

ISSN 0240-8759

# Vie et Milieu

Vol. 32 n°1 - Mars 1982

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

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

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

**Membres du Comité scientifique international :**

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

---

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

---

**Abonnements/Subscriptions 1982**

Un an (4 numéros) / <i>Annual subscription (4 issues)</i> .....	FRANCE 380 F	AUTRES PAYS 430 F
---	-----------------	----------------------

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

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

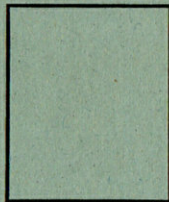
Les abonnements partent du premier numéro de l'année / *Subscriptions begin with the first calendar year*

Le fascicule 1982 :	FRANCE 104 F	ÉTRANGER 134 F
---------------------	-----------------	-------------------

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

CARTE POSTALE

---



BIBLIOTHÈQUE  
du LABORATOIRE ARAGO

FRANCE

66650 BANYULS-SUR-MER

Nous avons reçu :

We have received :

Wir haben empfangen :

Hemos recibido :

Abbiamo ricevuto :

---

---

---

---

---

---

Nom : \_\_\_\_\_

Adresse : \_\_\_\_\_

---

Date : \_\_\_\_\_

# FEEDING ECOLOGY OF LITTORAL GOBIID AND BLENNIOID FISH OF THE BANYULS AREA (MEDITERRANEAN SEA)

## I. Main food and trophic dimension of niche and ecotope

C. Dieter ZANDER

Zoologisches Institut und Museum, Universität Hamburg, Martin-Luther-King-Platz 3, D-2 000 Hamburg 13, GFR

GOBIIDAE  
BLENNIOIDEA  
MER MÉDITERRANÉE  
NICHE  
ECOTOPE  
NOURRITURE PRINCIPALE

RÉSUMÉ. — Quatre espèces de Gobies et deux espèces de Blennies ont été récoltées près de Banyuls-sur-Mer dans quatre habitats de différentes profondeurs et natures du fond. La nourriture présente et le contenu du tube digestif ont été analysés en fonction de l'abondance, de la fréquence et du poids sec. Une nouvelle méthode de classification de la nourriture des Poissons prend en considération ces trois mesures, et un indice de nourriture principale « MFI » a été défini. Quand plusieurs espèces de Poissons vivent dans le même milieu, le comportement alimentaire est très différent. La nourriture des deux espèces de Gobies de populations allotopiques montre des différences selon la nature de l'habitat.

GOBIIDAE  
BLENNIOIDEA  
MEDITERRANEAN SEA  
NICHE  
ECOTOPE  
MAIN FOOD

ABSTRACT. — Samples of four gobiid and two blennioid species were collected in four habitats off Banyuls-sur-Mer/France that differ in depth and nature of the bottom. The potentially available food and gut contents of the fish were analyzed in terms of abundance, frequency of occurrence and dry weight. A new method of presenting and classifying the food of fish combines the three measures mentioned in an index called the main food index "MFI". In cases that two or more fish species are syntopic, the feeding habits generally differ to a large extent. Allotopic populations of two gobiid species do not always have similar food ingested since the food supply differs in the respective habitats.

### INTRODUCTION

One may assume that different ecological niches are occupied when species live together in the same habitat. Prey which regularly is the object of interspecific competition represents an important dimension of the niche. The higher the consumers position in the food chain, the greater is competition.

The food supply of small demersal fish is generally sufficient even though similar prey organisms are often fed upon by different species. Nevertheless, one can observe different feeding habits between a species, depending on different behaviours, sizes and morphologi-

cal adaptations (Zander & Heymer, 1977; Zander, 1980). Generally, these differences do not exclude competition as the examples of grazing effects of small fish on distinct meiofauna organisms suggest (Schmidt-Moser & Westphal, 1981; Zander & Hartwig, 1982).

In July 1976, 4 habitats were studied in the littoral zone of Banyuls-sur-Mer. They can be characterized by different depths, nature of bottoms and periphyton. Six small demersal or suprademersal fish species were caught at these sites and used for food analyses: The gobiids *Pomatoschistus bathi* Miller, 1982, *P. quagga* Heckel, 1840, *Gobius auratus* Risso, 1810, *Deltentosteus quadrimaculatus* (Val. 1837) and the tripterygiid *Tripterygion delaisi* Cadenat & Blache, 1970 were investigated

in greater samples. Only three specimens of the blenniid *Parablennius rouxi* (Cocco, 1833) were caught since its feeding habits were known for this area (Heymer & Zander, 1975). *T. delaisi*, under the name *T. xanthosoma* (which is replaced by Wirtz (1980) but may still have subspecific rank for Mediterranean specimens), was previously investigated in the Adriatic Sea (Zander & Heymer, 1977), whilst *D. quadrimaculatus* was dealt with by Bodiou & Villiers (1979). The *Pomatoschistus* species *bathi* and *quagga* were recorded for the first time in the Gulf of Lion (Zander, 1982), and no investigations regarding feeding habits are known as is true for *G. auratus*. Food analysis of *Gobius* species from Banyuls were done by Gibson (1968, especially *G. bucchichii* and *cobitis*) and Heymer & Zander (1978, *G. vittatus*).

In the studies mentioned it was attempted to define several measures of the fish prey, which are controversially stressed by different authors (Pinkas *et al.*, 1971; Berg, 1979): Abundance, frequency of occurrence and dry weight. Zander (1979b) discussed the evidence gained from single measures. Indeed, some authors tried to combine several measures for acknowledging the significance of distinct food components (Hureau, 1970; Pinkas *et al.*, 1971). Their results remained unsatisfactory, however.

Thus the examinations in question have three aims:

1. Taking different measures of food analyses into consideration, an index has to be elaborated that is able to render the main food evident.
2. It shall be attempted to analyze the trophic dimension of the ecological niches of different species in the same habitat.
3. An attempt to analyze the trophic dimension of the ecotope (sensu Whittaker *et al.*, 1973) of allotopic populations in different habitats, will be made.

The analysis of main food, overlap of niche and ecotope will help to judge the role within the ecosystem, of the fish species under consideration.

## MATERIAL AND METHODS

### 1. Habitats and sampling methods

All samples were taken by SCUBA diving from 4 study sites near Banyuls-sur-Mer. Habitats and fish caught are listed in Table I.

Habitats A-C have already been described by Zander (1982). The coralligene (D) represents a secondary hard bottom formation built up by Corallinacea; it offers hiding places to many vagile animals due to its fissured structure and also presents a substrate for colonization by many sessile organisms. At a depth of 12 m, only scattered formations of Corallinacea are found; these become denser at 20 m and form homogeneous masses at 25-38 m. A detailed description is given by Laubier (1966).

Table I. - Above, habitats and fish species under investigation off Banyuls-sur-Mer. Below, overlapping trophic dimensions of niche of different fish species or populations (O : No overlap, I : totally identical).

Mark	Habitat		Depth m	Fish	
	Site	Kind of bottom		Species	Numbers
A	Isle Grosse	Gravel bottom	6-7	<i>Pomatoschistus bathi</i>	15
B	Isle Grosse	Sand bottom	10-11	<i>Pomatoschistus quagga</i>	12
				<i>Pomatoschistus bathi</i>	12
C	Isle Grosse	Phytal-sand bottom	12-14	<i>Deltentosteus quadrimaculatus</i>	15
				<i>Pomatoschistus bathi</i>	23
D	Cap Abeille	Coralligene	24-25	<i>Gobius auratus</i>	25
				<i>Tripterygion delaisi</i>	25
				<i>Parablennius rouxi</i>	3
				<i>Gobius auratus</i>	20

Species/Habitat	<i>P. quagga</i> /A	<i>P. bathi</i> /B	<i>P. bathi</i> /C	<i>G. auratus</i> /C
<i>P. bathi</i> /A	0.158	0.239	0.177	
<i>D. quadrimaculatus</i> /B		0.861		
<i>P. bathi</i> /C	0.177	0.850	1	0.611
<i>T. delaisi</i> /C			0.143	0.468
<i>G. auratus</i> /D				0.442

The fish were caught with small hand nets. Plankton samples were obtained by swimming to and fro several times in the respective habitat with a plankton net of 100  $\mu\text{m}$  mesh size. The phytal was sampled by scratching the periphyton from an area of 0.01  $\text{m}^2$  with a diving knife; the material thus obtained was enclosed in a plastic bag under water. All samples were fixed in 4% formaline immediately after the end of the diving operation.

### 2. Examination of sample

The organisms of the plankton samples were grouped according to taxonomical units, counted, dried at 60 °C, and weighed to the nearest  $\mu\text{m}$  on a microscale. The same was done with the phytal samples. The respective mean weights were used for estimating the dry weight of food ingested by the fish.

The fish were measured to the nearest mm (total length) and wet weighed to the nearest mg. Thereafter, the guts were removed and the contents wet weighed, taxonomically assessed, and counted. Algae were counted by estimating bites according to the width of the mouth of the respective fish. The dry weights of algae and, if undamaged, of benthic decapod crustaceans and young fish were evaluated directly from material ingested by the fish. Fullness index (Hureau, 1970) and niche overlap (Colwell & Fuytuma, 1971) were calculated.

### 3. Presentation of results

The potentially available food was figured by circle graphs. Regarding phytal samples the abundance (N) and biomass ( $\text{mg DW } 0.01 \text{ m}^{-2}$ ) of prey organisms are distinctly pictured, partially this was also done regarding

the biomass of the periphyton. Of the plankton samples only abundance was figured.

Abundance as well as frequency (F) and dry weight were considered in presentations of food ingested by the fish. The frequency of occurrence (Hynes, 1950) describes the portion of individuals in a population that had fed on a distinct component. It does not specify quantities of food organisms.

The abundance is the relation of numbers of one component to the numbers of all food organisms in the sample. It characterizes the main food *sensu* Berg (1979) and may be used as a measure of the feeding activity (Zander, 1979b).

It is evident that very light components that are fed on frequently and in large numbers may be insignificant for the nutrition of fish. As volumetric estimation (Pillay, 1952) and wet weight of the gut contents (Simensstad, 1979) turned out to be too inaccurate, Berg (1979) proposed to determine the dry weights of prey from the free living organisms of identical size as is done here.

In combining the 3 measures a main food index "MFI" is developed here and calculated as follows :

$$MFI = \sqrt{\frac{\% N + \% F}{2}} \% DW$$

where N = numbers, F = frequency of occurrence, DW = dry weight. The MFI is simple to present in three-axis graphs (Fig. 4): On the horizontal axis the weights, above it the frequencies and below it the abundances are plotted. Corresponding to the calculation of the MFI the scale of the horizontal axis is twice the vertical axis.

**RESULTS**

**1. Size variability of fish**

The variability of total lengths was recorded in every fish population (Fig. 1). *G. auratus* and *T. delaisi* are the largest species; their mean sizes are 73 and 63 mm, respectively. Juvenile specimens are included in the catches of these species, as some individuals are relatively small-sized. Only adults were caught of *P. bathi* and *P. quagga*, as is shown by the low variabilities (Fig. 1). *D. quadrimaculatus* specimen were exclusively juveniles with a maximum size of 34 mm, whereas adults reach as much as 80 mm (Miller, 1974.)

**2. Fullness indices**

Regarding the values of the fullness indices, no accordance within species or habitats may be stated (Fig. 2). The highest indices were reached by *P. bathi* from the gravel bottom and *D. quadrimaculatus* from the sand bottom, amounting to more than 2. The suprademersal *P. quagga* from the gravel bottom is characte-

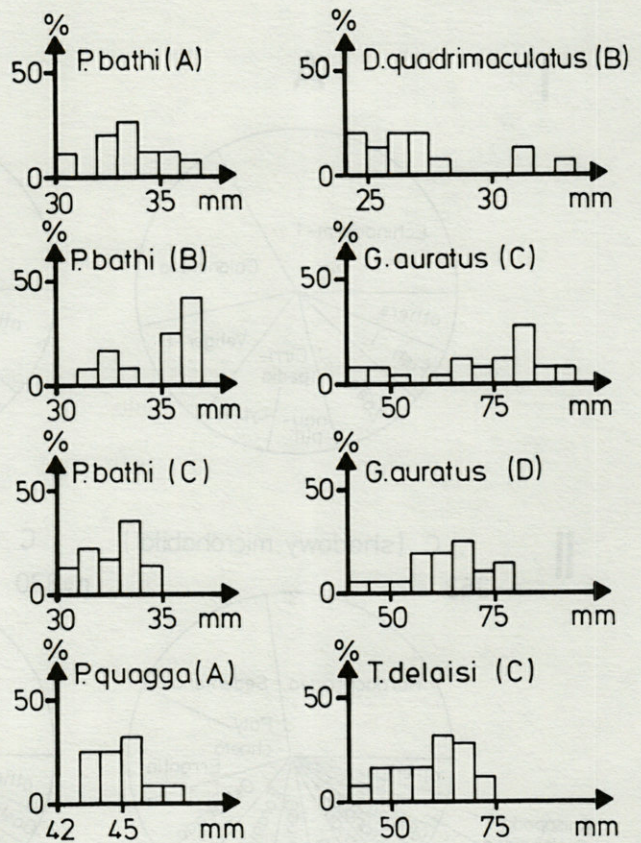


Fig. 1. - Size variability of eight fish species or populations, respectively, from Banyuls-sur-Mer. In parentheses : Mark of habitat (cf. Table I).

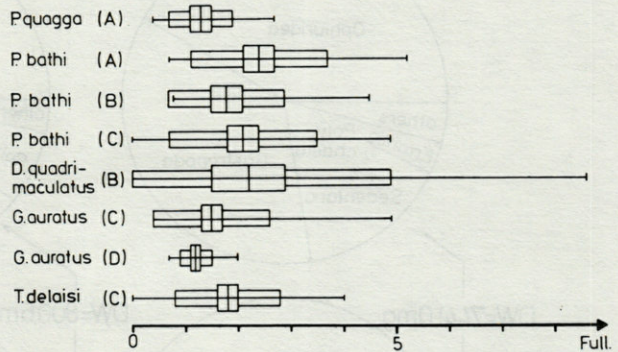


Fig. 2. - Miller graphs of fullness indices found in eight fish species or populations, respectively, from Banyuls-sur-Mer.

rized by very low indices (1.3), which are only lower in *G. auratus* from the coralligene (1.2). Possibly, there is a correlation of high values in fish populations that had fed on young fish.

**3. Potentially available food**

The plankton samples from three habitats differ especially in their quantitative combinations of components

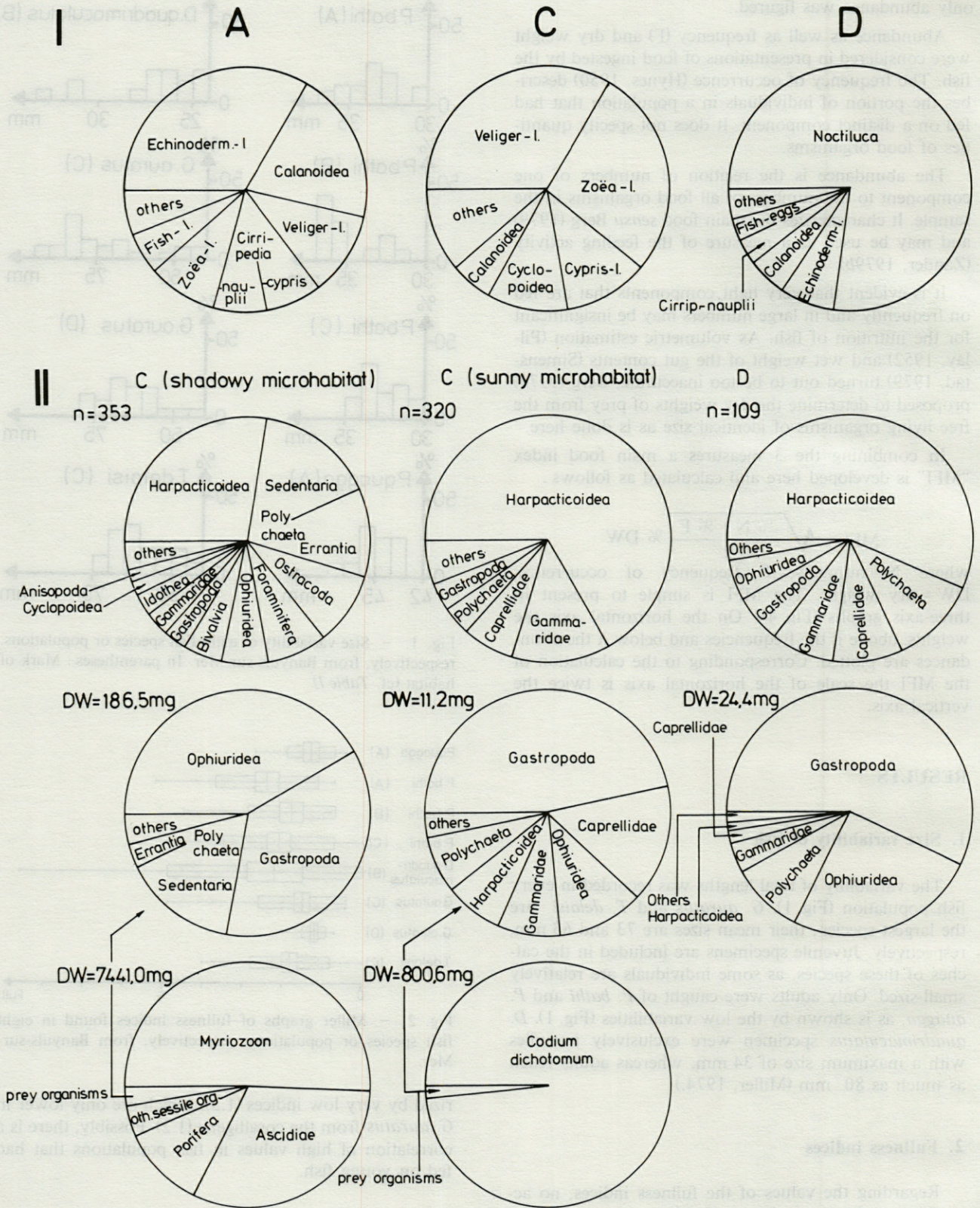


Fig. 3. - Analysis of the potentially available food of the fish. I. Composition (% N) of plankton samples from three habitats off Banyuls-sur-Mer. II. Composition of periphyton samples from three microhabitats Banyuls-sur-Mer. First row : % N of vagile fauna; second row : % DW of vagile fauna; third row : % DW of total organisms.



(Fig. 3). Echinoderm larvae and calanoids dominate above the gravel bottom whereas *Noctiluca* was most abundant in the coralligene (75 %). In terms of their importance as prey organisms, only calanoids and cypris larvae are of significance among the plankton organisms. Fish larvae were caught above the gravel bottom by the plankton net but were not fed on by the fish species examined here. On the other hand, in habitats where young fish or mysids were fed on, no specimen of these components was found in the plankton samples; therefore, these should better be classified as suprabenthos than as plankton.

The phytal samples from three different sites – shady and light exposed microhabitats of the phytal-sand bottom, coralligene – display many accordances. Harpacticoids with abundances of 38 to 68 % made up the greatest part in every sample (Fig. 3). Polychaetes also have large portions in the shady microhabitat of the Ile Grosse (27 %) and in the coralligene (11 %), gammarids in the light exposed microhabitat (13 %) (Fig. 4).

In terms of biomass, gastropods – especially *Cerithium* – and ophiurids dominate (Fig. 3). These together with polychaetes amount to 90 % of biomass in the shady microhabitat of the Ile Grosse and in the coralligene, whereas in the light exposed microhabitat other components, especially caprellids (16 %), are significant.

The total biomass of the prey organisms is greatest in the shady microhabitat (Fig. 3) where the animal aufwuchs consisting of sea-mats, ascidians and sponges dominates and provides shelter for a rich vagile fauna.

#### 4. Food of fish

Calanoids dominate in the guts of the suprademersal *P. quagga* in account to frequency of occurrence (92 %) abundance (74 %) and weight (60 %); these are surpassed by benthic harpacticoids in terms of frequency (100 %) but not of abundance or weight (Fig. 4 A). Cumacea still show noticeable weight portions (27 %), whereas frequency is average and abundance very low. A conspicuous food component is represented by algae, although they represent only one fraction in the prey spectrum of this species (Fig. 4 A).

*P. bathi* was caught in 3 habitats. Harpacticoids by far dominate in the population from the gravel bottom (Fig. 4C). Weight of mysids represents 24 %; gammarids (80 %) and caprellids (53 %) were noticeable in terms of frequencies. It may be stressed here that the MFI of mysids and caprellids will turn out to be identical (Tabl. II).

The harpacticoids still are the most frequent food component of *P. bathi* from the sand bottom and the phytal-sand bottom, but the measures are lower than in the population from the gravel bottom (Fig. 4C). In turn, young fish are important in terms of frequency (about 50 %) and weight (more than 75 %); this component is absent on the gravel bottom (Fig. 4C). All other organisms are unimportant as food for *P. bathi*, with the

exception of mysids on the sand bottom (12 % of weight).

*D. quadrimaculatus* was caught from the sand bottom only. Values of frequency are no higher than 50 % (Fig. 4B). The harpacticoids amount to 77 % of abundance, the young fish to 75 % and the polychaetes to 20 % of weight (Fig. 4B).

*G. auratus* presents a very wide food spectrum in the two investigated habitats. Young fish, which amount to 52 % of weight in the phytal-sand bottom, are absent in the coralligene (Fig. 4D). This result corresponds with an increase of weights of many other food organisms in the coralligene, e.g. polychaetes (23 % instead of 10 %) or algae (24 % instead of 3 %) (Fig. 4D). Harpacticoids obtain high values regarding frequency and abundance in the population of the coralligene, whereas this component is surpassed by gammarids in the phytal-sand bottom (Fig. 4D).

*T. delaisi* is the third species which was caught in the phytal-sand bottom. The gammarids make up the greatest portion in terms of weight (30 %) and frequency (92 %), whereas harpacticoids dominate by abundance (29 %) (Fig. 4E). Polychaetes (19 % of weight) and benthic decapods (11 % of weight) are of minor significance as food organisms (Fig. 4E).

#### 5. Valuation of food measures

The main food indices "MFI" as well as the basic values of abundance, frequency of occurrence and weight of every food component which is relevant in any investigated fish species are compiled in Table II. Only one MFI is greater than 50: Calanoids in *P. quagga* amount to 72 (Table II). This is founded on very high values of frequency and abundance. Few indices amount to more than 25, especially these of young fish as food for two *P. bathi* populations, *D. quadrimaculatus*, and *G. auratus* from the phytal-sand bottom; these are predominantly influenced by the weights (Table II). High abundance and frequency of harpacticoids in the *P. bathi* from the gravel bottom result in a MFI of 33 (Table II). The indices of gammarids in *T. delaisi* (42) and cumaceans in *P. quagga* (29) are based on high frequencies, whereas the weights are average and abundances low (Table II).

#### 6. Analysis of feeding layers and niche overlap

A modified frequency analysis is evaluated in order to characterize more distinctly the feeding habits of the investigated fish. The food organisms are grouped according to size and layer of appearance: Macrobenthos, meiobenthos (especially harpacticoids), suprabenthos (Natantia, Mysidacea, young fish), and plankton. By this evaluation distinct differences become clearly visible regarding the investigated fish species as well as the populations of *P. bathi* or *G. auratus* (Fig. 5). *P. quagga* is the

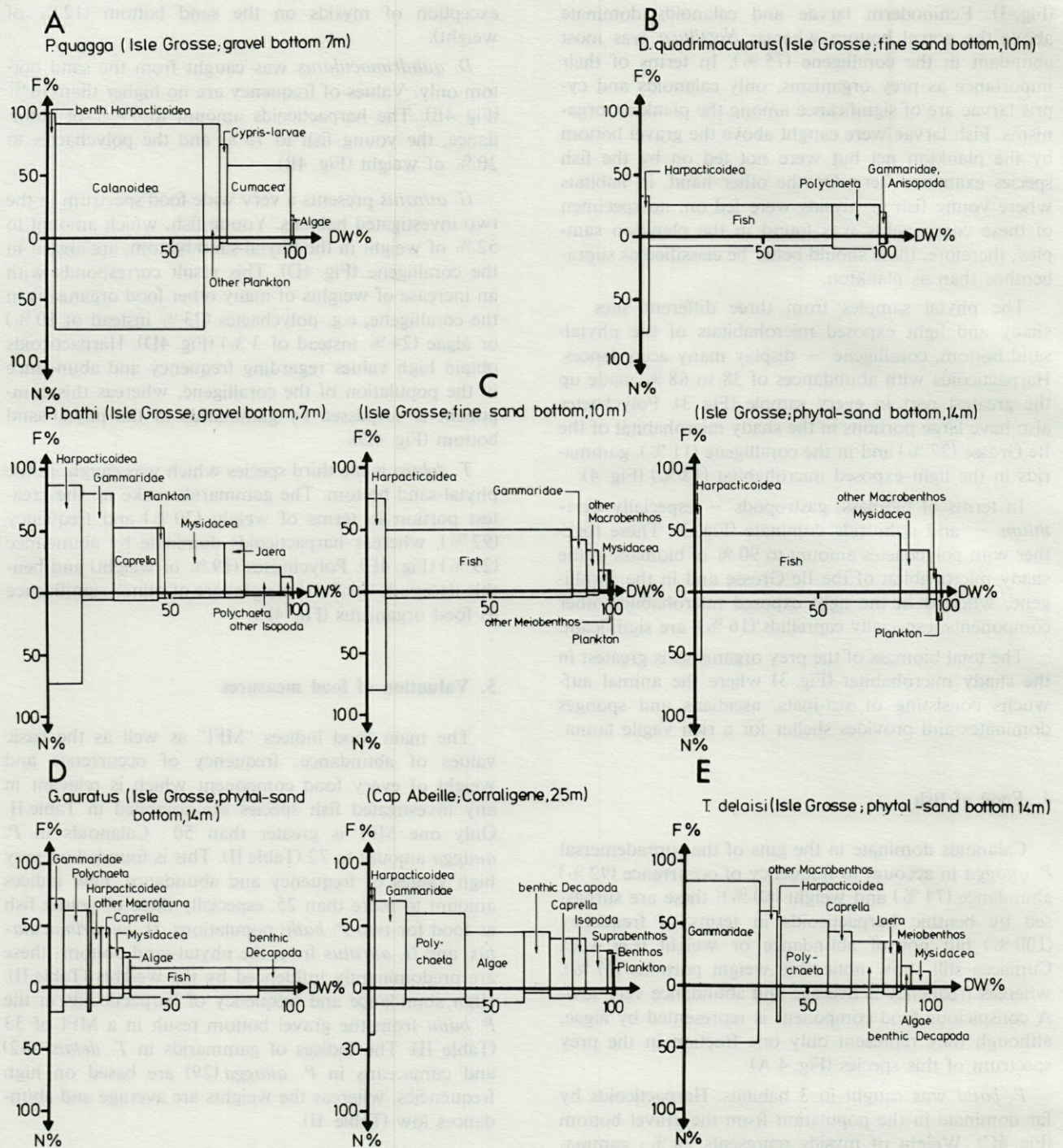


Fig. 4. - Three-measure graphs of the food analysis of eight fish species or populations, respectively, from Banyuls-sur-Mer. A. *Pomatoschistus quagga*. B. *Deltentosteus quadrimaculatus*. C. *Pomatoschistus bathi* from three different habitats. D. *Gobius auratus* from two different habitats. E. *Tripterygion delaisi*.

only species that regularly feeds on plankton, but meio-benthos and macrobenthos are also ingested in high frequencies. *D. quadrimaculatus* is conspicuous in having low frequencies of supra-, meio- and macrobenthos, whereas plankton is absent (Fig. 5). *T. delaisi* predominantly is a macrobenthos feeder and rarely ingests

meio-benthos and suprabenthos (Fig. 5). Both populations of *G. auratus* very frequently feed on macro- and meio-benthos, whereas suprabenthos and plankton change their roles in the two habitats (Fig. 5). *P. bathi* from the gravel bottom predominantly ingested prey from the ground, macro- as well as meiofauna, whereas

Tabl. II. - Compilation of significant food components regarding the percentages of numbers, frequency and weight as well as value of MFI.

Species/Site Measures	<i>P. quagga/A</i>				<i>P. bathi/A</i>				<i>P. bathi/B</i>				<i>P. bathi/C</i>			
	N	F	DW	MFI	N	F	DW	MFI	N	F	DW	MFI	N	F	DW	MFI
Polychaeta	1	25	5	8	2	20	15	13	1	17	3	5				0
Gammaridae				0	5	80	13	24	4	42	6	12	2	13	1	3
Caprellidae				0	6	53	18	23				0	1	4	1	1
<i>Jaera</i>				0	4	40	8	13				0				0
Other Isopoda				0	1	13	5	6	1	8	1	2				0
Cumacea	4	58	27	29				0				0	2	13	1	3
Anisopoda	1	8	1	1	1	7	1	1	1	16	1	2	2	4	1	1
Benthic Decapoda				0				0				0				0
Harpacticoidea	8	100	3	13	73	87	14	33	80	75	8	24	54	70	2	11
Mysidacea				0	4	40	24	23	1	17	4	6	9	34	12	16
Young Fish				0				0	5	50	76	46	8	48	81	48
Calanoidea	79	92	60	72	1	7	1	1				0	22	13	2	5
Cypris-larvae	4	75	3	14				0	2	8	1	1				0
Algae				0				0				0				0

Species/site Measures	<i>D. quadrimaculatus/B</i>				<i>G. auratus/C</i>				<i>G. auratus/D</i>				<i>T. delaisi/C</i>			
	N	F	DW	MFI	N	F	DW	MFI	N	F	DW	MFI	N	F	DW	MFI
Polychaeta	10	27	20	19	12	64	10	20	9	60	24	29	6	52	19	24
Gammaridae	6	20	2	4	20	72	6	17	13	70	13	23	26	92	30	42
Caprellidae				0	10	48	4	10	8	40	10	15	7	44	10	16
<i>Jaera</i>				0	4	12	1	3	1	10	1	2	8	36	6	11
Other Isopoda				0	1	8	1	1	4	40	5	11	1	8	1	2
Cumacea				0	1	12	1	2	1	5	1	1	2	20	3	6
Anisopoda	3	7	1	2	1	12	1	1	1	5	1	1	2	24	1	3
Benthic Decapoda				0	2	16	15	11	4	45	10	16	5	36	13	16
Harpacticoidea	77	33	4	14	20	64	1	4	37	80	2	12	29	56	2	10
Mysidacea				0	8	32	6	11	2	15	5	7	3	12	8	8
Young Fish	7	27	75	36	7	16	52	25				0				0
Calanoidea				0	1	8	1	1	4	20	1	3				0
Cypris-larvae				0	1	4	0	0	1	5	0	1				0
Algae				0	5	28	3	7	12	45	24	26	2	16	4	6

suprabenthos and plankton are of lesser significance. The sand bottom population of *P. bathi* is characterized by an increase of the suprabenthos part, which in turn implies a decrease of the macrobenthos. *P. bathi* from the phytal-sand bottom mostly feeds on meio- and suprabenthos whereas macrobenthos decreased to greater amounts in comparison to the other populations (Fig. 5).

