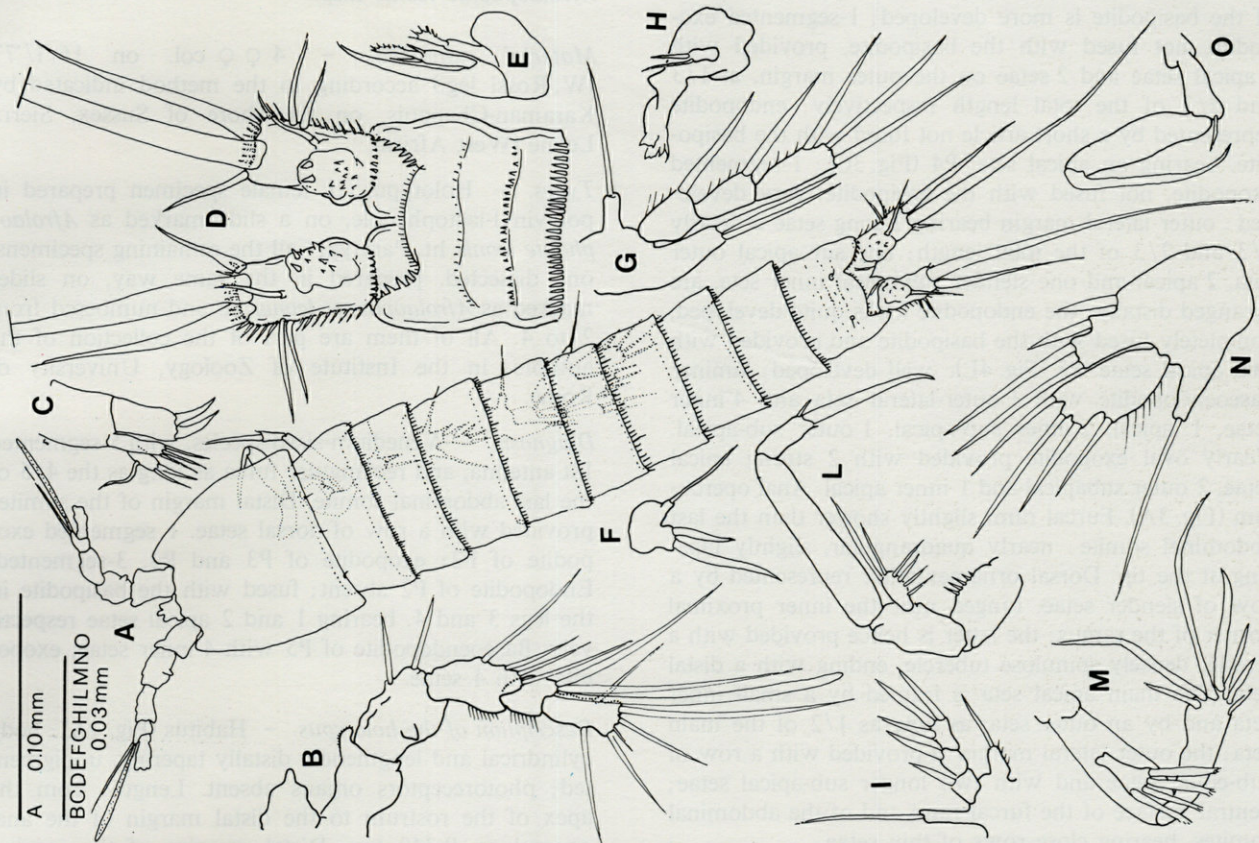
Types. – Holotypus: 1 female specimen, prepared in polyvinyl-lactophenole, on a slide marked as *Afrolaophonte aequatorialis* ht. Paratypes: all the remaining specimens, some of them dissected, prepared in the same way, on slides marked as *Afrolaophonte aequatorialis* pt. and numbered from 2 to 18. All of them are part of the collection of the Authors, in the Institute of Zoology, University of Rome.

Diagnosis. – A large species, with 6-segmented 1st antenna and furca dorsally tapering, as long as the 4/5 of the last abdominal somite. Distal margin of the somites markedly indented dorsally. 1-segmented exopodite in the legs: P2, P3 and P4; endopodite of P2 absent; endopodite of P3 represented by a single with an apical seta, endopodite of P4 fused with the basipodite. Baseopodite of P5 provided with 4 inner setae, exopodite with 5 setae.

Description of the holotypus. – Habitus (Fig. 3B): body cylindrical, lengthened, tapering behind, unpigmented, with no photoreceptors. Length (from the apex of the rostrum to the distal margin of the anal operculum) 0,420 mm. Distal margins of the somites dorsally very indented, except in the cephalosoma. 1st antenna consisting of 6 articles (Fig. 3A); 1st article without ornamentation; 2d article with a hooked projection on its outer-lateral side; 4th article with a sensillum combined with a long seta. Rostrum (Fig. 2d). Second antenna 1-segmented exopodite with 4 setae; endopodite with 6 apical setae, 3 geniculate setae and 1 spiniform sub-apical seta. Mandible (Fig. 2C): mandibular palp small and one-segmented, with 2 distal setae. Maxillulae (Fig. 3D): arthrite of the praecoxa with 5 apical spiniform setae and one sub-apical; coxa bearing 4 slender apical setae; basipodite with 5 distal setae; endopodite and exopodite with respectively 2 and 3 setae. Maxilla (Fig. 2a): endopodite consisting of a small article with a seta; basipodite running out into a claw, sharp and crooked at its tip; 2 endites with 2 apical setae each. Maxillipede (Fig. 2b). P1 (Fig. 3N): coxa with indented outer lateral margin; basipodite with a seta on its outer lateral edge; exopodite one-segmented with 2 apical setae and 4 setae on the outer-lateral margin; endopodite remarkably developed, 2-segmented; 1st article without ornamentation, 2d article with 2 slender spiniform setae and a « claw » distally. P2 (Fig. 3H): reduced, basipodite with an outer lateral seta, 1-segmented exopodite not fused with basipodite, provided with 4 setae; endopodite ab-

Fig. 3. – *Afrolaophonte aequatorialis* n.sp. On the left, Holotypus ♀: A, B. Paratypus ♂: C, D. A: first antenna; B: habitus; C: habitus; D: first antenna. On the right, Holotypus ♀: A, B, C, D, H, L, N. Paratypus ♂: E, F, G, I, M, O. A: anal operculum and furca; B: P3; C: P4; D: first maxilla; E: P3; F: P1; G: P2; H: P2; I: P5; L: P5; M: P4; N: P1; O: P6.

Afrolaophonte aequatorialis n.sp. A gauche, Holotype ♀: A, B. Paratype ♂: C, D. A: première antenne; B: habitus; C: habitus; D: première antenne. A droite, Holotype ♀: A, B, C, D, H, L, N. Paratype ♂: E, F, G, I, M, O. A: operculum anal et furca; B: P3; C: P4; D: première maxille; E: P3; F: P1; G: P2; H: P2; I: P5; L: P5; M: P4; N: P1; O: P6.



sent. P3 (Fig. 3B): the projection bearing the outer seta of the basipodite is more developed; 1-segmented exopodite, not fused with the basipodite, provided with 4 apical setae and 2 setae on the outer margin, at 1/3 and 2/3 of the total length respectively; endopodite represented by a short article not fused with the basipodite, bearing an apical seta. P4 (Fig. 3C): 1-segmented exopodite, not fused with the basipodite, very developed: outer lateral margin bearing 2 long setae at nearly 1/3 and 2/3 of the total length; one sub-apical outer seta, 2 apical and one slender sub-apical inner seta, are arranged distally; the endopodite looks quite developed, completely fused with the basipodite and provided with two apical setae. P5 (Fig. 4L): well developed; laminar baseoendopodite with 1 outer-lateral seta and 4 inner setae, 1 apical, 2 inner sub-apical, 1 outer sub-apical. Nearly oval exopodite provided with 2 strong apical setae, 2 outer subapical and 1 inner apical. Anal operculum (Fig. 3A). Furcal rami slightly shorter than the last abdominal somite: nearly quadrangular, slightly tapering at the tip. Dorsal ornamentation represented by a row of slender setae, ranged near the inner proximal corner of the ramus; the latter is hence provided with a strong, densely spinulose tubercle, ending with a distal seta. The main apical seta is framed by a small inner seta and by an outer seta, as long as 1/2 of the main seta; the outer lateral margin is provided with a row of sub-equal setae and with two longer sub-apical setae; ventral surface of the furcal rami and of the abdominal somites, bearing close rows of thin setae.

Description of the male. – Habitus (Fig. 3C); smaller than the female: 0,360 mm. Rostrum, antenna, oral appendages, ornamentation of the somites, P2, anal operculum and furca, as in the female. 6-segmented antennula (Fig. 3D); 4th article, enlarged, bears a sensillum much longer than the corresponding of the female. P1 (Fig. 3F): differ from those of the female because of the chaetotaxy of the exopodite, which bears 4 setae. P2 (Fig. 3G). P3 (Fig. 3E): 3-segmented exopodite, 2-segmented endopodite transformed for mating: proximal article short and devoid of ornamentation, 2d article extending into a fingerlike and sharp projection; near the emergence of this projection, on its inner side, 2 small setae. P4 (Fig. 3M): 3-segmented exopodite; on the outer distal corner of 1st and 2d article 2 large crooked setae, the 1st one particularly developed. Endopodite reduced to a small tubercle fused with the basipodite, provided with a slender apical seta. P5 (Fig. 3J): baseoendopodite reduced, with a single outer seta; exopodite represented by a small lamina with 3 distal setae. P6 (Fig. 30): consisting of a small lamina with 2 spiniform setae.

Derivatio nominis. – The adjective *aequatorialis* refers to the geographical position of Maldive Islands.

Variability. – All of the above mentioned features are constant for the specimens of the typical series.

Affinity. – We recall to the discussion following the description of the 3d species.

Afrolaophonte leonis n.sp.

Material examined. – 4 ♀♀ col. on 16/I/77 (W. Rossi leg.) according to the method indicated by Karaman-Chappuis, on the shore of Sussex, Sierra Leone (West Africa).

Types. – Holotypus: 1 female specimen prepared in polyvinyl-lactophenole, on a slide marked as *Afrolaophonte leonis* ht. Paratypes: all the remaining specimens, one dissected, prepared in the same way, on slides marked as *Afrolaophonte leonis* pt. and numbered from 2 to 4. All of them are part of the collection of the authors, in the Institute of Zoology, University of Rome.

Diagnosis. – A medium-sized species, with 5-segmented 1st antenna, and rectangular furca as long as the 4/5 of the last abdominal somite. Distal margin of the somites provided with a row of dorsal setae. 1 segmented exopodite of P2; exopodite of P3 and P4, 3-segmented. Endopodite of P2 absent; fused with the basipodite in the legs 3 and 4, bearing 1 and 2 apical setae respectively. Baseoendopodite of P5 with 4 inner setae, exopodite with 4 setae.

Description of the holotypus. – Habitus (Fig. 4A): body cylindrical and lengthened, distally tapering, unpigmented; photoreceptors organs absent. Length, from the apex of the rostrum to the distal margin of the anal operculum, 0,340 mm. Distal margins of the somites dorsally provided with a row of setae, except for cephalosoma. 1st antenna (Fig. 4B), 5-segmented; 1st article without ornamentation; 2d article with a moderately developed outer-lateral process; 4th article bearing a quite long sensillum; further details on morphology and ornamentation (Fig.). Rostrum (Fig. 4A). 2d antenna (Fig. 4M): 1-segmented exopodite with 4 distal setae; endopodite with 2 apical geniculate setae and 5 spiniform apical and sub-apical setae. Mandible (Fig. 5H): with small mandibular palp provided with 2 distal setae. Maxillula (Fig. 5C): arthrite of the prae-coxa with 2 spiniform and curved apical setae; coxa with 3 slender apical setae; basipodite with 2 apical setae, a 3d seta (exopodite) arises at 1/2 of the length on the outer margin of this article. Maxilla (Fig. 4E): endopodite absent; basipodite running out into a sharp and crooked claw; 2 endites, the proximal one provided with an apical seta, the distal one with 3. Maxillipede (Fig. 4O). P1 (Fig. 4L): outer-lateral margin of the coxa with some slender setae; basipodite without ornamentation; 1-segmented exopodite with 2 longer apical setae and 4 setae on its outer lateral margin; 1st article of the endopodite remarkably developed, without ornamentation; second article with 2 very small setae and a claw on its tip. P2 (Fig. 5F): reduced; basipodite with a seta on its outer side; exopodite represented by a small article fused with the basipodite and provided with 2 apical setae; endopodite absent. P3 (Fig. 4I): 3-segmented exopodite, the proximal one not fused with the basipodite; 3d article with 3 distal setae; endopodite represented by a small

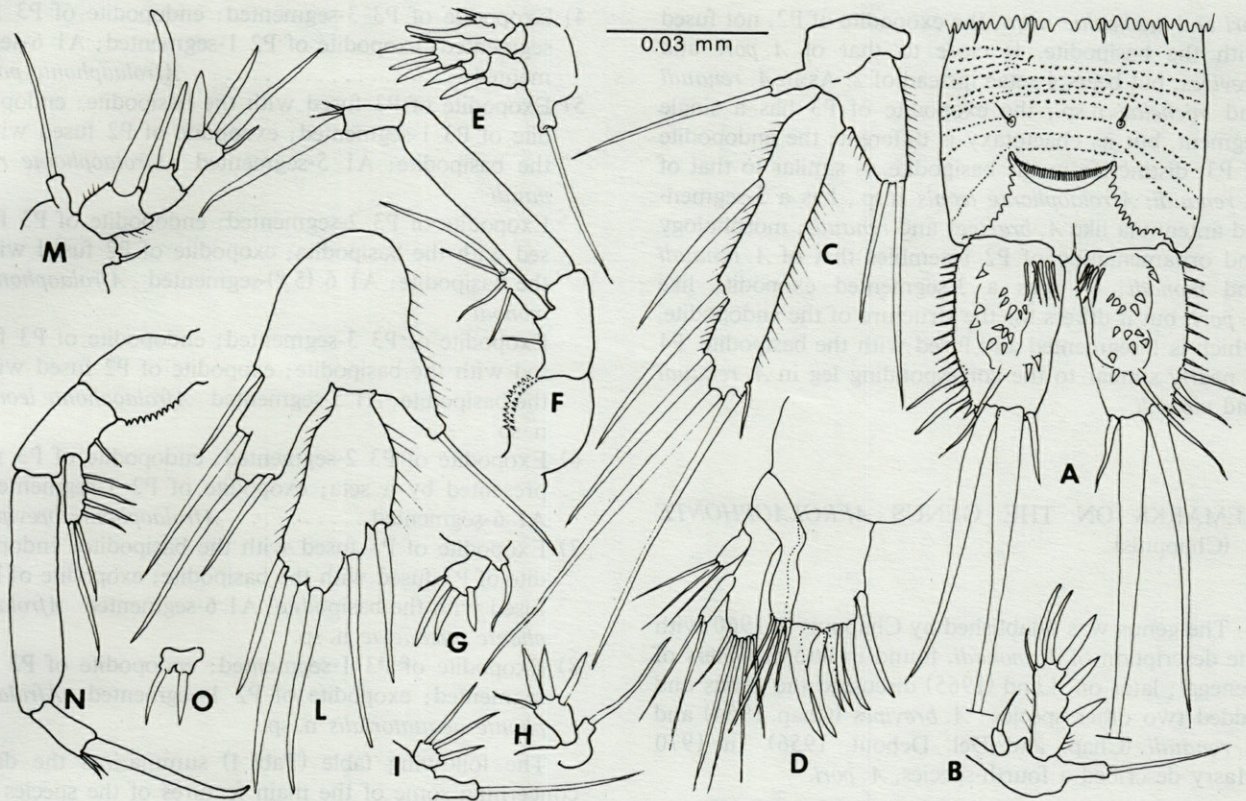


Fig. 4. — *Afrolaophonte leonis* n.sp. Holotypus ♀ : A-O. A : habitus; B : first antenna; C : first maxilla; D : anal operculum and furca; E : second maxilla; F : P2; G : P4; H : mandibule; I : P3; L : P1; M : second antenna; N : P5; O : maxillipede.

Afrolaophonte leonis n.sp. Holotypus ♀ : A-O. A : habitus; B : première antenne; C : première maxille; D : operculum anal et furca; E : 2^e maxille; F : P2; G : P4; H : mandibule; I : P3; L : P1; M : 2^e antenne; N : P5; O : maxillipède.

article fused with the basipodite, bearing a seta on its tip. P4 (Fig. 4G): quite developed 3-segmented exopodite; 1st article not fused with the basipodite, 3d one with 3 distal setae. Endopodite fused with the basipodite, with 2 apical setae and longer than the 1st article of the corresponding exopodite. P5 (Fig. 4N): the laminar baseoendopodite bears, in addition to the outer lateral seta usually present, 4 setae on the inner side of the exopodite, 2 apical and 2 on the inner lateral margin. Exopodite, nearly oval, with 3 apical setae and 1 sub-apical on the outer side. Anal operculum (Fig. 4D): convex distal margin with a row of thin setae. Furcal rami (Fig. 4D): dorsally they look nearly rectangular, not tapering toward the apex. Dorsal surface with several spines on a quite developed tubercle, and a seta; distal margin with 3 setae: of these the middlemost is the longest one; 2 other setae arise at 3/4 of the total length of the outer lateral margin, where is also arranged a row of small setae, which reaches the distal margin beneath the 3 apical setae. The length of the furcal rami does not exceed the 4/5 of the last abdominal somite; all these appendages are provided on their ventral surface with very close series of thin setae, ranged transversally, just like in the abdominal somites. *Males unknown.*

Derivatio nominis. — This new species is named after the African Republic of Sierra Leone, where it has been discovered.

Affinities. — *Afrolaophonte michaelae* n.sp. has a 6-segmented antennula just like *A. monodi pori* and *aequatorialis* n.sp.; the leg 2 of this species has the same structure as *A. renaudi*, *monodi* and *leonis* n.sp., but the exopodite of *A. michaelae* bears 3 setae, while in the above-mentioned species, only 2 setae occur on it; P3 is like that of *A. renaudi* and *aequatorialis* n.sp., but it is easy to distinguish because of the form and chaetotaxy of the exopodite, and because of the fusion of the latter with the basipodite. The 2-segmented exopodite of P4, is similar to that of *A. brevipes*, but it differs because of the chaetotaxy of its second article and by the fusion between the endopodite and the basipodite. The inner part of the baseoendopodite of P5, is provided with 3 setae, in contrast to all the other known species of the genus, where 4 setae are present.

Morphology and ornamentation of the furcal rami are similar to conditions in *A. brevipes*. *Afrolaophonte aequatorialis* n.sp. differs from the other species of the genus for the morphology of P4, which has a 1-segmented exopodite; antennula is 6-segmented as in *A. monodi*

pori and *michaelae* n.sp.; the exopodite of P2, not fused with the basipodite, is close to that of *A. pori* and *brevipes*, but bears 4 setae instead of 2. As in *A. renaudi* and *micelae* n.sp., the exopodite of P3 has a single segment, but its chaetotaxy is different; the endopodite of P3, distinct from the basipodite, is similar to that of *A. renaudi*; *Afrolophonte leonis* n.sp., has a 5-segmented antennula like *A. brevipes* and *renaudi*; morphology and ornamentation of P2 resembles that of *A. renaudi* and *monodi*; P3 has a 3-segmented exopodite like *A. pori*, but it differs for the structure of the endopodite, which is 1-segmented and fused with the basipodite. P4 is nearly similar to the corresponding leg in *A. renaudi* and *monodi*.

REMARKS ON THE GENUS *AFROLAOPHONTE* (Chappuis)

The genus was established by Chappuis in 1960 with the description of *A. monodi*, found in littoral waters of Senegal; later on, Land (1965) discussed the genus and added two other species: *A. brevipes* (Chap. 1954) and *A. renaudi* (Chap. and Del. Debout. 1956). In 1970 Masry described a fourth-species, *A. pori*.

Some of the features of the three species described in the present work, do not agree with the diagnosis of the genus, sensu Lang 1965, which is therefore changed as follows.

Laophontidae with exopodite of P2 1-segmented or fused with the basipodite; endopodite absent; exopodite of P3, 3, 2 or 1-segmented fused or not with the basipodite, in the female; always 3-segmented in the male; exopodite of P4, 3, 2 or 1-segmented (distinct from the basipodite) in the female; 3-segmented in the male. Endopodite of P3 2-segmented (fused or not with the basipodite) or reduced to a single seta in the female, transformed in the male endopodite of P4 one-segmented (fused or not with the basipodite) in the female, rudimentary in the male. Baseoendopodite of P5 in the male clearly distinct and provided with 3 setae, unarmed; furcal rami without dorsal dentiform projection; the proximal part of the main seta of these appendages is not pedunculate.

A simple key (referred to the female) of the species hitherto known of the genus *Afrolophonte* is thus established:

- 1) Exopodite of P4 3-segmented; endopodite of P4 1-segmented 4
- Exopodite of P4 3-segmented; endopodite of P4 fused with the basipodite. 5
- 2) Exopodite of P4 2-segmented; endopodite of P4 1-segmented. 6
- Exopodite of P4 3-segmented; endopodite of P4 fused with the basipodite. 7
- 3) Exopodite of P4 1-segmented; endopodite of P4 fused with the basipodite. 8

- 4) Exopodite of P3 3-segmented; endopodite of P3 2-segmented; exopodite of P2 1-segmented; A1 6-segmented. *Afrolophonte pori*
- 5) Exopodite of P3 fused with the basipodite; endopodite of P3 1-segmented; exopodite of P2 fused with the basipodite; A1 5-segmented *Afrolophonte renaudi*
Exopodite of P3 2-segmented; endopodite of P3 fused with the basipodite; exopodite of P2 fused with the basipodite; A1 6 (5 ?)-segmented *Afrolophonte monodi*
Exopodite of P3 3-segmented; endopodite of P3 fused with the basipodite; exopodite of P2 fused with the basipodite; A1 5-segmented *Afrolophonte leonis* n. sp.
- 6) Exopodite of P3 2-segmented; endopodite of P3 represented by a seta; exopodite of P2 1-segmented; A1 6-segmented *Afrolophonte brevipes*
- 7) Exopodite of P3 fused with the basipodite; endopodite of P3 fused with the basipodite; exopodite of P2 fused with the basipodite; A1 6-segmented *Afrolophonte michaelae* n. sp.
- 8) Exopodite of P3 1-segmented; endopodite of P3 1-segmented; exopodite of P2 1-segmented *Afrolophonte aequatorialis* n. sp.

The following table (Tabl. I) summarizes the data concerning some of the main features of the species of the genus *Afrolophonte*; these data have been obtained from the literature on the subject and from the study of the above mentioned new species: In the first column, the symbols + and o indicate that antennula is 6 or 5-segmented respectively; in the column referred to P2, + indicates that the only article of the exopodite is not fused with the basipodite, while o indicates their complete fusion. The following columns concern P3 and P4 and illustrate the variability occurring in these structures, from the less specialized species (i.e. P3 of *A. pori* with 3-segmented exopodite, + + +, and 2-segmented endopodite + +), to the more transformed ones, where appendages are reduced and fused to various extents (i.e. *A. michaelae*, with P3 consisting of exo, ooo, and endopodite, oo, completely fused with the basipodite).

It must be stressed that in the genus *Afrolophonte*, the males, known for five species, show a lesser extent

Tabl. I. - Data concerning the main features of the species of the genus *Afrolophonte*.

Résumé des principaux caractères concernant les espèces du genre *Afrolophonte* (entre parenthèses : chiffre indiquant le nombre d'articles des antennules).

	A1	P2		P3		P4	
		Exp.	Exp.	Exp.	Exp.	Exp.	Exp.
<i>A. pori</i> (6)	+	+	+++	++	+++	+	
<i>A. monodi</i> (6)	+	o	+++	oo	+++	o	
<i>A. brevipes</i> (5)	o	+	+++	oo	+++	+	
<i>A. leonis</i> (5)	o	o	+++	oo	+++	o	
<i>A. aequatorialis</i> (6)	+	+	+++	+	+++	o	
<i>A. renaudi</i> (5)	o	o	ooo	+	+++	o	
<i>A. michaelae</i> (6)	+	o	ooo	oo	+++	o	

of specialization compared with the females, and therefore, are very similar; this is not true for *Afrolaophonte pori*, where both sexes, apart from usual dimorphism concerning antennula and P5, show nearly the same features; in this species even the endopodite of P2, although transformed in the male, is 2-segmented-like in the female. These aspects suggest that *A. pori* is the species closest to the ancestor of the group, while *A. michaelae* is more derived.

P4 of the female of the genus, provides a particularly significant example of the different extent of specialization and reduction furthermore as far as these appendages are concerned, the fusion of the segments does not necessarily imply a parallel reduction in total length of the corresponding leg: comparing 1-segmented exopodite of *A. aequatorialis* with the exopodite of P2 and P3, we obtain equal or bigger values for the length, as compared with values obtained for the corresponding legs in *A. pori*. The persistence of a P4 not reduced even when 1-segmented and provided with well developed distal setae, could be explained assuming that this appendage is used to keep and protect the eggs, instead of locomotion; in other words it would support the function of the P5 and show a very similar structure (1-segmented exopodite and baseopodite), like in the case of *A. aequatorialis*.

REMARKS ON THE GEONEMY OF THE GENUS *AFROLAOPHONTE*

The genus occurs in the atlantic area with 3 species, 2 from the African coast and 1 from the Bahamas, with 1 species in the Mediterranean Sea, Israel, and with 3 species in the Indian area, 1 from Madagascar and 2 from the Maldives; therefore the species shows a rather wide distribution. It is interesting to note that hitherto all the species were found in warm waters and indeed 5 of the 7 species, are intertropical; hence it is

possible that these forms are very stenotherm forms, closely connected with interstitial warm waters; however this assumption needs further evidence before it can be definitively accepted. Finally, *A. michaelae* and *A. aequatorialis*, from different localities of the Maldivian Islands, are highly specialized, but differ markedly in size; 0,238 mm for *A. michaelae* and 0,420 for *A. aequatorialis*. This difference in size, together with other features, would demonstrate that the above species underwent adaptative radiation, in relation to the need of occupying different ecological niches; a further evidence could be the fact that, while *A. michaelae* colonizes small-grains sands, the other species was found in larger grains sands.

ACKNOWLEDGEMENTS. - The authors wish to thank their friends and colleagues Mrs. Galdieri Argano and Prof. Argano, who collected the material.

LITERATURE CITED

- CHAPPUIS, P.A., 1954. Copépodes psammiques des plages du Roussillon. *Arch. Zool. exp. gén.*, **91** : 35-50.
- CHAPPUIS, P.A. et R. ROUCH, 1960. Harpacticides psammiques d'une plage près d'Accra (Ghana). *Vie Milieu*, **11** (4) : 605-615.
- CHAPPUIS, P.A. et Cl. DELAMARE DEBOUTTEVILLE, 1956. Etudes sur la faune interstitielle des îles Bahamas récoltée par Madame Renaud-Debyser. 1. Copépodes et Isopodes. *Vie Milieu*, **7** (3) : 373-397.
- LANG, K., 1965. Copepoda Harpacticoidea from the California Pacific Coast. Almqvist & Wiksell ed., Stockholm.
- MASRY, D., 1970. Ecological studies of some sandy beaches along the Israeli mediterranean coast, with a description of the interstitial Harpacticoids (Crustacea, Copepoda). *Cahiers Biol. Mar.*, **11** : 229-258.

Accepté le 1^{er} février 1980

PREMIÈRE SIGNALISATION DE *PHORONIS HIPPOCREPIA* WRIGHT (PHORONIDA, LOPHOPHORATA) DANS LES ENVIRONS DE BANYULS

Christian C. EMIG et Françoise LAFARGUE

*Station Marine d'Endoume, rue de la Batterie des Lions, 13007 Marseille,
Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer*

PHORONIDA
ÉCOLOGIE
SYSTÉMATIQUE

RÉSUMÉ. – *Phoronis hippocrepia* espèce cosmopolite de Phoronidien est signalée pour la première fois dans les fonds rocheux de la région de Banyuls-sur-Mer.

PHORONIDA
SYSTEMATICS
ECOLOGY

ABSTRACT. – *Phoronis hippocrepia*, a cosmopolitan species of Phoronida, has for the first time been discovered in the Banyuls area on rocky bottom.

Phoronis hippocrepia Wright, 1856, a été découverte au Cap Rédérès par une profondeur de 18 m sur une surface rocheuse horizontale ombragée (Fig. 1a : station 1 : 1b) dans l'étage infralittoral. Cette localité correspond à la station 31, étudiée par Weinberg (1978) : l'hydrodynamisme y est faible; l'éclairement y atteint $1760 \text{ cal. cm}^{-2} \text{ an}^{-1}$, et la surface rocheuse est occupée par une communauté caractérisée par la gorgone *Eunicella singularis* et les alcyonaires. C'est sous les gorgones que vit *P. hippocrepia*, en forte densité comme le démontre la figure 2. Récemment, *P. hippocrepia* a été retrouvée le long de petits tombants rocheux, à des profondeurs de 5 à 8 m (Fig. 1a : station 2). La tendance sciaphile de cette espèce est confirmée par nos observations.

P. hippocrepia est une espèce suspensivore, perforante ou encroûtante sur substrat dur, dans un tube rigide chitineux. Le lophophore est en forme de fer à cheval : son nombre de tentacules peut atteindre 190, sa longueur est de 2 à 3 mm, et sa coloration blanchâtre. La paire de néphridies est à deux entonnoirs coelomiques, l'anal étant plus grand que l'oral; une seule branche, ascendante, est formée de deux chambres horizontales, dont la supérieure, externe, est la papille néphridiale portant le néphridiopore (Emig, 1979). Deux fibres nerveuses existent près de l'attache des mésentères

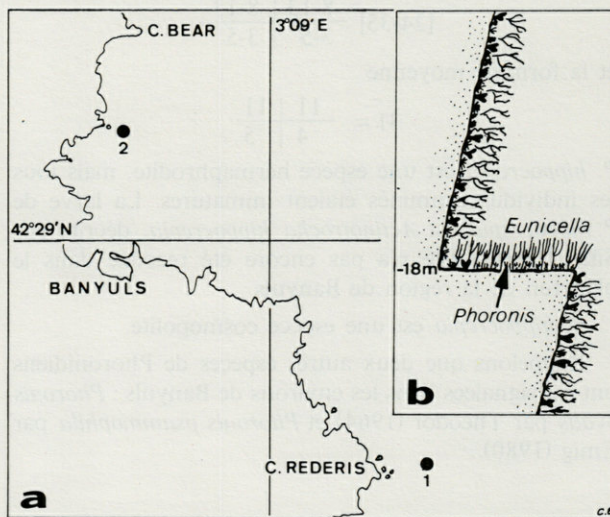


Fig. 1. – a. Localisation des stations de récolte de *Phoronis hippocrepia*; b. coupe Nord-Sud de cette station, situant les phoronidiens sous les *Eunicella*. (modifié, d'après Weinberg, 1978).

a. Localities at which *Phoronis hippocrepia* has been found; b. Diagram (North-South section) of this locality, the phoronids occur under the *Eunicella* community (from Weinberg, 1978; modified).



Fig. 2. — Photographie sous-marine de *Phoronis hippocrepia*.
Underwater photography of *Phoronis hippocrepia*.

latéraux. Les formules musculaires ont été établies sur 25 individus : la formule générale est

$$[24-35] \begin{array}{c|c} 8-13 & 8-13 \\ \hline 3-5 & 3-5 \end{array}$$

et la formule moyenne

$$31 = \begin{array}{c|c} 11 & 11 \\ \hline 4 & 5 \end{array}$$

P. hippocrepia est une espèce hermaphrodite, mais tous les individus examinés étaient immatures. La larve de *P. hippocrepia* est *Actinotrocha hippocrepia*, décrite par Silén (1954) : elle n'a pas encore été récoltée dans le plancton de la région de Banyuls.

P. hippocrepia est une espèce cosmopolite.

Rappelons que deux autres espèces de Phoronidiens ont été signalées dans les environs de Banyuls : *Phoronis ovalis* par Theodor (1964) et *Phoronis psammophila* par Emig (1980).

BIBLIOGRAPHIE

- EMIG, C.C., 1979. British and other phoronids. Synopses of the British Fauna n° 13, éd., D.M. Kermack et R.S.K. Barnes, 57 pp. Academic Press : London.
- EMIG, C.C., 1980. Présence de *Phoronis psammophila* Cori (Phoronida, Lophophorata) dans les environs de Banyuls. *Vie Milieu*, **30** (3-4) : 225-227.
- SILÉN, L., 1954. Developmental Biology of Phoronidea of the Gullmar Fiord area. *Acta Zool.*, Stockh. **35** : 215-257.
- THÉODOR, J., 1964. *Phoronis ovalis* Wright, phoronidiens récoltés pour la première fois en Méditerranée. *Vie Milieu*, **15** : 807-808.
- WEINBERG, S., 1978. Mediterranean octocorallian communities and the abiotic environment. *Mar. Biol.*, **49** : 41-57.

Accepté le 12 mai 1981

VARIATIONS ANNUELLES DE LA BIOMASSE DES CRUSTACÉS PLANCTONIQUES dans une mare temporaire des Corbières (Mare d'Opoul)

L.P. KNOEPFFLER et C. RAZOULS

Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer (France)

CRUSTACÉS PLANCTONIQUES
MARE TEMPORAIRE
VARIATIONS ANNUELLES

PLANKTONIC CRUSTACEAN
TEMPORARY POUND
ANNUAL VARIATION

RÉSUMÉ. - La variation annuelle quantitative de deux groupes de Crustacés Planctoniques (Cladocères et Copépodes) a été suivie dans une mare temporaire des Corbières. Les conditions rigoureuses de cette mare permettent néanmoins un grand développement de la faune planctonique. Une espèce de Copépode (*Mixodiaptomus incrassatus*) originaire d'Afrique du nord et nouvelle pour la France est très abondante au maximum thermique. La moyenne annuelle journalière de la biomasse (poids sec) des Copépodes est de 423 mg m⁻², celle des Cladocères de 821 mg m⁻², mais plus limitée dans le temps.

ABSTRACT. - The quantitative year-round variation of two Crustacean planktonic groups (Cladocera and Copepoda) has been studied in a temporary pool in the Corbières. The hard conditions of this environment nevertheless permit a rich development of Zooplankton. One Copepod species (*Mixodiaptomus incrassatus*) known from North Africa and new for France is very abundant during the period of maximum temperatures. The daily mean over one year of the biomass (dry weight) of Copepods is 423 mg m⁻², for Cladocera it is 821 mg m⁻² for a shorter time.

INTRODUCTION

La mare d'Opoul est située dans le massif calcaire des Corbières, sur le versant sud-est, à proximité du village d'Opoul (150 m d'altitude).

Les particularités de cette mare temporaire résident dans les durées de son assèchement liées aux conditions météorologiques, notamment pluviométriques, tout à fait originales de cette région. La constatation de concentrations exceptionnellement fortes de Têtards d'Amphibiens de plusieurs espèces a attiré l'attention sur les possibilités élevées de la production végétale et animale de cette mare (Combes et Knoepffler, 1977; Knoepffler, 1979a; Knoepffler, 1979b). Une série de pêches a été effectuée d'octobre 1977 à mars 1979 afin de réaliser une étude préliminaire des variations annuelles de la biomasse des Crustacés planctoniques de l'écosystème que constitue cette mare.

ASPECTS PHYSIQUES DU SITE

La mare située dans une dépression au milieu des vignes, recouvre environ 2 000 m² lorsqu'elle est pleine et atteint au maximum 2 m de profondeur. La forme générale a l'aspect d'un V constituant ainsi deux bassins communiquant largement entre-eux mais présentant un seuil rocheux lorsque les eaux ont baissé (Fig. 1). Le fond de la mare est à tendance argileuse et est recouvert d'un dépôt végétal en décomposition. Son eau est fortement chargée de débris organiques. La prospection du site montre que cette mare est restée asséchée de 1972 à mai 1977 date à laquelle elle s'est remplie à la suite de fortes pluies (250 mm en 5 jours). En 1977 la mare est complètement remplie et entretenue par les pluies d'automne et d'hiver, et s'assèche progressivement, n'occupant plus que les 2/3 de la superficie en juin 1978 et le 1/10 en août avant son assèchement final. Compte tenu de la nature karstique du terrain, il est possible

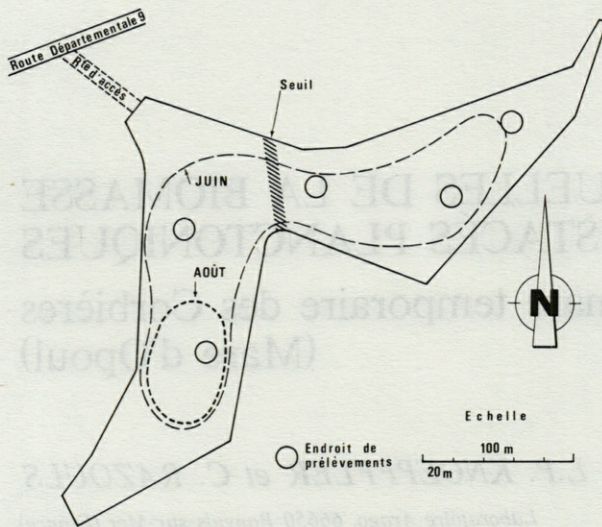


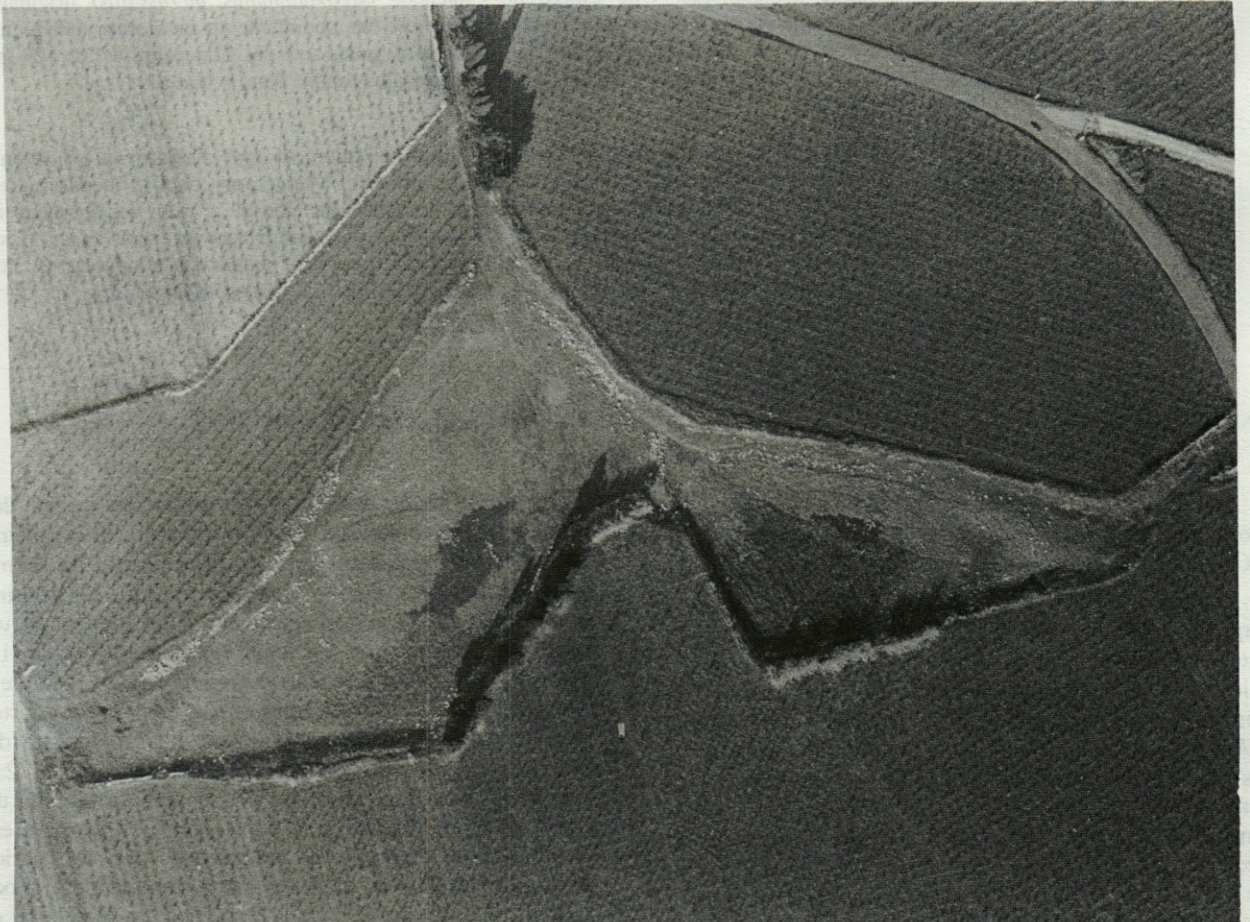
Fig. 1. — Schéma de la mare d'Opoul et niveaux d'assec successifs.

Schema of the temporary pool of Opoul and different draught levels.

qu'un bouchon argileux ait colmaté pour un temps indéterminé une perte au niveau du fond de la mare.

DONNÉES BIOLOGIQUES

Diverses enquêtes faites sur la mare d'Opoul ont montré qu'elle abritait une faune très abondante. On y trouve en grande quantité 6 espèces d'Amphibiens, des Phyllopoètes variés, des Insectes, des Vers ainsi que des Mollusques et divers groupes de Crustacés du Zooplancton. Seul ce dernier ensemble a été plus particulièrement suivi d'oct. 1977 à mars 1979, avec une fréquence de prélèvements de 1 à 2 fois par mois. Les échantillons de Zooplancton sont récoltés à l'aide d'une « balance » dont le filet présente un vide de maille de 0,200 mm. La surface de l'engin correspond à 0,25 m². Il est déposé sur le fond et y demeure une minute avant d'être remonté verticalement. Les prélèvements sont effectués à 5 emplacements différents (Fig. 1) et regroupés afin d'obtenir une valeur moyenne par m² pour l'ensemble de la



La mare d'Opoul, photo aérienne. Photo JAMIN, Perpignan

mare. Si l'on estime la profondeur moyenne à 1 m, les données peuvent être dans une première approximation rapportées au m³ ou au litre afin de faciliter les comparaisons avec d'autres travaux.

CYCLE ANNUEL QUANTITATIF DES PRINCIPAUX GROUPES

Les variations numériques observées correspondent d'une part à l'évolution quantitative des populations et d'autre part à leurs concentrations résultant des variations du volume d'eau (Tabl. I). Les températures de l'eau ainsi que le pH ont été mesurés aux 5 lieux au moment des pêches. Aucune différence significative n'apparaissant entre les divers points, les valeurs portées sur le tableau peuvent être considérées comme des valeurs moyennes. 2 groupes de Crustacés dominant numériquement au cours du cycle annuel : les Copépodes et les Cladocères ; un 3^e groupe : les Ostracodes, connaît un développement très rapide mais localisé dans le temps ; en pleine eau, il a été observé que les Ostracodes sont présents durant tout le cycle de la mare mais ne peuvent être valablement quantifiés du fait de leur très grande concentration sur les bords de la mare et de la méthode de prélèvement utilisée. Enfin les Vers Polychètes du genre *Tubifex* sont présents toute l'année en plus faible proportion. Les principaux Insectes rencontrés de même que le Crustacé Phyllope *Triops cancriformis*, ne sont indiqués qu'à titre indicatif, la méthode de prélèvement n'étant pas valable pour ces groupes. L'abondance de la population de *Triops* fait l'objet d'une publication particulière (Knoepffler, 1979).

Les Copépodes sont dominants avec des valeurs moyennes comprises entre 1 000 et 5 000 individus/m², les Cladocères de 10 à 1 000 individus, les Ostracodes sont faiblement représentés : voisin de 100 ou encore

Tabl. I. - Nombre d'individus par m² de surface réelle de la mare pour chaque sortie.

Number of individuals per m² for each sampling.

Date	pH	T°C	Copépodes	*Cladocères	Ostracodes	Insectes	Vers
24.10.77	-	-	108	8	402	-	-
15.02.78	-	-	4920	1085	-	x4	6
13.05.78	7,1	13,0	10473	1696	-	x2 y1	-
30.05.78	7,1	22,0	20749	2906	-	-	51
15.06.78	7,0	21,0	13083	6264	-	-	3
03.07.78	7,0	23,0	7068	11776	-	z2	102
17.07.78	7,5	25,1	7782	32358	-	x1	179
04.08.78	7,3	27,0	26829	10803	-	x10	317
22.08.78	7,6	31,0	24422	8064	8448	x11	860
14.09.78	7,6	31,3	30771	5	45568	x20	11
13.02.79	7,6	11,0	905	6	233	-	8
07.03.79	7,6	10,0	2019	126	72	-	8
16.03.79	7,6	7,5	1129	500	259	-	32
21.03.79	7,6	13,0	3322	454	131	-	-
27.03.79	7,6	13,0	5299	1018	374	-	-

x : Notonecte
y : Dytique
z : Trichoptère
* : *Daphnia similis* (Claus, 1876) et *Moina brachiata* (Jurine, 1820)

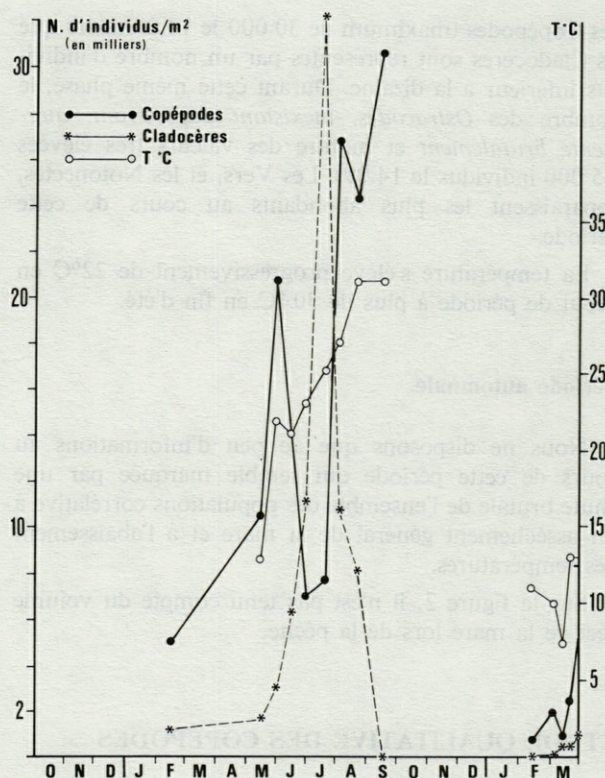


Fig. 2. - Variation quantitative annuelle du nombre des Copépodes et des Cladocères.