The results of the modified frequency analysis are improved by the test of niches overlapping (Colwell & Fuytuma, 1971), which is based on the weight data in this investigation. Different species as well as different populations of 2 species were tested (Table I, below). *P. bathi* and *P. quagga* from the gravel bottom differ

extensively as was expected. The same result obtains when *P. bathi* and *T. delaisi* from the phytal-sand bottom are compared; on the other hand, feeding habits of *P. bathi* and *G. auratus* from the same habitat are relatively similar (Table. III): finally, *T. delaisi* and *G. auratus* have about 50 % congruence in this habitat. The species *P. bathi* and *D. quadrimaculatus* from the sand bottom conform extensively.

Comparing the *P. bathi* population from the sand bottom and phytal-sand bottom extensive conformities are found, whereas these populations differ greatly from the population on gravel bottom. The *G. auratus* populations differ only moderately (Table III).

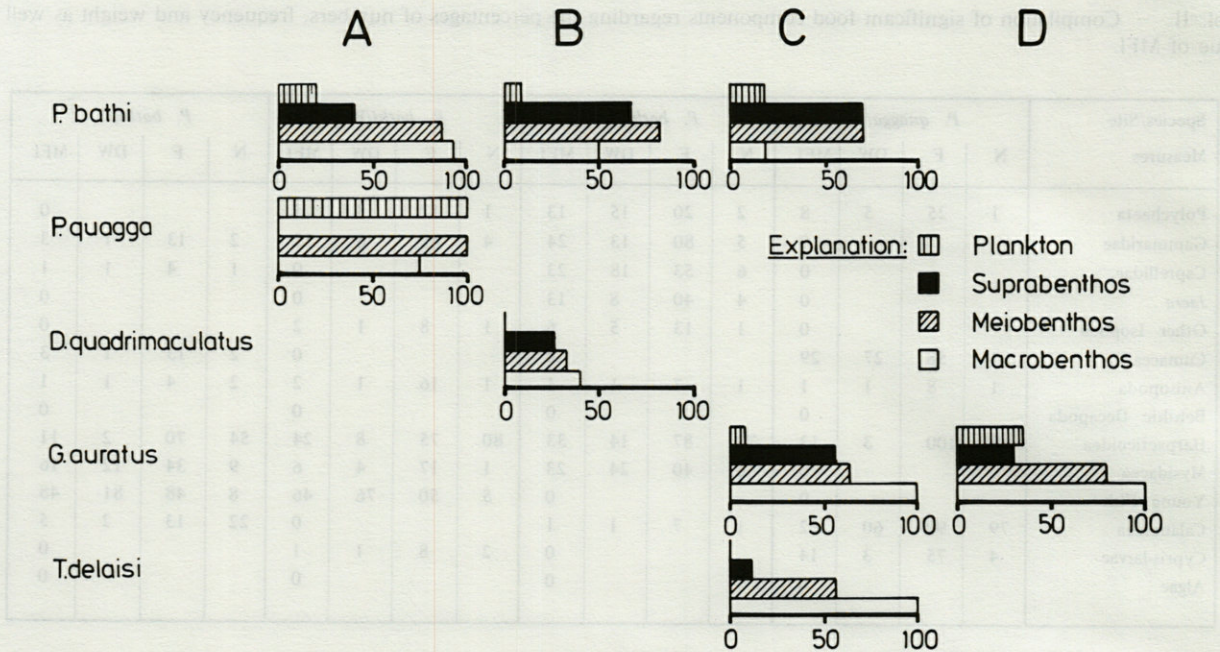


Fig. 5. - Modified frequency analysis due to size and layer of prey organisms, regarding five fish species and four habitats.

## DISCUSSION

### 1. Main food index "MFI"

The MFI is calculated by using the geometrical mean of the weight and the arithmetical mean of frequency and abundance. The weight is stressed by this kind of calculation, for it is the factor which is most significant for the nutrition of a fish. Abundance as well as frequency and weight must have 100% if the MFI is to attain the maximum value of 100; this means that the component in question is fed on exclusively. Such a behaviour may be expected only in extreme specialists. Furthermore, it may be assumed that high weights exclude high abundance as small organisms are fed on more abundantly than large ones. The frequency, however, is an independent measure for all components that theoretically may be fed on by all individuals of a fish population. Therefore, high frequencies are the condition for a high MFI.

Among the investigated fish species, a high MFI was found only in *P. quagga* (calanoids : 72). Though not all individuals (91%) fed on this component, the weight was relatively high at simultaneously high abundance. Medium values of MFI may be obtained by two ways : either high frequencies are found simultaneously with medium or low weights (harpacticoids in *P. bathi*, gammarids in *T. delaisi*), or medium frequencies combined with high weights (young fish in *P. bathi*; Table II). This implies that values of 25-50 may be attained if only

1 of the 3 measures is high and the other two not too low. Therefore, these components obtain a valid significance. It is proposed to classify the MFI by 4 steps : >75 = primary food; 51-75 = main food; 26-50 = secondary food; <26 = insignificant food.

Following this classification calanoids are main food for *P. quagga* but not primary food; as this species is not a food specialist, this grouping appears adequate. At least one component was secondary food for every investigated fish population, but 2 for *G. auratus* from the coralligene (polychaetes and algae). Therefore, 1 or 2 components are emphasized, which was expected regarding feeding behaviour and food supply. All other components are of no significance as 2 of 3 measures attain no more than 15% (Table II).

It was expected that none of the investigated fish species would be a food specialist, but that all of them use the broad spectrum of the food supply of benthos or plankton. Calanoids were the most adequate prey for the suprademersal *P. quagga* instead of the more abundant but smaller echinoderm-larvae.

Therefore, the MFI is advantageous in many respects : it characterizes the significance of food components and presents clear graphs of all the measures considered. It seems to be more appropriate than the nutrition coefficient "Q" of Hureau (1970), or the index of relative importance "IRI" of Pinkas *et al.* (1971):  $Q = \%N \cdot \%W$ ;  $IRI = \%F (\%N + \%V)$  (where V = volume). The IRI was modified by Simenstad (1979) by replacing the volume by the wet weight of the ingested food. It should be emphasized that the abundance in Q

and the frequency in the IRI were overvalued, whereas the weight was undervalued in the IRI since at best it only made up a part of one of the two factors.

## 2. Trophic dimension of niche and ecotope

The two related species *P. bathi* and *P. quagga* from the gravel bottom hardly possess similarities in their prey selection, as one mostly feed on the bottom, the other in the free water. Cumacea, which surprisingly are the only benthic component of significance in *P. quagga*, are absent in *P. bathi*. Presumably, this species is only day-active, whereas Cumacea are in the free water during night time and hidden in the sediment at day time where they are found by *P. quagga* when these retire into the ground (Zander, 1982). On the other hand, mysids, which swim above the gravel bottom in large swarms, were not fed on by *P. quagga*, but by 40% of *P. bathi*. Calanoids, the main food of *P. quagga*, were hardly preyed on by *P. bathi*; harpacticoids play the greatest role in *P. bathi*, but are of lower significance in *P. quagga*. The fullness index of *P. quagga* was only half that of the *P. bathi* index, which may be explained by the planktivorous way of life, feeding on very small-sized organisms.

A competition for food may be possible in the sand bottom as the accords of prey components are very high in *P. bathi* and *D. quadrimaculatus*. Regarding the frequency analysis of feeding layers (Fig. 5), however, the *D. quadrimaculatus* population behaved heterogeneously whereas the single specimen hardly changed the feeding layers. This results may be due to the broadly varying sizes within the *D. quadrimaculatus* population. This species prefers harpacticoids (Bodiou & Villiers, 1979). Considering the mean fullness indices of 1.8. in *P. bathi* and 2.2. in *D. quadrimaculatus*, the food supply probably is sufficient for both species.

Only low conformity is found between *P. bathi* dwelling on the sand, and *T. delaisi* living on rocks of the phytal-sand bottom; an intermediate position is held by *G. auratus* which hides between the rocks and selects food present on the sand and on the rocks. The higher degree of conformity between *P. bathi* and *G. auratus* is due to the important part of ingested young fish, which are absent in *T. delaisi*. *P. bathi*, however, hardly feeds on gammarids, and not at all on polychaetes or benthic decapods, which are ingested regularly by *G. auratus* and *T. delaisi*. The fullness indices are relatively high in all three species; it is concluded therefore that the food supply of this habitat, too, is sufficient. The fullness indices were inversely correlated to the body size of the respective fish species.

The *P. bathi* population from the gravel bottom differs from the other two populations mostly by the large part of harpacticoids and the absence of young fish in the food spectrum. Macrobenthos organisms such as polychaetes, caprellids, *Jaera* sp. or gammarids consequently are displaced by young fish in the speci-

mens from the sand and the phytal-sand bottom. It may be assumed that these variations are due to the different food supply of the respective habitat, depending on the quality of the sediment: coarse in the gravel bottom, fine in the two other habitats. The fullness indices reach values > 2 with the exception of the population from the sand bottom, which possibly is caused by competition with *D. quadrimaculatus*.

The differences of the 2 *G. auratus* populations are mostly influenced by the presence or absence of young fish, as also noted in the *P. bathi* populations. In *G. auratus* from the coralligene this component is displaced by polychaetes and especially by algae. In comparison with other investigated species, *G. auratus* has relatively low fullness indices. They are lowest in the population from the coralligene. The biomass of phytal fauna in the phytal-sand bottom was 10 times higher than in the coralligene. Lower competition is expected in the coralligene between *G. auratus*, *Parablennius rouxi* and *Gobius vittatus*; in the phytal-sand bottom between *G. auratus*, *P. bathi*, *T. delaisi* and *P. rouxi*. Three specimens of *P. rouxi* from the phytal-sand bottom confirm earlier results of Heymer & Zander (1975) which indicated a dominance of sessile and hemisessile fauna (caprellids). The fullness indices of the 3 specimens were high: 4.0, 5.4 and 5.6. Therefore, it is probable that the varying food supplies of the respective habitats account for the different food composition of the 2 *G. auratus* populations, which prefer vagile instead of sessile fauna.

The investigated fish species may be compared with relatives from other geographical areas that may be called ecological equivalents. Thus, *P. bathi* resembles the painted goby, *P. pictus*, in the North Sea (Zander, 1979a). *P. quagga* is comparable to the two-spotted goby, *Gobiusculus flavescens*, from the North Sea and Baltic (Berg, 1979). *G. auratus* is very similar to *Gobius niger* in the Baltic Sea (Zander, 1979b), but not with the partially syntopic *G. vittatus* which preyed mostly on sessile fauna instead of vagile macrofauna (Heymer & Zander, 1978).

Regarding *T. delaisi* the results of specimens from the Banjole-grotto (Rovinj, Yugoslavia) can only partially be confirmed as the portion of meiofauna was very high in that population (Zander & Heymer, 1977).

ACKNOWLEDGEMENTS. I wish to thank Profs. Drs. P. Drach and J. Soyer who provided facilities at the Laboratoire Arago, Banyuls-sur-Mer; Dr. Wirtz for help during the diving operations; R. Schmidt-Moser and D. Westphal for examination of the plankton and phytal samples; M. Hänel for drawing of the graphs. The Deutsche Forschungsgemeinschaft supported this investigation by a travel grant (Za 44/4).

## LITERATURE

BERG, J., 1979. Discussion of the methods of investigating the food of fishes, with reference to a preliminary study of the

- food of *Gobiusculus flavescens* (Gobiidae). *Mar. Biol.*, **50** : 263-273.
- BODIQU, J.Y. and L. VILLIERS, 1979. La prédation de la méiofaune par les formes juvéniles de *Deltentosteus quadrimaculatus* (Teleostei, Gobiidae). *Vie Milieu*, **29** (AB) : 143-156.
- COLWELL, R.K. and D.J. FUYTUMA, 1971. On the measurements of niche breadth and overlap. *Ecology*, **52** : 567-576.
- GIBSON, R.N., 1968. The food and feeding relationships of littoral fish in the Banyuls region. *Vie Milieu*, **19** (A) : 447-456.
- HEYMER, A. and C.D. ZANDER, 1975. Morphologische und ökologische Untersuchungen an *Blennius rouxi*, Cocco 1833, (Pisces, Perciformes, Blenniidae). *Vie Milieu*, **25** (A) : 311-333.
- HEYMER, A. and C.D. ZANDER, 1978. Morphology and ecology of *Gobius vittatus* Vinciguerra, 1883, and its possible mimicry relationship to *Blennius rouxi* Cocco, 1833 in the Mediterranean. *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.*, **16** : 132-143.
- HUREAU, J.C., 1970. Biologie comparée de quelques poissons antarctiques (Nothotheneidae). *Bull. Inst. océanogr. Monaco*, **68** : 1-250.
- HYNES, H.B.N., 1950. The food of fresh-water sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* and *Pygosteus pungitius*), with a review of methods used in studies of the food of fishes. *J. Anim. Ecol.*, **19** : 36-58.
- LAUBIER, L., 1966. Le Coralligène des Albères - Monographie biocénotique. Thèse d'État, Série A, n° 4 693, CNRS n° 5 541, Masson et C<sup>ie</sup>, 137-316.
- MILLER, P.J., 1974. Grundeln. In *Meeresfische - Atlantik und Mittelmeer*. Ed. J. and G. Lythgoe, Bayerischer Landwirtschaftsverlag, München - Bern - Wien, 242-259.
- PILLAY, T.V.R., 1952. A critique of the methods of study of food of fishes. *J. zool. Soc. India*, **4** : 185-200.
- PINKAS, L., M.S. OLIPHANT and I.L.K. IVERSON, 1971. Food habits of albacore, blue-fin tuna, and bonito in California waters. *Fish Bull. Calif.*, **152** : 1-105.
- SCHMIDT-MOSER, R. and D. WESTPHAL, 1981. Predation of *Pomatoschistus microps* (Krøyer) and *P. minutus* (Pallas) (Gobiidae, Pisces) on macro- and meiofauna in the brackish fjord Schlei. *Kieler Meeresforsch.* (Sonderbd.), **5** : 471-478.
- SIMENSTAD, 1979. Fish food habits analysis. *Princ. Invest. Rep. Environ. Assess. Alaskan Cont. Shelf* : 441-450.
- WHITTAKER, R.H., S.A. LEVIN and R.B. ROOT, 1973. Niche, habitat and ecotope. *Amer. Naturalist*, **107** : 321-338.
- WIRTZ, P., 1980. A revision of the eastern Atlantic Tripterygiidae (Pisces, Blennioidei) and notes on some West African blennioid fish. *Cybium*, 3<sup>e</sup> ser., **11** : 88-101.
- ZANDER, C.D., 1979a. On the biology and food of small-sized fish from the North and Baltic Sea area. I. Investigations on *Pomatoschistus pictus* (Malm) (Gobiidae) from Helgoland. *Zool. Anz.*, **202** : 413-424.
- ZANDER, C.D., 1979b. On the biology and food of small-sized fish from the North and Baltic Sea area. II. Investigation of a shallow stony ground off Møn, Denmark. *Ophelia*, **18** : 179-190.
- ZANDER, C.D., 1980. Morphological and ecological investigations on sympatric *Lipophrys* species (Blenniidae, Pisces). *Helgoländer Meeresunters.*, **34** : 91-110.
- ZANDER, C.D., 1982. Zur Morphologie und Biologie einiger seltener Grundeln des Mittelmeeres (Pisces, Gobioidi, Gobiidae). *Senckenberg. marit.*, **14** : 1-8.
- ZANDER, C.D., and E. HARTWIG, 1982. On the biology and food of small-sized fish from the North and Baltic Sea areas. IV. Investigations on an eulittoral mud flat at Sylt Island. *Helgoländer Meeresunters.*, **35** : 47-63.
- ZANDER, C.D., and A. HEYMER, 1977. Analysis of ecological equivalents among littoral fish. In *Biology of Benthic Organisms*. Ed. B.F. Keegan, P.O. Ceidigh and P.J.S. Boaden, Pergamon Press, Oxford - New York, 621-630.

# ÉTUDE EXPÉRIMENTALE DE LA PONTE DE DEUX COPÉPODES PÉLAGIQUES *TEMORA STYLIFERA* ET *CENTROPAGES TYPICUS* II. Dynamique des pontes

Suzanne RAZOULS

Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer

EXPÉRIENCES  
RYTHMES DE PONTES  
COPÉPODES PÉLAGIQUES

**RÉSUMÉ.** — Le rythme des pontes est étudié chez deux Copépodes pélagiques *Temora stylifera* et *Centropages typicus*. Les femelles « sauvages » sont nourries avec *Phaeodactylum tricornutum* à différentes concentrations et à trois températures. Chaque jour, le taux de survie, le nombre de femelles qui pondent et le nombre d'œufs pondus sont notés en fonction du temps passé au laboratoire, en tenant compte de la concentration alimentaire, de la température et de la saison. 65 à 100 % des femelles « sauvages » pondent le premier et le second jour après la capture. Aux faibles concentrations alimentaires il n'y a qu'une seule ponte, et le nombre d'œufs est de 52 par femelle chez *C. typicus* et de 33 chez *T. stylifera*. Aux fortes concentrations, les femelles peuvent produire une seconde ponte après 4 à 6 jours : ce qui est le temps nécessaire à la maturation de nouveaux ovocytes. Le nombre d'œufs émis lors de la première ponte peut être utilisé comme indice écologique, typique des animaux vivants dans les conditions du milieu au moment de la capture. L'influence de la température sur les taux ou les rythmes de pontes n'a pu être mis en évidence.

EXPERIMENTS  
RYTHM EGG LAYING  
PELAGIC COPEPODS

**ABSTRACT.** — The rhythm of egg laying is studied in two pelagic Copepods : *Temora stylifera* and *Centropages typicus*. The wild females are fed on *Phaeodactylum tricornutum* at various concentrations and temperatures. The rates of survival, number of females and the number of eggs laid per day, are plotted against time spent in the laboratory, taking food concentration, temperature and season into account. 65 to 100 % of "wild" females lay eggs during the first and the second day after capture. At low food concentration, there is only one clutch, and the number of eggs is 53 per female in *Centropages* and 33 per female in *Temora*. At high concentrations, the females may lay another batch after 4 to 6 days : this is the time needed to mature new ovocytes. The number of eggs in the first clutch can be used as an ecological index, typical of animals living in definite conditions. It was not possible to show any influence of temperature on the rates and rhythms of egg laying.

## INTRODUCTION

Depuis Crawshay (1915), de nombreuses études ont été entreprises afin de déterminer les potentialités reproductrices des Copépodes dans le cadre général d'estimations de la production secondaire.

L'estimation journalière des pontes durant des périodes d'élevage variable, constitue l'approche la plus facile-

ment accessible de la mesure de fertilité des femelles des Copépodes pélagiques. Chez les espèces qui ont été élevées au laboratoire, *Euterpina acutifrons*, dont les femelles sont porteuses de sacs ovigères ont été particulièrement étudiées (Bernard, 1963; Nassogne, 1970; Zurlini *et al.*, 1978), de même que les femelles de *Pseudocalanus minutus* (Corkett et McLaren, 1969) et *P. elongatus* (Corkett et Zillioux, 1975; Paffenhöfer et Harris, 1976). Parmi les espèces à pontes libres, *Acartia clausi* et *A.*

*tonsa*, très néritiques, se sont révélées un matériel assez commode car s'adaptant bien aux conditions du laboratoire (Gaudy, 1971; Valentin, 1972; Iwasaki *et al.*, 1977 pour *A. clausi*; Heinle, 1970; Corkett et Zillioux, 1975; Parrish et Wilson, 1978 pour *A. tonsa*). La reproduction d'espèces qui sont d'importantes composantes des biomasses du mésoplancton nordique a été également étudiée : *Calanus spp.* (Marshall et Orr, 1952; Conover, 1967; Paffenhöffer, 1970), *Rhincalanus nasutus* (Mullin et Brooks, 1970). Mais dans la plupart de ces travaux les conditions nutritionnelles sont optimisées, et permettent aux femelles de maximaliser leur potentialité reproductrice. Au contraire, la périodicité des pontes, l'ampleur probable des pontes successives et les limites dans le temps de la fertilité des femelles ne sont que rarement prises en considération.

Cet aspect de la reproduction est abordé ici pour *Temora stylifera* et *Centropages typicus*: nous avons recherché quel était le rythme des pontes des femelles en relation avec la température et l'alimentation, dans une gamme de valeurs naturelles et en tenant compte des différentes saisons. Ces facteurs constituent des éléments régulateurs importants de la dynamique des populations *in situ*.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les femelles de *T. stylifera* et *C. typicus* triées dans les pêches de plancton récoltées à l'aide d'un filet WP<sub>2</sub> (vide de maille 160  $\mu$  m) sont placées isolément dans des coupelles contenant 20 à 30 cc d'eau de mer du large, « vieille » au laboratoire mais non filtrée. Pour chaque expérience 3 lots de 10 coupelles en moyenne sont répartis dans des bacs thermostatés (à  $\pm 1$  °C près) à 20°, 15° et 12 °C, placés à l'obscurité et fermés pour éviter l'évaporation. En raison du cycle d'abondance annuelle des populations *in situ* il y a eu davantage d'expérimentations réalisées en été et en automne avec *T. stylifera* et en hiver avec *C. typicus*. Chaque lot reçoit la même nourriture: soit de l'eau de mer seule, soit l'Algue *Phaeodactylum* à des concentrations de 300 à 200 000 cellules par ml. Chaque jour les coupelles sont observées afin de compter les femelles qui ont pondu, et le nombre d'œufs émis. Les animaux vivants sont alors transférés dans des coupelles propres et replacés dans les mêmes conditions expérimentales.

La fertilité des femelles a été appréciée par deux grandeurs complémentaires représentatives de l'état physiologique de la population moyenne :

1) Le pourcentage de femelles qui pondent chaque jour (pourcentage du nombre total de femelles mises en expériences le premier jour). Cette valeur liée au taux de survie, est donc dépendante du facteur temps. Ce pourcentage représente le taux de fécondité de l'élevage dans des conditions données.

2) Le nombre d'œufs pondus par femelle.

La durée des élevages n'a pas excédé une dizaine de

jours. L'ensemble des résultats pour les 2 espèces a été représenté sur des tableaux regroupant les données expérimentales par saison et par gamme de concentration alimentaire (faible ou forte), le nombre d'œufs pondus ne devient en effet significativement différent que pour la concentration  $10 \cdot 10^4$  C/ml (Razouls, 1981). Les fondements de cette présentation seront justifiés lors de l'analyse de l'influence de la température.

Les figures 1 et 2 donnent par contre une illustration détaillée des différentes expériences.

## RÉSULTATS

### I. Influence de la température

Dans les expériences où la nourriture est abondante, afin de ne pas être un facteur limitant, la production d'œufs apparaît indépendante de la température (Razouls, 1981).

Dans le cas d'expériences avec de faibles concentrations d'Algues ( $0$  à  $20 \cdot 10^3$  C/ml<sup>-1</sup>), l'ensemble des données chez *T. stylifera* et *C. typicus*, a été soumis à une analyse de fréquence de variances pour 3 variables (test G, Sokal et Rohlf, 1969), les variables étant la saison, la température et la concentration d'algues.

Les pontes chez les 2 espèces sont apparues indépendantes de la température, quelles que soient la saison et la concentration alimentaire.

### II. Influence de l'alimentation

#### 1. Durée et abondance de la ponte de *Temora stylifera* en élevage (Fig. 1)

a) Concentrations algales faibles, inférieures ou égales à 20 000 C/ml

Pourcentage de femelles qui pondent

Dans toutes les expériences les pourcentages de femelles qui pondent sont plus élevés le premier jour : 66 à 82 % en moyenne (Tabl. I).

Les valeurs observées se répartissent entre 25 % (9/12/76) et 100 % du nombre des animaux en élevage; dans l'ensemble des élevages seuls 23 % de femelles n'ont pas pondu.

À partir du second jour, le nombre de femelles qui pondent décroît très nettement : 7 à 44 %.

Le 3<sup>e</sup> jour on observe encore quelques pontes intéressant seulement 0,9 % des femelles. Parallèlement, les durées de survie sont plus faibles sous ces conditions : 2 à 4 jours pour les animaux en eau de mer ou nourris aux plus faibles concentrations, 5 à 7 jours lorsque les rations atteignent 20 000 C/ml.

Abondance journalière des pontes (Tabl. I)

Dans tous les cas, les œufs sont pondus en plus grand nombre dans les premières 24 heures suivant la



*Temora stylifera*

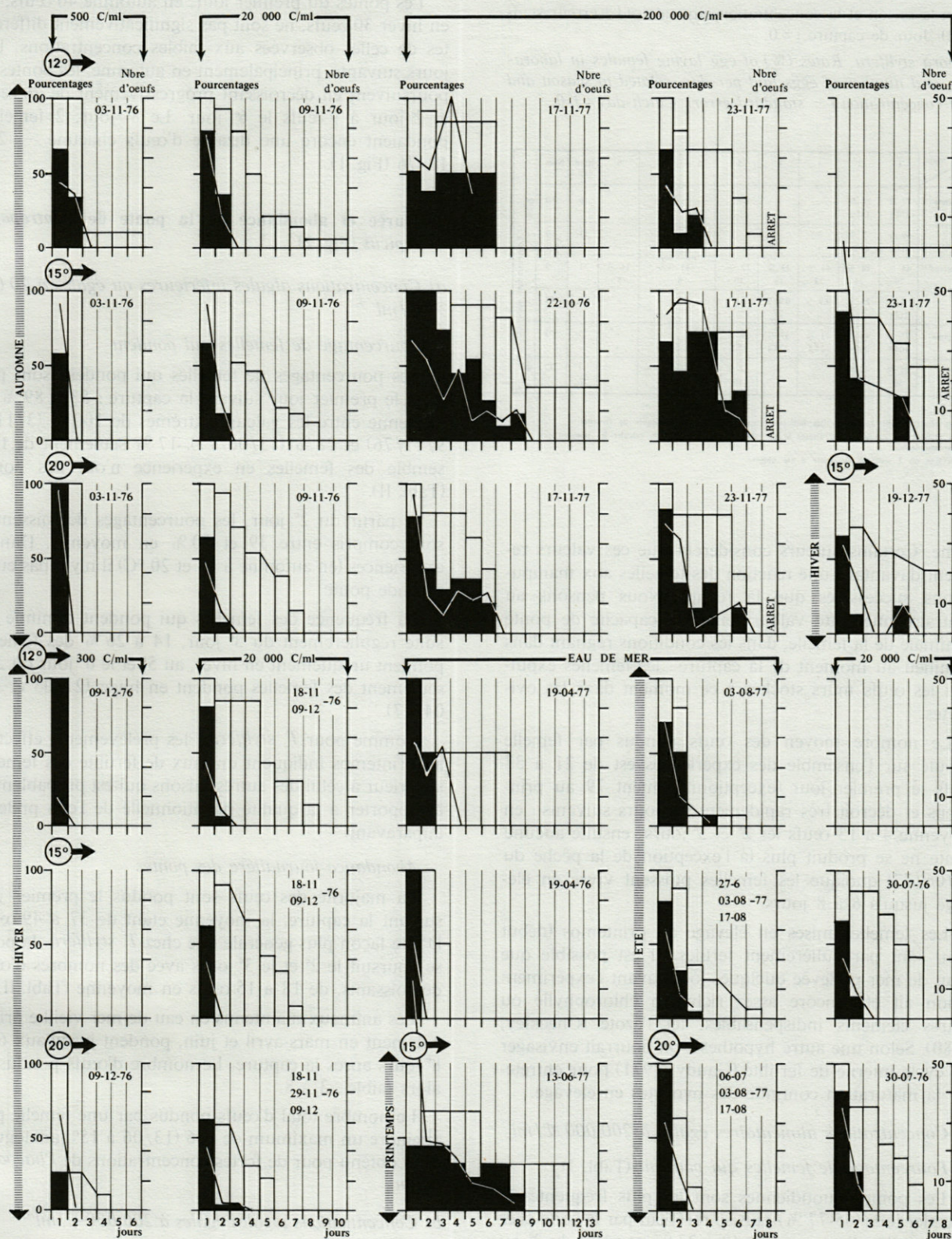


Fig. 1. — *Temora stylifera*. Dynamique de la ponte de femelles sauvages maintenues en élevage, en relation avec la saison, la température et la nourriture. Chaque diagramme représente en fonction du temps : — le pourcentage de survie (histogramme blanc); — le pourcentage de femelles qui pondent (histogramme noir); — le nombre d'œufs pondus.  $\varnothing^{-1}$ . Nombre moyen d'individus par expérience = 8 à 12.

*Temora stylifera*. Dynamic of the egg laying by « wild » females kept in laboratory, in relations with season, temperature and food concentration. Each diagram shows : — the percentage of survival females (white histogram), — the percentage of egg laying females (black histogram); — the number of eggs laid per female. (8 to 12 animals per experiment).