Annual quantitative variation of Copepods and Cladocerans.

absents, les Vers sont présents avec des valeurs proches de 10. La température de l'eau proche de celle de l'air est très variable et fonction de forts coups de vent de Nord (Tramontane) qui peuvent provoquer un brusque refroidissement de plusieurs degrés. Elle est de l'ordre de 10 °C à la mi-février et évolue par à coups avec des phases d'accroissement et de rechutes marquées sur de courtes périodes.

Période printanière

La température des eaux demeure (proche de 13 °C) assez basse en raison des phénomènes climatologiques évoqués ci-dessus. Au cours de cette période, l'évolution numérique des diverses populations semble peu différente des valeurs obtenues durant la période post-hivernale.

Le nombre des Copépodes s'accroît à la fin du printemps pour atteindre 15 000 individus.

Période estivale

Le nombre des Copépodes décroît en début d'été de moitié environ tandis que les Cladocères atteignent leur maximum (32 000 ind. le 17.07). Dans la 2^e partie de l'été, le phénomène s'inverse avec un fort accroissement

des Copépodes (maximum de 30 000 le 14.09) alors que les Cladocères sont représentés par un nombre d'individus inférieur à la dizaine. Durant cette même phase, le nombre des Ostracodes, *inexistent auparavant, augmente brutalement* et montre des valeurs très élevées (45 000 individus le 14.09). Les Vers, et les Notonectes, apparaissent les plus abondants au cours de cette période.

La température s'élève progressivement de 22°C en début de période à plus de 30 °C en fin d'été.

Période automnale

Nous ne disposons que de peu d'informations au cours de cette période qui semble marquée par une chute brutale de l'ensemble des populations corrélative à un assèchement général de la mare et à l'abaissement des températures.

Sur la figure 2, il n'est pas tenu compte du volume réel de la mare lors de la pêche.

ÉTUDE QUALITATIVE DES COPÉPODES

4 espèces de Copépodes ont été identifiées dont une n'a été trouvée que dans 2 échantillons seulement (Tabl. II).

Tabl. II. — Variation annuelle p. cent des espèces de Copépodes et rapport ♀ / ♂ pour l'espèce dominante.

Annual variation as a percentage of Copepods species and sex ratio for dominant species (♀ / ♂).

Date	<i>Mixodiaptomus incrassatus</i>				♀/♂	<i>Metacyclops minutus</i>	<i>Hemidiaptomus roubauti lauterborni</i>
	♀	♂	Juv.	Nauplius			
24.10.77	46	12	—	—	3,8	42	—
15.02.78	42	39	19	—	1,1	—	—
13.05.78	60	29	11	—	2,1	—	—
30.05.78	60	32	6	—	1,9	2	—
15.06.78	37	42	17	—	0,9	4	—
03.07.78	50	42	8	—	1,2	—	—
17.07.78	39	36	6	—	1,1	19	—
04.08.78	47	41	6	—	1,1	6	—
22.08.78	41	37	15	—	1,1	7	—
14.09.78	52	30	12	—	1,7	6	—
13.02.79	46	15	30	—	3,1	7	2
07.03.79	29	32	20	—	0,9	10	9
16.03.79	48	25	21	—	1,9	2	4
21.03.79	12	11	6	66	1,1	4	1
27.03.79	6	3	16	74	2	—	1

1. *Mixodiaptomus incrassatus* (G.O. Sars, 1903)

Cette espèce présente toute l'année est la plus abondante dans les prélèvements, représentant 91,6 % des Copépodes. Considérée comme une forme des eaux temporaires des pays arides (steppes de l'Afrique du Nord), elle a été signalée au Nord de l'Espagne (Tarragone, Huesca). Sa présence dans la mare d'Opoul constituerait sa première signalisation en France (Dussart, 1977,

comm. pers.). Elle paraît occuper le biotope que ne peut coloniser l'espèce sténotherme froide *Mixodiaptomus laciniatus* qui a fait l'objet d'une étude approfondie dans les Pyrénées Centrales (Rey et Capblancq, 1975). Longueur totale du mâle : 1,6 mm; femelle : 2,0 mm.

Le rapport des sexes est variable autour d'une moyenne annuelle femelle/mâle : 1,7. Plusieurs poussées de stades juvéniles sont constatées en février (représentant 30 % de l'ensemble des Copépodes) et courant mars.

La fréquence des prélèvements n'est toutefois pas suffisante pour suivre la dynamique de la population. Les femelles présentent le plus souvent des sacs ovigères renfermant un total de 11 à 30 œufs.

2. *Hemidiaptomus (Gigantodiaptomus) roubauti lauterborni* (Kiefer, 1930)

C'est également une forme indicatrice de l'influence nord-africaine (Champeau, 1971). Peu représentée dans les prélèvements (1,2 % des Copépodes en moyenne) cette espèce apparaît à la fin de l'hiver pour disparaître totalement au début du printemps. Elle semble donc très localisée dans le temps. Sa taille est importante, mâle : 4,5 mm, femelle : 6,0 mm. Les femelles présentent des sacs ovigères renfermant un total de 160 à 175 œufs.

3. *Metacyclops minutus* (Claus, 1863)

Cette forme de Cyclopoïde est l'une des plus petites rencontrée dans la mare (mâle : 0,600 mm, femelle : 0,700 mm). Elle est présente tout au long du cycle annuel, mais paraît rare au printemps. En moyenne elle représente 7,4 % des échantillons. Chaque femelle ovigère présente de 10 à 15 œufs.

4. *Cyclops abyssorum* (G.O. Sars, 1863)

Cette petite espèce n'a été identifiée que dans 2 prélèvements le 13.05.1978. Le peu d'exemplaires examinés et le fait qu'il existe de nombreux écotypes rendent l'étude de cette espèce fort délicate (Dussart, 1979, comm. pers.).

BIOMASSES ET VALEURS ÉNERGÉTIQUES REPRÉSENTÉES PAR LA POPULATION ZOOPLANCTONIQUE

La biomasse est exprimée en mg de poids sec après séchage à l'étude à 70° à poids constant et pesée sur une électrobalance Cahn.G2 à la précision de 1 µg de lots de 50 à 100 individus. L'énergie calorifique est obtenue à l'aide d'une microbombe calorimétrique type Philipson. Les résultats sont exprimés en calorie par mg de poids sec sans cendre (Tabl. III).

L'examen du tableau montre que le poids sec est proportionnel à la taille des différents groupes. Toute-

Tabl. III. — Poids sec moyen par individu en mg et valeur calorifique en cal. mg⁻¹.

Mean dry weight of individuals in mg and calorific value in cal. mg⁻¹.

	Poids sec par individu (mg)	Valeurs calorifiques (cal.mg ⁻¹)
1 - <i>Hemidiaptomus rauboui lauterborni</i>		
mâle et femelle :	0,98	5,81
femelle avec oeufs :	1,19	6,11
femelle sans oeuf :	1,13	6,13
2 - <i>Mixodiaptomus incrassatus</i>		
mâle et femelle :	0,09	5,77
3 - Cladocères	0,16	5,10
4 - Ostracodes	0,31	—
5 - Copépodes totaux au hasard	0,04	5,35
6 - Zooplancton total au hasard	0,05	—

Tabl. IV. — Variations annuelles de la biomasse des Copépodes (1) des Cladocères (2); des Ostracodes (3) en mg m⁻² par pêche et extrapolation pour l'ensemble de la mare.

Annual variations of biomass for Copepods (1), Cladocerans (2), Ostracods (3) in mg per m² of sampling and extrapolated for whole of the pool.

Date	mg.m ⁻²			Pour l'ensemble de la Mare en gramme rapporté à 2000 m ²		
	(1)	(2)	(3)	(1)	(2)	(3)
24.10.77	4,32	1,3	124,6	8,64	2,6	249,2
15.02.78	196,8	173,6	—	393,6	347,2	—
13.05.78	418,9	269,8	—	837,8	539,6	—
30.05.78	830,0	465,0	—	*1660,0	930,0	—
15.06.78	523,3	1002,2	—	*1046,6	2004,4	—
03.07.78	282,7	1884,2	—	* 565,4	3768,4	—
17.07.78	311,3	5177,3	—	* 622,6	10354,6	—
04.08.78	1073,2	1728,5	—	*2146,4	345,7	—
22.08.78	976,9	1290,2	2619	*1953,8	2580,4	5238
14.09.78	1230,8	0,8	14126	*2461,6	1,6	28252
13.02.79	36,2	1,0	72,2	72,4	2,0	144,4
07.03.79	80,8	20,2	22,3	161,6	40,4	44,6
16.03.79	45,2	80,0	80,3	90,4	160,0	160,6
21.03.79	132,9	72,6	40,6	265,8	145,2	81,2
27.03.79	212,0	162,9	115,9	424,0	325,8	131,8
n =	15	15	8	15	15	8
\bar{X} =	423,69	821,97	2150,13	846,38	1643,94	4300,26

* : valeurs théoriques

fois, on note que la biomasse du Zooplancton et des Copépodes pris globalement (individus pris au hasard) est considérablement plus faible que les valeurs trouvées pour les groupes spécifiques. Ceci résulte de la plus grande proportion de stades juvéniles par rapport au stade adulte. Ce type de mesures nous permet d'obtenir une estimation des variations de la biomasse par m² au cours de l'année pour l'ensemble de la mare (Tabl. IV). L'expression moyenne journalière n'exprime pas une production mais la biomasse moyenne annuelle.

Copépodes

La biomasse des Copépodes s'accroît jusqu'en mai et atteint son maximum en fin de cycle (août, sept.). Les valeurs extrêmes sont 4,32 et 1 230,8 mg m⁻².

Cladocères

La biomasse des Cladocères est généralement inférieure à celle des Copépodes, sauf durant la période de juin à août (maximum le 17.07 avec 5 177,3 mg m⁻²). Le grand développement de ces formes en juin et juillet coïncide avec une diminution sensible des Copépodes sans que l'on puisse préciser s'il s'agit d'une compétition entre ces groupes ou le résultat de la dynamique propre à chacun d'eux. Les valeurs extrêmes sont 0,8 et 5 177,3 mg m⁻².

Ostracodes

La biomasse des Ostracodes du fait de leurs fortes valves, est élevée en début et en fin de cycle de la mare. Elle atteint son maximum en septembre (14 126 mg m⁻²) après avoir été nulle de mai à août en « pleine eau », mais est sans doute bien représentée sur les bords.

CONCLUSION

La fraction du Zooplancton supérieur à 0,200 mm comprend essentiellement 4 espèces de Copépodes dont une, largement dominante (*Mixodiaptomus incrassatus*), traduit le cycle numérique et les variations de la biomasse de l'ensemble des crustacés. Cette biomasse, bien que n'étant pas la plus importante comparée aux autres groupes de Crustacés, apparaît moins fluctuante avec une valeur moyenne annuelle de 423,7 mg m⁻². Les valeurs les plus élevées se situent en fin d'été et correspondent aux températures les plus fortes (supérieures à 30 °C).

Les Cladocères sont également bien représentés durant le cycle et présentent un pic bien individualisé en juillet (25 °C).

Les Ostracodes apparaissent très fortement dominants en fin d'été, mais sont généralement toujours abondants en bordure de la mare. La fréquence des pêches dans le temps et les mesures physico-chimiques réalisées (température, pH, oxygénation, sels nutritifs, phytoplancton) ne permettent pas encore d'analyser le fonctionnement de cet écosystème dont l'intérêt paraît résider dans la simplicité de ses constituants et sa facilité d'étude. Il constitue un bon modèle de l'évolution naturelle d'une mare d'eau temporaire soumise aux conditions thermiques particulières des Corbières et des eaux de ruissellement des vignes qui l'environnent.

Plus intéressant est de constater un repeuplement rapide lors de la remise en eau et l'évolution des popula-

tions de Crustacés lors du « vieillissement » de la mare. Les nombres d'individus obtenus rapportés au litre semblent d'un ordre de grandeur comparable à celui d'autres travaux (Rey, Capblancq, 1975; Amoros, 1973).

L'accroissement de la température comme l'assèchement de la mare ne paraissent pas gêner le développement des Copépodes. La mise en eau d'autres cuvettes de même type ou le maintien du maximum de superficie pourrait permettre à partir d'un apport d'eau chaude, l'exploitation de telles mares dans le domaine de la pisciculture comme l'a déjà montré Fanget (1972) pour les Cyprinidés.

Nous remercions J.-P. Clara, technicien au Laboratoire Arago et C. Foucher du Collège de Sherbrooke (Québec) pour l'aide technique qu'ils ont apportée.

BIBLIOGRAPHIE

AMOROS, C., 1973. Evolution des populations de Cladochères et Copépodes dans trois étangs piscicoles de la Dombes. *Ann. Limnol.*, 9 (2) : 135-155.

CHAMPEAU, A., 1971. Originalité du peuplement en Copépodes dans les eaux temporaires de Basse Provence et de Corse. *Ann. Univ. Provence. Sc.*, 45 : 55-80.
 COMBES, C. & L.-P. KNOEPFFLER, 1977. Parasitisme d'une population de *Pelobates cultripes* (Cuvier, 1829) à la sortie de l'eau par les post larves de *Polystoma pelobatis* Euzet & Combes, 1965. *Vie Milieu*, 27 (2-C) : 215219.
 DUSSART, B., 1967. Les Copépodes des eaux continentales d'Europe Occidentale. I. Calanoides et Harpacticides. Boubee, 500 pp.
 DUSSART, B., 1969. idem. II. Cyclopoïdes et Biologie. Boubee, 292 pp.
 FANGET, R., 1972. Contribution à l'écologie des étangs piscicoles des Dombes : sur le régime alimentaire de la Carpe à miroirs (*Cyprinus carpio*). *Thèse Doct. Spé. Sc. Biol.*, Lyon, 62 p.
 KNOEPFFLER, L.P., 1979. Ein seltsamer Froschrauber. *Salamandra*. Frankfurt (sous-presses).
 KNOEPFFLER, L.P., 1979. *Triops cancriformis* (Bosc), Crustacé phyllopoète prédateur de Têtards et de jeunes Amphibiens. *Vie Milieu*, 28/29 (1C) : 117-121.
 REY, J. & J. CAPBLANCO, 1975. Dynamique des populations et production du zooplancton du Lac de Port-Bielh (Pyrénées Centrales). *Ann. Limnol.*, 11 (1) : 1-45.

Accepté le 17 octobre 1980

CONCLUSION

La fraction du Zooplancton supérieur à 0,200 mm comprend essentiellement 4 espèces de Copépodes dont une largement dominante (*Diacyclops thomasi*). Elle traduit le cycle numérique et les variations de la biomasse de l'ensemble des crustacés. Cette biomasse, bien que n'étant pas la plus importante comparée aux autres groupes de Crustacés apparaît moins fluctuante avec une valeur moyenne annuelle de 422,7 µg m⁻³. Les valeurs les plus élevées se situent au fin d'été et correspondent aux températures les plus fortes (supérieures à 30 °C).

Les Cladochères sont également bien représentées dans ce cycle et présentent un pic bien individualisé en juillet (22 °C).

Les Ostracodes apparaissent très fortement dominants en fin d'été, mais sont généralement toujours absents en dehors de la mare. La fréquence des péchés dans le temps et les mesures physico-chimiques (température, teneur en O₂, pH, oxygénation, sel, conductivité) ne permettent pas encore d'analyser le fonctionnement de cet écosystème dont l'intérêt paraît résider dans la simplicité de ses constituants et sa facilité d'étude. Il constitue un bon modèle de l'évolution naturelle d'une mare d'eau temporaire soumise aux conditions climatiques particulières des Corbières et des eaux de l'arrière-pays pyrénéen.

Plus intéressant est de constater un renouvellement rapide lors de la remise en eau et l'évolution des popula-

Date	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)
12/01/77	124.6	8.8	2.0	24.2	24.2	24.2
12/02/78	124.6	8.8	2.0	24.2	24.2	24.2
12/03/78	124.6	8.8	2.0	24.2	24.2	24.2
12/04/78	124.6	8.8	2.0	24.2	24.2	24.2
12/05/78	124.6	8.8	2.0	24.2	24.2	24.2
12/06/78	124.6	8.8	2.0	24.2	24.2	24.2
12/07/78	124.6	8.8	2.0	24.2	24.2	24.2
12/08/78	124.6	8.8	2.0	24.2	24.2	24.2
12/09/78	124.6	8.8	2.0	24.2	24.2	24.2
12/10/78	124.6	8.8	2.0	24.2	24.2	24.2
12/11/78	124.6	8.8	2.0	24.2	24.2	24.2
12/12/78	124.6	8.8	2.0	24.2	24.2	24.2
12/01/79	124.6	8.8	2.0	24.2	24.2	24.2
12/02/79	124.6	8.8	2.0	24.2	24.2	24.2
12/03/79	124.6	8.8	2.0	24.2	24.2	24.2
12/04/79	124.6	8.8	2.0	24.2	24.2	24.2
12/05/79	124.6	8.8	2.0	24.2	24.2	24.2
12/06/79	124.6	8.8	2.0	24.2	24.2	24.2
12/07/79	124.6	8.8	2.0	24.2	24.2	24.2
12/08/79	124.6	8.8	2.0	24.2	24.2	24.2
12/09/79	124.6	8.8	2.0	24.2	24.2	24.2
12/10/79	124.6	8.8	2.0	24.2	24.2	24.2
12/11/79	124.6	8.8	2.0	24.2	24.2	24.2
12/12/79	124.6	8.8	2.0	24.2	24.2	24.2
12/01/80	124.6	8.8	2.0	24.2	24.2	24.2
12/02/80	124.6	8.8	2.0	24.2	24.2	24.2
12/03/80	124.6	8.8	2.0	24.2	24.2	24.2
12/04/80	124.6	8.8	2.0	24.2	24.2	24.2
12/05/80	124.6	8.8	2.0	24.2	24.2	24.2
12/06/80	124.6	8.8	2.0	24.2	24.2	24.2
12/07/80	124.6	8.8	2.0	24.2	24.2	24.2
12/08/80	124.6	8.8	2.0	24.2	24.2	24.2
12/09/80	124.6	8.8	2.0	24.2	24.2	24.2
12/10/80	124.6	8.8	2.0	24.2	24.2	24.2
12/11/80	124.6	8.8	2.0	24.2	24.2	24.2
12/12/80	124.6	8.8	2.0	24.2	24.2	24.2

tion, on note que la biomasse du Zooplancton et des Copépodes est globalement (individus pris au hasard) est considérablement plus faible que les valeurs trouvées pour les autres espèces. Ceci résulte de la plus grande proportion de stades juvéniles par rapport au stade adulte. Ce type de mesures nous permet d'obtenir une estimation des variations de la biomasse par m³ au cours de l'année pour l'ensemble de la mare (Tableau IV). L'extension moyenne journalière n'a pu être mesurée par une production mais la biomasse moyenne annuelle.

PLANKTONIC OSTRACODS COLLECTED BETWEEN 1964 AND 1973 FROM DIFFERENT GREEK SEA AREAS

M. MORAITOU-APOSTOLOPOULOU

Zoological Laboratory, University of Athens, Greece

PLANKTON
OSTRACODES
RÉPARTITION SAISONNIÈRE

RÉSUMÉ. - Les Ostracodes planctoniques des différentes aires marines grecques (Mers Egée et Ionienne, golfe Saronique) ont été étudiés après examen de 255 échantillons planctoniques. Les Ostracodes ne constituent pas un élément abondant de la communauté zooplanctonique des eaux superficielles des aires étudiées. 7 espèces d'Ostracodes sont identifiées : *Conchoecia spirostris*, *C. curta*, *C. procera*, *C. haddoni*, *C. magna*, *C. elegans* et *Archiconchoecia striata*. L'espèce la plus abondante est *Conchoecia spirostris* (0,099 ind./m³) suivie de *C. curta* (0,05 ind./m³). La plupart des espèces vivent dans les eaux profondes et migrent vers la surface la nuit. Ils sont récoltés en abondance dans les échantillons nocturnes des aires océaniques. Le facteur environnemental qui domine la répartition est la température et la plupart des espèces sont plus abondantes pendant la période froide.

PLANKTON
OSTRACODS
SEASONAL OCCURRENCE

ABSTRACT. - The planktonic Ostracods of different greek Sea areas (Aegean, Ionian Sea, Saronicos gulf) were studied from 255 plankton samples. Ostracods do not constitute an abundant component of the zooplankton community in the superficial waters of the studied areas. 7 species were identified : *Conchoecia spirostris*, *C. procera*, *C. haddoni*, *C. curta*, *C. magna*, *C. elegans* and *Archiconchoecia striata*. *Conchoecia spirostris* was the more frequent and abundant species (0,099 ind./m³), followed by *C. curta* (0,05 ind./m³). Most Ostracods are deep water forms, migrating to the surface at night and are found in greater numbers in nocturnal samples of oceanic stations. The most important environmental factor regulating the occurrence of Ostracods is the temperature and most species are more abundant during the cold period.

INTRODUCTION

Ostracods are frequently one of the more numerous zooplanktonic groups (Wiborg, 1954; Deevey, 1968, 1971; Binet, 1975). Furthermore they may play an important role in marine food webs because they have been found in large numbers in the stomach contents of fish such as myctophids (*Symbolophorus verangi*, *Myctophum affine*), trumpet fish (*Macroramphus gracilis*) horse mackerel (*Trachurus picturatus*) and the juvenile frigate mackerel (*Auxis sp.*).

Of all the major groups of pelagic organisms the Ostracods have been the most neglected and very little is known on their ecology or the seasonal or vertical distribution of the species (Deevey, 1968). In addition Ostracods include many problematic species groups waiting redescription (Angel, 1974). In the Zoological Laboratory of the University of Athens we have been collecting plankton samples from different greek Sea areas since 1964. When studying plankton samples, Ostracods were counted as such but not identified to genus or species. Therefore we thought useful to reexamine our samples for a detailed study of Ostracods.

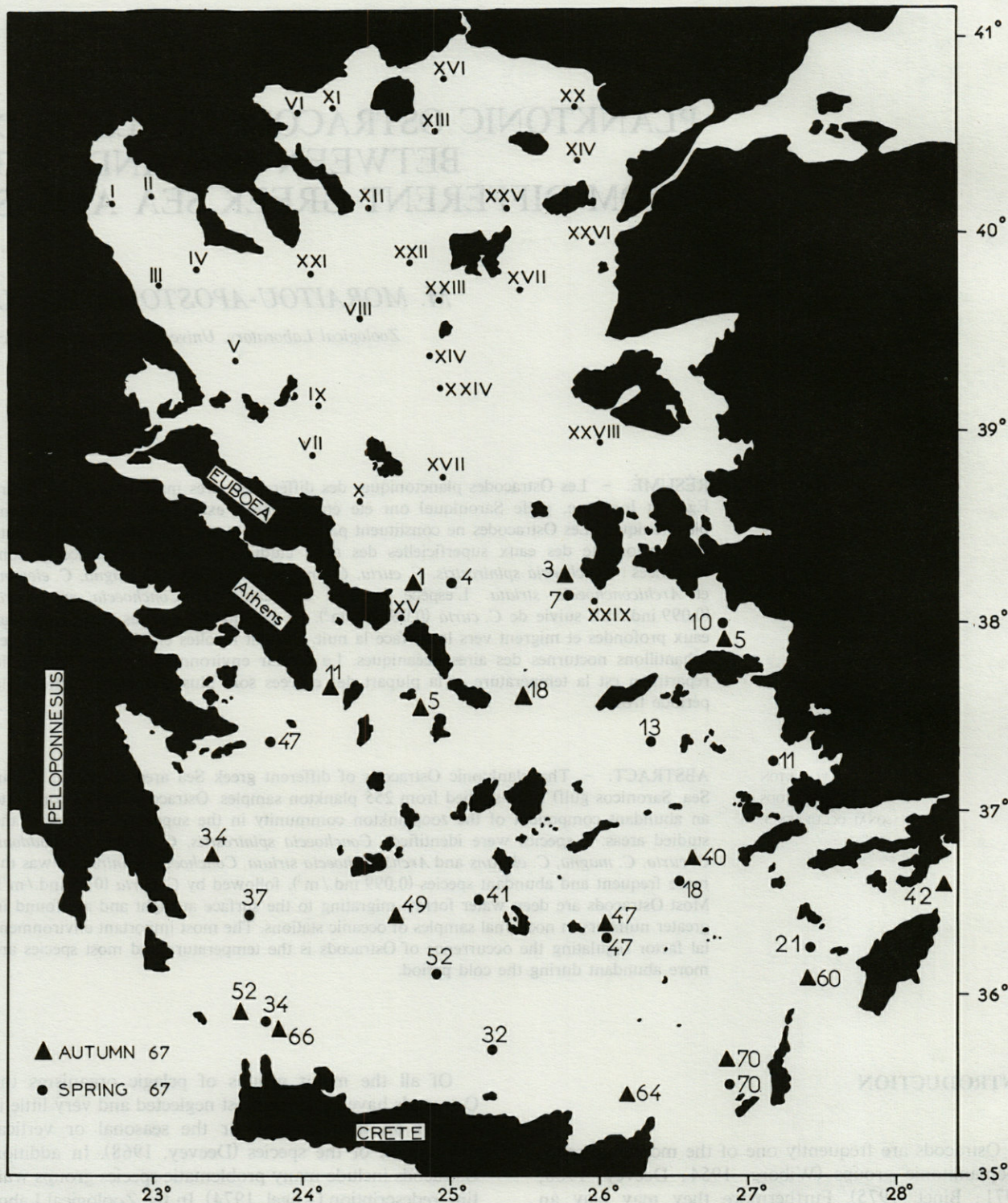


Fig. 1. - The Aegean Sea and the collection stations.
 La mer Egée et les stations de récolte du plancton.

MATERIAL AND METHODS

Plankton samples were collected during 18 journeys from all major greek Sea areas : the north Aegean Sea, the south Aegean Sea, the Saronicos gulf (gulf of Athens) and the Ionian Sea. 4 cruises were realized in the north Aegean between 1964 and 1965, 2 in the south Aegean in 1967, 11 in the Saronicos gulf between 1969 and 1973 and 1 along the greek coasts of the Ionian Sea in 1972.

Figs 1, 2 show the principal sampling areas and the collection stations and Table 1 the basic oceanographic parameters of the stations where Ostracods were found. The nets used were the Gulf-V- plankton sampler (cruises of the Aegean Sea) and the WP2 net (cruises of the Saronicos gulf and of Ionian Sea). All nets had a mesh aperture size of 0,20 mm. The hauling was performed usually horizontally (0-2 m) but in some stations of the Ionian and the South Aegean Sea vertical hauls were also realized. The plankton was fixed in 5% neutralized formalin.

Because of the usually small numbers of Ostracods there was no need to proceed in a subsampling and all Ostracods present in the sample were sorted.

RESULTS-DISCUSSION

Ostracods were found in 176 (out of 255) samples. From these samples 13.897 Ostracods were counted : 6.967 from the Aegean's Sea, 6.823 from the Saronicos gulf and 107 from the Ionian's Sea samples. All specimens were sorted and identified down to the species level.

In vertical hauls no flowmeter was used and the volume of the water filtered was not known, thus these samples were not taken into account in the quantitative estimations. 7 species were identified, all of the Halocyprinidae family and of *Conchoecia* and *Archiconchoecia* genus : *Conchoecia spirostris*, *C. procera*, *C. haddoni*, *C. curta*, *C. magna*, *C. elegans*; *Archiconchoecia striata*. *C. elegans* and *A. striata* were not found in the Ionian's

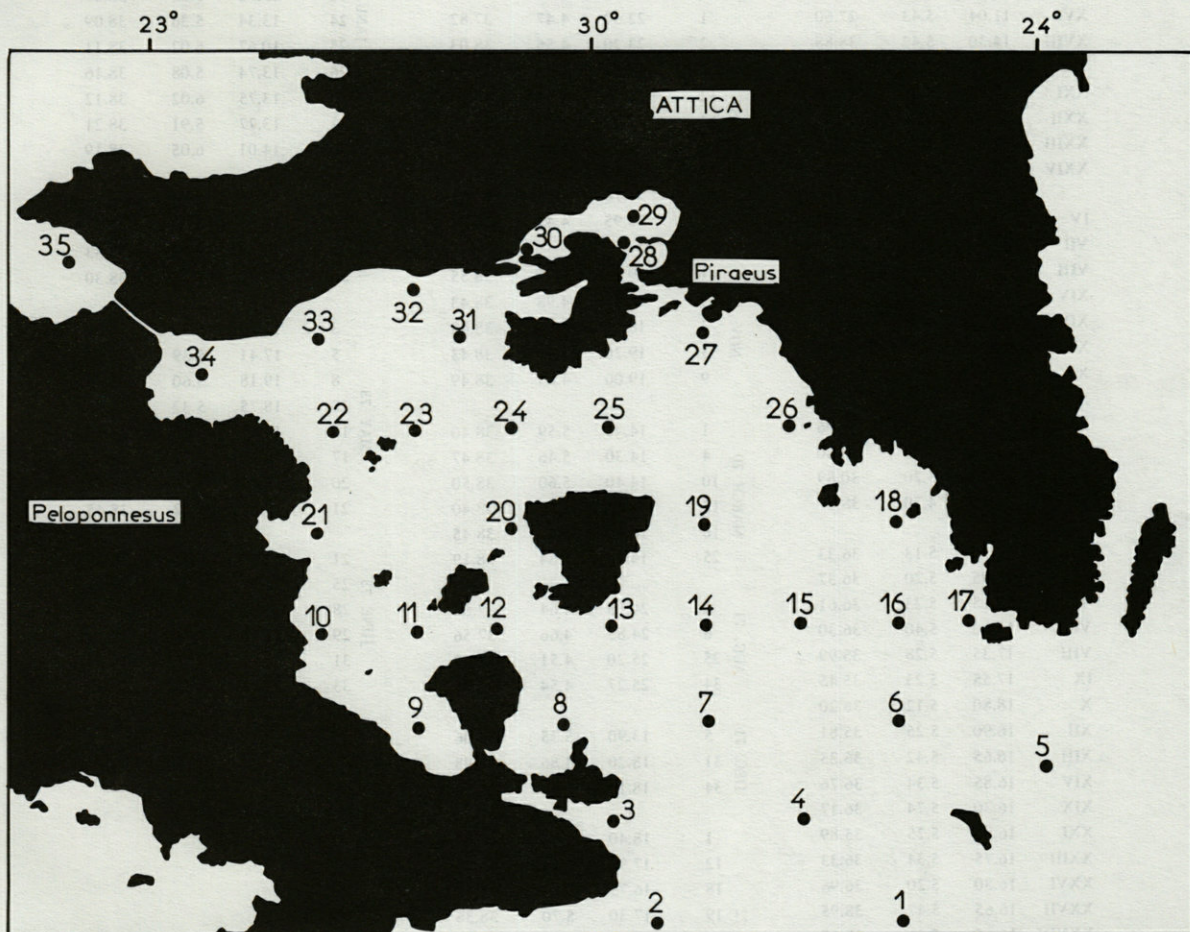


Fig. 2. - The Saronicos gulf and the collection stations.
Le golfe Saronique et les stations de récolte du plancton.

Tabl. I. - Principal oceanographic parameters of the Station where Ostracods were found.
Principaux paramètres océanographiques de la station où les Ostracodes ont été récoltés.

Stations	T°C	O ₂	S ⁰ /oo	Stations	T°C	O ₂	S ⁰ /oo	Stations	T°C	O ₂	S ⁰ /oo
North Aegean Sea				South Aegean Sea							
III	25.05	4.62	35.65	07	14.78	5.14	38.81	1	16.36	5.41	38.11
IV	25.00	4.55	35.68	034	16.23	5.26	39.01	2	16.38	5.36	38.14
V	25.30	4.25	35.78	052	16.30	5.11	38.72	4	17.47	5.20	38.45
VII	25.08	4.48	36.47	047	16.19	5.17	39.12	5	17.44	5.18	38.44
VIII	24.02	4.74	34.24	070	16.08	5.31	39.05	6	17.37	5.21	38.43
IX	24.37	4.76	35.96					8	17.15	5.28	38.14
X	28.51	4.40	37.41	040	21.19	5.03	39.02	9	17.15	5.17	38.14
XI	24.22	4.66	33.91	047	21.54	4.86	39.22	10	17.05	5.03	38.44
XII	23.82	4.71	34.31	049	22.30	4.76	38.48	11	16.17	5.06	38.27
XIII	24.11	4.72	33.45	060	22.06	4.84	39.23	12	16.83	5.23	38.36
XVII	21.61	4.94	38.21	01	19.81	5.16	37.04	13	16.68	5.25	38.13
XIX	24.72	4.59	33.43	03	19.72	5.03	37.70	14	16.51	5.15	38.20
XX	25.50	4.53	33.51	05	20.86	5.11	39.00	15	16.10	5.20	38.22
				015	21.54	4.93	39.12	16	16.30	5.21	38.16
								20	15.38	5.44	37.85
III	12.60	5.86	37.82					32	15.34	5.30	37.90
IV	13.70	5.58	38.28	Ionian Sea							
V	13.00	5.65	38.65	19	16.80	4.92	39.03				
VII	13.56	5.83	38.11	15	24.20	4.99	38.82	3	13.92	5.90	38.14
VII	13.00	5.62	37.85	21	23.71	5.11	38.90	4	13.90	6.00	23.63
IX	14.40	5.40	38.76	56	22.05	5.03	38.12	6	13.80	6.02	38.13
X	14.00	5.46	38.33	57	22.25	5.10	38.09	9	14.01	5.82	38.24
XIII	11.90	5.77	37.20					12	13.95	5.94	38.23
XIV	13.55	5.40	38.37	Saronic Gulf				16	13.72	5.85	38.23
XVI	11.04	5.43	27.60	1	22.60	4.47	37.82	24	13.34	5.36	38.09
XVIII	14.30	5.42	38.88	2	23.20	4.56	38.03	25	10.67	6.02	38.11
XX	10.93	7.59	34.27	5	22.52	4.39	37.86	26	13.74	5.08	38.16
XXI	13.40	5.60	37.96	12	24.35	4.44	38.00	30	13.75	6.02	38.12
XXII	13.01	5.80	37.82	14	23.75	4.47	38.15	31	13.77	5.91	38.21
XXIII	13.93	5.32	38.70	15	23.00	4.48	37.96	32	14.01	6.05	38.19
XXIV	14.40	5.42	36.88	25	24.60	4.41	38.21				
				34	24.70	4.51	38.25	3	13.78	5.30	38.45
IV	23.65	5.03	34.27	35	23.95	4.49	38.57	33	13.33	5.80	38.77
VII	24.50	4.95	35.67					34	13.38	5.72	38.33
VIII	22.45	4.83	36.14	1	19.18	4.96	38.55	36	13.40	5.74	38.30
XIV	24.15	4.63	37.25	2	18.95	4.98	38.43				
XII	23.25	4.94	34.63	3	18.95	4.98	38.48	3	17.79	5.25	38.50
XVII	21.85	4.90	38.58	5	19.20	4.95	38.43	5	17.41	5.39	38.44
XX	23.15	4.99	34.45	9	19.00	4.89	38.49	8	19.18	5.60	38.56
XXI	23.35	4.93	34.20					10	18.75	5.32	38.58
XXIII	23.40	4.76	37.96	1	14.35	5.59	38.40	15	19.51	5.41	38.62
XXIV	21.75	4.90	38.80	4	14.30	5.46	38.47	17	18.90	5.71	38.58
XXV	21.70	5.20	30.89	10	14.40	5.60	38.50	20	15.69	5.63	38.44
XXVII	22.15	4.70	38.87	15	14.23	5.29	38.40	21	19.51	5.22	38.45
				16	14.19	5.60	38.45				
III	17.95	5.13	36.33	25	14.26	5.64	38.19	21	22.79	5.54	38.46
IV	17.95	5.20	36.37					25	22.77	5.97	38.11
V	18.15	5.23	36.61	2	24.83	4.64	37.62	28	21.07	5.62	38.02
VI	18.00	5.40	36.30	6	24.85	4.66	37.56	29	21.26	5.71	38.10
VIII	17.35	5.28	35.99	25	25.20	4.51	37.62	31	21.51	5.42	38.09
IX	17.55	5.23	35.45	34	25.27	4.54	37.75	33	23.03	5.65	38.32
X	18.80	5.12	36.20								
XII	16.90	5.25	35.81	5	13.90	5.35	38.06				
XIII	16.65	5.42	36.35	31	18.20	4.86	37.98				
XIV	16.85	5.34	36.76	34	18.10	5.46	38.23				
XIX	16.30	5.74	36.17								
XXI	16.85	5.25	35.89	1	18.40	5.64	38.34				
XXIII	16.75	5.34	36.33	12	17.90	6.21	38.34				
XXVI	16.30	5.20	36.96	18	16.75	5.81	38.46				
XXVII	16.65	5.47	38.95	19	17.30	5.70	38.36				
XXVIII	16.65	5.31	38.67	21	16.70	5.64	38.39				
XXIX	16.25	5.63	38.09	23	16.60	5.58	38.30				
				25	18.30	5.46	38.38				
				29	19.00	6.71	37.78				
				31	17.00	5.64	38.24				

Sea samples. All these species are known from the Mediterranean waters (Furnestin, 1960; Hure, 1957, 1961; Leveau, 1965).

C. spirostris was the more frequent and abundant Ostracod species present in 137 out of the 176 samples where Ostracods were found, with a mean number of 0.099 individuals/m³.

The abundance of this species at our samples must be related to the observations of Deevey (1968) that from all Ostracod species of the Sargasso Sea off Bermuda, only *C. spirostris* formed larger populations in the upper 100 meters. Furthermore, *C. spirostris* was by far the more numerous Ostracod species in her samples. Hure (1957) noted in the Adriatic Sea this species in all water layers between November and February and from February on below 50 m.

The environmental factor which regulates the occurrence of *C. spirostris* seems to be the temperature. Strong quantitative seasonal differences have been observed in the occurrence of *C. spirostris*: winter and spring are the seasons of maximum abundance, while during summer the numbers are strongly reduced (Fig. 3). On the contrary no significant differences have been observed between the various sea areas which present remarkable differences in their ecological factors (topography, salinity, pollution conditions).

C. curta was the second species as far the total numbers are concerned (mean number of specimens/m³=0.05). It was not a frequent form: it was found only in 29 stations. The 92% of the total numbers of *C. curta* was found in the south Aegean Sea in station 47 of Spring 1967. The fact that the sampling at this pelagic station was performed during the night (24 h) apports evidence of diurnal vertical migrations of this form.

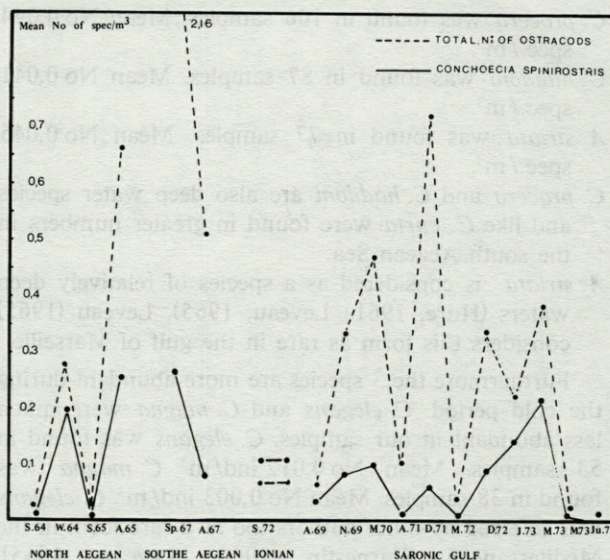


Fig. 3. — Seasonal cycles of Ostracods.
Cycles saisonniers des Ostracodes.

From the rest 8% of *C. curta* individuals the 6% was found in Autumn 1967. Thus the 98% of *C. curta* was found in the south Aegean, while in the rest of the areas this form was sporadic. The abundance of *C. curta* in the south Aegean must be attributed to the fact that this area is the only oceanic from the areas studied and *C. curta* is a deep water species migrating to the surface at night.

According to Deevey (1968), *C. curta* forms denser populations between 100 and 400 m. In Adriatic its median level is 145 m (Hure, 1961).

C. procera, *C. haddoni* and *A. striata* present an almost equal abundance (Fig. 4):

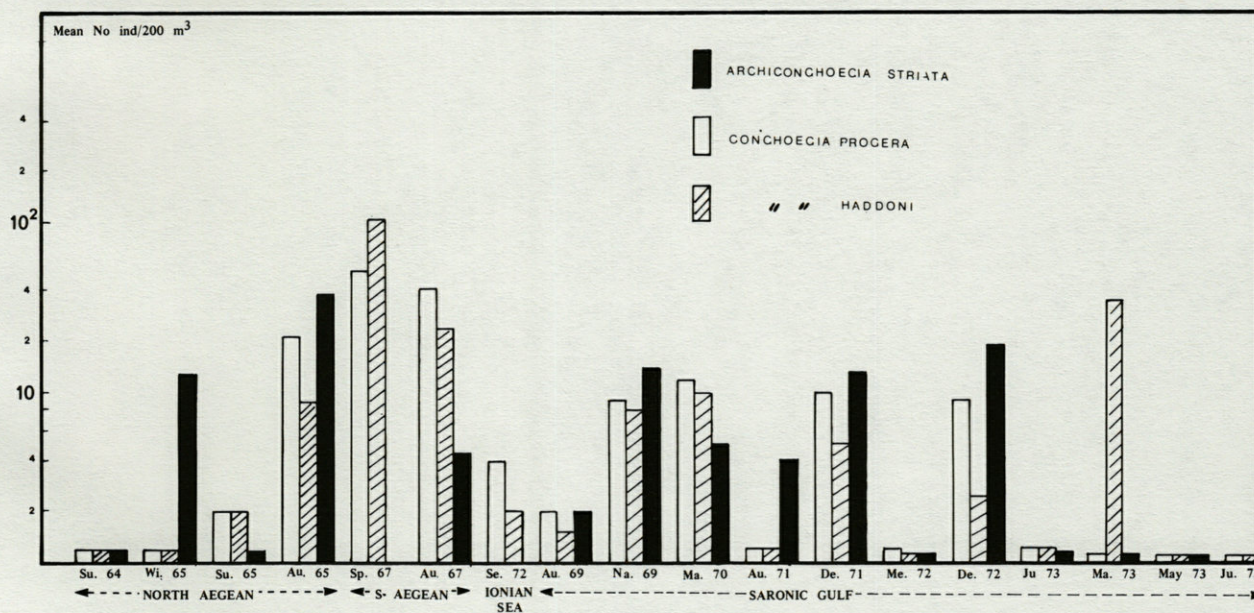


Fig. 4. — Seasonal variation of three species of Ostracods.
Variation saisonnière de trois espèces d'Ostracodes.

C. procera was found in 106 samples. Mean No 0,044 spec./m³.

C. haddoni was found in 87 samples. Mean No 0,041 spec./m³.

A. striata was found in 77 samples. Mean No 0,045 spec./m³.

C. procera and *C. haddoni* are also deep water species and like *C. curta* were found in greater numbers in the south Aegean Sea.

A. striata is considered as a species of relatively deep waters (Hure, 1961; Leveau, 1965). Leveau (1965) considers this form as rare in the gulf of Marseille.

Furthermore the 3 species are more abundant during the cold period. *C. elegans* and *C. magna* were much less abundant in our samples. *C. elegans* was found in 53 samples. Mean No 0,012 ind/m³. *C. magna* was found in 38 samples. Mean No 0,003 ind/m³. *C. elegans* was referred by other authors too as a rare form in the Mediterranean (Furnestin, 1960; Leveau, 1965). *C. magna* a cosmopolitic form lives in deeper waters (Hure, 1957). No clear seasonal or regional differentiation was observed in the occurrence of these 2 species. This might be mainly attributed to their reduced numbers.

Ostracods constitute not an abundant component of the zooplanktonic community in the superficial waters of greek Sea areas. Their relative scarceness in our samples must be attributed to the fact that the majority of our samples were diurnal and superficial, or neritic, while most species form denser populations in deeper waters performing complex diurnal migrations (Angel, 1972).

The vertical hauls which were not taken into account in the quantitative estimations were rich in specimens,

but all species found in the vertical hauls were also found in the horizontal ones.