Tabl. I. — *Temora stylifera*. Pourcentage de femelles qui pondent en élevage et nombre d'œufs pondus journalièrement selon la saison et la concentration alimentaire ( $\pm$  erreur standard). Jour de capture  $j = 0$ .

*Temora stylifera*. Rates (%) of egg laying females in laboratory, and number of eggs laid per day, related to season and food concentration ( $\pm$  standard error). Catch-day =  $j$ . 0.

Saison	Jours								Nbre exp.	Nbre ♀		
	1	2	3	4	5	6	7	8				
Automne	72 % 37 $\pm$ 5	11 % 13 $\pm$ 2	—	—	—	—	—	—	—	6	80	faible
Hiver	66 % 21 $\pm$ 2	7 % 4 $\pm$ 2	—	—	—	—	—	—	—	11	50	
Printemps <sup>(1)</sup>	44 % 79	44 % 24	44 % 23	33 % 18	22 % 10	33 % 8	—	11 % 5	—	1	9	Concentration alimentaire forte
Été	82 % 51 $\pm$ 4	25 % 8 $\pm$ 1,5	0,9 % +	0,9 % —	—	—	—	—	—	10	111	
Automne	77 % 40 $\pm$ 5	48 % 26 $\pm$ 4	21 % 12 $\pm$ 3	37 % 13 $\pm$ 4	36 % 9 $\pm$ 2	27 % 9 $\pm$ 3	—	+*	+*	7	75	forte
Hiver	65 % 30	12 % 15	—	—	12 % 10	—	—	—	—	1	17	

(1) Ces résultats sont donnés à titre indicatif, étant donné le faible nombre de femelles.

\* La plupart des élevages étant arrêtés le 6<sup>e</sup> jour, il est impossible de calculer les pourcentages correspondants.

+ Elevages où 1 seul cas de ponte a été observé.

pêche. Certains auteurs considèrent que ces valeurs reflètent davantage une réaction des femelles aux manipulations successives que la réalité. Nous pensons au contraire que cette valeur reflète la capacité de ponte minimale de la femelle, dans les conditions régnant dans le milieu au moment de la capture : les femelles expulsant les œufs mûrs stockés à ce moment dans les oviductes.

Le nombre moyen des œufs pondus par femelle calculé sur l'ensemble des expériences est de 21 à 37 œufs le premier jour (exceptionnellement 79 au printemps et décroît très rapidement les jours suivants : en moyenne 4 à 13 œufs les 2<sup>e</sup> et 3<sup>e</sup> jours; ensuite aucune ponte ne se produit plus (à l'exception de la pêche du 13/06/77) quoique les femelles puissent vivre en élevage jusqu'à 6 à 8 jours.

Les femelles mises en élevage au printemps (début juin) sont particulièrement fertiles. Il est possible que l'eau de mer prélevée quelques jours avant l'expérimentation ait été encore assez riche en chlorophylle ou autres éléments indispensables, tel l'azote (Checkley, 1980). Selon une autre hypothèse, on pourrait envisager un cycle interne de fertilité (Gaudy, 1971) pour entretenir la maturation continue des ovocytes en élevage.

#### b) Concentrations alimentaires égales à 200 000 $\mathcal{C}/ml$

##### Pourcentage de femelles qui pondent (Tabl. I)

Les pontes quotidiennes sont les plus fréquentes le premier jour (65-77 %) puis se raréfient par la suite chez des femelles d'automne de 48 à 27 % pondent du 2<sup>e</sup> au 6<sup>e</sup> jour. Au-delà, 9 à 18 % des animaux pondent encore (à 15 °C, 22/10/76) (Fig. 1), ce qui ne représente cependant que 1 à 2 % de la totalité des femelles en expérience.

#### Abondance journalière des pontes (Tabl. I)

Les pontes du premier jour, en automne 40 œufs, ou en hiver 30 œufs, ne sont pas significativement différentes de celles observées aux faibles concentrations. Les jours suivants, principalement en automne, les pontes se poursuivent en décroissant progressivement de 26 œufs le 2<sup>e</sup> jour à 9 œufs le 6<sup>e</sup> jour. Le 8<sup>e</sup> jour, 2 femelles poussaient encore une dizaine d'œufs chacune — 22/10/76 (Fig. 1).

#### 2. Durée et abondance de la ponte de *Centropages typicus* (Fig. 2)

##### a) Concentrations algales inférieures ou égales à 20 000 $\mathcal{C}/ml^{-1}$

##### Pourcentage de femelles qui pondent

Les pourcentages de femelles qui pondent sont plus forts le premier jour suivant la capture : 53 à 89 % en moyenne entre les valeurs extrêmes de 100 % (3/11 et 9/11/76) et 28 % (13/06/77). 17 % seulement de l'ensemble des femelles en expérience n'ont pas pondu (Tabl. II).

A partir du 2<sup>e</sup> jour, les pourcentages décroissent et sont compris entre 39 et 20 % en moyenne. Dans 3 expériences (en automne à 15 et 20 °C) il n'y a pas eu de seconde ponte.

La fréquence des femelles qui pondent diminue ensuite régulièrement du 3<sup>e</sup> jour, 14 à 26 % des femelles pondent uniquement en hiver, au 5<sup>e</sup> et le 6<sup>e</sup> jour où 2 % seulement des femelles pondent en hiver (21/03 et 19/04/77).

Comme pour *T. stylifera*, les prélèvements effectués au printemps indiquent un taux de fertilité des femelles supérieur à celui des autres saisons qui est probablement à rapporter à la qualité nutritionnelle de l'eau prélevée auparavant.

##### Abondance journalière des pontes

La majorité des œufs sont pondus le premier jour suivant la capture, la moyenne étant de 37 à 49 œufs. D'une façon plus générale que chez *T. stylifera*, la ponte se poursuit le 2<sup>e</sup> et le 3<sup>e</sup> jours avec des nombres d'œufs décroissants, de 18 à 15 œufs en moyenne (Tabl. II).

Les animaux maintenus en eau de mer vieillie principalement en mars-avril et juin, pondent jusqu'aux 6<sup>e</sup> et 8<sup>e</sup> jours après la capture. Le nombre d'œufs pondus est alors faible : 3 à 8.

Le nombre total d'œufs pondus par une femelle peut atteindre un maximum de 106 (13/06 à 15°) analogue à celui obtenu pour de fortes concentrations de *Phaeodactylum*.

##### b) Concentrations algales égales à 200 000 $\mathcal{C}/ml^{-1}$

##### Pourcentage de femelles qui pondent (Tabl. II)

Les pourcentages les plus élevés sont observés le premier jour, 50 % en hiver et 91 % en automne. Ces valeurs sont analogues à celles observées lors d'expé-

*Centropages typicus*

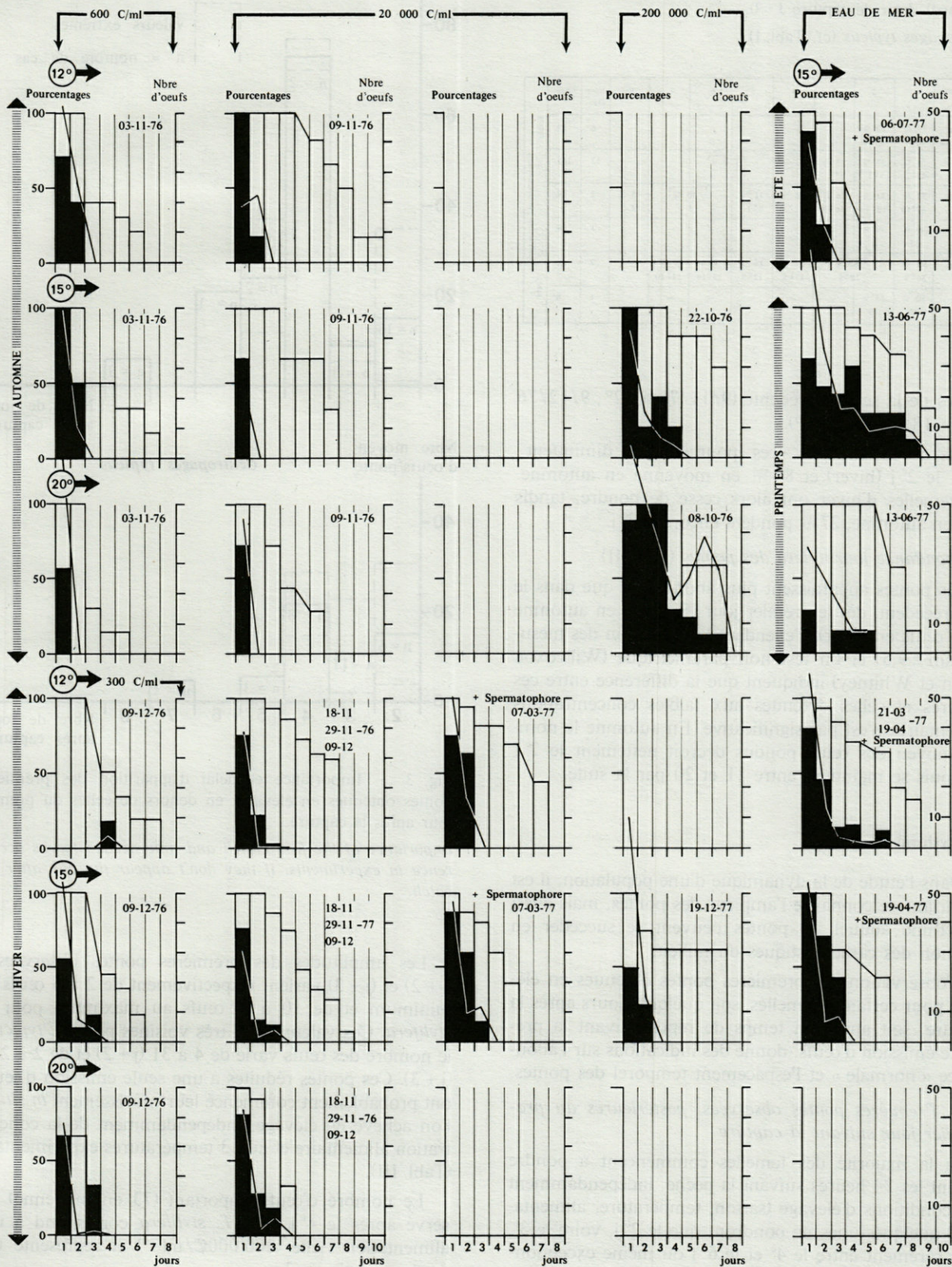


Fig. 2. — *Centropages typicus*. Dynamique de la ponte de femelles sauvages, maintenues en élevage, en relation avec la saison, la température, la nourriture. Chaque diagramme représente en fonction du temps : — le pourcentage de survie (histogramme blanc); — le pourcentage de femelles qui pondent (histogramme noir); — le nombre d'œufs pondus.  $\varnothing^{-1}$ . Nombre moyen d'individus par expérience = 8 à 10.

*Centropages typicus*. Cf. Fig. 1.

Tabl. II. - *Centropages typicus*. Pourcentage de femelles qui pondent en élevage et nombre d'œufs pondus journellement selon la saison et la concentration alimentaire ( $\pm$  erreur standard). Jour de capture J = 0.

*Centropages typicus* (cf. Tabl. I).

Jours Saison									Nbre exp.	Nbre ♀		
	1	2	3	4	5	6	7	8				
Automne	77 % 44 $\pm$ 7	20 % 10 $\pm$ 4	-	-	-	-	-	-	-	6	39	faible Concentration alimentaire
Hiver	74 % 43 $\pm$ 2	37 % 5 $\pm$ 1	14 % 5 $\pm$ 1	3 % +	2 % -	-	-	-	-	17	145	
Printemps	53 % 49 $\pm$ 10	31 % 18 $\pm$ 13	26 % 16 $\pm$ 0	42 % 12 $\pm$ 3	31 % 8 $\pm$ 1	10 % 5	5 % 4	-	-	2	19	
Été	89 % 37	39 % 6	-	-	-	-	-	-	-	1	18	
Automne	91 % 56 $\pm$ 9	82 % 28 $\pm$ 5	27 % 11 $\pm$ 5	18 % 12 $\pm$ 9	9 % 19 $\pm$ 14	9 % 14 $\pm$ 10	-	-	-	2	22	forte
Hiver	50 % 75	25 % 15	-	-	-	-	-	-	-	1	8	

riences de la série précédente (9/11/76 à 12°; 9/12/76 à 15°; 18/11/76 à 20°).

Les jours suivants, ces pourcentages diminuent : 25 % le 2<sup>e</sup> j (hiver) et 82 % en moyenne en automne. Les femelles d'hiver ont alors cessé de pondre, tandis que, en automne, 27 % pondent encore le 3<sup>e</sup> j.

#### Abondance journalière des pontes (Tabl. II)

Les pontes apparaissent plus abondantes que dans le cas précédent, dès le premier jour (56 œufs en automne et 75 œufs en hiver). Cependant la dispersion des mesures ( $sm \pm 9,5$ ) et un test non paramétrique (Willcoxon Mann et Whitney) indiquent que la différence entre ces mesures et celles obtenues aux faibles concentrations alimentaires n'est pas significative. En automne le nombre moyen des œufs pondus décroît nettement le 2<sup>e</sup> j (28) puis se maintient entre 11 et 20 par la suite.

### 3. Rythme de ponte

Dans l'étude de la dynamique d'une population, il est important de connaître l'ampleur des pontes, mais aussi le rythme auquel les pontes peuvent se succéder en fonction des caractéristiques du milieu.

L'observation des premières pontes obtenues en élevage pour certaines femelles, soit quelques jours après la capture, soit après un temps de repos suivant la première émission d'œufs, donne des indications sur l'abondance « normale » et l'espacement temporel des pontes.

#### Premières pontes observées, postérieures au premier jour suivant la capture

Si la majorité des femelles commencent à pondre durant les 24 heures suivant la pêche, indépendamment des conditions d'élevage (saison, température, alimentation) quelques-unes ne pondront que le 2<sup>e</sup> j, voire le 3<sup>e</sup>, plus rarement entre le 4<sup>e</sup> et le 6<sup>e</sup> j ou même exceptionnellement le 8<sup>e</sup>. Le nombre d'œufs dans ce cas est inférieur en général à celui des pontes observées le premier jour (Fig. 3).

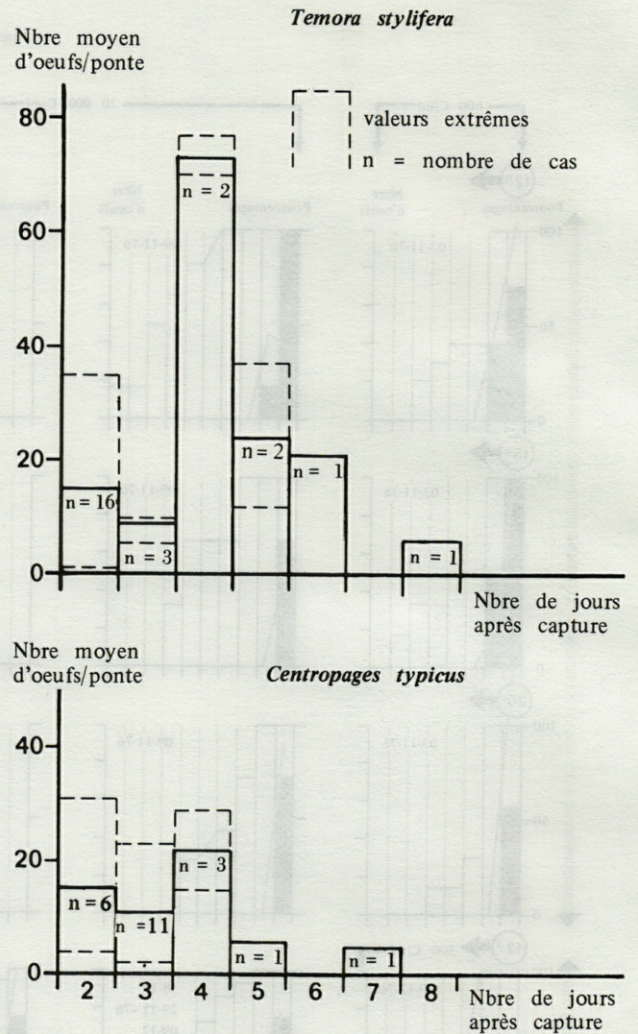


Fig. 3. - Importance et délai d'apparition des premières pontes obtenues en élevage, en dehors de celles du premier jour après la capture.

Importance of the first clutch and time needed for its occurrence in experiments, if they don't appear the day after the catch.

Les amplitudes des premières pontes observées à (j + 2) et (j + 3) varient respectivement de 2 à 6 œufs au minimum et de 10 à 32 œufs au maximum pour *T. stylifera*. Ces valeurs sont très voisines pour *C. typicus* : le nombre des œufs varie de 4 à 31 (j + 2) et de 2 à 23 à (j + 3). Ces pontes réduites à une seule émission d'œufs, ont probablement commencé leur mûrissement *in situ* et l'on a achevé en élevage, indépendamment de la concentration alimentaire et aux 3 températures expérimentales (Tabl. III).

Le nombre d'œufs important (73 en moyenne) observé après le 4<sup>e</sup> j chez *T. stylifera* correspond à une alimentation riche (200 000 C/ml<sup>-1</sup>) et représente une ponte répartie en 3 j.

Le 5<sup>e</sup> et le 6<sup>e</sup> j, une première ponte d'une ampleur moyenne de 24 et 21 œufs a été observée. Ces pontes

Tabl. III. — Production d'œufs moyenne lors des premières pontes observées en élevage (encadrée des valeurs extrêmes) plus de 24 heures après le prélèvement.

Mean egg number in the first clutch observed in culture when it occurs more than a day after the catch (the extreme values are also shown).

Nombre de jours depuis la pêche	2	3	4	5	6	7	8
<i>Temora stylifera</i>							
Faible concentration en algues	n=12 (2-25) 12	n=1 10	—	—	—	—	n=1 5
T <sup>0</sup> expérimentale	12-15 <sup>0</sup>	15 <sup>0</sup>					15 <sup>0</sup>
Forte concentration en algues	n=4 (4-32) 18	n=2 (6-10) 8	n=2 (70-77) 34 + 25 + 13		n=2 (12-37) 24		n=1 21
T <sup>0</sup> expérimentale	15-20 <sup>0</sup>	12-15 <sup>0</sup>	12-20 <sup>0</sup>				
<i>Centropages typicus</i>							
Faible concentration en algues	n=4 (4-31) 18	n=9 (2-23) 8	n=3 (15-29) 22	n=1 6			n=1 5
T <sup>0</sup> expérimentale	12 <sup>0</sup>	12-20 <sup>0</sup>	12-20 <sup>0</sup>	20 <sup>0</sup>			20 <sup>0</sup>
Forte concentration en algues	n=2 (6-11) 8	n=2 15	—	—	—	—	—
T <sup>0</sup> expérimentale	15-20 <sup>0</sup>	12 <sup>0</sup>					

n = nombre de cas positifs observés

abondantes ne se produisent que dans de bonnes conditions nutritionnelles. On peut donc conclure que l'intervalle de temps séparant 2 pontes nouvelles se situe entre 2 et 6 j (valeur moyenne 4), en admettant l'hypothèse que les femelles peuvent avoir pondu au mieux (à j-1).

Chez *C. typicus* pour lesquels les concentrations alimentaires utilisées ont été inférieures à 200 000C/ml<sup>-1</sup> dans la majorité des expériences, des pontes ont été observées du 4<sup>e</sup> au 5<sup>e</sup> j, correspondant probablement à l'achèvement du mûrissement d'un nombre restreint d'ovocytes.

Intervalle de temps entre deux pontes successives

Dans les élevages où les pontes se produisent dès le premier jour indépendamment des conditions expérimentales, les œufs mûrs sont émis en 2 lots à 24 h d'intervalle chez 6 % des femelles de *T. stylifera* et 8 % de femelles de *C. typicus*.

Pour un intervalle d'un jour, de 3 à 20 œufs sont pondus par *T. stylifera* et de 3 à 33 œufs par *C. typicus* (Tabl. IV et V). Une ponte plus abondante (103 œufs) a été obtenue uniquement avec des concentrations algales fortes chez *T. stylifera* (0,6 % des femelles).

L'ensemble des expériences d'élevage montre que : 1) les intervalles de temps observés entre 2 pontes successives sont de 1 à 4 j; 2) l'importance quantitative des pontes secondaires est indépendante du temps écoulé depuis la ponte précédente et du nombre d'œufs pondus antérieurement (Fig. 4).

Tabl. IV. — *Temora stylifera*. Intervalle de temps entre pontes successives et nombre d'œufs émis. P.C/ = *Phaeodactylum tricornutum*, concentration en cellules. ml<sup>-1</sup> dans les élevages ( ) nombre de femelles.

Intervals between successive clutches and number of produced eggs.

Ecart avec ponte précédente	Nombre d'œufs pondus		Conditions expérimentales		
	premières pontes	pontes secondaires			
1 jour	(1)	184	9	eau de mer 15 <sup>0</sup>	
	(1)	24	4	P. 20 000 C 20 <sup>0</sup>	
	(1)	8	5	» 15 <sup>0</sup>	
	(2)	36	103 (en 2/3 j)	P. 200 000 C 12 <sup>0</sup>	
	(2)	50	20	» »	
	(2)	104	14	P. 200 000 C 15 <sup>0</sup>	
	(3)	73	7	» »	
	(3)	47	4	» »	
	(2)	111	10	» »	
	(1)	125	12	» 20 <sup>0</sup>	
2 jours	(1)	23	3	» »	
	(1)	83	3	» »	
	(1)	51	8	Phyto naturel 20 <sup>0</sup>	
	(1)	66	7	P. 200 000 C 15 <sup>0</sup>	
	3 jours	(1)	29	9	P. 200 000 C 20 <sup>0</sup>
		(2)	36	13	» 15 <sup>0</sup>
	4 jours	(1)	38	10	P. 200 000 C 20 <sup>0</sup>

Les intervalles de 2 à 4 j entre les pontes ne se produisent que pour les fortes concentrations de *Phaeodactylum* et chez un nombre restreint de femelles (5 % de *T. stylifera* et 20 % de *C. typicus*).

On peut imputer les intervalles de 1 à 8 j (exceptionnellement observé une seule fois chez *T. stylifera* et *C. typicus*, Tabl. V), séparant 2 pontes, 8 j étant le maximum dans nos élevages, au temps requis par le processus de maturation des ovocytes.

Tabl. V. — *Centropages typicus*. Intervalle de temps entre pontes successives et nombre d'œufs émis. P. C = *Phaeodactylum tricornutum*, concentration en cellules.ml<sup>-1</sup> dans les élevages. ( ) nombre de femelles.

Intervals between successive clutches and number of produced eggs.

Ecart avec ponte précédente	Nombre d'œufs pondus		Conditions expérimentales		
	premières pontes	pontes secondaires			
1 jour	(5)	61	3	eau de mer 13 <sup>0</sup>	
	(1)	48	14	» 15 <sup>0</sup>	
	(3)	82	33 (en 1 ou 2 j)	» »	
	(1)	82	5	P. 300 C 15 <sup>0</sup>	
	(3)	47	14	P. 20 000 C 15 <sup>0</sup>	
	(2)	49	10	» 20 <sup>0</sup>	
	(2)	27	15	P. 200 000 C 13 <sup>0</sup>	
	(2)	81	8	» 15 <sup>0</sup>	
	2 jours	(1)	119	12	P. 200 000 C 15 <sup>0</sup>
		(1)	74 + 18	15 (en 2 j)	Phyto naturel 15 <sup>0</sup>
(1)		102	45	» 20 <sup>0</sup>	
(1)		122	21	» »	
3 jours	(1)	67	27 (en 2 j)	P. 200 000 C 16 <sup>0</sup>	
4 jours	(1)	9	9	eau de mer 15 <sup>0</sup>	

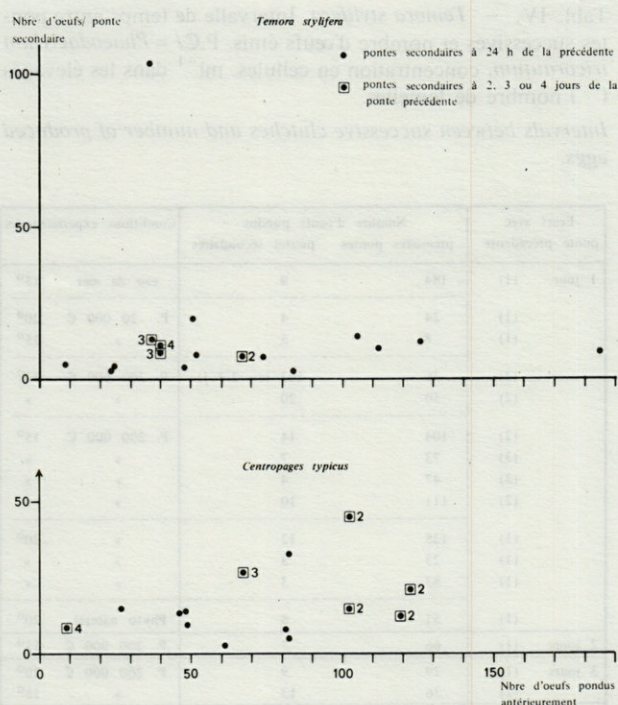


Fig. 4. - Importance des pontes secondaires en relation avec le nombre d'œufs pondus antérieurement. Chaque point représente 1 à 3 femelles. Au total : *T. stylifera* = 27 femelles, *C. typicus* = 25 femelles.

Importance of the second clutches related to the number of eggs previously laid. Each point on the graph represents 1 to 3 females. As a whole : 27 ♀ of *T. stylifera* and 25 ♀ of *C. typicus*.

Lorsqu'un jour seulement sépare les pontes, il est permis de penser que ces processus, initiés *in situ*, intéressant les cellules de rang 3, précédemment décrites (Razouls, 1975), s'achèvent en élevage, indépendamment des conditions expérimentales. En effet, des pontes espacées d'un jour ont été observées aussi bien pour les faibles que pour les fortes concentrations alimentaires.

Les intervalles plus longs, de 3 à 8 jours, correspondraient au contraire à la vitellogenèse des ovocytes de rang 2 (diamètre de 40 à 63  $\mu$ m). Ces processus nécessitant un apport nutritif plus important, se produisent uniquement lorsque la nourriture est suffisamment abondante - ici pour des concentrations de *Phaeodactylum* de 200 000  $\text{C}/\text{ml}^{-1}$  -.

## DISCUSSION ET CONCLUSION

Les faits exposés ici, n'ont pas pour but de définir les conditions de l'optimisation des pontes expérimentales, avec un objectif de productivité accrue, mais celui d'une meilleure compréhension de la dynamique d'une popu-

lation, en tenant compte des faibles concentrations de chlorophylle de la région de Banyuls (S. Razouls, 1981).

Peu de données comparatives existent, concernant la proportion de femelles mûres dans le zooplancton. Conover (1967) mentionne que dans les populations de *Calanus hyperboreus*, 50 à 60 % des femelles sont fécondes et Marshall et Orr (1953) donnent 10 à 80 % de femelles mûres dans les pêches. Ce qui correspond aux observations des femelles sauvages de *T. stylifera* et *C. typicus* qui sont fécondes toute l'année dans des proportions moyennes de 80 à 100 %.

Les durées de survie particulièrement brèves de *Temora* femelles, maintenues dans des milieux sans algues à 20° (expériences du 6/07, 3/08 et 17/08/1977) ou contenant de très faibles quantités d'Algues, 300 à 500  $\text{C}/\text{ml}^{-1}$  (expériences du 3/11 et du 9/12) sont dues, à l'évidence, à la sous-nutrition : les dépenses accrues du métabolisme en raison de la hausse de température n'étant plus compensées.

La durée de vie des animaux est plus longue à 15° et 12° : 4 à 8 j même aux faibles concentrations de *Phaeodactylum* ou en eau de mer, et 5 à 14 j aux fortes concentrations d'Algues. La durée de vie totale d'une femelle peut être estimée à 15 jours en moyenne ; ce fait est confirmé par l'observation de femelles d'élevage au laboratoire (S. Nival, comm. pers.) et se rapproche des conclusions tirées de l'écologie, en particulier de l'observation de la disparition de classes de taille d'adultes (Razouls et Guinness, 1973) dans des prélèvements de plancton espacés d'une semaine environ, en admettant l'hypothèse d'une population locale stable.

De plus la distribution bi- ou tri-modale des fréquences de taille des individus adultes d'une même génération peut s'expliquer par l'éclosion de pontes successives issues de la même génération-mère à 4 j en moyenne d'intervalle. En raison du changement des qualités hydrobiologiques du milieu (températures, abondance des particules phytoplanctoniques ou sestoniques) entre 2 pontes, le développement des jeunes pourrait être différent. Dans ce cas, l'éclosion de chaque ponte correspondrait à l'apparition d'une « cohorte » selon la terminologie de Binet (1977).

D'après les expériences réalisées, les pontes apparaissent soit continues dans le temps, c'est-à-dire journalières, soit répétitives, à intervalle de quelques jours. Les femelles qui pondent sont présentes toute l'année dans le plancton et il paraît difficile dans ces conditions de caractériser l'origine des générations de *T. stylifera* et de *C. typicus*, telles qu'elles ont été définies (Razouls, 1974), par des périodes de pontes plus intenses, compte tenu des faibles teneurs en chlorophylle des eaux néritiques du Golfe du Lion (0,20 à 3,5  $\mu\text{g l}^{-1}$ ).

L'observation des gonades femelles en histologie macroscopique montre cependant les capacités de pontes existantes de ces femelles (Razouls, 1974). Mais le degré de réalisation de leurs potentialités semble essentiellement dépendre des conditions nutritionnelles, les femelles disposant d'un grand nombre d'ovocytes déjà formés mais dont la maturité n'est pas achevée.

Connaissant les caractéristiques de la ponte, observées *in vitro* chez *T. stylifera* et *C. typicus* (abondance journalière, durée inter-pontes, limites temporelles) on peut supposer que dans un environnement oligo-trophique les femelles ne pondront qu'une fois, le nombre d'œufs émis correspondant à la capacité minimale de ponte observée. Celle-ci correspond en moyenne aux 30 à 50 ovocytes isochrones des travées ventrales des oviductes de *T. stylifera* et *C. typicus*.