LITERATURE CITED

- ANGEL, M.V., 1972. Planktonic Ostracods. Historical. Present and Future. *Proc. R.S.E. (B)* 73, 22 : 213-228.
- BINET, D., 1975. Notes sur l'écologie de quelques taxons du zooplancton de la Côte-d'Ivoire. 1) Ostracodes, Cladocères et Cirripèdes. *Doc. Scient; centre Rech. Océanogr. Abidjan*, 6 (2) : 19-39.
- DEEVEY, G., 1968. Pelagic Ostracods of the Sargasso Sea off Bermuda. *Bull. Peabody Mus. nat. Hist.*, 26 : 1-125.
- DEEVEY, G., 1971. The annual cycle in quantity and composition of the zooplankton of the Sargasso Sea off Bermuda. II The surface to 2,000 m. *Limnology and Oceanography*, 16 (6) : 927-943.
- FURNESTIN, M.L., 1960. Zooplancton du golfe du Lion et de la Côte orientale de Corse. *Rev. Trav. Pêches Mar. Fr.*, 24 (2) : 3-9.
- HURÉ, J., 1957. Distribution annuelle verticale du zooplancton sur une station de l'Adriatique méridionale. *Acta Adriatica*, 7 (7) : 34-45.
- HURÉ, J., 1961. Distribution saisonnière et migration journalière verticale du zooplancton dans la région profonde de l'Adriatique. *Acta Adriatica*, 9 (6) : 47-52.
- LEVEAU, M., 1965. Contribution à l'étude des Ostracodes et Cladocères du golfe de Marseille. *Rec. Trav. St. Mar. End. Bull.*, 37 (53) : 161-246.
- WIBORG, K.F., 1954. Investigations on zooplankton in coastal and offshore waters of western and northwestern Norway. *Fisk. Dir. Skr. Serie Havunders.*, 11 : 1-246.

Accepté le 23 juin 1980

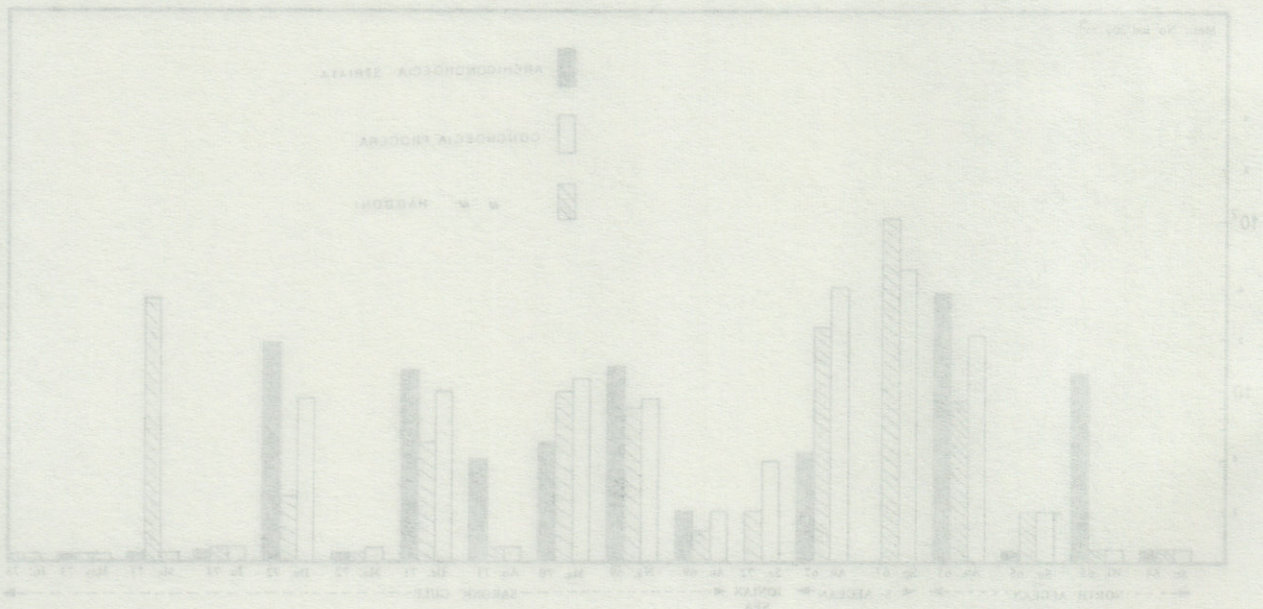


Fig. 4 - Seasonal variation of three species of Ostracods

LES PEUPELEMENTS HYPERDENSES A *FORMICA LUGUBRIS* (ZETT.) DE HAUTE CERDAGNE ORIENTALE (Région d'Osséja et de Guils) leur signification écologique

Claude TOROSSIAN*

Groupe de travail « *Formica rufa* », Faculté des Sciences U.P.S.
118, route de Narbonne, 31977 Toulouse

FOURMIS
FORMICA LUGUBRIS
ÉCOLOGIE
PEUPELEMENTS
HYPERDENSES

RÉSUMÉ. – Ce travail est consacré à l'étude des faunes à Fourmis rousses des bois de la Cerdagne orientale française et espagnole. Nous avons pu mettre en évidence : – au point de vue qualitatif : la prédominance très nette de l'espèce *Formica lugubris* Zett. dans la zone altitudinale choisie (forêt de *Pinus uncinata*, entre 1 800 - 2 000 m, orientation nord-est, sous-bois clair, tapis graminéen ras) – au point de vue quantitatif : des peuplements extrêmement denses (15 à 23 m³/ha), avec des nids « géants » pouvant atteindre 4 à 5 m³ ! Nous n'avons rencontré de telles colonies hyperdenses (à ce jour) que dans les deux forêts citées. Leur signification écologique est discutée, de même que leur intérêt comme indicateur biologique de dégradation des forêts de montagne.

ANTS
FORMICA LUGUBRIS
ECOLOGY
HYPERSENSELEY
POPULATED COMMUNITIES

ABSTRACT. – In this work we have studied the red wood ants of the *Formica rufa* group in French and Spanish forests of the oriental Cerdana : – with regard to their qualitative importance, we have shown the dominance of *Formica lugubris* Zett. in the mountain forest (*Pinus uncinata*) between 1,800 and 2,000 m, in East and North orientation – their quantitative importance, we found a very high density of ants (15 à 23 m³), with « giant » nests of 4-5 m³. These special and populations are present only in two forests of the oriental Cerdana (« Couronnes » forest, and Guils forest). The ecological importance of this ant population is also discussed. Their value as a biological indicator of degradation of the mountain forest is proved by comparison with degraded forest studied since 1972 and intact spanish forest.

GÉNÉRALITÉS

Avant d'exposer les résultats de nos recherches dans la région d'Osséja, rappelons succinctement nos objectifs, et les méthodes développées pour les réaliser. Nous nous proposons d'étudier qualitativement, et surtout quantitativement, la répartition des Fourmis du groupe *Formica rufa* dans plusieurs forêts de montagnes de Haute Cerdagne orientale. Quelques mémoires préliminaires exposent les résultats déjà acquis (Torossian,

1979a, b). Rappelons cependant, que nous avons établi le caractère d'Indicateur biologique de dégradation des forêts de montagne de *Formica lugubris* Zett., espèce très largement dominante dans les régions étudiées à ce jour. Pour arriver à cette conclusion, nous avons en premier lieu, étudié la biogéographie et la répartition spatio-temporelle des différentes espèces du groupe *Formica rufa* et entrepris ensuite, la quantification des populations.

Antérieurement les auteurs exprimaient la richesse d'une station en Fourmis des bois par le simple recensement des fourmilières, en indiquant parfois leur diamètre

(1) Avec le concours de L. Roques et J.S. Gion.

tre et leur hauteur. De telles données ne permettant pas une quantification précise des peuplements, nous avons défini et affiné depuis 1972 les méthodes et techniques propres à mener à bien une telle étude (Torossian, 1980) (car à notre connaissance au moment où nous avons lancé cette campagne de recherches de terrain, rien de précis n'avait été publié sur l'écologie quantitative de *Formica lugubris* Zett.); notamment, en établissant pour les nids rencontrés, une fiche individuelle sur laquelle sont consignés les principaux paramètres écologiques du nid et de son environnement, ainsi que ses dimensions et ses différents profils à partir desquels nous déterminons le volume de la partie épigée.

Ces données sont complétées par une cartographie fine des dômes, et des milieux, accompagnées de marquage de terrain. Ainsi, nous pouvons suivre chaque colonie, c'est-à-dire aborder dans de bonnes conditions de précision l'étude de la dynamique des peuplements de Fourmis rousses.

Chaque dôme est situé dans une échelle de volume en 14 classes (en progression géométrique de 1 à 8 000 000 cm³), qui sont elles-mêmes regroupées dans les 4 catégories suivantes :

Types de nids	Volume (en cm ³)
1) Petits nids (P.N.)	1 à 32 000
2) Nids moyens (N.M.)	32 000 à 256 000
3) Gros nids (G.N.)	256 000 à 2 048 000
4) Très gros nids (T.G.N.)	2 048 000 à 8 192 000

Chaque station de 1 ha est ensuite analysée en fonction de ses paramètres (nombre de nids, pseudobiomasse, volume moyen, pseudobiomasse des gros nids,...), et des paramètres du milieu forestier (Cf. code *Formica rufa* in Torossian, 1980). Nous pouvons ainsi analyser aussi complètement que possible le milieu forestier, et définir l'importance exacte des différents facteurs naturels, et surtout artificiels, dans le degré de développement des colonies. En d'autres termes, nous prenons en compte les différents facteurs d'agression plus ou moins dérivés de la pression humaine :

- agression touristique,
- agression due à l'élevage semi-sauvage en forêt,
- agression résultant de l'exploitation forestière,

et nous leur imputons leur part de responsabilité dans la dégradation des peuplements myrmécologiques, suivie à plus ou moins court terme de celle des forêts de montagne. Nous avons pu en effet, démontrer par un traitement statistique approprié (analyse factorielle en composante principale de 56 paramètres biologiques et écologiques étudiés sur 75 stations de 1 ha) (Torossian, 1980), que les Fourmis des bois constituent un indicateur biologique précis et fiable, intégrant dans les variations de ses populations, l'action des différentes agressions subies par la forêt. Nous avons ainsi pu séparer des ensembles de stations présentant différents degrés de développement ou d'appauvrissement des faunes de Fourmis :

- stations du type (A) : stations « climaciques » à très fort peuplement myrmécologique, et risques nuls de dégradation des faunes à *Formica rufa*.

- stations du type (B) : stations « sub-climaciques » à très fort peuplement myrmécologique, et risques très faibles.
- stations du type (C) : stations très dégradées du point de vue des populations de Fourmis rousses des bois; l'action traumatique y a été si forte, que l'on peut les considérer comme définitivement perdues; il faudrait recréer le « milieu initial » par une action patiente et persévérante, étagée sur plusieurs dizaines d'années.
- stations du type (D) : l'analyse factorielle les différencie très nettement des autres; ce sont des stations actuellement en déséquilibre permanent, mais à faune apparemment moyenne. Ces stations atypiques sont en fait très instables et susceptibles d'évoluer vers le type (B) ou vers le type (C).

L'analyse mathématique des populations de Fourmis en fonction des caractères du milieu se révèle dans ces cas extrêmement intéressante; elle permet de signaler aux autorités forestières, aux autorités locales (municipalités), aux parcs nationaux, ... les zones sur lesquelles doivent porter les efforts de remise en état du capital forestier si fortement entamé qu'il se trouve souvent dans un état critique.

Notre deuxième action a pour but d'assurer la protection individuelle des gros nids, et la protection des différentes espèces du groupe *Formica rufa*, au niveau national comme cela se pratique dans plusieurs pays européens (Allemagne, Suisse, Italie, Europe centrale...), parfois depuis fort longtemps (Cherix, 1977); il est en effet désormais définitivement prouvé (Finnegan, 1979; Gosswald, 1976; Malazgirt, 1979; Nef, 1961; Pavan, 1973, 1976), que les Fourmis rousses de bois présentent un double intérêt en tant que prédateurs et indicateurs biologiques, et que leurs nids subissent bien des dommages : piétinement (touristique, animal) exploitation des ressources du sous-bois et de la forêt conduite sans soins par des éleveurs ou exploitants forestiers peu soucieux des dégâts qu'ils occasionnent au « capital » forestier.

Notre étude systématique des forêts pyrénéennes, a permis de découvrir en Cerdagne orientale et espagnole, les plus forts peuplements de *Formica lugubris* Zett. Ce sont ces peuplements hyperdenses que nous désirons présenter aujourd'hui, ainsi que leur intérêt biologique.

LA CERDAGNE FRANÇAISE

Dans la partie la plus orientale de la Cerdagne française, c'est-à-dire dans la haute forêt d'Osséja, au lieu-dit « Bosc de las Coronas », entre la zone aménagée par l'Office National des Forêts en aire de pique-nique, et la frontière (borne 504), se trouve entre 1 750 et 2 100 m d'altitude environ, une belle forêt de Pins à crochets en peuplement équienne arrivant à peu près en fin de révolution (âge compris entre 140 et 160 années). Dans cette partie de la forêt, en exposition Est, Nord-est et

Nord, le Pin à crochet, essence dominante, présente un recouvrement moyen. La strate herbacée est souvent rase avec un recouvrement au plus moyen (à Fétuques et Rhododendrons denses mais localisés). L'ensoleillement est donc moyen sous le couvert des grands arbres.

La pluviosité faible maintient un sous-bois peu fourni qui reste le plus souvent peu envahi par la végétation herbacée. Toutes les conditions requises se trouvent donc réunies pour un bon développement de l'espèce *Formica lugubris* Zett. Nous suivons sur le terrain depuis 1970-1972 les faunes à *Formica rufa*, et nous avons reconnu (à ce jour) dans cette région, les plus denses peuplements à *F. lugubris* Zett. pour la France.

LA CERDAGNE ESPAGNOLE

Ceballos et Ronchetti (1967) avaient lors d'une campagne générale de prélèvements, prospecté de vastes territoires dans les Pyrénées espagnoles, et signalé des peuplements de Fourmis du groupe *Formica rufa* dans ses différentes provinces. Lors d'une reconnaissance préliminaire en été 1979 (1), nous avons découvert en Forêt de Guils (Fig. 1, 2b), des populations très riches à *Formica lugubris* Zett. Cette pré-reconnaissance a permis l'analyse de 5 ha de cette même forêt (1 850-1 975 m), plantée en Pins à crochet, en exposition Nord-Nord-Est, à faible pente (0°-20°). Les arbres, plus jeunes que ceux d'Osséja sont en peuplement dense; le tapis végétal est généralement ras avec par place un développement de Rhododendrons. Ce beau peuplement végétal présente donc sensiblement les mêmes caractères que ceux du Bois des Couronnes distant de 20 km à vol d'oiseau.

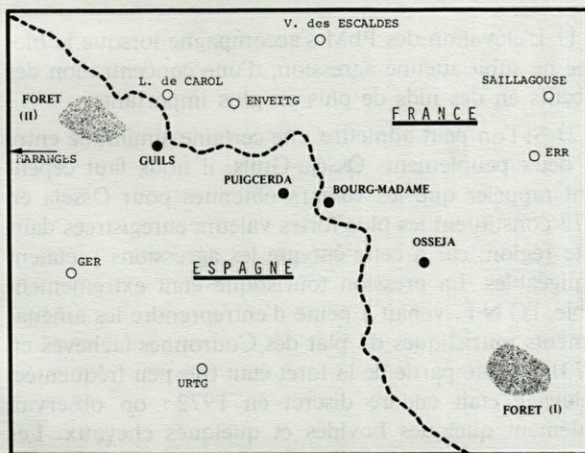


Fig. 1. — Carte schématique de la Cerdagne orientale; Forêt I : Forêt des Couronnes; Forêt II : Forêt de Guils.

Schematic map of eastern Cerdagne; Forest I : Couronnes; Forest II : Guils.

(1) Nous tenons à remercier chaleureusement MM. Cau et Pigulhem de la municipalité d'Osséja, pour leur précieux concours.

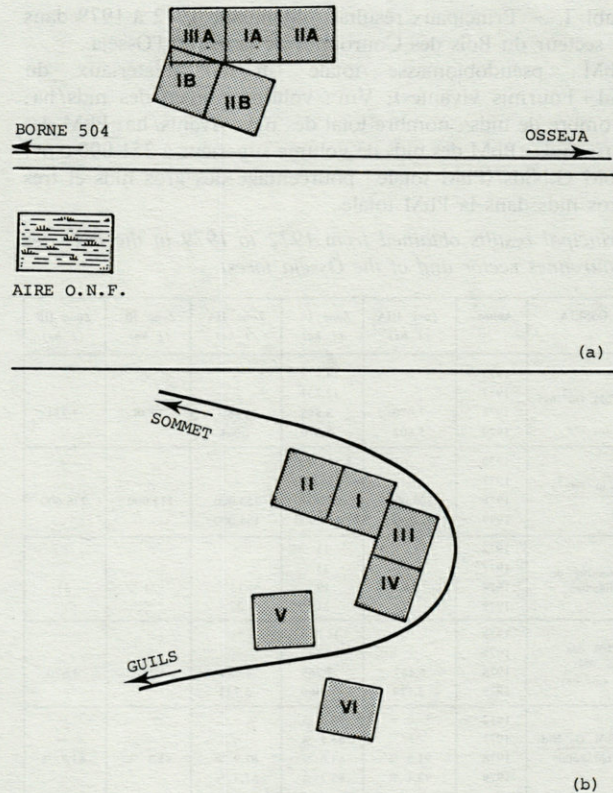


Fig. 2. — Zones prospectées (les carrés représentent des parcelles de 1 ha; 2 (a) : haute forêt d'Osséja (alt. 1 850 m); 2 (b) : forêt de Maranges-Guils (alt. 1 900 m env.).

Prospected areas (squares show surface areas of 1 ha; 2 (a) : high forest of Osséja; 2 (b) : Maranges-Guils (1 900 m).

RÉSULTATS

Ils sont figurés dans les 2 tableaux récapitulatifs suivants (cf. tableaux (1) et (2)).

Les 5 paramètres biologiques les plus importants dans la caractérisation des populations myrmécologiques de *Formica lugubris* Zett. en Cerdagne, sont récapitulés dans le tableau III.

- La colonne (1) Osséja, donne les moyennes et coefficients de variation de toutes les mesures effectuées depuis 1972 dans le Bois des Couronnes, sur 5 ha analysés avec une périodicité variable.
- La colonne (2) Osséja, donne les valeurs pour la seule station Osséja IA de 1972 à 1979.
- La colonne (3) Guils, réunit pour l'année 1979, les valeurs de 2 groupes géographiques distincts : les stations I à V, et VI.
- La colonne (4) Guils considère l'ensemble homogène de stations que nous appelons Guils I + II + III + VI + V.
- La colonne (5) Témoin, exprime les normes italiennes et allemandes (cf. Gosswald, Pavan, *varia* : in Cotti, 1963).

Tabl. I. — Principaux résultats obtenus de 1972 à 1979 dans le secteur du Bois des Couronnes de la Forêt d'Osséja.

PbM : pseudobiomasse totale (m³/ha) (matériaux du nid + Fourmis vivantes); Vm : volume moyen des nids/ha; Nombre de nids : nombre total des nids vivants/ha; PbM des Gros nids : PbM des nids de volume supérieur à 251 000 cm³; PbM G.Nids/(PbM totale) : pourcentage des gros nids et très gros nids dans la PbM totale.

Principal results obtained from 1972 to 1979 in the Bois des Couronnes sector and of the Osséja forest.

OSSEJA	Année	Zone IIIA (1 ha)	Zone IA (1 ha)	Zone IIA (1 ha)	Zone IB (1 ha)	Zone IIB (1 ha)
PbM (m ³ /ha)	1972	—	14,978	—	—	—
	1977	—	12,737	—	—	—
	1978	7,070	8,586	4,587	3,838	7,334
	1979	5,602	8,870	4,064	—	—
V.m (cm ³)	1972	—	1.152.000	—	—	—
	1977	—	386.000	—	—	—
	1978	505.000	452.000	353.000	113.000	236.000
	1979	622.000	422.000	185.000	—	—
Nombre de Nids/ha.	1972	—	13	—	—	—
	1977	—	33	—	—	—
	1978	14	19	13	34	31
	1979	9	21	22	—	—
PbM des G. nids (m ³ /ha)	1972	—	14,760	—	—	—
	1977	—	10,637	—	—	—
	1978	6,467	7,269	4,034	1,740	4,670
	1979	5,179	7,560	2,735	—	—
PbM G. Nids PbM totale	1972	—	98,5 %	—	—	—
	1977	—	83,5 %	—	—	—
	1978	91,5 %	84,6 %	87,9 %	45,3 %	63,7 %
	1979	92,4 %	85,2 %	67,3 %	—	—

Tabl. II. — Principaux résultats obtenus en 1979 après l'étude d'un premier secteur (I + II + III + IV + V) situé à 1 950 m d'altitude, et d'un secteur voisin (VI) situé à 1 800 m d'altitude dans la région de Guils (forêt de *Pinus uncinata*, exposition Est). Légende : cf. Tabl. I. Guils VI : station située à 1 km des précédentes, en situation différente (cf. texte).

Principal results obtained in 1979 after the study of one sector (I + II + III + IV + V) at 1 950 m of altitude, and of a closely situated sector at 1 800 m of altitude in the area of Guils (*Pinus uncinata*, East exposition).

GUILS	GUILS I	GUILS II	GUILS III	GUILS IV	GUILS V	GUILS VI
PbM (m ³ /ha)	16,43	12,53	17,33	17,71	21,23	10,77
Vm (cm ³)	1.643.000	1.252.000	1.333.000	2.660.000	3.446.000	770.000
Nbre de nids/ha	10	10	13	7	7	14
PbM des G. Nids (m ³)	15,92	12,43	17,19	17,71	21,23	10,61
PbM G. Nids PbM totale	96,89 %	99,20 %	99,18 %	100 %	100 %	98,51 %

Il apparaît que les stations cerdanes diffèrent de façon très hautement significative avec les valeurs moyennes des témoins (les valeurs témoins sont celles qui sont le plus couramment admises par les myrmécologues spécialistes du groupe *Formica rufa*), surtout si l'on considère les valeurs d'Osséja (2), Guils (3), Guils (4) (Tabl. III). Ainsi les peuplements cerdans à *Formica lugubris* Zett. sont exceptionnels dans les populations européennes de *rufa*; nous pouvons les qualifier de *peuplements hyper-denses*.

Tabl. III. — Valeurs moyennes et coefficients de variation de 5 paramètres (cf. Tabl. I) des populations de Fourmis, des stations d'Osséja et de Guils.

Mean values and variation coefficients of 5 parameters (cf. Tabl. I) of ant populations, at the stations of Osséja and Guils.

		OSSEJA (1)	OSSEJA (2)	GUILS (3)	GUILS (4)	TEMOIN (5)
PbM (m ³ /ha)	\bar{x}	7,77	11,33	16	17,04	1,5 à 3
	c.v	47,6	26,9	23,6	18,3	
Vm (cm ³)	\bar{x}	442.600	603.000	1.851.000	2.066.000	300.000
	c.v	66,0	60,9	54,2	46,1	
Nbre de nids/ha	\bar{x}	20,9	21,5	10,2	9,4	6
	c.v	43,3	39,0	28,8	26,7	
PbM des G.Nids (m ³)	\bar{x}	6,50	10,06	15,85	16,9	0,75 à 1,5
	c.v	59,57	34,66	24,17	18,82	
PbM G. Nids PbM totale	\bar{x}	79,99 %	87,95 %	98,96 %	99,05 %	50 à 60 %
	c.v	20,3	8,0	1,17	1,3	

Si l'on considère la série homogène Osséja (2), correspondant au peuplement IA, les résultats obtenus se rapprochent de ceux de Guils (3), surtout pour l'année 1972 où l'on observe pour Osséja des valeurs du même ordre que celles des moyennes de Guils (3) en 1979 (Tabl. I et II). Les peuplements d'Osséja IA sont à peine inférieurs à ceux de Guils en ce qui concerne la PbM, la PbM des gros nids, et le pourcentage des gros nids dans la PbM totale. Pour ce qui est du volume moyen et du nombre de nids, les différences sont plus marquées, sans excéder pour autant 26 % pour les volumes moyens et 22 % pour le nombre de nids.

REMARQUES

1) L'élévation des PbM s'accompagne lorsque le biotope ne subit aucune agression, d'une concentration des effectifs en des nids de plus en plus importants.

2) Si l'on peut admettre une certaine similitude entre les deux peuplements Osséja-Guils, il nous faut cependant rappeler que les valeurs obtenues pour Osséja en 1972 constituent les plus fortes valeurs enregistrées dans cette région, car à cette époque les agressions y étaient négligeables. La pression touristique était extrêmement faible, l'O.N.F. venait à peine d'entreprendre les aménagements touristiques du plat des Couronnes (achevés en 1973), et cette partie de la forêt était très peu fréquentée. L'élevage était encore discret en 1972 : on observait seulement quelques bovidés et quelques chevaux. Les dégradations dues à l'exploitation forestière, étaient aussi des plus faibles, l'O.N.F. avait à peine entrepris le martelage préliminaire à la coupe. Les conditions « idéales » se trouvaient donc réunies dans cette parcelle Osséja IA-72, et il est normal de retrouver une faune assez voisine de celle que nous avons rencontrée à Guils en 1979 dans une forêt de *Pinus uncinata* un peu plus jeune et un peu plus dense.

L'évolution ultérieure de cette parcelle IA-72 est particulièrement intéressante à considérer :

Nous avons procédé au relevé total qualitatif et quantitatif de la faune myrmécologique en 1977, 1978 et 1979 (Tabl. I, Fig. 3 et 4).

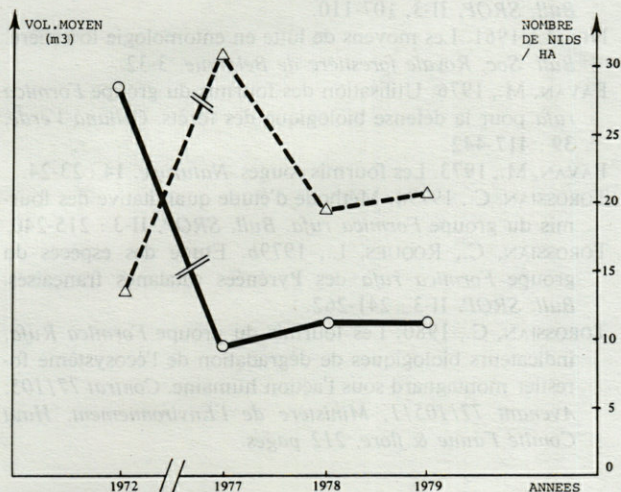


Fig. 3. - Evolution des volumes moyens à l'hectare (traits pleins) et des nombres de nids à l'hectare (traits interrompus) pour la parcelle d'Osséja (IA) depuis 1972.

Variations in the mean volumes/ha (continuous line) and of the numbers of nest/ha (broken line) for the sample square of Osséja since 1972.

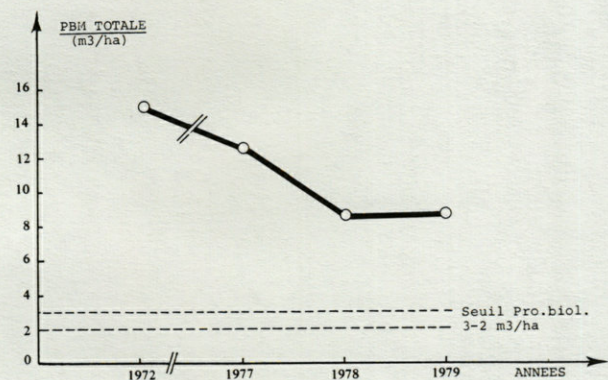


Fig. 4. - Evolution de la pseudobiomasse de la station Osséja (IA) depuis 1972.

Variations in the pseudobiomass at the station of Osséja (IA) since 1972.

L'évolution de la Pbm totale en fonction du temps, montre très nettement le fléchissement des Pbm, qui s'affirme dès 1977, et s'accroît en 1978 pour se stabiliser en 1979. La décroissance significative des valeurs des Pbm totales ne peut-être (aucun paramètre écologique naturel du milieu n'ayant changé sur cette même parcelle), que la résultante des effets cumulés des trois facteurs d'agression précédemment définis :

- *L'agression touristique* : favorisée dès 1973, elle a pris au cours des ans une ampleur que traduit le nom-

bre des véhicules et l'importance des détritux (signalons que l'aire de pique-nique de l'O.N.F. se trouve à 200-300 m de la zone étudiée).

- *L'agression animale* : alors qu'elle était discrète et peu marquée dans ses effets en 1972, elle est devenue préoccupante par la suite. Les éleveurs français et espagnols de la zone frontrière, ont augmenté les effectifs de leurs troupeaux d'équidés et de bovidés qui en 1980 comptent environ 1 000 têtes pâturent en sous-bois. Ces troupeaux lâchés en semi-liberté se déplacent entre 1 800 et 2 000 m, c'est-à-dire précisément pour le territoire français, dans la région du Bois des Couronnes et de la borne 504. Depuis 1979 d'ailleurs, un abri à chevaux a été aménagé à 100 m environ de notre zone IA. L'action érosive de ce troupeau quasi permanent, qui n'a fait qu'augmenter au fil des années, se traduit par un surpâturage intensif en sous-bois ; la régénération se trouve ainsi - du fait de la dent des chevaux - gravement compromise. Naturellement les nids de fourmis soumis au piétinement intensif diminuent de volume, alors que simultanément le processus dégénératif de la multiplication des nids est amorcé. Les figures 3 et 4 démontrent ce triple phénomène biologique, c'est-à-dire la réaction des Fourmis des bois dont le rôle d'indicateur biologique se trouve ainsi confirmé une nouvelle fois.

L'agression par l'exploitation forestière : le Bois des Couronnes fait depuis 1975 l'objet d'une exploitation intensive par l'O.N.F., tantôt par coupes d'éclaircies, tantôt par coupes totales sur certains périmètres plus restreints. Malheureusement, les exploitants forestiers laissent sur place les houppiers, les branches, et tous les résidus d'élagage, et d'écorçage. Cette pratique perturbe encore davantage les peuplements naturels de Fourmis des bois, en encombrant le sous-bois de débris divers plus ou moins abondants. Outre l'aspect déplaisant de ces rémanents une telle quantité de bois mort favorise la multiplication intensive des ennemis de la forêt (Insectes et Champignons parasites).

Ainsi il est clair que la triple agression subie par la forêt d'Osséja était annoncée depuis de longues années par la régression myrmécologique, justifiant l'intérêt que nous portons à ces Insectes, à la fois prédateurs précieux (Pavan, 1976), et indicateurs biologiques précis et fiables ; ce rôle mis en évidence dans différents secteurs pyrénéens et alpins (2), vient d'être souligné ponctuellement pour la Cerdagne orientale.

Nous voudrions en terminant souligner l'intérêt exceptionnel de la Cerdagne et du Capcir pour l'étude des Fourmis rousses. Nous y avons trouvé les peuplements les plus denses à *Formica lugubris* Zett., et prouvé l'intérêt de cette espèce comme indicateur biologique.

(2) Nous voudrions à ce propos remercier la Direction de l'O.N.F. pour les Pyrénées orientales, et Monsieur le Maire et la Municipalité d'Osséja qui soutiennent activement notre effort, et qui nous ont permis de clôturer 3 hectares de forêt qui vont nous permettre de suivre dans l'avenir l'évolution des peuplements à *Formica lugubris* Zett. et en particulier les processus de recolonisation du milieu forestier.

De telles densités de Fourmis posent enfin de très intéressants problèmes écologiques, actuellement en cours d'étude :

- acidification possible du milieu forestier par les peuplements hyperdenses de Guils et Mahranges par exemple;
- problème de l'alimentation protidique de ces énormes « cités » de Fourmis;
- intérêt d'une double protection de ces colonies prospères et fortes, au niveau du nid lui-même (cf. méthode de Gosswald et de Pavan), et au niveau de la région.

BIBLIOGRAPHIE

CEBALLOS, P. et G. RONCHETTI, 1967. Las hormigas del grupo *Formica rufa* en el Pirineo oriental español de las provincias de Lerida y Gerona. *Bol. Serv. Plagas Forestales*, 10 (20) : 109-119.

CHERIX, D., 1977. Les fourmis des bois et leur protection. *WWF Suisse et CSEE*, 32 pages.

COTTI, G., 1963. Bibliographia ragonata 1930-1961 del gruppo *Formica rufa*. *Collana Verde*, 8 : 1-414.

FINNEGAN, R.J., 1979. Predacious red wood ants in Quebec Forests. *OILB. Bull. SROP*, II-3, 67-74.

GOSSWALD, K., 1976. Waldameisenhege. *Waldhygiene*, 11 : 193-256.

MALAZGIRT, O., 1979. Biological control in Turkey. *OILB. Bull. SROP*, II-3, 107-110.

NEF, L., 1961. Les moyens de lutte en entomologie forestière. *Bull. Soc. Royale forestière de Belgique*, 3-32.

PAVAN, M., 1976. Utilisation des fourmis du groupe *Formica rufa* pour la défense biologique des forêts. *Collana Verde*, 39 : 417-442.

PAVAN, M., 1973. Les fourmis rouges. *Naturopie*, 14 : 23-24.

TOROSSIAN, C., 1979a. Méthode d'étude quantitative des fourmis du groupe *Formica rufa*. *Bull. SROP*, II-3 : 215-240.

TOROSSIAN, C., ROQUES, L., 1979b. Etude des espèces du groupe *Formica rufa* des Pyrénées catalanes françaises. *Bull. SROP*, II-3 : 241-262.

TOROSSIAN, C., 1980. Les fourmis du groupe *Formica Rufa*, indicateurs biologiques de dégradation de l'écosystème forestier montagnard sous l'action humaine. *Contrat 77/105, Avenant 77/105/1, Ministère de l'Environnement, Haut Comité Faune & flore*, 212 pages.

Accepté le 6 janvier 1981



Fig. 4. — Evolution de la densité des nids de Formica rufa dans le site de l'Ossia (A) et dans le site de l'Ossia (B) de 1973 à 1978.

L'évolution de la PPM totale en fonction du temps, montre une nette augmentation du PPM dans les sites de l'Ossia (A) et de l'Ossia (B) en 1978 par rapport à 1973. Cette augmentation est due à la densité plus élevée de la population de Formica rufa dans ces sites en 1978. La densité de la population de Formica rufa dans les sites de l'Ossia (A) et de l'Ossia (B) en 1978 est respectivement de 35 et de 25 nids par hectare. Cette augmentation de la densité de la population de Formica rufa dans ces sites en 1978 est due à la densité plus élevée de la population de Formica rufa dans ces sites en 1978.

— L'augmentation de la PPM totale en fonction du temps, montre une nette augmentation du PPM dans les sites de l'Ossia (A) et de l'Ossia (B) en 1978 par rapport à 1973. Cette augmentation est due à la densité plus élevée de la population de Formica rufa dans ces sites en 1978.

LES LÉPIDOPTÈRES DES PYRÉNÉES-ORIENTALES

Supplément à la faune de 1961

Cl. DUFAY* et R. MAZEL**

* Laboratoire d'Entomologie, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris

** Laboratoire de Biologie générale, Université de Perpignan

LÉPIDOPTÈRES
PYRÉNÉES-ORIENTALES
ESPÈCES NOUVELLES
TAXINOMIE
BIOGÉOGRAPHIE

RÉSUMÉ. – Les auteurs dressent un catalogue de 111 espèces nouvelles pour les Pyrénées-Orientales découvertes dans ce département de 1961 à 1981. Certaines corrections taxinomiques sont apportées au catalogue de 1961. La présence douteuse de quelques espèces est discutée et une liste indique celles connues des régions limitrophes, non encore trouvées dans le département. Une analyse biogéographique, portant plus particulièrement sur les *Noctuidae*, compare le peuplement en Lépidoptères des Pyrénées-Orientales à ceux de la France, en général, et de la Haute Provence, en particulier.

LEPIDOPTERA
PYRÉNÉES-ORIENTALES
NEW SPECIES
TAXONOMY
BIOGEOGRAPHY

ABSTRACT. – The authors present a catalogue of 111 new species discovered in the Pyrénées-Orientales between 1961 and 1981. Several taxonomic corrections are made to the catalogue of 1961. The doubtful presence of several species is discussed, and a list shows those known in surrounding regions which have not yet been found in the « département ». A biogeographical analysis, concerning in particular the *Noctuidae*, compares the population of Lepidoptera in the Pyrénées-Orientales with that of France in general and of Haute Provence in particular.

Il y a 21 ans, un fascicule de la « Faune terrestre et d'eau douce des Pyrénées-Orientales », a été consacré aux Lépidoptères (Dufay, 1961, *Vie Milieu*, suppl.). Depuis la publication de cet ouvrage, plus de 100 espèces appartenant aux familles considérées ont été découvertes dans ce département.

Si près de la moitié d'entre elles a fait l'objet de diverses notes dispersées dans plusieurs revues, la capture de toutes les autres – dont une proportion importante, les trois-quarts, est due à l'activité des auteurs – est restée jusqu'à présent inédite. Il paraît donc nécessaire de rassembler dans ce supplément toutes ces données, en partie nouvelle, sur la faune des Lépidoptères de cette région, afin de mettre à jour la liste des espèces qui y sont actuellement connues.

En 1961, un peu moins de 1 100 espèces de « Macro-lépidoptères » étaient signalées dans les Pyrénées-Orientales. De 1961 à 1981 inclus, 111 autres y ont été trouvées, ce qui représente un accroissement faunistique apparent, en 20 ans, de 10%. Cette proportion peut a priori sembler élevée pour une région bien fréquentée par les lépidoptéristes, du moins l'été, et dont la faune

des Lépidoptères passait, par conséquent, pour l'une des mieux étudiées en France, avec celles de quelques autres départements, comme les Alpes-Maritimes et les Alpes-de-Haute-Provence. Mais si l'on compare ces chiffres à ceux d'autres contrées, on s'aperçoit qu'ils sont assez semblables : en Haute-Provence 1 164 espèces des mêmes familles étaient recensées en 1966 (Dufay, 1965-1966) et 10 ans après 1 220, soit 56 ou 4,8% de plus, environ 2 fois moins pour un laps de temps 2 fois plus court (Dufay, 1977). Cette amélioration des connaissances faunistiques est très probablement due aux techniques de recherche utilisées par les entomologistes la nuit (lampes à vapeur de mercure alimentées par de petits groupes électrogènes portatifs, ou sources de lumière indépendantes du réseau électrique), leur permettant l'emploi de pièges lumineux dans les endroits les plus éloignés et les plus divers.

Il est cependant certain que l'installation à demeure dans la région, de l'un de nous (Mazel) depuis quelques années, a fortement contribué à la découverte d'espèces nouvelles pour les Pyrénées-Orientales (30 sur les 111). Les espèces automnales, hivernales et du premier prin-

temps, restées très peu étudiées jusqu'à présent dans ce département, ont ainsi pu être recherchées (une douzaine d'espèces prises, non signalées précédemment). D'autre part toutes les zones de basse altitude avaient été assez négligées, la majorité des localités prospectées par les entomologistes se situaient en moyenne et haute altitude, dans le Canigou, autour de celui-ci, en Cerdagne et dans la région de Porté, ainsi que dans la vallée de la Têt. Le Vallespir, les Albères, le Fenouillèdes et tout le nord-ouest limitrophe de l'Aude, n'avaient guère été parcourus par les lépidoptéristes. L'un de nous (Mazel) a donc pratiqué des piégeages lumineux dans les garrigues de l'étage du chêne vert, ou dans les quelques secteurs palustres à végétation hygrophile, voisins du littoral ou des étangs sublittoraux, ou en bordure des cours d'eau. D'assez nombreuses espèces, dont plusieurs, n'étaient pas encore connues en France ont été découvertes dans ces zones (*Hoyosia codeti* Obt. et *Cryphia petrea* Gn. sur les bordures orientales et méridionales des Corbières, dans des biotopes liés à la chênaie verte; *Photodes dulcis* Obt., dans des localités à végétation hygrophile, et *Porphyrinia blandula* Rbr.). Une dizaine d'autres plus ou moins paludicoles, non citées des P.-O., ont été capturées principalement le long de la côte (*Phragmataecia*, *Laelia*, plusieurs *Mythimna*, quelques *Amphipyriinae*).

Deux autres espèces – *Mythimna prominens hispanica* Bellier (*Noctuidae*), et *Idaea incisaria* (Staudinger) (*Geometridae*) – n'étaient pas connues en France avant leur découverte dans les P.-O. Diverses notes ont déjà signalé toutes ces espèces nouvelles pour la France. Seulement 3 d'entre elles, *Hoyosia codeti* Obth, *Cryphia petrea* Guenée et *Photodes dulcis* Obth., ont été reconnues depuis en dehors des P.-O., dans l'Aude ou dans l'Hérault.

Ce supplément à la faune des Lépidoptères des Pyrénées-Orientales comporte 5 parties :

1. la liste des espèces nouvelles, capturées depuis 1961 dans ce département;
2. des corrections taxinomiques relatives à quelques espèces citées en 1961, rendues nécessaires par les progrès accomplis depuis dans ce domaine;
3. une brève liste de quelques espèces signalées dans les P.-O. mais dont l'existence nous semble très douteuse, et ne pourra être vérifiée que par de nouvelles captures;
4. une autre consacrée aux Lépidoptères pris ou cités très près des limites des P.-O. (Andorre, Aude, nord de la Catalogne espagnole), pouvant donc être découverts dans le département;
5. une analyse biogéographique du peuplement en Lépidoptères de la région, portant plus particulièrement sur les *Noctuidae*.

La taxinomie et la classification suivie dans l'ouvrage de 1961, ne peuvent être employées ici, car elles sont périmées. Ce sont donc celles des ouvrages et des travaux les plus récents que nous respectons (voir leur liste dans : C. Dufay, les Lépidoptères des marais de Chautagne (Savoie), *Bull. mens. Soc. Linn. Lyon*, 48^e année,

décembre 1979, 10, p. 589-605). La « Liste systématique et synonymique des Lépidoptères de France, Belgique et Corse », de Patrice Leraut (Supplément à *Alexanor* et au *Bull. Soc. ent. Fr.*, 1980), postérieure à la rédaction de ce travail, n'a pas pu être suivie. L'ordre des familles est celui figurant dans le travail de l'un de nous (Dufay) sur les Lépidoptères de la Haute-Provence (*op. cit.*).

Pour chacune des espèces, le plan est le même que dans la faune de 1961 : type de répartition géographique générale, localités dans les P.-O. (références correspondantes pour celles déjà publiées), époque de la vie imaginaire au cours de l'année, indiquée par les millésimes des mois, plante nourricière des chenilles.

Les déterminations de presque toutes les espèces inédites dans les P.-O. ont été contrôlées par l'un de nous (Dufay), mais nous n'avons pas eu l'occasion de le faire pour la plupart de celles signalées par d'autres auteurs.

I. ADJONCTION À LA FAUNE DE 1961

Abréviations des noms des auteurs des captures inédites : A.C. : A. Charnay; C.D. : C. Dufay; F.M. : F. Moulignier; G.O. : G. Orhant; R.M. : R. Mazel.

Lorsque les captures ont fait l'objet de publications, figurant dans la bibliographie, le nom de leur auteur est indiqué en toutes lettres, suivi de la date correspondante.

Les espèces dont le nom est suivi d'un astérisque ont été reconnues ou découvertes en 1980 et 1981, après la rédaction du chapitre V, consacré à la biogéographie; elles n'ont donc pas pu être prises en considération pour l'établissement des tableaux comparant les nombres des espèces par familles, ou par groupes faunistiques.

COSSIDAE

Phragmataecia castaneae Hübner

Eurasiatique. – Canet-plage, St-Cyprien-plage (R.M.). – VI-VII, VIII-IX. – Chenille dans les tiges de *Phragmites*.

Espèce trouvée aussi en Catalogne espagnole : 1 ♂, 9-V-1960, Ampurias, golfe de Rosas, assez près de la frontière française (C.D.).

LIMACODIDAE (COCHLIDIIDAE)

Hoyosia codeti Oberthür

Atlanto-méditerranéen (Algérie, péninsule ibérique, sud-est de la France). – Col de la Bataille (R.M.) (Dufay, 1978); Vingrau (Mazel, 1978). – VIII-IX. – Chenille principalement sur *Arbutus unedo*.

Ce Limacodidé a été découvert en France lors de sa capture au Col de la Bataille le 10 sept. 1977. Depuis ces citations dans les P.-O., il a été trouvé aussi dans l'Hérault, à Fabrègues (Minet, 1979), et dans une autre localité de ce département : près de Vailhauquès, au N-O de Montpellier (A. Jeannin).

Catalogne espagnole : connu des environs de Figueras près de la frontière française (Chovet, suivant Minet, *id.*).

ZYGAENIDAE

Adscita turcosa Retzius (*micans* Freyer, *heuseri* Reichl)

Le Zygénide *Procris statices* Linné, signalé de plusieurs localités (p. 139), a été divisé récemment en 2 espèces différant principalement par le nombre d'articles de leurs antennes, en moyenne de 36 chez l'une et de 41 chez l'autre. Suivant Dujardin (*Entomops*, Nice, 1973, 29, 153-155) la première qui est la plus commune et la plus répandue des 2, doit être nommée *Adscita turcosa* Retzius, et la seconde, aux antennes de 41 articles en moyenne, est l'espèce décrite par Linné, *Adscita statices*. Les exemplaires des P.-O. examinés se répartissent entre ces 2 *Adscita*. - *A. turcosa* a été déterminé de Mosset, des Bouillouses (R.M.) et de Porté (F.M.); *A. statices* des localités suivantes : Larroque des Albères, Col de Jau (R.M.). - Les citations faites en 1961 n'ont pu être vérifiées.

Zygaena carniolica Scopoli

Méditerranéo-asiatique. - Betllans (Mazel, 1974), (C.D.). - VII-VIII. - Chenille sur *Onobrychis*, *Dorycnium*, *Lotus*.

Zygaena romeo Duponchel

Italie et sud-est de la France. - Coustouges (Faillie, 1971). - Betllans (Mazel, 1975), (F.M., C.D.). - VI-VII. - Chenille sur *Lathyrus*. - Les populations des P.-O. appartiennent à la sous-espèce *urania* Marten.