Si les conditions sont plus favorables, des pontes secondaires seront mûries en quelques jours, correspondant à la maturation d'une seconde série d'ovocytes de même importance (Razouls C., 1974).

La connaissance des besoins en éléments nutritifs dans la ration – autre que chlorophylle ou carbone – en particulier la teneur en azote qui semble favoriser la production d'œufs et l'assimilation du carbone (Checkley, 1980; Abou-Debs, 1979) s'avère indispensable pour arriver à des conclusions définitives en ce qui concerne la maturation des ovocytes.

A propos des pontes de printemps (juin) que nous avons observées, plus abondantes que celles des autres saisons, l'hypothèse d'un cycle interne de la fertilité (Gaudy, 1971) ne paraît pas satisfaisante. En effet, les expériences où des femelles sont nourries avec de fortes concentrations algales en automne montrent que la production d'œufs augmente avec l'abondance de la nourriture pour atteindre des valeurs analogues à celles des pontes de printemps.

De la même manière, Dagg (1978) a mis en évidence l'ajustement de l'abondance des pontes de *C. typicus* d'été et d'automne à une concentration de *Gonyaulax tamarensis* intermédiaire en qualité ou en quantité entre les conditions nutritionnelles *in situ* des deux saisons. Les femelles d'été, moins nourries en élevage qu'*in situ*, diminuent leur production d'œufs jusqu'à une valeur palier tandis que celles d'automne mieux nourries, l'augmentent jusqu'à cette même valeur.

Le rythme des pontes, de même que le nombre d'œufs pondus, apparaît essentiellement sous la dépendance du facteur trophique, alors que l'on a montré l'indépendance de la température d'élevage (test G). Dagg (1977) a montré que des périodes de jeûne de courtes durées (6 h) entraîneraient chez *C. typicus* et *Acartia tonsa* une baisse sensible de la production d'œufs. *In situ*, les Copépodes accomplissant des migrations nyctémérales des eaux profondes « pauvres » vers les eaux superficielles « riches » sont donc soumis à une alternance de jeûne et de réplétion et pondent un nombre d'œufs inférieur au maximum possible.

Bernard (1963) indique que 2 à 8 j séparent la formation de 2 sacs ovigères d'*Euterpina acutifrons*, Corkett et McLaren (1978) montrent que ce temps varie de 1 à 5 j environ selon la concentration alimentaire fournie aux femelles de *Pseudocalanus*. Tandis que 2 semaines peuvent séparer des séries de pontes quotidiennes chez *C. finmarchicus* (Marshall et Orr, 1952) et 4 jours chez *C. hyperboreus*. Abou-Debs (1979) obtient des pontes quo-

tidienues décroissantes pendant 8 j, chez *T. stylifera* nourris de *Criscosphaera*. De 65 à 100 % des œufs étant pondus le premier jour, il est possible d'utiliser la valeur numérique des pontes obtenues pendant les 24 premières heures pour déterminer la capacité minimale de reproduction d'une population de Copépodes, dans les conditions du moment. La production d'œufs peut servir d'indice écophysio-logique caractéristique des espèces vivant dans des conditions hydrobiologiques définies au moment du prélèvement. Cet indice permet de quantifier le degré d'adaptation des espèces au spectre de particules observé *in situ* ou à tout autre caractéristique nutritionnelle du milieu au moment de la capture.

Le rôle de la nourriture au cours de la vie du dernier stade copépodite (pour les espèces multi-cycliques) ou de la femelle immature (pour les espèces à un seul cycle annuel) est aussi important à considérer. Ainsi chez *Calanus hyperboreus* de grande taille, à fortes réserves lipidiques, Conover (1967) observe des pontes chez des femelles à jeun, à condition qu'elles aient reçu des rations abondantes avant leur maturité.

## BIBLIOGRAPHIE

- ABOU-DEBS, C., 1979. Aspects de la physiologie et de la biologie de *Temora stylifera* Dana (Copepode Calanoida) : éléments du bilan en carbone et azote et optimisation de la fertilité. Thèse 3<sup>e</sup> cycle, Univ. Paris VI, 161 p.
- BERNARD, M., 1963. Le cycle vital en laboratoire d'un Copépode pélagique de Méditerranée : *Euterpina acutifrons*. *Pelagos Bull. Inst. oceanogr.*, **1** : 35-48.
- BINET, D., 1977. Cycles biologiques et migrations ontogéniques chez quelques Copépodes pélagiques des eaux ivoiriennes. *Cah. ORSTOM, sér. Océanogr.*, **15** (2) : 111-138.
- CHECKLEY, D.M., 1980. The egg production of a marine planktonic Copepod in relation to its food supply : laboratory studies. *Limnol. Oceanogr.*, **25** (3) : 430-446.
- CONOVER, R.J., 1967. Reproductive cycle, early development and fecundity in laboratory populations of the Copepod *Calanus hyperboreus*. *Crustaceana*, **13** (1) : 61-72.
- CORKETT, C.Y. & I.A. McLAREN, 1959. Egg production and oil storage by the Copepod *Pseudocalanus* in the laboratory. *J. exp. Mar. Biol. Ecol.*, **3** (1) : 90-105.
- CORKETT, C.Y. & I.A. McLAREN, 1978. The biology of *Pseudocalanus*. In : Adv. mar. Biol., 15, Russel & Yonge, Ed.
- CORKETT, C.Y. & E.J. ZILLIUX, 1975. Studies on the effect of temperature on the egg laying of three species of calanoids copepods in the laboratory. *Bull. Plankton Soc. Japan*, **21** (2) : 13-21.
- CRAWSHAY, L.R., 1915. Notes on experiments in the deeping of plankton animals under artificial conditions. *J. mar. Biol. Ass. U.K.*, **10** : 555-576.
- DAGG, M., 1977. Some effects of patchy food environments on copepods. *Limnol. Oceanogr.*, **22** (1) : 99-107.
- DAGG, M., 1978. Estimated, *in situ*, rates of egg production for the Copepod *Centropages typicus* (Krøyer) in the New York Bight. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, **34** (3) : 183-196.
- GAUDY, R., 1971. Étude expérimentale de la ponte chez trois espèces de copépodes pélagiques (*Centropages typicus*, *Acartia clausi* et *Temora stylifera*). *Mar. Biol.*, **9** (1) : 65-70.

- HEINLE, D.R., 1970. Populations dynamics of exploited cultures of calanoid copepods. *Helgoländer Wiss. Meeresunters.*, **20** : 360-372.
- IWASAKI, H., KATOH & T. FUJIYAMA, 1977. Cultivation of marine copepod, *Acartia clausi*. Factors affecting the generation time and egg production. *Bull. Plankton Soc. Japan*, **24** (1) : 55-61.
- MARSHALL, S.M. & A.P. ORR, 1952. On the biology of *Calanus finmarchicus*. VII. Factors affecting egg production. *J. mar. Biol. Ass. U.K.*, **30** : 527-548.
- MARSHALL, S.M. & A.P. ORR, 1953. *Calanus finmarchicus* : egg production and egg development in Tromø sound in spring. *Acta boreal.*, **5** : 1-21.
- MULLIN, M.M., & E.R. BROOKS, 1970. Growth and metabolism of two planktonic, marine copepods as influenced by temperature and type of food. In : Steele (ed) *Marine food chains*. Univ. Calif. Press, Berkeley.
- NASSOGNE, A., 1970. Influence of food organisms on the development and culture pelagic copepods. *Helgoländer Wiss. Meeresunters.*, **20** : 333-345.
- PAFFENHÖFER, G.A., 1970. Cultivation of *Calanus helgolandicus* under controlled conditions. *Helgoländer Wiss. Meeresunters.*, **20** : 346-359.
- PAFFENHÖFER, G.A., & R.P. HARRIS, 1976. Feeding, growth and reproduction of the marine planktonic copepod *Pseudocalanus elongatus*. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, **56** : 127-344.
- PARRISH, K.K. & D.F. WILSON, 1978. Fecundity studies on *Acartia tonsa* (Copepoda : calanoida) in standardized culture. *Mar. Biol.*, **46** : 65-81.
- RAZOULS, C. & GUINNESS, 1973. Variations annuelles quantitatives de deux espèces dominantes de Copépodes planctoniques *Centropages typicus* et *Temora stylifera* de la région de Banyuls : cycles biologiques et estimations de la production. II. Variations dimensionnelles et mesures de la croissance. *Cah. Biol. mar.*, **14** : 413-427.
- RAZOULS, C., 1974. Variations annuelles quantitatives de deux espèces dominantes de Copépodes planctoniques *Centropages typicus* et *Temora stylifera* de la région de Banyuls. III. Dynamique des populations et calcul de leur production. *Cah. Biol. Mar.*, **15** : 51-88.
- RAZOULS, S., 1974. Maturité sexuelle et fécondité chez les femelles de *Temora stylifera*, Copépode pélagique. *Arch. Zool. exp. gén.*, **115** : 387-399.
- RAZOULS, S., 1975. Fécondité, maturité sexuelle et différenciation de l'appareil génital femelle de deux Copépodes planctoniques : *Centropages typicus* et *Temora stylifera*. *Publ. Staz. zool. Napoli*, **39**, suppl. : 297-306.
- RAZOULS, S. Etude expérimentale de la ponte de deux Copépodes pélagiques, *Temora stylifera* et *Centropages typicus*. I. Influence des conditions expérimentales sur les pontes. *Vie Milieu* (sous presse).
- SOKAL, R.R. & F.J. ROHLF, 1969. *Biometry*. Ed. Freeman and Co., San Francisco.
- VALENTIN, J., 1972. La ponte et les œufs chez les Copépodes du Golfe de Marseille : cycle annuel et étude expérimentale. *Téthys*, **4** (2) : 349-390.
- ZURLINI G., I. FERRARI & A. NASSOGNE, 1978. Reproduction and growth of *Euterpina acutifrons* (Copepoda : Harpacticoida) under experimental conditions. *Mar. Biol.*, **46** : 59-64.



## KARYOEVOLUTIVE CONSIDERATIONS IN 29 MEDITERRANEAN TELEOST FISHES

J. CANO, G. THODE and M.C. ALVAREZ

Departamento de Genética, Facultad de Ciencias  
Universidad de Malaga, Spain

EVOLUTION  
CARYOLOGIE  
CONTENU EN ADN  
CARYOTYPE  
TÉLÉOSTÉENS

**RÉSUMÉ.** – Les données que nous avons obtenues pour 29 espèces de Téléostéens de Méditerranée, ont été comparées avec celles apportées par d'autres auteurs sur des Poissons tropicaux afin d'éclaircir les mécanismes caryoévolutifs possibles que ce grand groupe a suivis. C'est pourquoi le nombre et la morphologie chromosomique, de même que la longueur totale du génome (LT), le contenu de DNA nucléaire et le coefficient de variation du caryotype sont analysés.

EVOLUTION  
KARYOLOGY  
DNA CONTENT  
KARYOTYPE  
TELEOSTS

**ABSTRACT.** – The data we obtained in 29 Teleostean species from the Mediterranean are compared with those reported by other investigators about tropical fish, with the aim to elucidate the possible karyoevolutionary mechanisms that this wide group has followed. We also analyse both chromosome number and morphology, the total length of genome (LT), the nuclear DNA content and the karyotype variation coefficient (CV).

### INTRODUCTION

Karyological studies are used to distinguish species and even populations, so a great number of possibilities exists for the analysis of evolutionary processes at the chromosomal level. The discovery of the sex determination mechanisms, or pathological phenomena are examples from this area of research.

At the present time there are about 20 000 known species of fish (Manna & Khuda-Bukhsh, 1977). Of these, about 2 000, mainly freshwater varieties, have been karyologically analyzed. It has been observed that a great number of Teleosts presents a chromosomal diploid number of  $2n = 48$ . This is considered by Ohno and Atkin (1966) and Ohno (1970) as the ancestral karyotype of all fish, which is only represented by acrocentric chromosomes and a content of nuclear DNA in about 20 % (= 1.3 picograms) of the placental mammals. Following this assumption, different variations occurred, namely: duplications, polyploidy, deletions or Robertsonian translocations, which gave place to increases and/or reductions in the primitive chromosomal numbers (Atkin & Ohno, 1967) as well as in the

amount of DNA in the ancestral nucleus (Hinegardner & Rosen, 1972). In this way, some firm bases have been established to interpret the phenomena that occurred along the line of karyological evolution in fishes.

Goin and Goin (1968) as well as Ohno *et al.* (1969) suggest that the ancestral forms of fishes might have suffered a polyploidization, which allowed the accumulation of a sufficient genome to initiate new directions of differentiation. This may be corroborated through observations of the wide range of DNA nuclear content variation, whose upper limit (140 pg.) is represented by the lung-fishes and the lower (0.4 pg.), by Teleosts (Hinegardner, 1976). Hinegardner (1968) considers that the species with the lowest DNA content are farther evolved; he also suggests that in the beginning of each evolutionary line there would be an increase of the gene DNA (by way of duplications or polyploidy). Furthermore, associated with the specialization or adaptation to a more restricted habitat there is a gradual decrease. This opinion is also expressed by Bachman *et al.* (1974).

On the other hand, it seems that pericentric inversions are the principal mechanisms involved in the evolution of the karyotype, which produce changes in the

chromosome arm numbers (Chiarelli & Capanna, 1973). The rearrangements of the Robertsonian type (centric fusion and fission) change the number of chromosomes, but they maintain a constant number of arms. There are different opinions about the incidence of these mechanisms on fish karyotypical evolution; but most authoritative opinions insist that in an evolutionary lineage (i.e. between species of the same genus) the tendency exists to reduce the number of chromosomes or to increase the arm number (NF), so that the species with all the acrocentric chromosomes would in karyotypical terms be more primitive (Ohno & Atkin, 1966; Hsu & Arrighi, 1968; Chiarelli & Capanna, 1973; White, 1973...). Generally there is a positive correlation between DNA nuclear content increase and the increase of chromosome number.

The object of this work is to provide new karyoevolutionary data from a few species of Teleosts in the Mediterranean, and to establish a comparison between them and their nearest relatives in the tropical seas.

## MATERIAL AND METHODS

To realize this study we have analyzed both males and females of 29 species, belonging to 9 different teleost families, typical of the rocky littoral. All Specimens have been captured along the Malaga coast.

Metaphase plates have been obtained following the technique described by Capanna and Cataudella (1972), which has been slightly modified. For the karyotype analysis a selection was made of at least 30 mitotic metaphases for each species.

We determined the nuclear DNA content from erythrocytes, dying them with the usual Feulgen's procedure and comparing them with blood cells of chicken. We used a Vickers M-85 integrating microdensitometer. The measurements were made at a wavelength of 550 nm, and a band width of 50 nm. The arbitrary units we obtained, from 24 readings for each species, have been transformed into picograms.

## RESULTS AND DISCUSSION

The results obtained and the corresponding relations of the analyzed species are summarized in Table I. The data about the families Pomacentridae, Serranidae, Sparidae, Labridae, Blenniidae and Gobiidae were discussed in earlier publications, but they are included here along with new data in order to corroborate the karyoevolutionary mechanisms in Teleosts.

We introduced a new parameter in order to quantify the size variations within the chromosomes of a karyotype; this is the "variation coefficient" (CV - as a result of dividing the standard deviation (SD) by the average

chromosome length - which shows the degree of the karyotype heterogeneity. An homogeneous karyotype has a CV close to zero, and as it becomes more and more heterogeneous, it will show a value nearer to 0.5. The CV of the species here studied are given in Table I.

The parameters we have considered (Table I), suggest that the Pomacentridae and Mugilidae are karyologically the least evolved, the former because of their 48 acrocentric chromosomes (FN = 48) of a similar size; the low CV as well as the high DNA content (1.2 pg.) indicate its proximity to the ancestral karyotype, of which it may have been derived through paracentric inversions and a few genome variations (Alvarez, Cano and Thode, 1980). The tropical representatives in this family (Arai and Inoue, 1976) generally show and increase in the basis number, which may be due to pericentric inversions, since in these the chromosomal number is maintained constant. The Mugilidae, with a karyotype morphologically similar to the ancestral form show a trend to the development of biarmed chromosomes; this in *Liza aurata*, which has a pair of subtelocentric chromosomes. With regard to their DNA content, a reduction is observed compared to the Pomacentrids. The tropical species seem to follow this rule, according to Hinegardner (1976), Hunt and Fitzsimons (1976) and Choudhury *et al.*, (1979).

The Serranids we have analyzed present a karyotype close to the afore mentioned groups. Nevertheless, the low nuclear DNA content seems to indicate a great specialization. The tropical representatives of this family (Hinegardner and Rosen, 1972; Ueno *et al.*, 1977 and Rachlin *et al.*, 1978) show a greater FN and a higher DNA content.

In the only studied species belonging to the family Mullidae, there is a low DNA content combined with a high CV, which suggests that it is derived from the ancestral karyotype through translocations and genome losses.

A group with karyological characteristics similar to Serranids and Mullids is the Family Sparidae, which in its whole is rather homogeneous, since it maintains the same diploid number, a FN between 52 and 58 and a nuclear DNA content between 0.52 and 0.65 pg. Tropical species also form an homogeneous group with regard to DNA content (according to Hinegardner and Rosen, 1972).

Most of the karyoevolutionary mechanisms mentioned converge in the family Blenniidae (Cano *et al.*, 1981). On the other hand, the diversity of the values found in CV of these species is a reflection of the numerous chromosome rearrangements occurred in their evolution. So we consider that this group is karyologically more specialized. This hypothesis is corroborated by the different karyotypes described by Arai and Shiot-suki (1973) and Nishikawa and Sakamoto (1978) in tropical species.

The highest level of complexity, from a karyological point of view, is observed in the family Gobiidae, be-

Tabl. I. - Karyological characteristics of the studied species.  
*Caractéristiques caryologiques des espèces étudiées.*

SPECIES	C.N.	CV	F.N.	T.L.	DNA	References
<i>Blennius ponticus incognitus</i>	48	0.28	48	25.12	0.80 ± 0.03	Cano, J.; M.C. Alvarez & G. Thode
<i>Blennius pavo</i>	48	0.23	50	32.11	1.07 ± 0.03	» » »
<i>Blennius ocellaris</i>	48	0.28	50	27.54	0.87 ± 0.02	» » »
<i>Blennius sanguinolentus</i>	48	0.25	48	26.48	0.89 ± 0.02	» » »
<i>Blennius gattorugine</i>	48	0.24	52	20.35	0.58 ± 0.02	» » »
<i>Blennius sphinx</i>	48	0.23	56	21.71	0.61 ± 0.01	» » »
<i>Blennius pholis</i>	46	0.44	54	26.06	0.79 ± 0.06	» » »
<i>Blennius trigloides</i>	46	0.27	52	29.42	1.19 ± 0.01	» » »
<i>Chromis chromis</i>	48	0.17	48	27.37	1.25 ± 0.06	Alvarez, M.C.; J. Cano & G. Thode
<i>Mullus surmulletus</i>	48	0.37	50	15.40	0.65 ± 0.04	Present report
<i>Liza aurata</i>	48	0.21	48	51.24	1.14 ± 0.03	» »
<i>Mugil cephalus</i>	48	0.09	48	48.60	1.19 ± 0.03	» »
<i>Scorpaena porcus</i>	42	0.29	48	43.42	0.91 ± 0.03	» »
<i>Pagellus acarne</i>	48	0.20	52	37.52	0.65 ± 0.01	Cano, J.; G. Thode & M.C. Alvarez
<i>Lithognathus mormirus</i>	48	0.20	52	22.38	0.60 ± 0.03	» » »
<i>Sarpa salpa</i>	48	0.14	58	32.19	0.54 ± 0.01	» » »
<i>Boops boops</i>	48	0.38	54	30.70	0.52 ± 0.01	» » »
<i>Diplodus sargus</i>	48	0.12	52	32.13	0.58 ± 0.02	» » »
<i>Diplodus vulgaris</i>	48	0.19	52	36.52	0.57 ± 0.01	» » »
<i>Coris julis</i>	48	0.24	56	29.39	0.69 ± 0.03	» » »
<i>Thalassoma pavo</i>	48	0.30	48	21.91	0.79 ± 0.03	» » »
<i>Symphodus mediterraneus</i>	46	0.23	52	32.37	0.57 ± 0.04	» » »
<i>Symphodus roissali</i>	46	0.22	60	26.28	0.49 ± 0.02	» » »
<i>Serranus cabrilla</i>	48	0.19	48	26.78	0.49 ± 0.03	» » »
<i>Paracentropistis hepatus</i>	48	0.29	48	34.88	0.57 ± 0.05	» » »
<i>Gobius cobitis</i>	46	0.16	46	43.36	0.66 ± 0.02	Thode, G.; J. Cano & M.C. Alvarez
<i>Gobius paganellus</i>	46	0.23	48	30.04	0.42 ± 0.02	» » »
<i>Gobius bucchichi</i>	40	0.28	46	46.06	0.46 ± 0.01	» » »
<i>Gobius niger</i>	50	0.31	63	50.75	1.01 ± 0.05	» » »

Symbols :

C.N. = Chromosome Number ; CV = Coefficient of variation ; F.N. = Fundamental Number ;

T.L. = Total Length ; DNA content (pg) ± standard error.

cause of the great range of chromosome numbers they present, as well as for the diversity of their nuclear DNA content and CV. Furthermore, the presence of chromosomal mechanisms involved in sex determination has been shown in this group (Nogusa, 1955, 1957a, b; Thode *et al.*, 1981). So we think this family is the one which undergone the greatest number of chromosomal rearrangements in its karyological evolution, including centric fission (*Gobius niger*, Thode *et al.*) as a possible mechanism of increasing the ancestral chromosome number. This large variation is even greater in the tropical species described by Nogusa (1955, 1957b), Lieder (1963), Post (1965), Kaur and Srivastava (1965), Yamada (1967) Chen and Ebeling (1971), Ahmed (1974), Arai *et al.* (1973, 1974a, b, 1975), Manna and Prasad (1974), Nishikawa *et al.* (1974) and Khuda (1978).

Finally, the Scorpaenids seem to follow a tendency of reducing the ancestral chromosome number, as can be

seen from the analysis of the karyotype in some species in this group cited by Nishikawa *et al.* (1977) and Sola and Cataudella (1978), its lowest level is  $2n=34$  in *Scorpaena notata*.

## CONCLUSIONS

The species more highly evolved in karyological terms present a higher variation coefficient CV.

In karyotypical evolution of the groups we studied there is a generalized tendency to increase the FN.

The total length of the genome (LT) is not usually correlated with the nuclear DNA content, except in Blennids, in which there is a great parallelism among the different values in both parameters; it might suggest that the increases and decreases in the genome of these species are due to minor duplications and deletions.

## REFERENCES

- AHMED, M. 1974. A chromosome study of two species of *Gobiosoma* from Venezuela (Gobiidae : Teleostei). *Bol. Inst. Oceanogr. Univ. Oriente*, **13** (1-2) : 11-16.
- ALVAREZ, M.C., CANO J. and THODE G., 1980. DNA content and chromosome complement of *Chromis chromis* (Pomacentridae, Perciformes). *Caryologia*, **33**, (2) : 267-274.
- ARAI, R. and KOBAYASHI H., 1973. A chromosome study on thirteen species of Japanese gobiid fishes. *Jap. J. Ichthyol.*, **20** : 1-6.
- ARAI, R. and INOUE M., 1976. Chromosomes of seven species of Pomacentridae and two species of Acanthuridae from Japan. *Bull. Natn. Sci. Mus., Ser. A (Zool.)*, **2** (1).
- ARAI, R. and SAWADA Y., 1974. Chromosomes of Japanese gobioid fishes (I). *Bull. Natn. Sci. Mus., Tokyo*, **17** (2).
- ARAI, R., KATSUYAMA and SAWADA Y., 1974. Chromosomes of Japanese gobioid fishes (II). *Bull. Natn. Sci. Mus. Tokyo*, **17** (4).
- ARAI, R. and SAWADA Y., 1975. Chromosomes of Japanese gobioid fishes (III). *Bull. Natn. Sci. Mus., Ser. A (Zool.)*, **1** (4).
- ARAI, R. and SHIOTSUKI K., 1973. A chromosome study on three species of the tribe Salariini from Japan. *Bull. Natn. Sci. Mus. Tokyo*, **16** (4).
- ARAI, R. and SHIOTSUKI K., 1974. Chromosomes of six species of Japanese Blennioid fishes. *Bull. Natn. Sci. Mus. Tokyo*, **17** (4).
- ATKIN, N.B. and OHNO S. 1967. DNA values of four primitive chordates. *Chromosoma (Berl.)* **23** : 10-13.
- BACHMANN, K., GOIN O.B. and GOIN C.J., 1974. "Evolution of Genetic systems" by H.H. Smithed, Brookhaven Symp. Biol. N. 23 : 419-450.
- CANO, J., ALVAREZ M.C., THODE G. and MUÑOZ, E. 1982. Phylogenetic interpretation from chromosomal and nuclear DNA content data in the genus *Blennius* (Blenniidae : Perciformes). *Genetica*, **58** : 11-16.
- CAPANNA, E. and CATAUDELLA S., 1972. Chromosome complements of three species of Mugilidae (Pisces : Perciformes). *Experientia*, **12** : 33.
- CHEN, T.R. and EBELING A.W., 1971. Chromosomes of the goby fishes in the genus *Gillichthys*. *Copeia*, **1** : 171-174.
- CHIARELLI, A.B. and CAPANNA E., 1973. Cytotaxonomy and vertebrate evolution. Academic Press. London and N.Y.
- CHOUDHURY, R.C., PRASAD R. and DAS C.C., 1979. Chromosomes of six species of marine fishes. *Caryologia*, **32** (1) : 15-21.
- GOIN, O.B. and GOIN C.J., 1968. DNA and the evolution of the vertebrates. *Amer. Midl. Natur.*, **80** (2) : 289.
- HINEGARDNER, R., 1968. Evolution of cellular DNA content in Teleost fishes. *Amer. Natur.*, **102** : 517-523.
- HINEGARDNER, R., 1976. Evolution of genome size. In molecular evolution. Ed. by F. Ayala; Sinauer Associated. Sunderland, M.A.
- HINEGARDNER, R., and ROSEN D.E., 1972. Cellular DNA content and the evolution of Teleostean fishes. *Amer. Natur.*, **106** (951).
- HSU and ARRIGHI F., 1968. Distribution of constitutive heterochromatin in mammalian chromosomes. *Chromosoma*, **34** : 243-253.
- HUNT, W. and FITZSIMONS, 1976. Karyology of the Mulletts *Mugil curema* and *M. cephalus* (Perciformes : Mugilidae) from Louisiana. *Copeia*, **2** : 388-391.
- KAUR, D. and SRIVASTAVA M.D.L., 1965. The structure and behaviour of chromosomes in five freshwater teleosts. *Caryologia* **18** : 181-191.
- KHUDA-BUKHSH, A.R., 1978. Somatic chromosomes of an estuarine fish, *Trypauchen vagina* (Fam. Gobiidae) from Sagar Island, West Bengal, India. *Curr. Sci.* **47** (4) : 137-138.
- LIEDER, U. 1963. Über den gegenwärtigen Stand und die Methodik der Chromosomenuntersuchungen bei Fischen. *Zeitschr. f. Fisch.*, **9/10** : 673-684.
- MANNA, G.K. and KHUDA-BUKHSH A.R., 1977. Karyomorphology of Cyprinid fishes and cytological evaluation of the family. *The nucleus*, **20** (1-2) : 119-127.
- MANNA, G.K. and PRASAD R. 1974. Chromosome analysis in three species of fishes belonging to the family Gobiidae. *Cytologia*, **39** : 609-618.
- NISHIKAWA, S., AMAOKA K. and NAKANISHI K., 1974. A comparative study of chromosomes of twelve species of Gobioid fishes in Japan. *Jap. J. Ichthyol.*, **21** (2) : 61-71.
- NISHIKAWA, S., HONDA M. and WAKATSUKI A., 1977. Comparative studies on the chromosomes in Japanese fishes-II. Chromosomes of eight species in Scorpion fishes. *Jour. Shimonoseki Univ. of Fisher.*, **25** (3) : 187-191.
- NISHIKAWA, S. and SAKAMOTO K., 1978. Comparative studies on the chromosomes in Japanese fishes-V. Somatic chromosomes in Japanese Blennioid fish, *Dyctiosoma burgeri* Van der Hoven. *Jour. Shimonoseki Univ. Fisher.*, **27** (1) : 119-121.
- NOGUSA, S., 1957. Chromosomes studies in pisces. VI. The X-Y chromosomes found in *Cottus pollux* Günther (Cottidae). *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ.*, **13** : 289-292.
- NOGUSA, S., 1957. Chromosomes studies in pisces VII. A comparative study of the chromosomes in six species of the Gobiidae. *Jap. J. Ichthyol.*, **6** : 141-146.
- NOGUSA, S., 1955. Chromosomes studies in pisces IV. The chromosomes of *Mogruna obscura* (Gobiidae), with evidence of male heterogamety. *Cytologia*, **20** : 11-18.
- OHNO, S., 1970. The enormous diversity in genome sizes of fish as a reflection of nature's extensive experiments with gene duplication. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, **1** : 120-130.
- OHNO, S., and ATKIN N.B., 1966. Comparative DNA values and chromosome complements of eight species of fishes. *Chromosoma (Berl.)*, **18** : 455-466.
- OHNO, S., MURAMOTO J., STENIUS C., CHRISTIAN L., KITRELL W.A. and ATKIN N.B., 1969. Microchromosomes in Holocephalian, Chondrosteian and Holostean fishes. *Chromosoma (berl.)*, **26** : 35-40.
- POST A., 1965. Different investigations of the chromosome numbers of fresh water Teleosts. *Z. Zool. Syst. Evolutions-Forsch*, **3** : 47-93.
- RACHLIN, J.W., BECK A.P. and O'CONNOR J.M., 1978. Karyotypic analysis of the Hudson river striped bass, *Morone saxatilis*. *Copeia*, **2** : 343-345.
- SOLA L. and CATAUDELLA, 1978. I cromosomi di quattro specie di Scorpaenidae mediterranei (Pisces, Scorpaeniformes). *Lincei-Rend. Sc. fish. mat. e nat.*, **64** : 393-396.
- THODE, G., CANO J. and ALVAREZ M.C., 1981. A karyological study on four species of Mediterranean Gobiid fishes. *Cytologia* (in press).
- UENO, K. and OJIMA Y., 1977. Chromosome studies of two species of the genus *Coreoperca* (Pisces : perciformes), with reference to the karyotypic differentiation and evolution. *Proc. Japan Acad.*, **53** : 221-225.
- WHITE, M.J.D., 1973. Animal cytology and evolution. Cambridge Univ. press.
- YAMADA J., 1967. An observation of the chromosomes in the embryonic cells of a goby, *Chaenogobius urotaenia* (Hilgendorf). *Bull. Fac. Fish., Hokkaido Univ.*, **18** (3) : 183-187.

# LES COPÉPODES PÉLAGIQUES AU SUD-EST DES ILES DU CAP VERT

## I. Aspects qualitatifs (Mission Guidôme du N.O. « J. Charcot », septembre-octobre 1976)

V. CHAHSAVAR-ARCHARD et C. RAZOULS

Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer

COPÉPODES PÉLAGIQUES  
INVENTAIRE  
ILES DU CAP VERT

**RÉSUMÉ.** – Un inventaire faunistique des Copépodes pélagiques a été établi à partir de pêches verticales lors de la mission « Guidôme » du N.O. « J. Charcot » (sept.-oct. 1976) au sud-est des Iles du Cap Vert. L'analyse qualitative fait apparaître de 50 à 90 espèces par coup de filet. Au total 159 formes sont recensées dont une espèce nouvelle : *Candacia guinensis*. Le peuplement révèle une proportion élevée de Cyclopoïdes. Le peuplement, constitué d'espèces superficielles (100 à 200 m) tropicales à dominante océanique, montre peu d'originalité, comparé aux secteurs géographiques voisins.

PELAGIC COPEPODS  
FAUNISTIC LIST  
CAPE VERDE ISLANDS

**ABSTRACT.** – A faunistic list of pelagic Copepods has been drawn up from vertical hauls collected during the N.O. "J. Charcot" cruise "Guidôme", at South East of the Cape Verde Islands (Sept.-Oct. 1976). The qualitative analysis has shown that so to 90 species per hauls were present. On the whole 159 species with a new one : *Candacia guinensis* were recorded. There is a high proportion of Cyclopoids in the Copepods stock. The population constituted with species typical from, shoal (100-200 m), tropical and oceanic waters is not original compared with the nearest areas.

### INTRODUCTION

Le Zooplancton et plus particulièrement les Copépodes ont fait l'objet d'études suivies en divers points de la côte ouest africaine : Neto et Paiva (1966) en Angola, Binet (1970, 1977), Binet et Dessier (1971) dans la région congolaise, Binet et coll. (1972), Binet (1977a, b), sur le plateau ivoirien, Seguin (1970), Ibanez et Seguin (1972) à Abidjan, Gaudy et Seguin (1964), Seguin (1966a) à Dakar, Vives (1974) au Cap Blanc, Binet (1972) en Mauritanie, Furnestin et Belfquih (1976) sur le plateau continental marocain.

A l'opposé il n'existe que peu de données « au large » à l'exception des quelques campagnes comme celles de T. Scott (1894), Wolfenden (1911), Dahl (1912), Rosendorn (1917), Lehnhofer (1926, 1927), Vervoort (1963, 1965), Seguin (1966b), Seguin et Ibanez (1974).

Les îles ou archipels de la zone subtropicale de l'Atlantique Nord ont fait l'objet d'études : Corral (1970) et Roe (1972) aux Canaries, Gaudy (1973) aux Açores,

Paiva (1963, 1970, 1971) et Vives (1978) aux Iles du Cap Vert et dans les secteurs des eaux marocaines et mauritaniennes.

Nos connaissances sur l'ensemble des communautés planctoniques des régions ouest africaines ont été résumées par Furnestin (1970) et Thiriot (1978).

La mission Guidôme (18 sept.-14 oct. 1976) avait pour objectif essentiel l'étude de la production primaire résultant d'un enrichissement en sels nutritifs, en relation avec une structure hydrologique particulière dite en dôme située au sud des Iles du Cap Vert.

Cette structure caractérisée par une remontée de la thermocline a été mise en évidence par Rossignol et Meyruets (1964), précisée et plus complètement délimitée par Mazeika (1967), Voituriez et Dandonneau (1974), Herbland et Pages (1975), Minas et coll. (1978).

On sait qu'une telle structure résulte de la circulation superficielle particulière au Golfe de Guinée *sensu lato*.

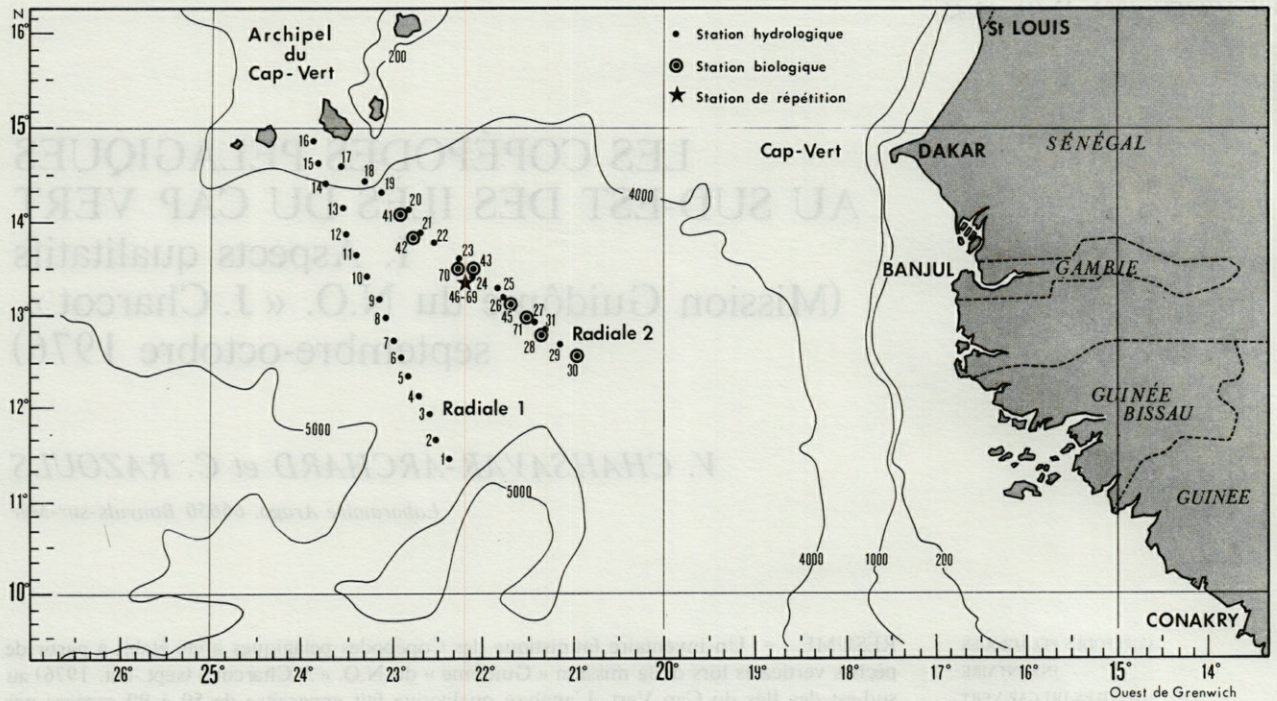


Fig. 1. — Carte de la région avec l'emplacement des stations.

Map of the region with indication of stations.

La région prospectée, située au sud-est des Iles du Cap Vert, est comprise entre les latitudes  $11^{\circ}50'N$  et  $15^{\circ}00'N$  et les longitudes  $21^{\circ}00'W$  et  $24^{\circ}00'W$  (Fig. 1). Cette région peut être considérée comme un carrefour de masses d'eau d'origines diverses : courant de Guinée, courant des Canaries, contre-courant équatorial (Sewell, 1948 ; Cushing, 1971).

L'ensemble des données physiques (hydrologie, optique), chimiques (oxygène dissous, sels nutritifs) et biologiques (biomasses phytoplanctoniques et mesozooplanctoniques) ont été publiées par Coste (1977).

Un inventaire systématique des espèces de Copépodes ainsi qu'une estimation de la répartition bathymétrique préférentielle des espèces dominantes font l'objet du présent travail.

#### MÉTHODE DE PRÉLÈVEMENT, CARACTÉRISTIQUES DES STATIONS

Tous les prélèvements ont été réalisés à l'aide d'un filet standard WP2 de  $0,25\text{ m}^2$  de surface d'ouverture et de  $0,200\text{ mm}$  de vide de maille (UNESCO, 1968). Le filet est tiré verticalement de la profondeur souhaitée à la surface à une vitesse proche de  $50\text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ .

L'inventaire systématique de la région a été établi à partir de l'examen total de la pêche aux stations : 1-2 (0-100 m), 16-17 et 25-29 (0-200 m).

L'analyse de la répartition verticale a été réalisée à la

station 41 par échantillonnage des profondeurs (0-20 m, 0-40 m, 0-200 m, 0-600 m). Les pêches ont été réalisées de jour et de nuit afin d'envisager les effets du cycle nyctéméral sur la répartition bathymétrique préférentielle des espèces les mieux représentées dans les prélèvements.

Les caractéristiques hydrologiques des stations étudiées sont résumées Tabl. I et Fig. 2.

Tabl. I. — Caractéristiques des stations.

Characteristics of stations.

Stations	Date	Heure	Lat. N	Long W	$t^{\circ}C$	$S^{\circ}/\text{oo}$
1	20/09	14.35	$11^{\circ}29'$	$22^{\circ}27'$	28,12	35,12
					13,48	35,35
2	»	18.02	$11^{\circ}42'$	$22^{\circ}33'$	27,96	35,37
					13,43	35,35
					27,57	—
16	23/09	20.11	$14^{\circ}54'$	$23^{\circ}56'$	12,99	35,52
17	»	01.18	$14^{\circ}35'$	$23^{\circ}34'$	27,06	36,14
					13,05	35,55
25	24/09	06.59	$13^{\circ}17'$	$21^{\circ}58'$	27,69	35,17
29	»	23.50	$12^{\circ}39'$	$21^{\circ}13'$	11,98	35,19
					27,71	34,81
					12,16	35,18

(1) les valeurs de  $t^{\circ}$  et  $S^{\circ}/\text{oo}$  correspondent à la surface et à la profondeur maximale du trait de filet.

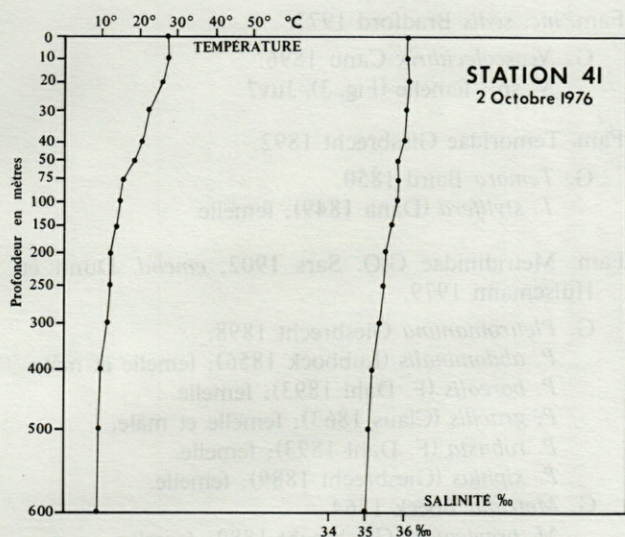


Fig. 2. — Salinité ‰ et température (C°) aux différentes profondeurs à la station n° 41.

Salinity ‰ and temperature (C°) at different depths of station 41.

INVENTAIRE FAUNISTIQUE

L'examen qualitatif le plus exhaustif possible des 6 prélèvements répartis sur les 2 radiales a conduit à l'identification de 159 espèces. Chacune de ces espèces a fait l'objet de dissection complète réalisée à l'aide d'un fil de tungstène monté dans une pipette pasteur et effilé par trempage dans une solution de nitrite de soude (NO<sub>2</sub> Na) bouillant.

Les Copépodes sont placés dans de l'acide lactique dilué au tiers. Certains appendices sont montés dans du polyvinyl lactophénol coloré par du lignin pink dilué.

Liste faunistique

Fam. Calanidae Dana 1849, Rev. : G.O. Sars, 1902; Bradford et Jillett, 1974.

G. *Calanus* Leach, 1849, Rev. : Bradford et Jillett 1974.

*C. minor* (Claus, 1863); femelle et mâle.

G. *Neocalanus* G.O. Sars, 1925, Rev. : Bradford et Jillett 1974. *N. gracilis* (Dana, 1849); femelle et mâle.

*N. robustior* (Giesbrecht, 1888); femelle et mâle.

G. *Mesocalanus* Bradford et Jillett, 1974.

*M. tenuicornis* (Dana, 1849); femelle.

G. *Undinula* A. Scott, 1909, Rev. : Bradford et Jillett, 1974.

*U. vulgaris* (Dana, 1849); femelle et mâle.

Fam. Eucalanidae Giesbrecht 1892, Rev. : Geletin 1976.

G. *Eucalanus* Dana, 1853, Rev. : Geletin 1976.

*E. elongatus* (Dana, 1849); mâle.

- E. monachus* Giesbrecht, 1888; mâle.
- E. crassus* Giesbrecht, 1888; femelle.
- G. *Pareucalanus* Geletin 1976.
- P. attenuatus* (Dana 1849); femelle.
- P. sewelli* Fleminger 1973; femelle.
- G. *Subeucalanus* Geletin 1976.
- S. subtenuis* Giesbrecht 1888; femelle.
- G. *Rhincalanus* Dana 1853.
- R. cornutus* (Dana 1849); femelle et mâle.

Fam. Mecynoceridae Andronov 1973.

- G. *Mecynocera* Thompson 1888.
- M. clausi* Thompson 1888; femelle et mâle.

Fam. Paracalanidae Giesbrecht 1892.

- G. *Paracalanus* Boeck 1864.
- P. parvus* (Claus 1863); femelle.
- P. aculeatus* Giesbrecht 1888; femelle et mâle.
- P. denudatus* Sewell 1929; femelle et mâle.
- P. dubia* Sewell 1912; femelle (Fig. 3).
- P. sp.*; femelle.

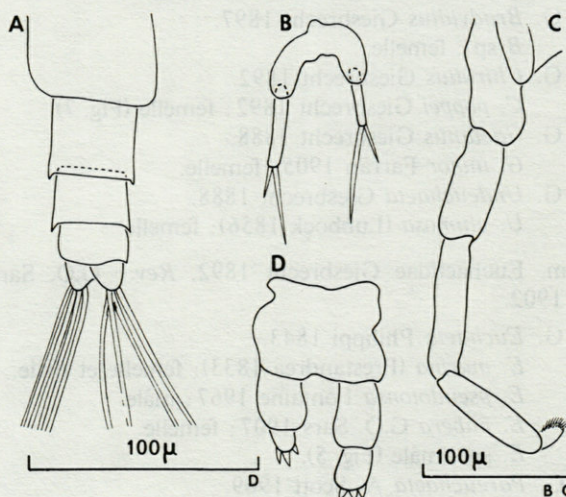


Fig. 3. — A, *Clausocalanus farrani* Abd. ♀ B, *Paracalanus dubia* P5 ♀ C, *Aetideus giesbrechti* P5 ♀ D, *Neoscolecithrix* sp. ♀, juv ? : P5.

- G. *Acrocalanus* Giesbrecht 1888.
- A. longicornis* Giesbrecht 1888; femelle.
- A. andersoni* Bowman 1958; femelle.
- G. *Calocalanus* Giesbrecht 1888.
- C. pavo* (Dana 1849); femelle.
- C. contractus* Farran 1926; femelle.
- C. pavoninus* Farran 1936; femelle.
- C. sp.*; femelle (Fig. 5).
- G. *Ischnocalanus* Bernard 1963.
- I. plumulosus* (Claus 1863); femelle.
- I. tenuis* (Farran 1926); femelle.

Fam. Pseudocalanidae G.O. Sars 1900.

- G. *Ctenocalanus* Giesbrecht 1888.
- C. vanus* Giesbrecht 1888; femelle et mâle.

- G. *Clausocalanus* Giesbrecht 1888, *Rev.* : Frost et Fleminger 1968.  
*C. arcuicornis* (Dana 1849); femelle et mâle.  
*C. farrani* Sewell 1929; femelle et mâle (Fig. 3).  
*C. furcatus* (Brady 1883); femelle.  
*C. jobei* Frost et Fleminger 1968; femelle et mâle.  
*C. lividus* Frost et Fleminger 1968; femelle.  
*C. mastigophorus* (Claus 1863); femelle.  
*C. parapergens* Frost et Fleminger 1968; femelle.  
*C. pergens* Farran 1926; femelle.
- Fam. Aetideidae Giesbrecht 1892, *Rev.* : G.O. Sars 1902.
- G. *Aetideus* Brady 1883.  
*A. armatus* (Boeck 1872); femelle.  
*A. bradyi* A. Scott 1909; femelle.  
*A. giesbrechti* Cleve 1904; femelle et mâle (Fig. 3).
- G. *Euchirella* Giesbrecht 1888.  
*E. amoena* Giesbrecht 1888; femelle et mâle.  
*E. messinensis* (Claus 1863); mâle (Fig. 6).  
*E. pulchra* (Lubbock 1856); femelle (Fig. 6).  
*E. rostrata* (Claus 1866); femelle.  
*E. venusta* Giesbrecht 1888; femelle.
- G. *Bradyidius* Giesbrecht 1897.  
*B* sp.; femelle.
- G. *Chiridius* Giesbrecht 1892.  
*C. poppei* Giesbrecht 1892; femelle (Fig. 7).
- G. *Gaetanus* Giesbrecht 1888.  
*G. minor* Farran 1905; femelle.
- G. *Undeuchaeta* Giesbrecht 1888.  
*U. plumosa* (Lubbock 1856); femelle.
- Fam. Euchaetidae Giesbrecht 1892, *Rev.* : G.O. Sars 1902.
- G. *Euchaeta* Philippi 1843.  
*E. marina* (Prestandrea 1833); femelle et mâle.  
*E. pseudotonsa* Fontaine 1967; mâle.  
*E. pubera* G.O. Sars 1907; femelle.  
*E.* sp.; mâle (Fig. 5).
- G. *Pareuchaeta* A. Scott 1909.  
*P. hebes* (Giesbrecht 1888); femelle.  
*P.* sp.; mâle (Fig. 5).
- Fam. Phaennidae G.O. Sars 1902.
- G. *Phaenna* Claus 1863.  
*P. spinifera* Claus 1863; femelle.
- G. *Xanthocalanus* Giesbrecht 1892.  
*X.* sp.; mâle (Fig. 10).
- Fam. Scolecithricidae Giesbrecht 1892, *Rev.* : G.O. Sars 1902.
- G. *Scolecithricella* G.O. Sars 1902.  
*S. abyssalis* (Giesbrecht 1888); femelle.  
*S. dentata* (Giesbrecht 1892); femelle.  
*S. ovata* (Farran 1905); femelle.  
*S.* sp.; mâle (Fig. 7).
- G. *Scolecithrix* Brady 1883.  
*S. echinata* (Farran 1905); femelle (Fig. 6).  
*S.* sp.; mâle (Fig. 6).
- G. *Scottocalanus* G.O. Sars 1905.  
*S. australis* Farran 1936; femelle (= ? *S. helenae* Lubbock 1856).
- Fam. *inc. sedis* Bradford 1973.
- G. *Neoscolecithrix* Canu 1896.  
*N.* sp.; femelle (Fig. 3), Juv?
- Fam. Temoridae Giesbrecht 1892.
- G. *Temora* Baird 1850.  
*T. stylifera* (Dana 1849); femelle.
- Fam. Metridinidae G.O. Sars 1902, *emend.* Dunn et Hulsemann 1979.
- G. *Pleuromamma* Giesbrecht 1898.  
*P. abdominalis* (Lubbock 1856); femelle et mâle.  
*P. borealis* (F. Dahl 1893); femelle.  
*P. gracilis* (Claus 1863); femelle et mâle.  
*P. robusta* (F. Dahl 1893); femelle.  
*P. xiphias* (Giesbrecht 1889); femelle.
- G. *Metridia* Boeck 1864.  
*M. brevicauda* Giesbrecht 1889; femelle.
- Fam. Centropagidae Giesbrecht 1892, *Rev.* : G.O. Sars 1902.
- G. *Centropages* Kroyer 1849.  
*C. bradyi* Wheeler 1900; femelle.  
*C. longicornis* Mori 1932; femelle.  
*C. violaceus* (Claus 1863); femelle et mâle.
- Fam. Lucicutiidae G.O. Sars 1902.
- G. *Lucicutia* Giesbrecht 1898.  
*L. flavicornis* (Claus 1863); femelle et mâle.  
*L. gaussae* Grice 1963; femelle.  
*L. gemina* Farran 1926; femelle et mâle.
- Fam. Heterorhabdidae G.O. Sars 1902.
- G. *Heterorhabdus* Giesbrecht 1898.  
*H. papilliger* (Claus 1863); femelle et mâle.  
*H. spinifrons* (Claus 1863); femelle.
- G. *Heterostylites* G.O. Sars 1920.  
*H. longicornis* (Giesbrecht 1889); mâle.
- Fam. Augaptilidae G.O. Sars 1905.
- G. *Haloptilus* Giesbrecht 1898.  
*H. acutifrons* (Giesbrecht 1892); femelle.  
*H. mucronatus* (Claus 1863); femelle.  
*H. oxycephalus* (Giesbrecht 1889); femelle et mâle.  
*H. longicornis* (Claus 1880); femelle.
- G. *Augaptilus* Giesbrecht 1889, *Rev.* : G.O. Sars 1920.  
*A. glacialis* G.O. Sars 1900; femelle.  
*A. zetesios* Wolfenden 1902 (= var. de *A. glacialis*); femelle (Fig. 6).
- G. *Euaugaptilus* G.O. Sars 1920.  
*E. hecticus* (Giesbrecht 1889).
- Fam. Arietellidae G.O. Sars 1902, *Rev.* : Campaner 1977.
- G. *Arietellus* Giesbrecht 1892.  
*A. armatus* Wolfenden 1911; femelle et mâle.  
*A. setosus* Giesbrecht 1892; femelle.



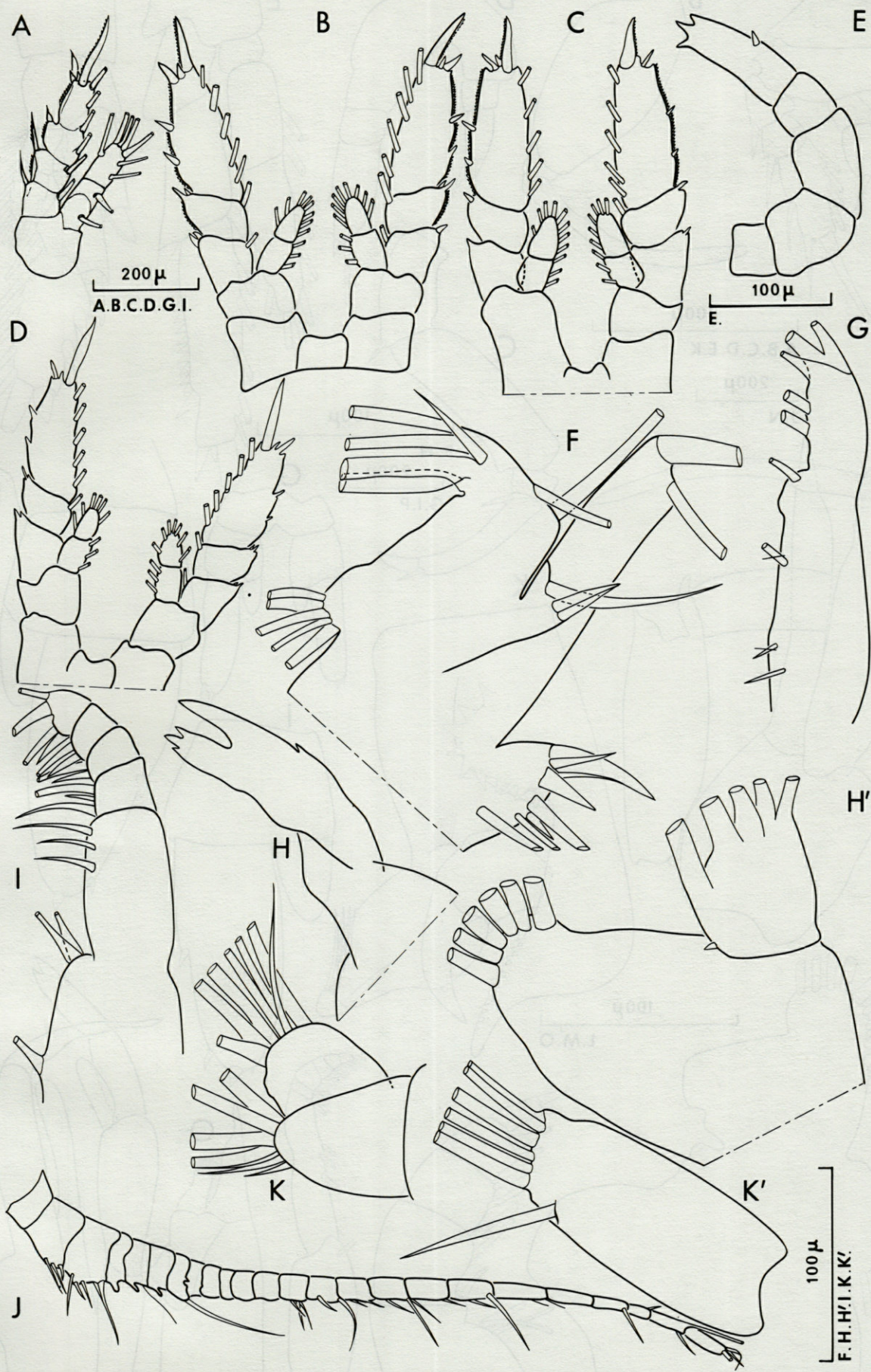


Fig. 4. - *Candacia guinensis* sp. n. ♀ - A : P1, B : P2, C : P3, D : P4, E : P5, F : mx1, G : mx2, H et H' : md, I : mxp, J : A1, K et K' : A2.

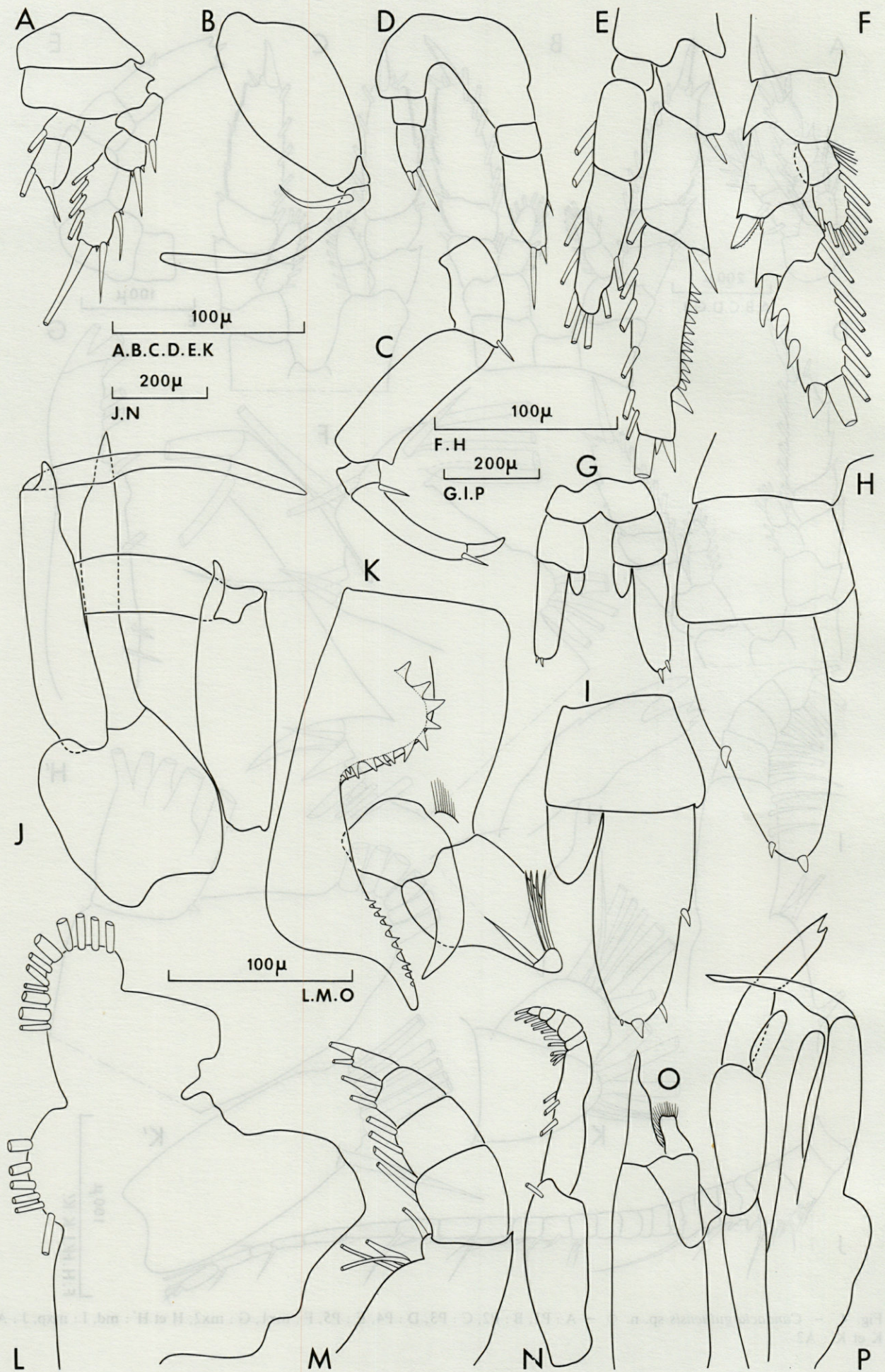


Fig. 5. - *Vettoria parva* ♂ 8 A : P4; B : mxp; C : A2. *Calocalanus* sp. ♂ - D : P5; E : P4. *Labidocera* sp. juv. ♀ - F : P3; G.H.I. : P5 *Pareuchaeta* sp. ♂ 8 J - K : P5. *Euchaeta* sp. ♂ - L : mx1; M - N : mxp; O - P : P5.