Zygaena contaminata Boisduval

Pyrénées et Espagne. - Environs des étangs de Campareils, au-dessus de Formiguères, 2 000 m (A. et C. Roguenant). - VII-VIII. - Chenille sur *Eryngium bourgati*. - Jusqu'à présent cette Zygène n'était connue en France que dans la chaîne des Pyrénées à l'ouest des vallées d'Andorre.

Zygaena viciae Denis et Schiffermüller

Eurasiatique. - Coustouges (Faillie, 1971), Corsavy, Mines-de-Batère, Prats-de-Mollo-La Preste, St-Martin-du-Canigou, Casteil, Py (*idem*), Serralongue, Betllans (R.M.). - VI-VII. - Chenille sur *Lotus* et *Vicia*. - Ssp. *farriolsi* de Sagarra, seule connue dans le département.

GEOMETRIDAE

Mesoleuca albicillata Linné

Eurasiatique. - Fontrabieuse (A.C.) - V-VI, VIII. - Chenille sur *Rubus*, surtout sur *R. idaeus* L.

Coenocalpe millierata Staudinger

Atlanto-méditerranéen. - Corbère-les-Cabanès (R.M.), col de la Bataille (C.D. et R.M.), Castelnou (C.D.). - X-XI. - Chenille sur *Clematis vitalba*. - Signalé aussi du nord de la Catalogne espagnole, à la Junquera (Bolland, 1976).

Eupithecia inturbata Hübner

Europe occidentale et centrale. - Forêt de la réserve de la Massane (Dajoz, 1961). - VII-VIII. - Chenille sur érables, dans les fleurs.

Eupithecia subumbrata Denis et Schiffermüller

Probablement méditerranéo-asiatique. - Porté (C.D.). - V, VIII. - Chenille sur plantes variées (*Centaurea*, *Scabiosa*, *Gentiana*, *Saxifraga*, etc.).

Eupithecia druentiana Dietze

Sud de la France et Autriche. - Villefranche-de-Conflent, rives du Cady (C.D.). - V-VI. - Chenille sur *Artemisia camphorata*.

Eupithecia phoeniceata Rambur

Atlanto-méditerranéen. - Canet-plage (R.M.). - X-XII. - Chenille sur *Juniperus phoenicea*, *Cupressus*, *Dorycnium suffruticosum*.

Cet *Eupithecia*, qui, suivant Herbulot (1966), n'était pas connu dans le Languedoc et le Roussillon, existe aussi dans le Languedoc : Montpellier, parc d'un lotissement (C.D.).

Eupithecia rosmarinata Millière

Atlanto-méditerranéen. - Périllos, Rivesaltes (R.M.). - XI à I. - Chenille sur *Rosmarinus officinalis* et fleurs de *Thymus*.

Phasiane luridata Hufnagel (*plumbaria* Fabricius)

En 1961, dans la faune des Lépidoptères des Pyrénées-Orientales l'espèce voisine, *Phasiane mucronata* Scopoli (*Ortholitha mucronata* Scop.), était seule signalée (p. 115), mais avec la remarque suivante : « une partie ou la totalité de ces citations de *O. mucronata* Scop. peut se rapporter à *O. plumbaria* F. », c'est-à-dire à *Phasiane luridata* Hufnagel.

L'étude des armatures génitales de quelques spécimens de la région montre que les 2 espèces y existent. - Si une ♀ de la vallée du Galbe (R.M.) est bien *P. mucronata*, par contre une autre de Montbolo (R.M.) est indubitablement *P. luridata* Hfn. - VI-VIII. - Chenille sur *Genista*, *Erica*, etc. - Dans les localités signalées pour *O. mucronata* (Villefranche-de-Conflent, Vernet-les-Bains, Font-Romeu, Porté, etc.), c'est donc l'une ou l'autre de ces 2 espèces qui peut se trouver ou peut-être même les 2.

Catarhoe basochesiata Duponchel

Atlanto-méditerranéen. - Banyuls-sur-Mer (C.D.), Collioure (du Dresnay, coll. Herbulot), Rivesaltes, Espira de l'Agly, Périllos (R.M.), col de la Bataille au-dessus de Millas (R.M. et C.D.). - III-IV, IX-XII. - Chenille sur *Rubia peregrina*.

Lythria purpuraria Linné

Probablement méditerranéo-asiatique eurybionte. - Bompas, Vernet-les-Bains (Coll. Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris), nombreux ex. étiquetés « Pyr-Ortles » (*id.*, ex coll. A. Thierry-Mieg, J. Schlum-

berger, A. Poujade, L. Dupont, L. et J. de Joannis). – V, VII-VIII. – Chenille principalement sur *Rumex* et *Polygonum*. – Une partie des localités citées pour *L. purpurata* (p. 129) peut se rapporter en réalité à *L. purpuraria*, car les anciens auteurs ont longtemps considéré ces 2 Geometridae comme une seule espèce. – Mais *L. purpurata* L. (*sanguinaria* Dup.) existe bien dans la région, à Vernet-les-Bains (Ch. et R. Oberthür, Praviel in coll., Mus. nat. Hist. Nat. Paris), à Eyne (R.M.) et dans le Puigmal à 1 800 m (R.M.).

Idaea macilentaria Herrich-Schäffer*

Européen, peut-être atlanto-méditerranéen – Rabouillet (R.M.). – VII. – Chenille sur plantes basses : *Plantago*, *Achillea*, *Rumex*, *Sonchus*.

Idaea incalcarata Chrétien*

Atlanto-méditerranéen (Espagne et sud-est de la France). – Col de la Bataille près Montner (C.D.), Mollitg-les-Bains (F.M.) – V-VI, VIII-X. – Chenille se nourrissant de feuilles fanées des plantes basses.

Idaea incisaria Staudinger

Atlanto-méditerranéen : Algérie, péninsule ibérique surtout. – Banyuls-sur-mer, 1 ♂, 4-IV-1975 (R.M.) (armature génitale prép. C.D. n° 3919). (C. Dufay, 1981). – IV-VI, VII-VIII, X. – Chenille sur plantes basses.

Avant cette capture, ce Géométride était inconnu en France, mais il est fort possible qu'il demeure confondu avec d'autres *Idaea* communs et répandus, comme *I. seriata* Schranck, et qu'il existe en d'autres localités du Roussillon ou même du littoral méditerranéen dans le sud-est de la France.

Idaea rubraria Staudinger

Peut-être méditerranéo-asiatique. – Col de la Bataille (R.M.). – VII-VIII. – Chenille sur diverses plantes basses.

Cyclophora linearia Hübner (*Cosymbia linearia* Hübner)

Probablement méditerranéo-asiatique eurybionte. – Forêt de la réserve de La Massane (Dajoz, 1961). – IV-VI, VII-IX. – Chenille sur *Quercus*, *Fagus*, *Betula*.

Lomaspilis marginata Linné

Eurasiatique. – Coustouges (R.M.). – IV-VI et VII-IX. – Chenille sur *Salix*, *Populus tremula*, *Corylus*.

Lomographa cararia Hübner

Eurasiatique. – Le Tech (Levesque, 1970). – VI-VII. – Chenille probablement sur *Populus*.

Agriopsis bajaria Denis et Schiffermüller

Probablement méditerranéo-asiatique. – Périllos, Eus près de Prades (R.M.). – X-XII. – Chenille sur arbres fruitiers (*Prunus*, *Pirus*) et *Crataegus*, *Ligustrum*.

Erannis defoliaria Clerck

Probablement méditerranéo-asiatique. – Eus, près de Prades (R.M.). – XI-XII. – Chenille très polyphage, sur arbres fruitiers et forestiers.

Peribatodes manuelaria Herrich-Schäffer

Probablement méditerranéo-asiatique. – Coustouges (R.M.), Mollitg-les-Bains (F.M.), Maureillas (G.O.). – VI-VIII, IX. – Chenille sur chênes.

Aleucis distinctata Herrich-Schäffer*

Europe centrale et occidentale. – Montner, Castelnou, Saint-Paul-de-Fenouillet (C.D. et R.M.). – III-IV. – Chenille sur prunellier.

Compsoptera jourdanaria Serres in Villiers

Atlanto-méditerranéen. – Rivesaltes (R.M.). – IX-XI. – Chenille sur *Thymus serpyllum*, *Helichrysum*, *Dorycnium*.

THYATIRIDAE

Habrosyne pyritoides Hufnagel (*derasa* Linné)*

Probablement méditerranéo-asiatique eurybionte. – Maureillas (G.O.). – V-VI, VIII. – Chenille sur ronces.

Tethea or Denis et Schiffermüller

Eurasiatique. – Porté (A.C.). – IV-VI, VII-VIII. – Chenille sur *Populus nigra*, *P. tremula*, *Salix*, *Quercus*.

Polyploca ridens Fabricius

Europe (sauf la plus méridionale). – Les Ambollas (Baraud, 1963). – IV-V. – Chenille sur *Quercus*.

NOTODONTIDAE

Cerura erminea Esper

Méditerranéo-asiatique. – Les Ambollas (Baraud, 1963), Villefranche-de-Conflent (Dufay, 1972). – IV-V, VI-VII. – Chenille sur *Populus*, *Salix*, *Betula*.

Harpyia furcula fuscina Hübner.

Holarctique. – Villefranche-de-Conflent, rives du Cady (Dufay, 1972). – IV-VI, VII-IX. – Chenille sur *Populus*, *Salix*, *Betula*.

Drymonia dodonaea Denis et Schiffermüller (*trimacula* Esper)*

Méditerranéo-asiatique eurybionte. – Saint-Paul-de-Fenouillet, Céret (C.D. et R.M.). – IV-VI. – Chenille sur *Quercus*, *Betula*, *Fagus*.

Drymonia ruficornis Hufnagel (*chaonia* Denis et Schiffermüller)

Méditerranéo-asiatique eurybionte. – Céret, Les Ambollas (Baraud, 1963), col de Llauro, col de la Bataille, Saint-Paul-de-Fenouillet (C.D. et R.M.). – III-VI. – Chenille sur Chênes.

Drymonia querna Denis et Schiffermüller

Probablement méditerranéo-asiatique. – Les Ambollas (Baraud, 1963). – VI-VII. – Chenille surtout sur Chênes.

Pheosia gnoma Fabricius (*dictaeoides* Esper)

Eurasiatique. – Vernet-les-Bains (Dufay, 1972), Porté (C.D.). – IV-V, VI-VIII. – Chenille sur *Betula*, *Populus*, *Salix*, *Alnus*, *Quercus*.

Ptilodontella cucullina Denis et Schiffermüller (*cuculla* Esper)

Eurasiatique. - Les Ambollas (Baraud, 1963). - V-VI, VII-IX. - Chenille sur *Quercus*, *Ulmus*, *Sorbus*, *Acer campestre*.

Clostera pigra Hufnagel

Méditerranéo-asiatique eurybionte. - Les Ambollas (Baraud, 1963), Villefranche-de-Conflent, Moltig-les-Bains, Céret, Saint-Paul-de-Fenouillet (C.D.), Saint-Cyprien-plage (R.M.). - IV-VI, VII-IX. - Chenille sur *Alnus*, *Salix*, *Populus*.

LYMANTRIIDAE

Orgyia antiqua Linné

Eurasiatique. - Maureillas (G.O.). - V, VII-IX. - Chenille très polyphage, sur les Chênes principalement.

Laelia coenosa Hübner

Eurasiatique. - Saint-Cyprien-plage, Canet-plage (R.M.). - IX-X. - Chenille sur *Festuca*, *Phragmites communis*, *Carex*.

NOCTUIDAE

NOCTUINAE

Chersotis elegans Eversmann*

Méditerranéo-asiatique. - Rô (P. Jacoviac, coll. Mus. Nat. Hist. nat.). - VII-VIII. - Plante nourricière inconnue.

Noctua interposita Hübner

Noctuelle restée longtemps méconnue et confondue avec *Noctua comes* Hb. ou *N. orbona* Hfn., distinguée et rétablie comme bonne espèce depuis 1961 (Boursin, 1963). La population des *Noctua interposita* des P.-O. constitue la sous-espèce *baraudi* Boursin (1963), décrite des Ambollas (*ibid.*), caractérisée par la teinte rouge-brûlée accentuée des ailes antérieures des individus des 2 sexes.

Méditerranéo-asiatique. - Les Ambollas (Baraud, 1963, Holotype et paratypes), Villefranche-de-Conflent : rives du Cady (Dufay, 1971), Porté et environs, commun (Roguenant et C.D., A.C.). - VI-VII. - Plante nourricière de la chenille inconnue.

Opigena polygona Denis et Schiffermüller

Eurasiatique. - Porté (A.C.). - VII-IX. - Chenille sur *Polygonum bistorta*, *Rumex* et autres plantes basses.

Diarsia brunnea Denis et Schiffermüller

Holarctique. - Moltig-les-Bains (F.M.), las Illas (G.O.), col de Jou dans le Massif du Canigou (C.D.). - VI-VIII. - Chenille sur *Primula*, *Vaccinium* et diverses plantes basses.

Xestia ditrapezium Denis et Schiffermüller

Holarctique. - Casteil (Roguenant). - VI-VIII. - Chenille sur *Taraxacum*, *Plantago*, *Primula*, etc.

Anaplectoides prasina Denis et Schiffermüller

Holarctique. - Les Ambollas (Baraud, 1963), Porté (C.D.). - VI-VIII. - Chenille sur *Primula*, *Vaccinium*, *Rubus*, etc.

HADENINAE

Mamestra biren Goeze (*glaucia* Hübner)

Eurasiatique. - Porté (C.D., A.C.). - V-VIII. - Chenille sur *Vaccinium myrtillus*, *Aconitum napellus*, *Tussilago*.

Tholera cespitis Denis et Schiffermüller

Eurasiatique. - Les Ambollas (Baraud, 1963). - VIII-IX. - Chenille sur racines de Graminées.

Panolis flammea Denis et Schiffermüller

Eurasiatique. - Vernet-les-Bains, les Ambollas (Baraud, 1963), Saint-Paul-de-Fenouillet (C.D. et R.M.). - IV-VI. - Chenille sur pins.

Mythimna pudorina Denis et Schiffermüller*

Eurasiatique. - Saint-Cyprien-plage (R.M.). - VI-VII, VIII-IX. - Chenille sur *Phragmites* et Graminées hygrophiles, *Carex*.

Mythimna straminea Treitschke

Eurasiatique. - Saint-Cyprien-plage, Canet-plage (R.M.). - VI-VII, VIII-IX. - Chenille sur Graminées hygrophiles.

Mythimna impura Hübner

Holarctique. - Col de Jou dans le massif du Canigou (C.D.), La Cabanasse, Rabouillet (R.M.). - VI-VIII. - Chenille sur Graminées, *Brachypodium*, *Phragmites*, *Carex*.

Mythimna prominens hispanica Bellier de la Chavignerie

Subtropical africain. - Le Boulou, un mâle le 9-X-1969 (Bolland, 1976). - IV-VI et VIII-IX.

Cet *Hadeninae* connu sur le littoral espagnol depuis longtemps a été découvert en France (Bolland, 9-X-1969) au Boulou. Aucune autre capture ne semble avoir été faite dans notre pays.

Mythimna congrua Hübner

Méditerranéo-asiatique. - Canet-plage (R.M.). - V-VII, VIII-X. - Chenille sur Graminées, principalement *Zea mays*.

Mythimna alopecuri syriaca Osthelder

Méditerranéo-asiatique. - Vernet-les-Bains (Baraud, 1963). - IV-V, VIII. - Premiers états semblant inconnus.

Mythimna obsoleta Hübner

Eurasiatique. - Canet-plage, St-Cyprien-plage (R.M.). - V-VI, VIII-X. - Chenille principalement sur *Phragmites*.

Mythimna punctosa Treitschke

Méditerranéo-asiatique halophile. - St-Cyprien-plage, Argelès-sur-Mer, Perpignan (R.M.). - VI, VIII-IX. - Chenille sur Graminées.

CUCULLIINAE

Brachyolomia viminalis Fabricius

Eurasiatique. - Col de Jou dans le massif du Canigou (C.D.). - VI-VIII. - Chenille sur *Salix*.

Lithophane furcifera Hufnagel

Eurasiatique. - Vernet-les-Bains (Dumon). - X-IV. - Chenille sur *Betula*, *Alnus*, *Populus*.

Conistra daubei Duponchel

Atlanto-méditerranéen. - Périllos (R.M.). - XI-XII. - Chenille sur *Buxus sempervirens*.

Xanthia gilvago Denis et Schiffermüller

Eurasiatique. - Villefranche-de-Conflent, rives du Cady (C.D.). - IX-XI. - Chenille sur châtons d'*Ulmus* ou *Populus*, puis sur plantes basses.

ACRONICTINAE

Simyra albovenosa Goeze

Eurasiatique. - Canet-plage, St-Cyprien-plage (R.M.). - VI, VIII-IX. - Chenille sur Graminées de marais.

Acrionicta cuspis Hübner

Eurasiatique. - Arles-sur-Tech (Jacoviac, coll. Mus. nat. Hist. Nat. Paris). V-VI, VIII. - Chenille sur *Alnus*. - Les 3 espèces assez semblables extérieurement, *Acrionicta psi* L., *A. tridens* Schiff. et *A. cuspis* Hb. existent donc dans la région. Une révision du matériel récolté s'imposerait pour connaître leur répartition réelle dans le département.

Cryphia petrea Guenée

Probablement méditerranéo-asiatique. - Vingrau, une ♀ 10-VIII-1978 (R.M.) (Dufay, 1980). - VII-IX. - Premiers états semblant inconnus. - Avant cette capture à Vingrau, cette noctuelle n'était signalée en France que de Corse d'où a été décrite sa sous-espèce *hoerhammeri* Schawerda; elle a été prise aussi par M. Levesque près de Narbonne (Aude).

Cryphia ochsi Boursin*

Méditerranéo-asiatique. - Vingrau (C.D.). - VII à X. - Premiers états restant inconnus.

AMPHIPYRINAE

Amphipyra livida Denis et Schiffermüller

Eurasiatique. - Les Ambollas (Baraud, 1963), col de la Bataille (R.M. et C.D.). - VII-X. - Chenille sur *Lactuca*, *Taraxacum*, etc.

Amphipyra tetra Fabricius

Eurasiatique. - Les Ambollas (Baraud, 1963). - VI-VIII. - Chenille sur *Hieracium*.

Dicycla oo Linné

Méditerranéo-asiatique. - Les Ambollas (Baraud, 1963), Molitg-les-Bains (F.M.). - VI-VII. - Chenille sur Chênes.

Cosmia affinis Linné

Eurasiatique. - Les Ambollas (Baraud, 1963). - VI-VIII. - Chenille sur *Ulmus*, *Quercus*.

Apamea remissa Hübner (*gemina* Hübner)

Eurasiatique. - Les Ambollas (Baraud, 1963). - IV-VI, VII-IX. - Chenille sur diverses plantes basses.

Oligia versicolor Borkhausen

Eurasiatique. - Casteil (du Dresnay, suivant Boursin, 1970), Vernet-les-Bains (C.D.). - VI-VII. - Chenille inconnue.

Photodes dulcis Oberthür

Atlanto-méditerranéen (Algérie, Espagne, P.O.). Maureillas, une dizaine d'exemplaires capturés en VII-VIII-1978 (G.O.) (Dufay, 1979), Saint-Cyprien-plage (R.M.). - Ce Noctuidé, inconnu en France avant sa découverte dans les P.-O., a été capturé aussi près de l'étang de Sigean, dans l'Aude (Levesque). - Chenille dans les chaumes de Graminées.

Hydraecia osseola hucherardi Mabille

Eurasiatique. - Canet-plage (Dufay, 1971), St-Cyprien-plage et Argelès-sur-mer (R.M.). - IX-X. - Chenille encore inconnue.

Rhizedra lutosa Hübner

Eurasiatique. - St-Cyprien-plage (R.M. et C.D.), Vingrau (C.D.). - VIII-X. - Chenille dans les racines de *Phragmites communis*.

Atypha pulmonaris Esper

Méditerranéo-asiatique. - Le Boulou (Bolland, 1976). - VI-VII. - Chenille sur *Pulmonaria azurea* et *Pulmonaria officinalis*.

Athetis pallustris Hübner

Eurasiatique. - Porté, Fontrabieuse (A.C.). - V-VII. - Chenille sur Graminées des marais, *Plantago*, diverses plantes basses.

Stilbia anomala Haworth

Atlanto-méditerranéen. - Les Ambollas (Baraud, 1963). - VIII-IX. - Chenille sur Graminées.

Chilodes maritimus Tauscher

Eurasiatique. - Canet-plage, St-Cyprien-plage (R.M.). - VI-VII, VIII-IX. - Chenille sur *Phragmites communis*.

ACONTIINAE

Porphyrinia blandula Rambur

Eurasiatique. - Canet-plage, 2 ♂ 12 et 14-IX-1977 (R.M.). - (Dufay, 1980). - VII-IX.

Essentiellement ibérique, a été découvert en France lors de ces captures à Canet-plage. - Il est possible que les citations de *Porphyria suava* Hübner dans les P.-O. (Banyuls-sur-mer, Collioure) se rapportent en réalité à *P. blandula*, ce qui n'a pu être vérifié.

CHLOEPHORINAE (HYLOPHILINAE)

Pseudoips fagana Fabricius (*prasinana* auct., nec Linné)

Eurasiatique. - Forêt de la réserve de la Massane (Dajoz, 1961), Les Ambollas (Baraud, 1963). - V-VI, VII-IX. - Chenille sur *Quercus*, *Fagus*, *Castanea*.

PLUSIINAE

Euchalcia modesta Hübner

Eurasiatique. - Porté (Stempffer, coll. Herbulot). - VI-VIII. - Chenille sur *Pulmonaria azurea*, *Arum maculatum*, etc.

Plusia festucae Linné

Eurasiatique. - Forêt de la réserve de la Massane (Dajoz, 1961), Maureillas (G.O.). - V-VI, VIII-IX. - Chenille sur *Typha latifolia*, *Alisma plantago*, *Iris pseudacorus*, *Sparganium ramosum*, *Phragmites communis*, *Carex riparia*, *Festuca*, etc.

Autographa pulchrina Haworth

Eurasiatique. - Villefranche-de-Conflent (Dumez), Porté (C.D., A.C.), Fontrabieuse (A.C.). - VI-VIII. - Chenille sur *Lonicera periclymenum*, *Vaccinium myrtillus*.

Autographa bractea Denis et Schiffermüller

Europe. - Porté (C.D., A.C.), Fontrabieuse (A.C.). - VI-VIII. - Chenille sur *Taraxacum*, *Hieracium pilosella*, *Leontodon*, *Plantago*, *Urtica*, etc.

CATOCALINAE

Ephesia diversa Hübner-Geyer

Méditerranéo-asiatique. - Les Ambollas (Baraud, 1963). - VII-VIII. - Chenille sur Chênes.

OPHIDERINAE (OTHREINAE)

Laspeyria flexula Denis et Schiffermüller*

Eurasiatique. - St-Paul-de-Fenouillet (R.M.). - IV-VI, VII-IX. - Chenille sur Lichens arboricoles.