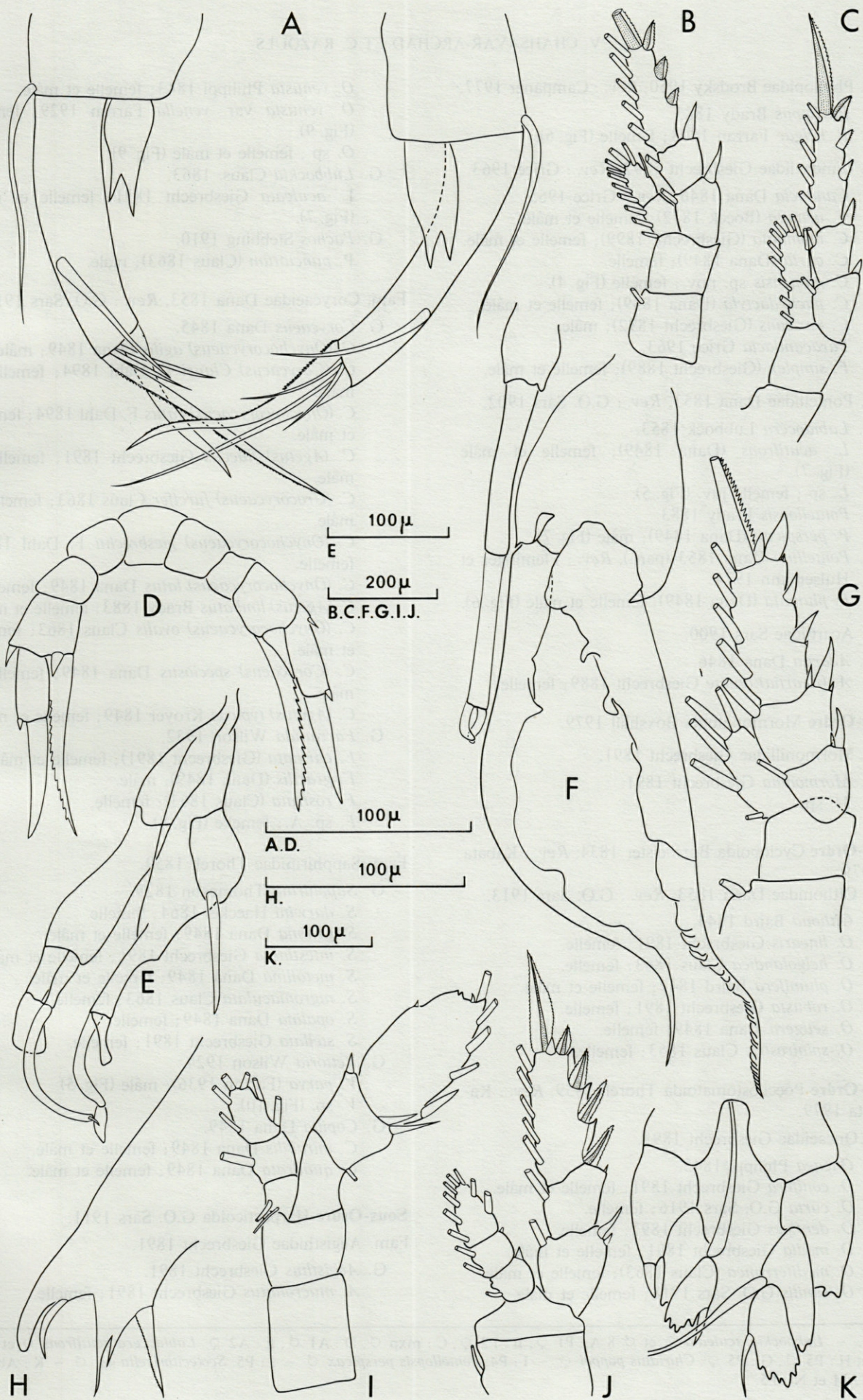
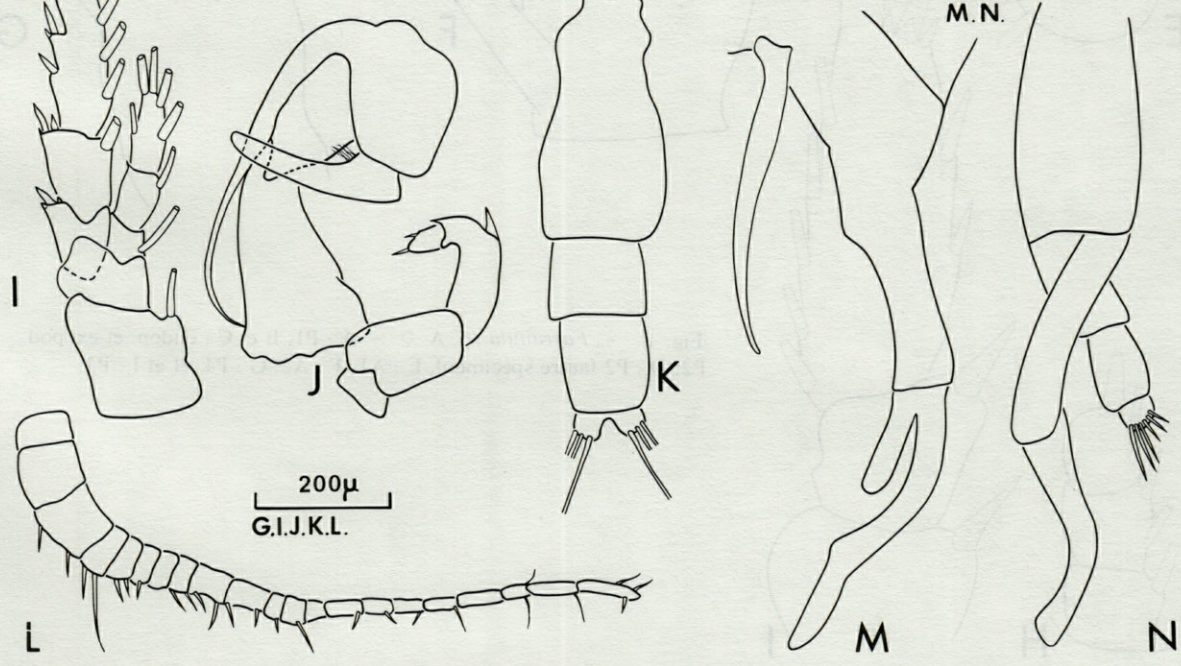
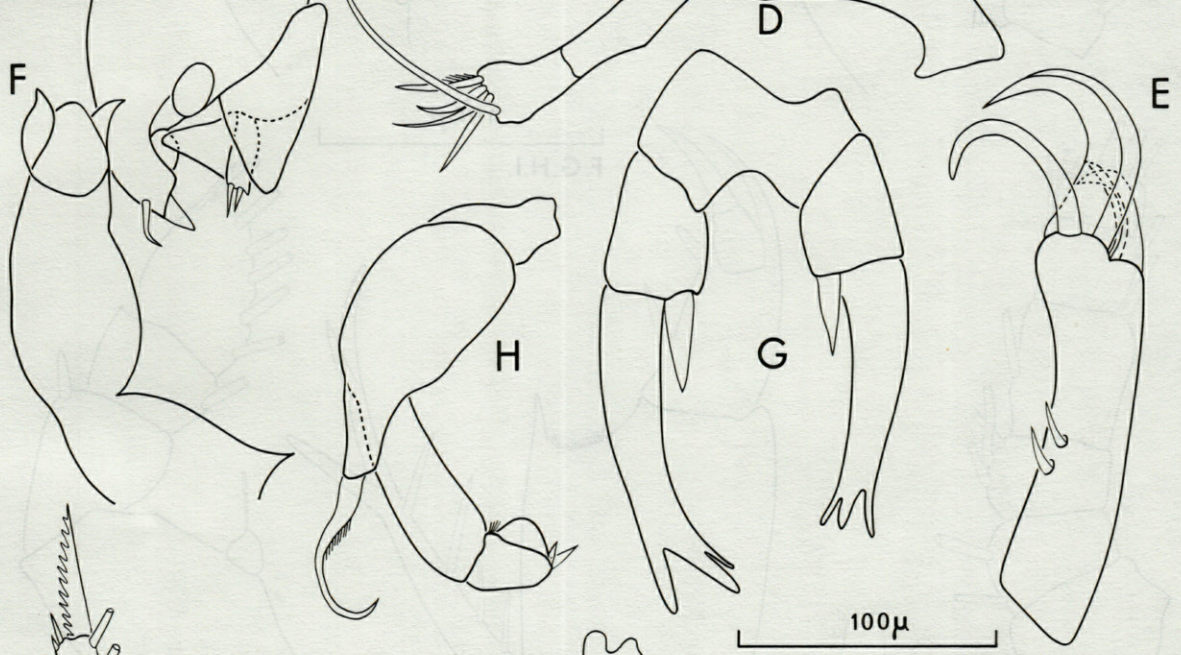
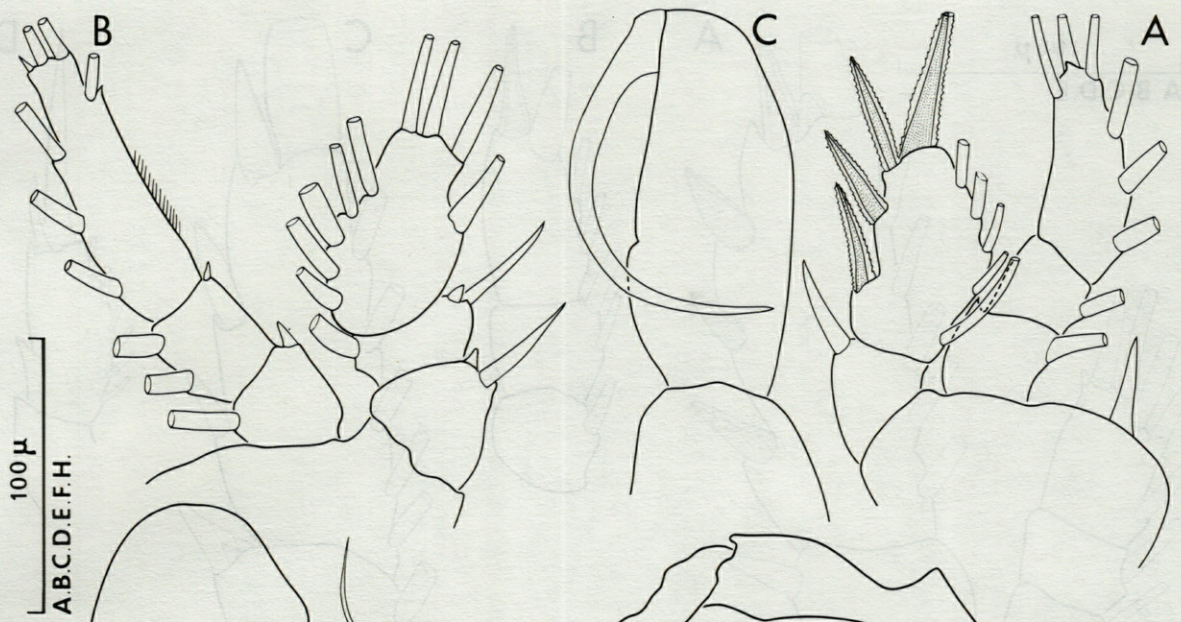


Fig. 6. - *Pontellina plumata* ♀ - A: P5, B: P2, C: P4. *Scaphocalanus echinatus* ♀ - D: P5. *Scaphocalanus* sp. ♂ - E: P5. *Euchirella messinensis* ♂ - F: P5. *Euchirella pulchra* ♀ - G: P2. *Augaptilus zetesios* ♀ - H: md, I: P5. *Phyllopus helgae* ♀ - J: P2, K: P5.

- Fam. Phyllopidae Brodsky 1950, *Rev.* : Campaner 1977.  
 G. *Phyllopus* Brady 1883.  
*P. helgae* Farran 1908; femelle (Fig. 6).
- Fam. Candaciidae Giesbrecht 1892, *Rev.* : Grice 1963.  
 G. *Candacia* Dana 1846, *Rev.* : Grice 1963.  
*C. armata* (Boeck 1872); femelle et mâle.  
*C. bipinnata* (Giesbrecht, 1899); femelle et mâle.  
*C. curta* (Dana 1849); femelle.  
*C. guinensis* sp. nov.; femelle (Fig. 4).  
*C. pachydactyla* (Dana 1849); femelle et mâle.  
*C. varicans* (Giesbrecht 1892); mâle.  
 G. *Paracandacia* Grice 1963.  
*P. simplex* (Giesbrecht 1889); femelle et mâle.
- Fam. Pontellidae Dana 1853, *Rev.* : G.O. Sars 1902.  
 G. *Labidocera* Lubbock 1853.  
*L. acutifrons* (Dana 1849); femelle et mâle (Fig. 7).  
*L. sp.*; femelle juv. (Fig. 5).  
 G. *Pontellopsis* Brady 1883.  
*P. perspicax* (Dana 1849); mâle (Fig. 7).  
 G. *Pontellina* Dana 1853 (part.), *Rev.* : Fleminger et Hulsemann 1974.  
*P. plumata* (Dana 1849); femelle et mâle (Fig. 6).
- Fam. Acartiidae Sars 1900.  
 G. *Acartia* Dana 1846.  
*A. (Acartia) danae* Giesbrecht 1889; femelle.
- Sous-Ordre** Mormonilloida Boxshall 1979.
- Fam. Mormonillidae Giesbrecht 1891.  
 G. *Mormonilla* Giesbrecht 1891.  
*M. sp.*
- Sous-Ordre** Cyclopoida Burmeister 1834, *Rev.* : Kabata 1979.
- Fam. Oithonidae Dana 1853, *Rev.* : G.O. Sars 1913.  
 G. *Oithona* Baird 1843.  
*O. linearis* Giesbrecht 1891; femelle.  
*O. helgolandica* Claus 1863; femelle.  
*O. plumifera* Baird 1843; femelle et mâle.  
*O. robusta* Giesbrecht 1891; femelle.  
*O. setigera* Dana 1849; femelle.  
*O. spirostris* Claus 1863; femelle.
- Sous-Ordre** Poecilostomatoida Thorell 1859, *Rev.* : Kabata 1979.
- Fam. Oncaidae Giesbrecht 1891.  
 G. *Oncaea* Philippi 1843.  
*O. conifera* Giesbrecht 1891; femelle et mâle.  
*O. curta* G.O. Sars 1916; femelle.  
*O. dentipes* Giesbrecht 1891; femelle.  
*O. media* Giesbrecht 1891; femelle et mâle.  
*O. mediterranea* (Claus 1863); femelle et mâle.  
*O. similis* G.O. Sars 1918; femelle et mâle.
- O. venusta* Philippi 1843; femelle et mâle.  
*O. venusta* var. *venella* Farran 1929; femelle (Fig. 9).  
*O. sp.*; femelle et mâle (Fig. 9).
- G. *Lubbockia* Claus. 1863.  
*L. aculeata* Giesbrecht 1891; femelle et mâle (Fig. 7).  
 G. *Pachos* Stebbing 1910.  
*P. punctatum* (Claus 1863); mâle.
- Fam. Corycaeidae Dana 1853, *Rev.* : G.O. Sars 1918.  
 G. *Corycaeus* Dana 1845.  
*C. (Onychocorycaeus) agilis* Dana 1849; mâle.  
*C. (Corycaeus) Clausi* F. Dahl 1894; femelle et mâle.  
*C. (Onychocorycaeus) catus* F. Dahl 1894; femelle et mâle.  
*C. (Agetus) flaccus* Giesbrecht 1891; femelle et mâle.  
*C. (Urocorycaeus) furcifer* Claus 1863; femelle et mâle.  
*C. (Onychocorycaeus) giesbrechti* F. Dahl 1894; femelle.  
*C. (Onychocorycaeus) latus* Dana 1849; femelle.  
*C. (Agetus) limbatus* Brady 1883; femelle et mâle.  
*C. (Onychocorycaeus) ovalis* Claus 1863; femelle et mâle.  
*C. (Corycaeus) speciosus* Dana 1849; femelle et mâle.  
*C. (Agetus) typicus* Kroyer 1849; femelle et mâle.  
 G. *Farranula* Wilson 1932.  
*F. carinata* (Giesbrecht 1891); femelle et mâle.  
*F. gracilis* (Dana 1849); mâle.  
*F. rostrata* (Claus 1863); femelle.  
*F. sp. A.*; femelle (Fig. 8).
- Fam. Sapphirinidae Thorell 1859.  
 G. *Sapphirina* Thompson 1829.  
*S. darwini* Haeckel 1864; femelle.  
*S. gemma* Dana 1849; femelle et mâle.  
*S. intestinata* Giesbrecht 1891; femelle et mâle.  
*S. metallina* Dana 1849; femelle et mâle.  
*S. nigromaculata* Claus 1863; femelle.  
*S. opalina* Dana 1849; femelle.  
*S. stellata* Giesbrecht 1891; femelle.  
 G. *Vettoria* Wilson 1924.  
*V. parva* (Farran 1936); mâle (Fig. 5).  
*V. sp.* (Fig. 10).  
 G. *Copilia* Dana 1849.  
*C. mirabilis* Dana 1849; femelle et mâle.  
*C. quadrata* Dana 1849; femelle et mâle.
- Sous-Ordre** Harpacticoida G.O. Sars 1911.
- Fam. Aegisthidae Giesbrecht 1891.  
 G. *Aegisthus* Giesbrecht 1891.  
*A. mucronatus* Giesbrecht 1891; femelle.

Fig. 7. - *Lubbockia aculeata* ♀ et ♂ 8 A : P1 ♀, B : P2 ♀, C : mxp ♂, D : A1 ♂, E : A2 ♀. *Labidocera acutifrons* ♀ et ♂ - F et H : P5 ♂, G : P5 ♀. *Chiridius poppei* ♀ - I : P4. *Pontellopsis perspicax* ♂ - J : P5. *Scolecithricella* sp. ♂ - K : Abd., L : A1, M et N : P5.



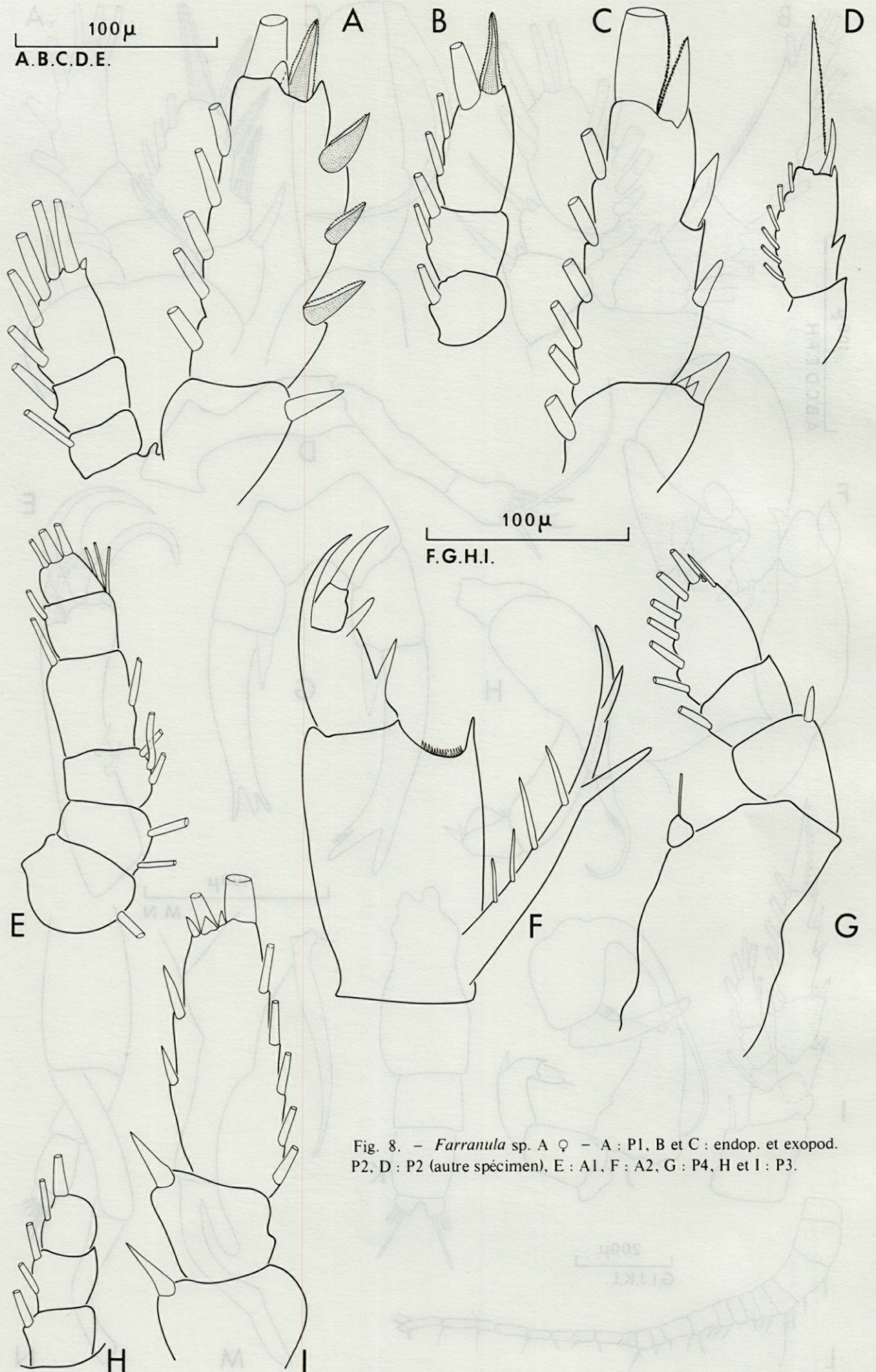


Fig. 8. — *Farranula* sp. A ♀ — A : P1, B et C : endop. et exopod. P2, D : P2 (autre spécimen), E : A1, F : A2, G : P4, H et I : P3.

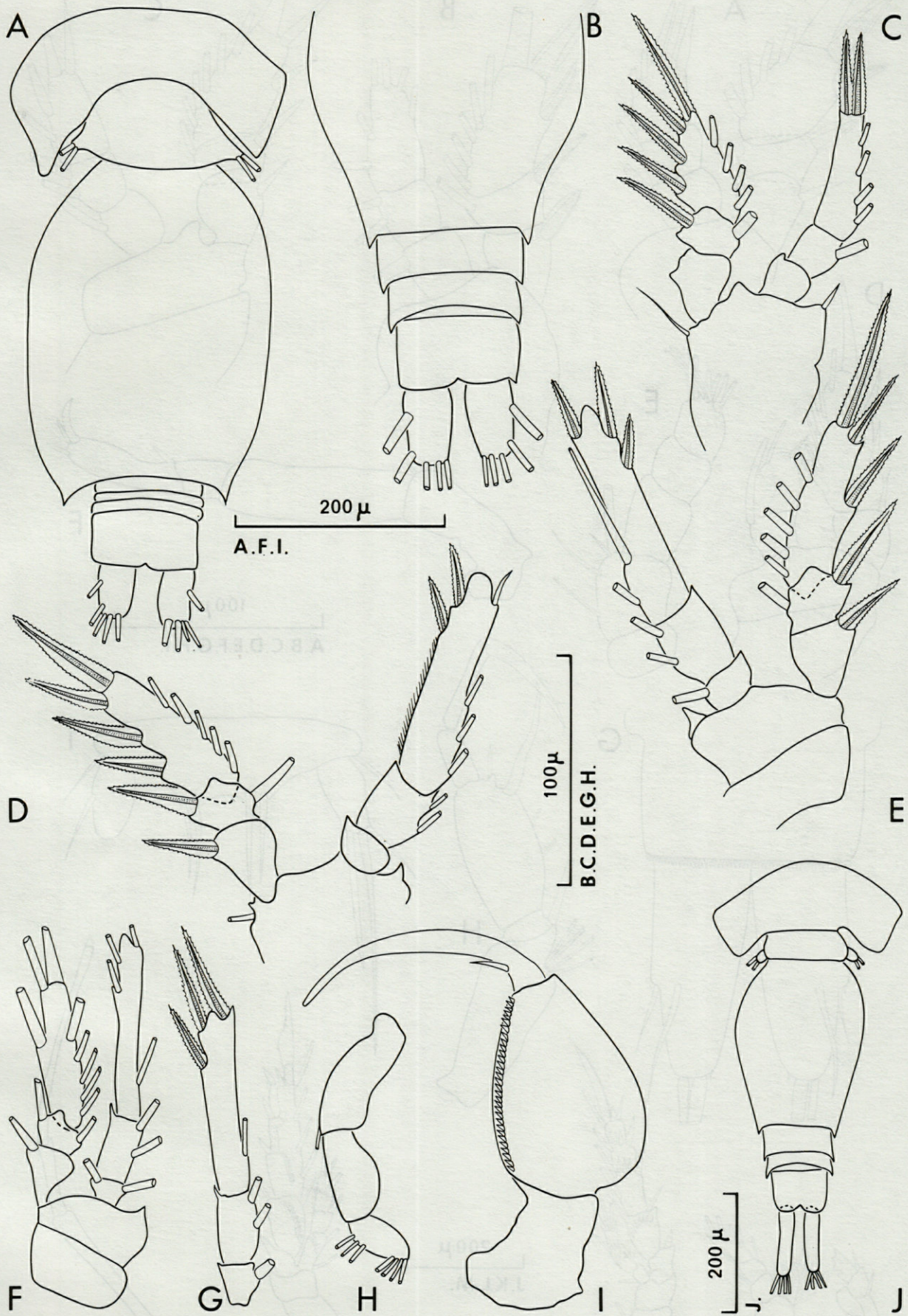


Fig. 9. — *Oncaea* sp. A ♀ et ♂ — A: Abd. ♂, B: Abd. ♀, C: P1 ♀, D: P2 ♀, E: (P3 ♀, F: P4 ♂, G: endop. P4 ♀, H: A2 ♀, I: mxp ♂. *Oncaea venusta* var. *venella* ♀ — J: Abd. ♀.

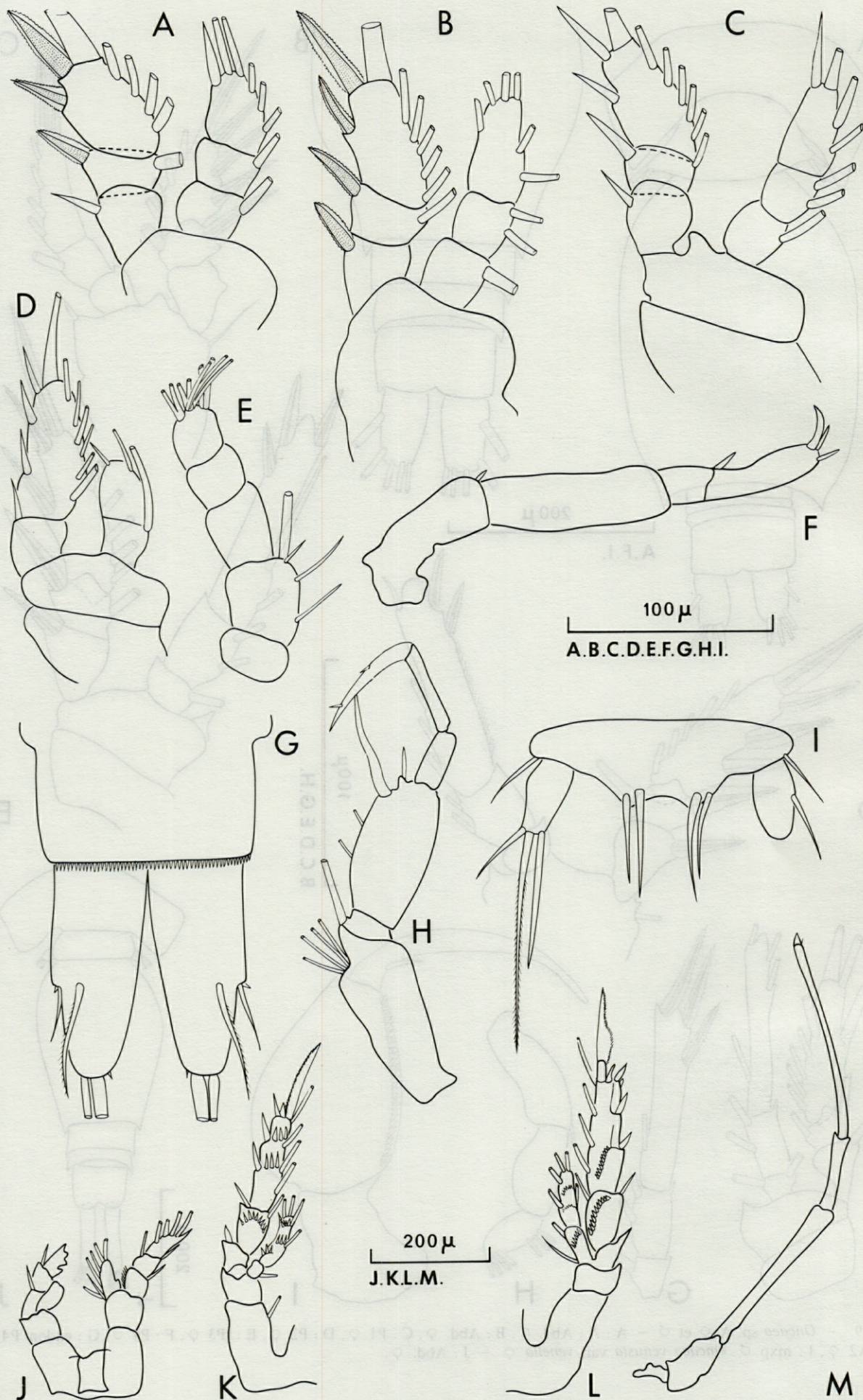


Fig. 10. - *Vettoriopsis* sp. ♂ - A: P1, B: P2, C: P3, D: P4, E: A1, F: A2. *Miracia minor* ♂ - G: Abd., H: A1, I: P5. *Xanthocalanus* sp. ♂ - J: P1, K: P2, L: P3, M: P5.



Fam. Ectinosomatidae Sars 1903 (part.), *emend.* Moore 1978.

- G. *Microsetella* Brady et Robertson 1873.
- M. Norvegica* (Boeck 1864); femelle et mâle.
- M. rosea* (Dana 1847); femelle.

Fam. Clytemnestridae A. Scott 1909.

- G. *Clytemnestra* Dana 1847.
- C. rostrata* (Brady 1883); femelle.
- C. scutellata* Dana 1847; femelle et mâle.

Fam. Miracidae Dana 1846.

- G. *Miracia* Dana 1846.
- M. efferata* Dana 1849; femelle et mâle.
- M. minor* T. Scott 1894; femelle et mâle (Fig. 10).
- G. *Macrosetella* A. Scott 1909.
- M. gracilis* (Dana 1847); femelle et mâle.

L'inventaire faunistique établi à partir des 6 prélèvements correspondant à 3 groupes de stations (1 et 2, 16 et 17, 25 et 29), ainsi que de 8 prélèvements verticaux de jour et de nuit compris entre 600 m et la surface à la station 41 mais qui ont fait l'objet d'un sous-échantillonnage, montre une très grande diversité, avec 144 espèces identifiées et 16 qui n'ont pu être déterminées avec certitude. Le Tableau II tient compte du faible nombre d'échantillons et du grand nombre de formes représentées par un seul individu et ne peut donc présenter qu'une valeur indicative.

Tabl. II. - Nombre d'espèces pour chaque station.

*Number of species for each station.*

Station	1	2	16	17	25	29
Nombre d'espèces	49	51	89	85	63	68

Ces nombres semblent indiquer une richesse plus grande en espèces aux stations les plus proches des Iles du Cap Vert (St. 16 et 17, 0-200 m) ainsi qu'en fonction de la profondeur du prélèvement (0-100 m pour les St. 1 et 2, 0-200 m pour les St. 25 et 29).

L'examen de la répartition des espèces, des genres et des familles par rapport à l'ensemble de la classification montre une très large étendue avec cependant un déficit en formes néritiques et épibenthiques comme on pouvait s'y attendre.

Certaines familles sont peu ou pas représentées, comme par ex. les Aetideidae et les Spinocalanidae, suggérant une faible récolte d'espèces bathypélagiques dans les couches superficielles. Corrélativement les espèces recueillies ne sont pas rares et forment le peuplement essentiel des eaux tropicales superficielles océaniques. Un aspect toutefois qui doit être souligné réside dans l'importance relative des 3 familles de Cyclopoïdes : Oithonidae, Oncaidae, Corycaidae, qui représentent de 40 à 50 % du nombre total des Copépodes à toutes les stations de la campagne et les 2/3 des espèces de l'inventaire systématique.

### Comparaison avec les secteurs géographiques voisins

Le Tableau III mentionne la distribution géographique des espèces inventoriées au cours de la campagne et citées dans les secteurs géographiques voisins par les principaux auteurs depuis le travail de Vervoort (1963, 1965). Il révèle la rareté de certaines espèces pour l'ensemble de la région ouest africaine. Parmi celles-ci on peut citer :

*Pareucalanus sewelli*. Références morphologiques : Sewell, 1947; Brodsky, 1962; Kasturirangan, 1963; Geletin, 1973; Fleminger, 1973; Geletin, 1976. Espèce signalée que sur le plateau ivoirien par Binet, Gaborit et Roux (1972) et aux Canaries par Roe (1972, comme *Eucalanus attenuatus*).

*Paracalanus dubia*. Références morphologiques : Sewell, 1912; Sewell, 1929; Grice, 1962a; Früchtl, 1924 (comme *Paracalanus crassirostris sewelli*); Bradford, 1978 (comme *Parvocalanus dubia*). Espèce paraissant exceptionnelle dans l'Atlantique.

*Clausocalanus farrani*. Références morphologiques : Sewell, 1929; Fleminger, 1964; Chen et Zhang, 1974; Frost et Fleminger, 1968; Brodsky, 1962 (part.); Grice, 1962 (comme *Glausocalanus arcuicornis minor*), Mori, 1937 (comme *Clausocalanus pergens*). Espèce non signalée dans la région considérée à l'exception de Frost et Fleminger (1968).

*Clausocalanus jobei*. Références morphologiques : T. Scott, 1894; Tanaka, 1960; Legaré, 1964; Vilela, 1965 (comme *Clausocalanus arcuicornis*); Fleminger, 1964 (comme *Clausocalanus farrani* sp. 1), Frost et Fleminger, 1968. Espèce signalée dans la région congolaise et sur le plateau ivoirien (Binet 1977). Répartition dans l'Atlantique donnée par Frost et Fleminger (1968).

*Clausocalanus lividus*. Références morphologiques : Fleminger, 1964 (comme *Clausocalanus arcuicornis* sp. 2), Frost et Fleminger, 1968. Même type de répartition que les espèces *Clausocalanus jobei* et *Clausocalanus mastigophorus* (Frost et Fleminger 1968).

*Clausocalanus mastigophorus*. Références morphologiques : Claus, 1863 (comme *Calanus mastigophorus*), Claus, 1881 (comme *Eucalanus mastigophorus*); Sewell, 1929; Farran, 1936; Brodsky, 1962 (comme *Cl. arcuicornis major*), Tanaka, 1960 (comme *Cl. arcuicornis*), Fleminger, 1964 (comme *Clausocalanus arcuicornis* sp. 1.), Frost et Fleminger, 1968; Carli et Crisafi, 1969. Distribution géographique de cette espèce paraissant identique à la précédente (Frost et Fleminger, 1968; Binet, 1977).

*Aetideus bradyi*. Références morphologiques : A. Scott, 1909; Tanaka, 1957; Bradford, 1971; Wilson, 1950; Vervoort, 1957 (comme *Euaetideus bradyi*). Es-

pèce déjà signalée par A. Scott (1909) dans le Golfe de Guinée et par Vervoort (1963) sur la côte africaine, fort rare.

*Euchirella venusta*. Références morphologiques : Giesbrecht, 1892; Giesbrecht et Schmeil, 1898; A. Scott, 1909; Farran, 1929; Vervoort, 1949; Wilson, 1950; Vervoort, 1952f; Tanaka, 1957; Grice, 1962; Omori, 1965; Owre et Foyo, 1967; Tanaka et Omori, 1969a, 1969b; Bradford, 1972; Vaupel-Klein, 1972. Espèce peu citée dans la région considérée, connue des côtes atlantiques africaines et américaines.

*Euchaeta pseudotonsa*. Références morphologiques : Fontaine, 1967; Park, 1975, 1978; Farran, 1908; Wolfenden, 1911; With 1915 (comme *Euchaeta tonsa*); Sars 1924-1925 (comme *Pareuchaeta tonsa*). Espèce, souvent confondue avec *Euchaeta tonsa*, considérée comme une forme bathypélagique atlantique. Signalée aux Canaries par Roe (1972).

*Euchaeta pubera*. Références morphologiques : G.O. Sars, 1907; G.O. Sars, 1924-1925; Rose, 1933; Wilson, 1950; Tanaka, 1958; Gaudy, 1963; Park, 1975. Espèce rarement signalée dans cette région de l'Atlantique à l'exception de Furnestin (1960) à Dakar et Vervoort (1963) à 3 stations.

*Scottocalanus australis*. Références morphologiques : Farran, 1936; Paiva, 1963; Owre et Foyo, 1967; Vives, 1972; Vervoort, 1965 considère cette espèce comme un synonyme de *Scottocalanus helenae* (Lubbock, 1856). Espèce rare signalée aux Iles du Cap vert par Vervoort (1965) et Roe (1972) aux Canaries, ainsi que par Vives (1972) au sud-ouest du Portugal.

*Metridia brevicauda*. Références morphologiques : Giesbrecht 1889b, 1892, 1898; Van Breemen, 1908; A. Scott, 1909; Wilson, 1932; Rose, 1933; Farran, 1948; Brodsky, 1950d, 1967; Tanaka, 1963; Owre et Foyo, 1967; Grice et Hulsemann, 1967; Arcos, 1975. Espèce signalée par Roe (1972) aux Canaries, semblant exceptionnelle dans la région considérée, sans doute en raison de sa caractéristique bathypélagique.

*Centropages longicornis*. Références morphologiques : Mori, 1932; Mori, 1937 (1964); Tanaka, 1963. Espèce décrite pour la première fois de la mer de Chine, nouvelle pour la région considérée.

*Haloptilus oxycephalus*. Références morphologiques : Giesbrecht, 1889, 1892 (comme *Hemicalanus oxycephalus*); Giesbrecht et Schmeil, 1898; G.O. Sars, 1924-1925; Rose, 1933; Mori, 1937 (1964); Vervoort, 1957; Brodsky, 1962; Owre et Foyo, 1967; Ramirez, 1969; Bradford, 1970, 1971, 1972. Espèce signalée pour la première fois par Vervoort (1965) dans cette région, retrouvée ultérieurement par Binet et coll., 1971, 1972.

*Augaptilus glacialis*. Références morphologiques : Wolfenden, 1902; Van Breemen, 1908 (comme *Augaptilus zetesios*); G.O. Sars, 1900, 1924-1925; Rose, 1933; Brodsky, 1950 (1967); Vervoort, 1951, 1957, 1965; Tanaka, 1964; Tanaka et Omori, 1971. Espèce, peu

fréquente, d'abord identifiée comme *Augaptilus zetesios*, rapportée à l'espèce *glacialis* suivant divers auteurs (Sars, 1925; Vervoort, 1957; Matthews, 1972). Connue du plateau ivoirien (Vervoort, 1965) et des Canaries (Roe, 1975).

*Oithona linearis*. Références morphologiques : Giesbrecht, 1891 1892; Wolfenden, 1905a; Rose, 1933. Espèce ne semblant pas signalée dans la région ouest africaine. Rose (1933) la signale comme de l'Atlantique tempéré et en Adriatique. Sa présence en Méditerranée occidentale est précisée par Mazza (1966).

*Oithona spirostris*. Références morphologiques : Claus, 1863; Sars, 1918; Wilson, 1932; Crisafi, 1959a. Espèce ne semblant pas être signalée dans la région considérée.

*Corycaeus (Onychocorycaeus) agilis*. Références morphologiques : Dana, 1849; M. Dahl, 1912; Mori, 1937 (1964); Tanaka, 1957, 1960; Cervigon, 1964; Chen et Zhang, 1974; Giesbrecht, 1892; Farran, 1911 comme *Corycaeus gracilicaudatus*. Espèce non citée dans la région.

*Corycaeus (Onychocorycaeus) catus*. Références morphologiques : F. Dahl, 1894; M. Dahl, 1912; Tanaka, 1975; Motoda, 1963; Owre et Foyo, 1967; Vilela, 1968; Cher et Zhang, 1974; Giesbrecht, 1891, 1892; Farran, 1911 comme *Corycaeus obtusus* (part.); Mori, 1937 comme *Corycaeus latus*.

### Répartition bathymétrique préférentielle

Le tableau IV résume la distribution bathymétrique préférentielle des espèces les mieux représentées dans les divers prélèvements pour les tranches d'eau 0-40, 40-200, 200-600 m. Comme cela a été précisé antérieurement, les espèces bathypélagiques sont peu abondantes, mais le nombre des prélèvements analysés est limité (8 pêches dont 4 de jour et 4 de nuit à la station 41).

### CONCLUSION

L'analyse qualitative approfondie des Copépodes au Sud des Iles du Cap Vert fait apparaître une très grande diversité spécifique du peuplement comprenant de 50 à 90 espèces par prélèvement.

Au total 159 formes ont été recensées dont 15 sont indéterminées. Une espèce nouvelle appartenant au genre *Candacia* est identifiée.

Le peuplement révèle une proportion élevée de Cyclopoïdes. Une comparaison entre les espèces signalées dans les secteurs géographiques voisins des Iles du Cap Vert montre peu d'originalité, traduisant le fond du peuplement des espèces tropicales superficielles à dominante océanique. Une vingtaine d'espèces très rarement ou non encore signalées dans la région ouest africaine sont identifiées.

Tabl. III. — Espèces mentionnées par différents auteurs en diverses régions géographiques voisines.  
Species mentioned by different authors for various neighbouring regions.

Région Nom des espèces	Cap Vert : Paiva, 1963	Brsil : Gaudy, 1963	Dakar : Gaudy et Seguin, 1964	Angola : Neto et Paiva, 1966	Côtes Afrique occidentale Gaudy et Seguin, 1966	Canaries : Corral Estrada, 1970	Région congolaise : Binet et Dessier, 1971	Iles Cap Vert : Paiva, 1970-71	Mauritanie : Binet, 1972	Plateau Ivoirien : Binet, Caborit, Roux, 1972	Portugal : Vives, 1972	Açores : Gaudy, 1973	Cap Blanc : Vives, 1974	Cap Vert : Vives, 1978	Côtes Afrique occidentale Vervoort, 1963-1965
<i>Calanus minor</i>	X		X	X	X	X	X	X		X	X			X	X
<i>Calanus robustior</i>	X	X	X				X	X						X	X
<i>Calanus gracilis</i>	X	X	X	X	X	X	X				X			X	X
<i>Calanus tenuicornis</i>						X					X				
<i>Undimula vulgaris</i>	X	X	X	X			X	X		X					X
<i>Eucalanus subtemis</i>	X	X	X	X			X	X		X				X	X
<i>Pareucalanus sewelli</i>															
<i>Eucalanus crassus</i>	X		X	X		X	X			X	X	X		X	X
<i>Eucalanus elongatus</i>	X	X	X		X	X	X	X		X	X	X		X	X
<i>Pareucalanus attenuatus</i>								X						X	X
<i>Eucalanus monachus</i>	X		X	X		X	X	X		X	X			X	X
<i>Rhincalanus cornutus</i>	X	X	X	X	X	X	X	X		X	X	X		X	X
<i>Mecynocera clausi</i>	X	X	X	X	X	X	X			X	X			X	X
<i>Ischnocalanus termis</i>				X		X									
<i>Calocalanus contractus</i>							X				X				
<i>Calocalanus pavoninus</i>	X					X									
<i>Ischnocalanus plumulosus</i>		X		X		X								X	X
<i>Clausocalanus jobei</i>							X			X					
<i>Clausocalanus arcuicornis</i>	X	X	X	X		X		X			X			X	X
<i>Clausocalanus furcatus</i>	X	X	X	X		X	X	X			X			X	X
<i>Clausocalanus farrani</i>															
<i>Clausocalanus mastigophorus</i>							X			X					
<i>Clausocalanus parapergens</i>							X								
<i>Clausocalanus lividus</i>															
<i>Clausocalanus pergens</i>						X					X				
<i>Ctenocalanus vanus</i>		X		X		X	X		X	X	X			X	X
<i>Paracalanus parvus</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X			X	X
<i>Paracalanus aculeatus</i>		X	X							X					X
<i>Paracalanus denuclatus</i>						X								X	X
<i>Paracalanus dubia</i>															
<i>Acrocalanus longicornis</i>			X			X	X			X				X	
<i>Acrocalanus andersoni</i>				X		X	X			X					X
<i>Aetideus bradyi</i>															X
<i>Aetideus armatus</i>		X	X				X				X			X	X
<i>Aetideus giesbrechti</i>	X	X	X	X			X			X				X	
<i>Euchirella amoena</i>											X				X
<i>Euchirella rostrata</i>	X	X	X		X		X	X			X			X	X
<i>Euchirella messinensis</i>					X		X				X			X	X
<i>Euchirella pulchra</i>	X	X					X							X	X
<i>Euchirella venusta</i>															
<i>Chiridius poppei</i>			X				X				X			X	X
<i>Gaetanus minor</i>	X	X					X				X			X	
<i>Undeuchaeta plumosa</i>		X	X				X				X	X		X	X
<i>Euchaeta pubera</i>															X
<i>Euchaeta pseudotonsa</i>															
<i>Eucaeta marina</i>	X	X	X	X	X		X	X		X	X			X	X
<i>Euchaeta hebes</i>	X		X	X			X			X	X			X	X
<i>Phaenna spinifera</i>		X			X	X	X			X	X			X	X
<i>Temora stylifera</i>	X	X	X	X	X	X	X	X		X	X			X	X
<i>Scolecithrix danae</i>	X	X	X	X		X	X	X		X	X			X	X

Région Nom des espèces	Cap Vert : Paiva, 1963	Brésil : Gaudy, 1963	Dakar : Gaudy et Seguin, 1964	Angola : Neto et Paiva, 1966	Côtes Afrique occidentale : Gaudy et Seguin, 1966	Canaries : Corral Estrada, 1970	Région congolaise : Binet et Dessier, 1971	Iles Cap Vert : Paiva, 1970-1971	Mauritanie : Binet, 1972	Plateau Ivoirien : Binet, Gaborit, Roux, 1972	Portugal : Vives, 1972	Açores : Gaudy, 1973	Cap Blanc : Vives, 1974	Cap Vert : Vives, 1978	Côtes Afrique occidentale : Vervoort, 1963-1965.
<i>Scolecithrix bradyi</i>		X				X	X			X	X			X	X
<i>Scolecithricella abyssalis</i>							X			X	X			X	
<i>Scolecithricella dentata</i>						X	X			X	X	X		X	
<i>Scolecithricella ovata</i>							X			X	X			X	
<i>Scaphocalanus echinatus</i>						X	X				X			X	
<i>Scottocalanus australis</i>	X										X				
<i>Centropages violaceus</i>	X		X	X		X	X			X	X			X	X
<i>Centropages bradyi</i>	X			X		X	X				X				
<i>Centropages longicornis</i>															
<i>Pleuromamma abdominalis</i>	X	X			X	X	X	X		X	X	X		X	X
<i>Pleuromamma xiphias</i>	X	X			X		X	X			X	X		X	X
<i>Pleuromamma gracilis</i>	X	X	X			X	X			X	X			X	X
<i>Pleuromamma borealis</i>														X	X
<i>Pleuromamma robusta</i>					X	X	X				X	X		X	X
<i>Metridia brevicauda</i>															
<i>Lucicutia gemina</i>			X				X								X
<i>Lucicutia flavicornis</i>	X	X	X	X		X	X				X			X	X
<i>Lucicutia gaussae</i>						X	X				X				
<i>Heterostylites longicornis</i>							X				X	X		X	X
<i>Heterorhabdus papilliger</i>	X	X		X		X	X				X	X		X	X
<i>Heterorhabdus spinifrons</i>	X						X				X	X		X	X
<i>Haloptilus oxycephalus</i>														X	X
<i>Haloptilus acutifrons</i>	X	X				X	X	X			X			X	X
<i>Haloptilus mucronatus</i>							X							X	
<i>Haloptilus longicornis</i>		X				X				X	X			X	X
<i>Augaptilus glacialis</i>														X	X
<i>Augaptilus zetesios</i>															
<i>Enaugaptilus hecticus</i>											X		X	X	
<i>Arietellus setosus</i>													X	X	X
<i>Arietellus armatus</i>													X	X	X
<i>Phyllopus helgae</i>											X	X		X	X
<i>Candacia varicans</i>							X				X				X
<i>Candacia bipinnata</i>	X	X	X		X	X	X	X		X	X			X	X
<i>Candacia pachyductyla</i>		X	X		X		X	X						X	X
<i>Candacia curta</i>	X	X	X	X		X	X	X		X				X	X
<i>Candacia guinensis n. sp.</i>															
<i>Paracandacia simplex</i>	X	X				X	X				X			X	X
<i>Pontellina plumata</i>	X	X	X			X	X							X	X
<i>Pontellopsis perspicax</i>	X	X	X											X	X
<i>Labidocera acutifrons</i>	X	X	X		X		X	X						X	X
<i>Acartia danae</i>	X	X	X	X		X	X	X		X	X			X	X
<i>Oithona linearis</i>															
<i>Oithona robusta</i>						X	X			X					
<i>Oithona helgolandica</i>		X			X						X			X	
<i>Oithona setigera</i>														X	
<i>Oithona plumifera</i>		X		X		X	X	X		X	X			X	



Tabl. IV. – Espèces à différentes profondeurs préférentielles.  
Species at different preferential depths.

Famille	0 - 40 m	40 - 200 m	200 - 600 m
<i>Calanidae</i>	<i>Calanus tenuicornis</i> <i>Calanus minor</i> <i>Undinula vulgaris</i>	<i>Calanus robustior</i>	
<i>Eucalanidae</i>	<i>Rhincalanus cornutus</i> <i>Eucalanus subtenis</i> <i>Eucalanus attenuatus</i>	<i>Eucalanus crassus</i> <i>Eucalanus pseudattenuatus</i>	<i>Eucalanus monachus</i>
<i>Calocalanidae</i>	<i>Calocalanus pavo</i> <i>Calocalanus pavoninus</i> <i>Calocalanus contractus</i> <i>Calocalanus tenuis</i> <i>Calocalanus plumulosus</i> <i>Mecynocera clausi</i>		
<i>Pseudocalanidae</i>	<i>Clausocalanus parapergens</i> <i>Clausocalanus mastigoplorus</i> <i>Clausocalanus farrani</i> <i>Clausocalanus furcatus</i> <i>Clausocalanus jobei</i> <i>Clausocalanus arcuicornis</i> <i>Clausocalanus lividus</i> <i>Clausocalanus pergens</i>		
<i>Aetideidae</i>	<i>Euchirella venusta</i>	<i>Euchirella rostrata</i> <i>Euchirella messinensis</i>	<i>Chiridus poppei</i>
<i>Euchaetidae</i>	<i>Euchaeta marina</i> <i>Euchaeta pubera</i>	<i>Euchaeta hebes</i>	
<i>Temoridae</i>	<i>Temora stylifera</i>		
<i>Scolecithricidae</i>	<i>Scolecithrix danae</i>	<i>Scolecithrix bradyi</i> <i>Scolecithricella abyssalis</i>	<i>Scaphocalanus echinatus</i>
<i>Centropagidae</i>	<i>Centropages violaceus</i>		
<i>Metridinidae</i>	<i>Pleuromamma abdominalis</i> <i>Pleuromamma borealis</i>	<i>Pleuromamma robusta</i>	<i>Metridia brevicauda</i> <i>Pleuromamma gracilis</i>
<i>Lucicutiidae</i>	<i>Lucicutia gaussae</i> <i>Lucicutia flavicornis</i> <i>Lucicutia gemina</i>		
<i>Heterorhabdidae</i>		<i>Heterorhabdus papilliger</i>	<i>Heterorhabdus spinifrons</i> <i>Heterostylites longicornis</i>
<i>Augaptilidae</i>		<i>Haloptilus longicornis</i>	
<i>Arietellidae</i>			<i>Phyllopus helgae</i>
<i>Candaciidae</i>	<i>Candacia pachydactyla</i>	<i>Candacia armata</i> <i>Paracandacia simplex</i>	<i>Candacia curta</i>
<i>Pontellidae</i>		<i>Pontellina plumata</i>	<i>Labidocera acutifrons</i>
<i>Acartiidae</i>	<i>Acartia danae</i>		
<i>Oithonidae</i>	<i>Oithona plumifera</i> <i>Oithona helgolandica</i> <i>Oithona setigera</i>	<i>Oithona linearis</i>	
<i>Corycaeidae</i>	<i>Corycaeus speciosus</i> <i>Corycaeus latus</i> <i>Corycaeus giesbrechti</i> <i>Corycaeus furcifer</i> <i>Farranula carinata</i> <i>Farranula gracilis</i>	<i>Corycaeus lautus</i> <i>Corycaeus flaccus</i>	<i>Corycaeus catus</i>
<i>Oncaeiidae</i>	<i>Oncaea venusta</i> <i>Oncaea mediterranea</i> <i>Oncae media</i> <i>Oncaea venella</i> <i>Oncaea conifera</i>		
<i>Sapphirinidae</i>	<i>Copilia mirabilis</i>		
<i>Clytemnestridae</i>	<i>Clytemnestra rostrata</i> <i>Clytemnestra scutellata</i>		
<i>Ectinosomidae</i>	<i>Microsetella norvegica</i>	<i>Microsetella rosea</i>	
<i>Macrosetellidae</i>	<i>Macrosetella gracilis</i>		
<i>Miracidae</i>		<i>Miracia efferata</i>	

## BIBLIOGRAPHIE

- ARCOS, D.F., 1975. Copepodos Calanoideos de la bahia de Concepcion, Chile. Conocimiento sistematico y variacion estacional. Gayana, Inst. Cent. Biol. Ser. Zoologia, **32**: 3-31.
- BINET, D., 1970. Aperçu sur les variations saisonnières du zooplancton et plus particulièrement des Copépodes du plateau continental de Pointe-Noire (Congo). *Doc. sci. Centre ORSTOM N.S.*, **8**: 109 pp. 41 figs.
- BINET, D. et A. DESSIER, 1971. Premières données sur les Copépodes pélagiques de la région congolaise I. Liste des espèces et notes écologiques. *Cah. ORSTOM, sér. Océanogr.*, **9** (4): 411-457.
- BINET, D., A. DESSIER, M. GABORIT, et M. ROUX, 1972. Premières données sur les Copépodes pélagiques de la région congolaise II. Analyse des correspondances. *Cah. ORSTOM, sér. océanogr.*, **10** (2): 125-137.
- BINET, D., A. DESSIER, 1972. Copépodes pélagiques du plateau ivoirien. Utilisation de l'analyse des correspondances dans l'étude des variations saisonnières. *Doc. sci. Centre ORSTOM Abidjan*, **3** (1): 47-79.
- BINET, D., 1977a. Grands traits de l'écologie des principaux taxons du zooplancton ivoirien. *Cah. ORSTOM, sér. océanogr.*, **15** (2): 89-109.
- BINET, D., 1977b. Cycles biologiques et migrations ontogéniques chez quelques Copépodes pélagiques des eaux ivoiriennes. *Cah. ORSTOM, sér. océanogr.*, **15** (2): 111-138.
- BRADFORD, J., 1970. Records of pelagic Copepods off Kaikoura, New-Zealand. *N.Z. Jl. mar. Freshwat. Res.*, **4** (4): 351-363.
- BRADFORD, J., 1971. The fauna of the Ross Sea. Part 8 Pelagic Copepoda. *Bull. N.Z. Dep. Sci. Ind. Res.*, **206**: 5-46.
- BRADFORD, J., 1972. Systematics and ecology of New-Zealand central east coast plankton sampled at Kaikoura. *Bull. N.Z. Dep. Sci. Ind. Res.*, **207**: 1-89.
- BRADFORD, J., 1978. Paracalanus indicus Wolfenden and Corycaeus aucklandicus Kramer, two neritic pelagic Copepods from New-Zealand. *J.R. Soc. N.Z.*, **8** (2): 133-141.
- BREEMEN, P.J., 1908. Copepoden. Nordisches Plankton. **8**: 1-263.
- BRODSKY, K.A., 1950. Calanoida of the far eastern and polar seas of the USSR (in Russian). *Zool. Inst. Acad. Sci. of the USSR, Fauna*, **35**: 1-440.
- BRODSKY, J., 1962. On the fauna and distribution of the Calanoida of surface waters in the northwestern part on the Pacific Ocean (in Russian). *Issled. dalnev. morei SSSR.*, **8**: 91-166.
- CARLI, A.M. & P. CRISAFI, 1969. Le specie del genere Clausocalanus Giesbrecht 1888 (Copepoda, Clanoidea) presenti nel Mar Ligure (Nota I). *Atti. Soc. pelorit. Sci. fis. mat. nat.*, **15** (3-4): 277-320.
- CERVIGON, F., 1964. Los Corycaciidae del Caribe sur-oriental (Copepoda, Cyclopoida). *Mem. Soc. Cienc. nat. «La Salle»*, **24** (68): 163-201.
- CHEN, Q.C. & S.Z. ZHANG, 1974. The pelagic Copepods of the south China Sea I. (en chinois). *Stud. Mar. Sin.*, **9**: 101-116.
- CLAUS, C., 1863. Die freilebenden Copepoden mit besonderer Berücksichtigung der Fauna Deutschlands, der Nordsee und des Mittelmeeres, Leipzig, 1-230, 37 pls.
- CORRAL, J., 1970. Contribucion al conocimiento del plancton de Canarias. *Publ. Fac. Cienc. Madrid, ser. A*, 280 p. 63 pl.
- CORRAL, J., 1970 & J.A. MUNOZ, 1974. Estudio de las asociaciones de Copepodos planctonicos en una zona de las islas Canarias. *Boln. Inst. esp. Oceanogr.*, **175**: 3-32.
- COSTE, B. 1977. Campagne Guidôme 1976. *Publ. CNEOX, Résultats des campagnes à la mer*, **13** (1-2).
- CRISAFI, P., 1959a. Sulla Oithona spirostris dello Stretto di Messina. *Boll. Zool.*, **26**: 56-67.
- CUSHING, D.H., 1971. Upwelling and the production of fish. *Adv. mar. Biol.*, **9**: 255-334.
- DAHL, M. 1912. Die Copepoden der Plankton-Expedition. I. Die Corycaeinen. Expedition der Humbolt-Stiftung, Bd II G.F., 1: 1-135.
- FARRAN, G.P., 1908. Second Report on the Copepoda of the Irish Atlantic Slope. *Scient. Invest. Fish. Brch. Ire.*, 1906, 120 p.
- FARRAN, G.P., 1911. Copepoda (Cont.). Résumé des observations sur le Plankton, 1902-1908. *Proc. Zool. Soc.*, **20**: 282-301.
- FARRAN, G.P., 1929. Crustacea. part. X. Copepoda. *Nat. Hist. Rept. Terra Nova Exped. Zool.*, **8**: 203-306.
- FARRAN, G.P., 1936. Copepoda. *Great Barrier Reef. Exped. Sci. Rep.*, **5**: 73-162.
- FARRAN, G.P., 1948. Copepoda. Sub-order: Calanoida. Family: Centropagidae. Genus: Centropages. Family: Metridiidae. genus: Pleuromma. Family: Heterorhabdidae. genus: Heterorhabdus. Family: Candaciidae. genus: Candacia. Family: Acartiidae. Genus: Acartia. *Fiches identif. Zooplancton: Cons. perm. int. Explor. Mer*; **11-17**.
- FLEMINGER, A., 1973. Pattern, number, variability, and taxonomic significance of integumental organs (sensilla and glandular pores) in the genus Eucalanus (Copepoda, Calanoida). *Fish. Bull. U.S.*, **71** (4): 965-1010.
- FONTAINE, M., 1967. Two new species of Euchaeta. *Crustaceana*, **12** (2): 13-213.
- FROST, D. and A. FLEMINGER, 1968. A revision of the genus Clausocalanus (Copepoda, Calanoida) with remarks on distributional patterns in diagnostic characters. *Bull. Scripps Instn. Oceanogr. Univ. Calif.*, **12**: 235 p.
- FRUCHTL, F., 1924. Beitrag zur Kenntnis der qualitativen und quantitativen Verbreitung nordadriatischer Planktoncopepoden und ihrer Epibionten. *S.B. Akad. Wiss. Wien. Math. Naturwiss. Kl. Abt.*, **1** (132): 195-223.
- FURNESTIN, M.L., 1960. Observations sur quelques échantillons de zooplancton d'Afrique Occidentale. *Bull. Inst. fr. Afr. noire*, **22** A (1): 142-151.
- FURNESTIN, M.L., 1970. Rapport sur le plancton. *Rapp. P. v. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer*, **159**: 98-115.
- FURNESTIN, M.L., 1976. Les Copépodes du plateau continental marocain et du détroit canarien. *CIEM, Comité du plancton*.
- GAUDY, R., (1972) 1973. Sur une collection de Copépodes récoltés par le bathyscaphe « Archimède » dans la région des Açores. *Téthys*, **4** (4): 947-952.
- GAUDY, R. et G. SEGUIN, 1964. Note sur la répartition annuelle des Copépodes pélagiques des eaux de Dakar. *Recl. Trav. Stn. mar. Endoume*, **34** (50): 211-216.
- GAUDY, R. et G. SEGUIN, 1968. Note complémentaire à l'étude des Copépodes recueillis par le Coriolis au large de la côte occidentale. *Bull. Inst. fondam., Afr. noire*, **30** (4): 1343-1349.
- GELETIN, Y.V., 1973. Eucalanus attenuatus s. lato (Calanoida, Eucalanidae) in the North-West Pacific. *Zool. Zh.*, **52** (12): 1783-1788.
- GIESBRECHT, W. 1888, 1889, 1891. Elenco dei Copepodi pelagici raccolti dal tenete di vascello Gaetano Chierchia du-