Parascotia nissenii Turati

Atlanto-méditerranéen. - Ille-sur-Têt (E. de Lajonquière, 1970). - VI-VII, VIII-X. - Chenille sur Lichens.

Espèce trouvée dans le nord de la Catalogne espagnole, très près de la frontière, à la Junquera (Bolland, 1976).

HYPENINAE

Herminia tarsicrinalis Knoch.

Eurasiatique. - Les Ambollas (Baraud, 1963), Maureillas, Las Illas (G.O.). - VI-VIII. - Chenille sur diverses plantes basses.

Herminia nemoralis Fabricius (*grisealis* Denis et Schiffermüller).

Eurasiatique. - Les Ambollas (Baraud, 1963), Maureillas (G.O.). - V-VI, VII-IX. - Chenille polyphage.

ARCTIIDAE

Spilosoma urticae Esper.

Eurasiatique. - Vernet-les-Bains (Oberthür, suivant Rondou, 1923-1935), Perpignan, Saint-Cyprien-plage (R.M.), Alenyia (Laboratoire I.N.R.A.). - V-VI, VIII. - Chenille sur *Lactuca*, *Taraxacum*, *Rumex*, *Urtica*.

En 1961, cette référence d'Oberthür n'a pas été signalée, car elle paraissait assez douteuse tant qu'aucune autre capture dans la région n'était venue la confirmer.

CTENUCHIDAE

Dysauxes servula Berce

Atlanto-méditerranéen. - Nombreux exemplaires étiquetés « Pyr. Ortles », conservés dans la collection du Mus. nat. Hist. Nat. Paris (ex. coll. Dupont, Poujade, L. et J. de Joannis, Lafauy et Thierry-Mieg). - V-VI, VIII-X. - Longtemps confondue avec *D. punctata*, cette espèce atlanto-méditerranéenne, décrite du sud-est de la France, présente des caractères stables et distinctifs très nets, notamment dans la conformation des tibias postérieurs et de leurs éperons apicaux (Dufay, à paraître). - Les localités citées pour *D. punctata* (p. 103) pourraient se rapporter partiellement à *D. servula*; mais *D. punctata* F. existe bien dans les P.-O., à Vernet-les-Bains et à Thuès (coll. de Toulgoët ex. coll. de Beaulieu). Des recherches sont nécessaires pour préciser la répartition respective dans la région de ces 2 *Dysauxes* et pour déterminer s'ils cohabitent. La présence de *D. famula* Fr. dans la région n'a pas pu être établie.

ATTACIDAE

Graellsia isabellae Graëlls*

Localisé en Espagne et au sud de la France. - Massif du Puigmal, un mâle le 12-VII-1981 (M. Berlic). - Chenille sur *Pinus silvestris*.

Eudia pavonia Linné

Eurasiatique. - Céret, forêt de la Massane, les Ambollas (Baraud, 1963), Castelnou (C.D.). - III-V. - Chenille polyphage, surtout sur *Prunus spinosa*, *Crataegus*, *Rubus*, *Calluna*, *Erica*, *Fraxinus* et autres arbres forestiers.

LASIOCAMPIDAE

Trichiura castiliana Spuler

Atlanto-méditerranéen. - Vingrau (R.M., C.D.), col de la Bataille entre Millas et Estagel (C.D. et R.M.). - X-XI. - Plantes nourricières non déterminées.

C'est en 1970 seulement que ce Lasiocampidé a été découvert en France, en Provence, et reconnu alors comme une espèce distincte de *Trichiura crataegi* Linné (Dufay, 1971). Il existe dans les garrigues de l'étage du chêne vert : Vaucluse, Alpes de Haute-Provence, Bouches-du-Rhône, Gard (id.), Ardèche (Van Nuvel, 1972) et Hérault (Jeannin). *Trichiura crataegi* L., signalé de Vernet et Campron, dans la faune des Lépidoptères des Pyrénées-Orientales (p. 40) est probablement localisé dans l'étage du chêne blanc, alors que *T. castiliana* ne se trouve que dans la chênaie verte et dans les biotopes qui en dépendent.

Poecilocampa populi Linné

Eurasiatique. - Eus près Prades (R.M.). - XI à I. - Chenille sur divers arbres fruitiers et forestiers (*Populus*, *Quercus*, *Fagus*, etc.).

Phyllodesma tremulifolia Hübner

Méditerranéo-asiatique eurybionte. - Prades (Abbé Bernier, coll. Y. de Lajonquière). - IV-VI, VII-VIII. - Chenille sur *Quercus*, *Betula*, *Populus*, *Prunus* et autres feuillus.

Phyllodesma ilicifolia Linné

Eurasiatique. - Casteil (Dresnay, coll. Lajonquière). IV-VI, VIII. - Chenille sur *Vaccinium myrtillus*, *Salix*, *Betula*, *Populus*.

Phyllodesma kermesifolia de Lajonquière*

Atlanto-méditerranéen (péninsule ibérique et P.-O.). - Signalé comme espèce nouvelle pour la faune française par Maso i Planas et Perez de Gregorio (1980) d'après la capture, faite par ces auteurs, d'un mâle à Villefranche-de-Conflent le 7 avril 1980. - Saint-Paul-de-Fenouillet, 1 mâle le 4 juin 1980 (R.M.), 1 mâle le 2 juin 1981 (C.D.). - IV-VI, VII-VIII. - Chenille probablement sur divers *Quercus*.

Dendrolimus pini Linné

Eurasiatique. - Les Ambollas (Baraud, 1963). - VI-VIII. - Chenille sur *Pinus* et *Abies*.

HESPERIIDAE

Carcharodus lavatherae Esper

Méditerranéo-asiatique. - Conat (Tavoillot, 1967), vallée d'Eyne (Levesque, 1970), Betllans (F.M.). - VI-VII. - Chenille sur *Stachys*.

PIERIDAE

Pieris ergane gallia Metzger

Moyen-Orient et Sud-Est de l'Europe, îlots en Italie, France méridionale (Htes-Alpes et P.-O.) et Espagne. -

Sans doute accidentel à Villefranche-de-Conflent (Metzger); Conat (Baraud, 1961, cité en note infrapaginale dans la faune de 1961, p. 23); Betllans (Tavoillot, R.M.), hauteurs au-dessus de Sournia (Lutran). - IV-VI, VII-VIII, IX. - Chenille sur *Aethionema saxatile*.

Existe aussi dans l'Aude à la périphérie des P.-O. : Puylaurens, Le Caunil (Lutran), Gesse (Lartigue, 1971).

LYCAENIDAE⁽¹⁾*Cupido osiris* Meigen (*sebrus auctorum*)

Méditerranéo-asiatique. - Sournia (Tavoillot, 1968), Montalba-le-Château (Mazel, 1971), Coustouges (id., 1974), Caudiès-de-Fenouillèdes, col Saint-Louis (R.M.); limite de l'Aude : Camps-sur-Agly, Puylaurens, Le Caunil (Mazel, 1974). - IV-VI. - Chenille sur petites légumineuses : graines d'*Onobrychis saxatilis*, peut-être aussi *Lathyrus*.

Agrodiaetus damon Denis et Schiffermüller

Méditerranéo-asiatique montigène. - Coustouges (Faillie, 1971). - VII-VIII. - Chenille sur *Onobrychis*, Luzerne, etc.

Strymonidia w-album Knoch

Eurasiatique. - St-Thomas-les-Bains (Tavoillot, 1968), Le Tech, Prats, Serralongue, Corsavy (Levesque, 1970), Betllans (Lalanne-Cassou, 1972), Abbaye de Valbonne (Lutran), Py (Ryckewaert). - VI-VII. - Chenille sur divers feuillus (chêne, orme, tilleul, aubépine, etc.).

Strymonidia pruni Linné

Eurasiatique. - Le Tech (Levesque, 1970). - VI-VII. - Chenille sur *Prunus spinosa*, parfois *Corylus*, *Quercus*, *Betula*.

NYMPHALIDAE

Araschnia levana Linné

Eurasiatique. - Coustouges (Lutran), Palalda, La-Forge-d'el-Migt (Adge, 1980), Prats-de-Mollo (R.M.). - IV-V, VII-VIII. - Chenille sur *Urtica dioica*.

Brenthis hecate Denis et Schiffermüller

Méditerranéo-asiatique. - Caudiès-de-Fenouillèdes (R.M.). - VI-VII. - Chenille sur *Dorycnium*.

Euphydryas desfontainii pierroni de Lajonquière

Atlanto-méditerranéen. - Sournia (Pierron : Y. de Lajonquière, 1965, Holotype et paratypes de la sous-espèce *pierroni* Laj.), entre Sournia et Prats-de-Sournia (C.D.), Fenouillet (Lutran); à la limite de l'Aude, environs de Puylaurens et de Salvezines (id.). - Chenille sur *Cephalaria leucantha*.

(1) Le Lycène *Everes argiades* Pallas a été signalé, dans la faune de 1961 (p. 15), ainsi : « plusieurs vallées de tous les départements des Pyrénées (Vérité), sans doute assez commun, le long des cours d'eau ». Aucune citation plus précise n'était venue confirmer l'existence dans les P.-O. de cette espèce. Sa présence est maintenant confirmée : 1 ♂, Can Partère, rives du Tech, 9-IV-1981 (C.D.).

SATYRIDAE ⁽²⁾

Melanargia russiae cleanthe Boisduval.

Méditerranéo-asiatique. – Riutès (Lafitte, 1962), La Tour-de-Carol (Plantrou : Bourgogne, 1962), Sainte-Léocadie, environs de Font-Romeu (Ginibre : Lafitte, 1964), Mont-Louis, St-Thomas-les-Bains (Tavoillot, 1967), Bourg-Madame sur la route d'Osséja (Willien, 1967), Fontrabiouse (A.C.). – VII. – Chenille sur Graminées.

(2) *Melanargia galathea* Linné a été signalé dans la faune de 1961 (p. 30) ainsi : « Localisé; forêt de Boucheville (d'après Rondou) ». Une population isolée trouvée dans la localité de Rabouillet en 1981 (R.M.), confirme la citation de Rondou. Cependant cette espèce ne semble pas pénétrer dans la forêt de Boucheville proprement dite, où elle est remplacée (comme partout ailleurs dans les P.-O.) par *Melanargia lachesis* Hübner sur les lisières est, en direction de Sournia, et nord, à Vira. Ce peuplement, au contact de *M. lachesis*, produit diverses formes hybrides (R.M., note à paraître).

ANALYSES D'OUVRAGES

FRICKE, H.W. (1976) « BERICHT AUS DEM RIFF – EIN VERHALTENSFORSCHER EXPERIMENTIERT IM MEER » (Rapport sur le récif – Un éthologiste expérimente dans la mer). R. Piper Verlag München, 256 pp. avec 87 figures dont la plupart en couleur. Prix : DM 34,-

Les récifs coralliens des mers tropicales constituent un terrain expérimental privilégié pour l'éthologiste. Ce que le plongeur amateur regarde avec émerveillement, est un défi pour le biologiste qui l'incite à l'observation détaillée et à l'analyse approfondie. Fricke, chercheur patient, a effectué des expériences subaquatiques multiples et variées. Les résultats de ces séries d'expériences diurnes et nocturnes menées avec beaucoup d'imagination sont passionnants et en partie très surprenants. Ainsi par exemple, une espèce de *Balistidae*, Poisson qui se nourrit volontiers d'Oursins, résoud du premier coup le problème de s'approcher de la proie enfermée dans un bocal. Après avoir longuement contemplé la situation, le Poisson retire avec sa bouche le couvercle dépassant le bord du bocal : comportement qui frise la capacité de compréhension subite et la « raison » et qui était jusqu'alors inconnu chez les Poissons.

Les recherches sur les Amphiprions qui vivent en monogamie permanente, sont précieuses et fascinantes ; en effet, les structures sociales existant entre partenaires sexuels permettent une transformation du ♂ en ♀. Fricke a également étudié les *Heterocongridae* qui, sans sortir entièrement des cavités haptiques dans lesquelles ils habitent, mènent des combats hautement ritualisés qui servent aussi à l'appariement. Fricke a aussi examiné les colorations « d'affiche » des Poissons coralliens, mais il n'arrive pas aux mêmes conclusions que Lorenz ; ce dernier écrit d'ailleurs dans l'épilogue du livre de Fricke que son élève lui fait tort sur ce point.

Les animaux sont non seulement un élément constitutif de leur milieu, mais aussi des individus à caractère propre. Lorenz a contribué à dégager la question essentielle qu'on devrait poser à propos de tout être vivant rencontré : de quelle façon le comportement des individus est-il adapté au milieu dans lequel ils vivent, – quelle est sa valeur pour la conservation de l'espèce ? Tinbergen affirme que c'est la reine de toutes les questions biologiques. L'auteur de cette analyse ne voudrait pas prendre parti, mais simplement attirer l'attention sur le fait que, ces dernières années, un certain nombre de

chercheurs (Hamilton, Trivers, Dawkins, par exemple) ont contesté cette conception en n'admettant que l'existence d'un « gène égoïste ». Selon eux, l'animal, l'individu ne serait qu'une dépouille inévitable, une machine de survie au service de ce « gène égoïste ».

Le livre de Fricke est un joyau parmi les livres sur l'éthologie marine et la « moralité » la plus importante qu'on peut en tirer est qu'en éthologie, l'observation dans le milieu naturel devrait non seulement avoir le premier, mais aussi le dernier mot. Espérons que le livre de Fricke puisse convaincre tous les biologistes qui n'accordent que peu d'importance aux observations sur le terrain. Une traduction en français serait fortement souhaitable.

Armin HEYMER

RIEDL, R. (1976) « DIE STRATEGIE DER GENESIS – NATURGESCHICHTE DER REALEN WELT » (La stratégie de la genèse – Histoire naturelle du monde réel). R. Piper Verlag München, 381 pp., 106 fig. DM 36,-

Riedl essaie d'expliquer l'évolution en se servant de la philosophie déiste et en faisant un pacte avec le Diable.

Jacques Monod a affirmé l'universalité du hasard, Manfred Eigen a exposé l'appréhension du hasard par la nécessité (cf. *Das Spiel – Naturgesetze steuern den Zufall*) et Konrad Lorenz a prolongé ce principe jusqu'au niveau de la conscience (cf. *Die Rückseite des Spiegels – Versuch einer Naturgeschichte menschlichen Erkennens*). Rupert Riedl, quant à lui, tente de mettre en évidence les mécanismes du « Feedback » des conditions du système.

En procédant par huit échelons successifs (correspondant aux chapitres du livre), analogues aux jours de la création de l'Ancien Testament et confrontés aux réflexions sceptiques d'un Méphistophélès (cf. « Faust » de Goethe), l'auteur cherche à démontrer l'ambivalence de toutes les conquêtes de l'évolution. Depuis l'évolution cosmique et chimique, en passant par le domaine moléculaire, la phylogénèse des organismes, l'évolution de la pensée et enfin le développement des structures sociales et des formes principales de la culture, tous les processus

évolutifs sont interprétés pour la première fois à partir des conditions universelles du système. Le raisonnement de l'auteur est fondé sur une théorie évolutionniste de la connaissance selon laquelle la pensée serait une conséquence de la vie alors que la logique et la raison ne seraient pas la base, mais le résultat de la pensée. Cette conception offre en même temps une solution nouvelle à des questions fondamentales. Le réductionnisme, génétique dogmatique préconisée jusqu'à présent, le behaviorisme, le darwinisme social se trouvent surmontés non pas par le vitalisme ou l'idéalisme philosophique, mais par les conditions du système (cf. Riedl).

Les « conditions du système » de Riedl ont l'avantage de se distinguer des « ismes » habituels par le fait qu'elles essaient d'expliquer la causalité non pas sous forme de chaîne, mais en considérant à tous les niveaux la rétroactivité des effets sur leurs propres causes.

L'acrobatie philosophique de Riedl montre une fois de plus et de façon flagrante la grande complexité des croyances, pensées et connaissances, de l'idéalisme et du matérialisme, de l'utilité et de la liberté, bref de notre monde réel.

Armin HEYMER

Le livre de Riedl est un joyau parmi les livres sur l'éthologie moderne et la « morale » la plus importante qu'on peut en tirer est qu'en éthologie l'observation dans le milieu naturel devrait non seulement avoir le premier, mais aussi le dernier mot. Espérons que le livre de Riedl nous conviendra tous les biologistes qui ne contentent que peu d'arrêter aux observations sur le terrain. Une traduction en français serait fortement souhaitable.

Armin Heymer

Riedl R. (1970) « DIE STRATEGIE DER GENESIS - NATURGESCHICHTE DER REALEN WELT » - Histoire naturelle de la stratégie de la genèse - Munich, 381 pp. DM 16,-

Riedl esquisse d'expliquer l'évolution en se servant de la philosophie dialecte et en faisant un pacte avec le Diable. Jacques Monod a affirmé l'universalité du hasard. Manfred Eigen a exposé l'apparition du hasard par la nécessité (cf. Das Spiel - Naturgesetze steuern den Zufall) et Konrad Lorenz a prolongé ce principe jusqu'au niveau de la conscience (Die Rückseite des Spiegels - Versuch einer Naturgeschichte menschlichen Erkennens). Rupert Riedl, quant à lui, tente de traiter en évidence les mécanismes du « Feedback » des conditions du système.

En procédant par huit échelons successifs (correspondant aux étapes du livre), analogues aux tours de la création de l'Ancien Testament et confrontés aux réflexions scopiques d'un Méphiszéphélès (« Faust » de Goethe), l'auteur cherche à démontrer l'universalité de toutes les conduites de l'évolution. Depuis l'évolution chimique et chimique en passant par le domaine moléculaire, la phylogénèse des organismes, l'évolution de la pensée et enfin le développement des structures sociales et des formes hiérarchiques de la culture, tous les processus

Les conditions du système de Riedl ont l'avantage de se distinguer des ismes habituels par le fait qu'elles essaient d'expliquer la causalité non pas sous forme de chaîne, mais en considérant à tous les niveaux la rétroactivité des effets sur leurs propres causes.

Les recherches sur les Amphibiens qui vivent en montagne permettent, pour l'éthologie et l'éthologie en effet, les structures sociales existant entre partenaires sexuels présentent une information de D en O. Riedl a également étudié les Hétérozygotes qui, sans sortir entièrement des cadres habituels dans lesquels le habitat, même les combats hautement ritualisés qui servent aussi à l'appariement. Riedl a aussi examiné les colonies « d'effric » des poissons coralliens, mais il a surtout posé des nouvelles conditions de Lorenz; ce dernier sera d'ailleurs dans l'éthologie du livre de Riedl que son rôle fut le plus important.

Les animaux sont non seulement un élément constant de leur milieu, mais aussi des individus à caractère propre. Il faut à cet égard à l'éthologie la question essentielle qu'on devrait poser à propos de tout être vivant rencontré : de quelle façon le comportement des individus est-il adapté au milieu dans lequel ils vivent? Quelle est sa valeur pour la conservation de l'espèce? L'impression finale que c'est la reine de toutes les dames biologiques. L'auteur de cette analyse ne voudrait pas s'arrêter là, mais simplement étudier l'attention sur le fait que, ces dernières années, un certain nombre de

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° 503 - Octobre 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 (2)

SOMMAIRE – SUMMARY

Relations écologiques entre <i>Sphaeroma serratum</i> (Fabricius, 1787) (Crustacea, Isopoda, Flabellifera) et son commensal intestinal <i>Palavascia sphaeromae</i> Tuzet et Manier 1948, ex Manier 1968 (Trichomycètes, Eccrinales, Palavasciaceae). <i>Ecological relations between Sphaeroma serratum (Fabricius, 1787) (Crustacea, Isopoda, Flabellifera) and its intestinal commensal Palavascia sphaeromae Tuzet and Manier 1948 ex Manier 1968 (Trichomycetes, Eccrinales, Palavasciaceae).</i>	G. CHARMANTIER et J.F. MANIER	101
Etude du macrophytobenthos en baie de Seine : problèmes méthodologiques. <i>A study of the macrophytobenthos in the Seine bay : problems in methodology.</i>	J. COSSON et F. THOUIN	113
Contributions relatives du micro- et du nanophytoplancton à la production primaire dans une zone côtière de méditerranée Nord-Occidentale. <i>The part played by micro- and nanophytoplankton in the primary production of a coastal zone in the North-West Mediterranean.</i>	S. IBARRA O.	119
Sur un cycle de renouvellement des feuilles de <i>Posidonia oceanica</i> (Linnaeus) Delille dans le Golfe de Marseille. <i>On a cycle of leaf renovation of Posidonia oceanica (Linnaeus) Delille in Marseille gulf.</i>	P. PANAYOTIDIS et G. GIRAUD	129
Ecologie des Uropodides édaphiques (Arachnides : parasitiformes) de trois écosystèmes forestiers. I. Introduction, Matériel, Biologie. <i>Ecological studies on soil uropodid unite communities (Arachnida : Parasitiformes) from deciduous forest ecosystems. I. Introduction, studied materiel, biology.</i>	F. ATHIAS-BINCHE	137
<i>Runcina ferruginae</i> , Kress 1977, et <i>Pruvotfolia pselliotes</i> (Labbe 1923) dans les eaux ibériques. <i>Runcina ferruginae, Kress 1977 and Pruvotfolia pselliotes (Labbe 1923) in the Iberian waters.</i>	J. ORTEA et V. URGORRI	149
<i>Remarks on the genus Afrolaophonte (Crustacea, Copepoda, Harpacticoida) and description of three new species.</i>	V. COTTARELLI et G. MURA	153
Première signalisation de <i>Phoronis hippocrepi</i> Wright (Phoronida, Lophophorata) dans les environs de Banyuls. <i>First report on the presence of Phoronis hippocrepi Wright (Phoronida, Lophophorata) in the Banyuls area.</i>	C.C. EMIG et F. LAFARGUE	163
Variations annuelles de la biomasse des Crustacés planctoniques dans une mare temporaire des Corbières (Mare d'Opoul). <i>Annual variations of planktonic crustacean biomass in a temporary pool in the Corbières (P.-O. France).</i>	L.P. KNOEPFFLER et C. RAZOULS	165
<i>Planktonic Ostracods collected between 1964 and 1973 from different Greek Sea Areas.</i>	M. MORAITOU-APOSTOLOPOULOU	171
Les peuplements hyperdenses à <i>Formica lugubris</i> (Zett.) de haute Cerdagne Orientale (Région d'Osseja et de Guils) et leur signification écologique. <i>The hyperdenseley populated communities with Formica lugubris (Zett.) in the upper eastern Cerdagne (area of Osseja and Guils) and their ecological significance.</i>	C. TOROSSIAN	177
Les Lépidoptères des Pyrénées-Orientales. Supplément à la faune de 1961. <i>Lepidoptera of the Pyrénées-Orientales. Additions to the faunal list of 1961.</i>	Cl. DUFAY et R. MAZEL	183
Analyses d'ouvrages <i>Book reviews.</i>		193

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 Behaviour Abstracts, Marine Science Contents Tables.