- rante il viaggio della R. Corvetta « Vettor Pisani » negli anni 1882-1885 e dal tenente di vascello Francesco Orsini nel Mar Rosso, nel 1884. *Atti R. Accad. Nazo Lincei Rend. Cl. Sci. fis. mat. nat.*, (4), 4 sem. 2 : 284-287, 330-338 (1888); 5, sem. 1 : 811-815 (1889) 5, sem. 2 : 24-29 (1889a); 7, sem. 1 : 474-481 (1891) 7, sem. 2 : 63-68, 276-282 (1891a).
- GIESBRECHT, W., 1889b. Pelagische Copepoden. In : W. Kuenthal : Beiträge zur Fauna Spitzbergens. *Arch. Naturgesch.*, 55, (1) : 163-164.
- GIESBRECHT, W., 1892. Systematik und Faunistik der pelagischen Copepoden des Golfes von Neapel und der angrenzenden meeresabschnitte. *Fauna und Flora des Golfes von Neapel* 19 : 831 p.
- GIESBRECHT, W., & O. SCHMEIL, 1898. Copepoda I. Gymnoptera. *Das Tierreich*, 6 : 169 p.
- GRICE, G.D. 1962. Calanoid Copepods from Equatorial Waters of the Pacific Ocean. *Fish. Bull. U.S.*, (61) 186 : 172-246.
- GRICE, G.D. & K. HULSEMANN, 1967. Bathypelagic Calanoid Copepods of the western Indian Ocean. *Proc. U.S. nat. Mus.*, 122 (3583) : 1-67.
- HERBLAND, A.R. et J. PAGES, 1975. L'adénosine triphosphate (ATP) dans le dôme de Guinée. Distribution verticale et signification écologique. *Cah. ORSTOM sér. océanogr.*, 8 (2) : 163-169.
- IBANEZ, F. et G. SEGUIN, 1972. Etude du cycle annuel du zooplancton d'Abidjan. Comparaison de plusieurs méthodes d'analyse multivariable : composantes principales, correspondances, coordonnées principales. *Inv. Pesq.*, 36 (1) : 81-108.
- KASTURIRANGAN, L.R., 1963. A key for the identification of the more common planktonic Copepoda of Indian coastal waters. Indian National Committee on Oceanic Research, Ed. Panikhar, New-Delhi 2 : 1-87.
- LUBBOCK, J., 1856. On some Entomostraca collected by Dr. Sutherland in the Atlantic Ocean. *Trans. Entomol. Soc. London*, 4 (2) : 8-39.
- MATTHEWS, J.B.L., 1972. The genus *Euaugaptilus* (Crustacea, Copepoda) New descriptions and review of the genus in relation to *Augaptilus*, *Haloptilus* and *Pseudaugaptilus*. *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.)*, 24 (1) : 1-71.
- MAZEIKA, P.A., 1967. Thermal domes in the eastern tropical Atlantic Ocean. *Limnol. oceanogr.*, 12 (3) : 537-539.
- MAZZA, J., 1966. Les Copépodes de la Méditerranée (Bassin occidental) CIESM. Comité du Plancton. XX Congrès Bucarest : 1-99.
- MINAS, M., M. ABBOUD, G., SLAWYK, 1978. Production primaire et relations entre les paramètres de la biomasse microplanctonique dans le dome de Guinée. Symposium Courant des Canaries Upwelling et Ressources vivantes, 15 p.
- MORI, T., 1932. New Copepods from the southern waters of Japan. *Dobuts. Zasshi*, Tokyo, 44 : 167-177.
- MORI, T., 1937 (1964). The pelagic Copepoda from the neighbouring waters of Japan. The Soyo company, Tokyo : 150 p.
- MOTODA, S. 1963. Corycaeus and Farranula (Copepoda, Cyclopoida) in Hawaiian Waters. *Publ. Seto mar. biol. Lab.* 11 (2) : 209-262, 29 figs.
- NETO, T.S. & I. PAIVA, 1966. Ciclo annual do zooplancton colhido na baía Farta em 1960. *Notas mimeogr. Cent. Biol. aquat. trop.*, 2 : 1-61.
- OMORI, M., 1965. A new species of *Euchirella* (Copepoda) from Sagami Bay, Middle Japan. *J. oceanogr. Soc. Japan*, 21 (2) : 60-65.
- OWRE, H.B. & M. FOYO, 1967. Copepods of the Florida Current. *Fauna Caribaea*, 1 (1) : 137 p.
- PAIVA, I., 1963. « Contribuição para o estudo dos Copepodes Calanoides do arquipelago de Cabo Verde ». *Trab. Centr. Biol. pisc.*, 41 : 1-82.
- PAIVA, I., 1970. Nouvelle contribution à l'étude des Copépodes de l'Archipel du Cap Vert. *Rapp. P.-v. Réunion. Cons. perm. int. Explor. Mer*, 159 : 116-117.
- PAIVA, I., 1971. Nova contribuição para o conhecimento dos Copepodes das ilhas de Cabo Verde. *Notas Mimeogr. Cent. Biol. aquat. trop.*, 25 : 1-53.
- PARK, T., 1975. Calanoid Copepods of the family Euchaetidae from the Gulf of Mexico and western Caribbean Sea. *Smithson. Contr. Zool.*, 196 : 1-26.
- PARK, T., 1978. Calanoid Copepods (Aetideidae and Euchaetidae) from Antarctic and subantarctic waters. *Antarct. Res. Ser.*, 27 (4) : 91-290.
- ROE, H.S.J., 1972a. The vertical distributions and diurnal migrations of Calanoid Copepods collected on the SOND cruise, 1965. I. The total population and general discussion. *J. mar. Biol. Ass. U.K.*, 52 : 277-314.
- ROE, H.S.J., 1972b. The vertical distributions and diurnal migrations of Calanoid Copepods collected on the SOND cruise, 1965. II. Systematic account. Families Calanidae up to and including the Aetideidae. *J. mar. Biol. Ass. U.K.*, 52 : 315-343.
- ROE, H.S.J., 1972c. The vertical distributions and diurnal migrations of Calanoid Copepods collected on the SOND cruise, 1965. III. Systematic account. Families Euchaetidae up to and including the Metridiidae. *J. mar. Biol. Ass. U.K.*, 52 : 525-552.
- ROE, H.S.J., 1972d. The vertical distributions and diurnal migrations of Calanoid Copepods collected on the SOND cruise, 1965. IV. Systematic account. Families Lucicutiidae up to and including the Candaciidae. The relative abundance of the numerically most important genera. *J. mar. Biol. Ass. U.K.*, 52 : 1021-1044.
- ROSE, M., 1933. Copepodes pélagiques. Faune de France, 23 : 1-374. Lechevalier, Paris.
- ROSSIGNOL, M. et A.M. MEYRUETS, 1964. Campagne océanographique du « Gérard-Tréca » (Juin 1962). Doc. sci. Centre ORSTOM, Dakar-Thiaroye, 53 p.
- SARS, G.O., 1900. Crustacea. Norwegian North Polar Expedition 1893-1896. *Sci. Res.* : 1 (5) : 1-141.
- SARS, G.O., 1907. Notes supplémentaires sur les Calanoides de la Princesse Alice (Corrections et additions). *Bull. Inst. oceanogr. Monaco*, 101 : 1-27.
- SARS, G.O., 1918. Copepoda Cyclopoida. An account of the Crustacea of Norway, 6 : 1-125.
- SARS, G.O., 1924-1925. Copépodes particulièrement bathypélagiques provenant des Campagnes scientifiques du Prince Albert I<sup>er</sup> de Monaco. *Result. Camp. sci. Albert I<sup>er</sup>* : 1-127 (1924). 1-408 (1925).
- SCOTT, A., 1909. The Copepoda of the Siboga Expedition. Part I Free-swimming, littoral and semi-parasitic Copepoda. *Siboga Expeditie Monogr.*, 29a : 1-323.
- SCOTT, T., 1894. Report on Entomostraca from the Gulf of Guinea, collected by John Rattray. *Trans. linn. Soc. London (Zool.)*, 2 (6) : 1-161.
- SEGUIN, G., 1966a. Contribution à l'étude de la biologie du plancton de surface de la baie de Dakar (Sénégal). Etude quantitative, qualitative et observations écologiques au cours d'un cycle annuel. *Bull. Inst. fr. Afr. noire*, 28 ser. A (1) : 1-90.
- SEGUIN, G., 1966b. Sur le zooplancton recueilli par le Coriolis au large des côtes d'Afrique occidentale. *Bull. Inst. fondam.*



- Afr. noire*, **28** ser. A (4) : 1332-1355.
- SEGUIN, G., 1970. Zooplancton d'Abidjan (Côte d'Ivoire). Cycle annuel (1963-1964). Etude qualitative et quantitative. *Bull. Inst. fondam. Afr. noire*, **32**, ser. A (3) : 607-663.
- SEGUIN, G., & F. IBANEZ, 1974. Zooplancton provenant de radiales effectuées le long de la côte sénégalaise par le navire océanographique « Laurent Amoro » en mai 1968 (étude quantitative, qualitative et écologique; application des méthodes d'analyse multivariable). *Bull. Inst. fondam. Afr. noire*, **36**, ser. A (4) : 842-879.
- SEWELL, R.B.S., 1912. Notes on the surface-living Copepoda of the Bay of Bengal, I and II. *Rec. Indian Mus.*, **7** : 313-382.
- SEWELL, R.B.S., 1929. The Copepoda of Indian Seas. *Mem. Indian Mus.*, **10** : 1-221.
- SEWELL, R.B.S., 1947. The Free-swimming planctonic Copepoda. Systematic account. *John Murray Exped. Sci. Rep. (1933-34)*, **8** (1) : 1-303.
- SEWELL, R.B.S., 1948. The free-swimming planctonic Copepoda. Geographical distribution. *John Murray Exped. (1933-1934) Sci. Rep.A* **8** (3) : 317-592.
- TANAKA, O., 1957. The pelagic Copepods of the Izu Region, Middle Japan. Systematic account III. Family Aetideidae (Part I). *Publ. Seto mar. biol. Lab.*, **6** (1) : 31-68.
- TANAKA, O., 1958. The pelagic Copepods of the Izu Region, Middle Japan. Systematic account V. Family Euchaetidae. *Publ. Seto mar. biol. Lab.*, **6** (3) : 327-367.
- TANAKA, O., 1960. The pelagic Copepods of the Izu Region, Middle Japan. Systematic account IV. Families Phaennidae and Tharybidae. *Publ. Seto mar. biol. Lab.*, **8** (1) : 85-135.
- TANAKA, O., 1963. The pelagic Copepods of the Izu Region, Middle Japan. Systematic account IX. Families : Centropagidae, Pseudodiaptomidae, Temoridae, Metridiidae and Lucicutiidae. *Publ. Seto mar. biol. Lab.*, **11** (1) : 7-55.
- TANAKA, O., 1964. The pelagic Copepods of the Izu Region, Middle Japan. Systematic account X. Family Heterorhabdidae. *Publ. Seto mar. biol. Lab.*, **12** (1) : 1-37.
- TANAKA, O., & M. OMORI, 1969a. On *Euchirella* (Copepoda, Calanoida) collected chiefly by the U.S. Steamer Albatross from the Pacific Ocean. *Publ. seto mar. biol. Lab.*, **17** (1) : 33-65.
- TANAKA, O., & M. OMORI, 1969b. Additional report on Calanoid Copepods from the Izu Region. Part 2. *Euchirella* and *Pseudochirella*. *Publ. Seto mar. biol. Lab.*, **17** (3) : 155-169.
- TANAKA, O., & M. OMORI, 1971. Additional report on Calanoid Copepods from the Izu Region. Part 4. *Haloptilus*, *Augaptilus*, *Centraugaptilus*, *Pseudaugaptilus*, and *Pachyp-tilus*. *Publ. Seto mar. biol. Lab.*, **19** (4) : 249-268.
- THIRIOT, A., 1978. Zooplankton communities in the west african upwelling area. In : Upwelling Ecosystems, edit. R. Boje & M. Tomczak : 32-61.
- VAUPEL-KLEIN, J.C. (von), 1972. A new character with systematic value in *Euchirella* (Copepoda, Calanoida). *Zool. Meded. Leiden*, **47** (41) : 497-512.
- VERVOORT, W., 1949. Some new and rare Copepoda Calanoida from east Indian Seas. *Zool. Verh. Leiden*, **5** : 1-53.
- VERVOORT, W., 1951. Plankton Copepoda from the Atlantic sector of the Antarctic. *Verh. Akad. Wet. Amst. Afd. Nat., sect. 2* **47** (4) : 156 p.
- VERVOORT, W., 1952. Copepoda. Sub-order : Camanoida. Family : Aetideidae. Genus : *Euchirella*. *Fiches identif. Zooplancton*, **47** : 1-6.
- VERVOORT, W., 1957. Copepods from Antarctic and subantarctic plankton samples. Rep. B.A.N.Z. *Antarct. Res. exped.*, (B) **3** : 1-160.
- VERVOORT, W., 1963. Pelagic Copepoda. part. I. Copepoda Calanoida of the families Calanidae up to and including Euchaetidae. *Atlantide Rep.*, **7** : 77-194.
- VERVOORT, W., 1965. Pelagic Copepoda. Part II. Copepoda Calanoida of the families Phaennidae up to and including Acartiidae, containing the description of a new species of Aetideidae. *Atlantide Rep.*, **8** : 9-216.
- VILELA, M.H., 1965. Copepodes da Ria de Faro-Olhao. *Notas Estud. Inst. Biol. mar. Lisboa*, **31** : 1-38.
- VILELA, M.H., 1968. Copepodes da Campanha do N.R.P. « Faial » 1958-1959. *Notas Estud. Inst. biol. mar. Lisboa*, **35** : 1-55.
- VIVES, F., 1972. Los Copepodos del SW de Portugal en Junio y Julio de 1967. *Inv. Pesq.*, **36** (2) : 201-240.
- VIVES, F., 1974. Le zooplancton et les masses d'eau des environs du Cap Blanc. *Téthys*, **6** (1-2) : 313-318.
- VIVES, F., 1978. Sur les Copépodes de la région Cineca (parties nord et centrale). Sympos. Courant des Canaries : Upwelling et Ressources vivantes, **49** : 2-17.
- VIVES, F., G. SANTAMARIA, I. TREPAT, 1975. El zooplancton de los alrededores del estrecho de Gibraltar en Junio-Julio de 1972. Result. Esped. cient. Buque oceanogr. « Cornide de Saavedra », **4** : 7-100.
- VOITURIEZ, B. et Y. DANDONNEAU, 1974. Relation entre la structure thermique, la production primaire et la régénération des seuls nutritifs dans le dôme de Guinée. *Cah. ORSTOM sér. océanogr.*, **12** (4) : 241-255.



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

### 3. Abondances et biomasses des Microarthropodes du sol ; facteurs du milieu, abondances et distributions spatiales des Uropodides

Françoise ATHIAS-BINCHE

Laboratoire Arago, F-66650 Banyuls-sur-Mer

MICROARTHROPODES DU SOL  
UROPODIDES  
ABONDANCES  
BIOMASSES  
EFFETS DES FACTEURS DU MILIEU  
INDICATEURS ÉCOLOGIQUES

**RÉSUMÉ.** – L'abondance du peuplement en Microarthropodes du sol est relativement faible dans la hêtraie de la Massane du fait notamment de la nature et de la dispersion de la litière. Les densités augmentent en fonction de l'activité biologique du substrat et de l'abondance de la litière. Les prédateurs et les décomposeurs stricts sont fortement déprimés dans les sols dégradés à faible activité biologique, alors que les décomposeurs polyvalents sont peu affectés et les phytophages sont au contraire favorisés. Les Uropodides se révèlent être les plus sensibles aux variations des facteurs biotiques et constituent par là un indicateur écologique très fidèle. L'abondance, l'homogénéité de la distribution et de la répartition verticale des Uropodides sont très dépendantes du facteur litière, des ressources et de l'activité biologique du sol.

SOIL MICROARTHROPODS  
UROPODID MITES  
DENSITIES  
BIOMASSES  
ENVIRONMENTAL FACTORS INFLUENCE  
ECOLOGICAL BIOINDICATORS

**ABSTRACT.** – The rather low density of the soil Microarthropods in the Massane beechwood is mainly due to the quality and scarcity of litter layer. Abundances increase in relation to increasing values of litter quantities and biological activity of soil. The predators and the strict decomposers are strongly affected in degraded soils by loss of biological activity, while-specialized decomposers are less sensitive, and herbivores are contrarily favoured. One can show that densities, distribution homogeneity and vertical distribution of Uropodid mites are strongly dependent on available resources and soil biological activity.

## INTRODUCTION

Les principaux caractères de la hêtraie relicte de la Réserve Naturelle de la Massane (Pyrénées-Orientales) ont été exposés dans la seconde partie de ce travail consacré à l'écologie des Acariens Uropodides. Les deux parcelles d'études sont également décrites, en insistant sur les facteurs pédologiques et les caractères de la litière. La première parcelle étudiée (RG) est une longue catena, ou chaîne de sols, située le long d'un versant sur sols bruns acides, plus ou moins riches en litière et plus

ou moins évolués en mulls acides selon le degré de pente. La seconde parcelle (RD) est un ranker de pente érodé et très pauvre en litière, à sol ocre comparable aux sols podsoliques de pente sur roche cristalline. Cette seconde partie se termine par un bref exposé des méthodes et techniques.

Le troisième volet de ce travail analyse les caractères quantitatifs de l'ensemble du peuplement en Microarthropodes du sol des stations d'études, en insistant sur l'influence des qualités du sol sur la fréquence des catégories fonctionnelles. L'abondance et la distribution verticale de la communauté des Uropodides sont ensuite

présentées, et les facteurs qui affectent ces caractéristiques sont analysés. Les données des Uropodides de la Massane sont comparées aux résultats obtenus dans la chênaie à charmes de Meerdael en Moyenne-Belgique et dans la hêtraie de la Tillaie en Forêt de Fontainebleau (Seine-et-Marne), stations qui ont été étudiées par ailleurs (Athias et Mignolet, 1979; Athias-Binche, 1977, 1978, 1981b).

## 1. Abondance et biomasse de l'ensemble des Microarthropodes du sol de la Massane; structure fonctionnelle

### 1.1. Introduction

La richesse spécifique des Microarthropodes du sol est extrême, surtout chez les Acariens qui peuvent être représentés par des centaines d'espèces différentes dans les sols forestiers (Bachelier, 1978). Il est pratiquement impossible d'espérer déterminer toutes ces formes et c'est pourquoi on se contente le plus souvent de trier les Microarthropodes en grands groupes taxonomiques d'inégale importance. Dans le cas de la Massane, les tris ont pu être avancés au niveau de la famille pour certains Actinédides (= Prostigmates), la plupart des autres groupes n'ont été triés qu'au niveau de l'ordre (Tabl. I). La diversité des Microarthropodes implique aussi une grande variété de régimes alimentaires, et il est difficile d'assigner à un groupe donné une place précise dans les chaînes trophiques du sous-système sol. On en est réduit le plus souvent à affecter une tendance générale au groupe considéré (Tabl. 4). Les études globales des Microarthropodes du sol sont par conséquent sommaires; elles ne sont toutefois par inutiles car elles donnent une idée générale du peuplement, permettent un diagnostic relativement précis de la richesse biologique du sol (Athias, 1975) et constituent souvent un préliminaire instructif à des études plus focalisées.

### 1.2. Abondance

La densité totale des Microarthropodes du sol atteint 58 300 individus/m<sup>2</sup> dans les sols bruns acides de la catena RD. On compte 11 000 individus de moins dans le ranker de la parcelle RD (Tabl. I).

Quelques groupes, comme les Collemboles sont plus abondants dans la parcelle RD, dont le sol est cependant plus dégradé que celui de la parcelle RG (Tabl. I, RG/RD = 0,9). Ces Aptérygotes peuvent en effet être relativement nombreux dans les humus pauvres de type mormoder, où l'on pense qu'ils assument certaines fonctions écologiques des Vers de terre (Bouché, comm. pers.). Les autres taxons mieux représentés dans la parcelle RD sont respectivement les Alycines (= Endéostigmates), les *Cunaxidae*, les *Eupodidae*, les *Cryptognathidae* - Acariens caractéristiques des sols pauvres -, les Symphyles

Tabl. I. - Effectifs des différents groupes de Microarthropodes du sol dans l'ensemble de la parcelle RG et de la parcelle RD.  $\bar{x}$  : nombre d'individus au m<sup>2</sup>, moyenne des deux années de relevés (1975-1977); F % : pourcentage des principaux groupes taxonomiques; RG/RD : rapport des effectifs de la station RG à la station RD.

Abundances of the different soil Microarthropod groups in the RG plot and the RD plot.  $\bar{x}$  : individual numbers per sq. meter, average of the two years sampling (1975-1977); F % : percentage of the main taxonomic groups; RG/RD : ratio of the abundances RG/RD.

	RG		RD		RG/RD
	$\bar{x}$	F %	$\bar{x}$	F %	
Gamasides	3 334		1 095		3,0
Uropodides	597	1,0	43	0,09	13,9
$\Sigma$ Anactinotriches	3 931	6,7	1 138	2,4	3,4
Oribates	21 110	36,2	18 741	40,2	1,1
Acarides	1 893	3,2	100	0,2	18,9
Tarsonemides	6 288	10,7	1 179	2,5	5,3
Nanorchestidae	2 658		3 676		0,7
$\Sigma$ Alycines (Endeostigmates)	2 829	4,8	4 026	8,6	0,7
Bdellidae	332		185		1,8
Cunaxidae	38		156		0,2
Tydeidae	3 864		2 586		1,5
Eupodidae	4 192		5 017		0,8
Raphygnates	27		12		2,2
Rhagidiidae	296		143		2,1
Thrombidions	77		15		5,1
Labidostomes	110		82		1,3
Cryptognathidae	2		17		0,1
Autres Actinédides	221		138		1,6
$\Sigma$ Actinédides	9 159	15,7	8 351	17,9	1,1
$\Sigma$ Actinotriches	41 279	70,8	32 397	69,5	1,3
$\Sigma$ Acariens	45 210	77,5	33 535	72,0	1,3
Collemboles	11 921	20,4	12 652	27,1	0,9
Diploures	77		25		3,1
Protoures	548		33		16,6
$\Sigma$ Aptérygotes	12 546	21,5	12 710	27,3	0,9
Symphyles	117		150		0,8
Pauropodes	83		23		3,6
Polyxenides	7		81		0,1
Autres Diplopodes	107		37		2,9
Chilopodes	65		6		10,8
$\Sigma$ Myriapodes	379	0,6	297		1,3
Pseudoscorpions	134		13		10,3
Autres Arachnides	29		12		2,4
$\Sigma$ Arachnides non Acariens	163	0,2	25	0,05	6,5
Faune totale	58 298	100	46 567	100	1,2

et les Polyxénides. Ces deux derniers groupes de Myriapodes étant relativement abondants dans les sols à faible activité biologique.

La plupart des autres groupes de Microarthropodes sont nettement plus abondants dans la station RG. Les Acaridides, par exemple, sont 19 fois plus abondants que dans la parcelle RD, les Protoures 16 fois et les Uropodides 14 fois. Les Gamasides, les Tarsonémides, les Thrombidions, les Pauropodes, les Chilopodes et les Pseudoscorpions sont également plus abondants dans le mull acide de la catena RG.

Dans les écosystèmes forestiers européens, les abon-

dances sont bien plus élevées dans les chênaies caducifoliées que dans les hêtraies (Tabl. II).

Tabl. II. – Quelques exemples de l'abondance (individus/m<sup>2</sup>) des Acariens et des Collembolés édaphiques dans divers écosystèmes.

*Some examples of Acari and Collembola densities (individuals/m<sup>2</sup>) in the soil of various ecosystems.*

Auteurs	Milieux	Acariens	Collembolés
Huhta (1967) in Wallwork (1976)	Conifères (Finlande)	111600/233400	14700/34300
»	humus brut		
»	moder	257 900	25 400
Lebrun (1971)	Chênaie à charmes de Meerdal	149 000	35 000
»	Peupleraie (Belgique)	105 700	23 600
McBrayer & Reichle (1971)	Forêt de Tulipiers Oak Ridge (E.-U.)	68 400	23 600
Lions, (1972) in Arpin <i>et al.</i> (1980)	Chênes pubescents (Provence)	119 700	18 600
Athias (1975)	Savane de Lamto (C.I.)	28 200	4 200
»	Savane non brûlée	17 400	1 700
»	Savane brûlée		
Athias-Henriot & Cancela da Fonseca (1976)	Hêtraie de la Tillaie	33 100	17 450
Arpin <i>et al.</i> (1980)	Chênes sessiles, Brunoy (Essone)	103 900	28 500
»	Hêtres, Nancy (Lorraine)	23 000	17 300
»	Pins sylvestres	68 600	34 200
»	Uriffe (Lorraine)		
»	Épicéas, Nancy (Lorraine)	34 600	7 500
»	Chênes verts	24 310	5 600
»	La Madeleine (Languedoc)		

La faiblesse des peuplements édaphiques de hêtraie s'explique par le fait que le Hêtre produit une litière dite « acidifiante » à biodégradation lente (Duchaufour, 1980). La litière de Chêne se décompose plus rapidement que celle du Hêtre. Le Charme est considéré comme une essence « améliorante », à C/N bas et facilement biodégradable. L'activité biologique est plus intense dans ces litières qu'en hêtraie pure à conditions climatiques comparables – et les Microarthropodes sont aussi corrélativement plus nombreux.

Parmi les hêtraies, la Massane présente la plus forte densité de faune alors que la Tillaie et la hêtraie de Nancy apparaissent comme très pauvres. Une hêtraie danoise étudiée par Luxton (1981a, b, c) semble être assez riche, mais l'auteur ne donne pas les données relatives aux Gamasides et aux Collembolés. Luxton estime à 34 500 ind./m<sup>2</sup> l'abondance des Oribates, soit une valeur très voisine de celle du centre de la catena RG à la Massane (Fig. 2). L'abondance des Actinédides est très comparable avec 20 400 ind./m<sup>2</sup> au Danemark, de même que pour les Acariidés avec 2 250 ind./m<sup>2</sup>, valeurs légèrement inférieures à ce que l'on obtient dans les zones les plus riches en litière de la parcelle RG (Fig. 2). Dans ces zones, on obtient au maximum un total de 112 500 Microarthropodes/m<sup>2</sup>, dont 90 000 Acariens et 17 400 Collembolés (Fig. 1, 4), soit des valeurs voisines de ce que l'on obtient dans les forêts caducifoliées tempérées. Il faut toutefois signaler que les densités très élevées du niveau 8 sont en partie redeva-

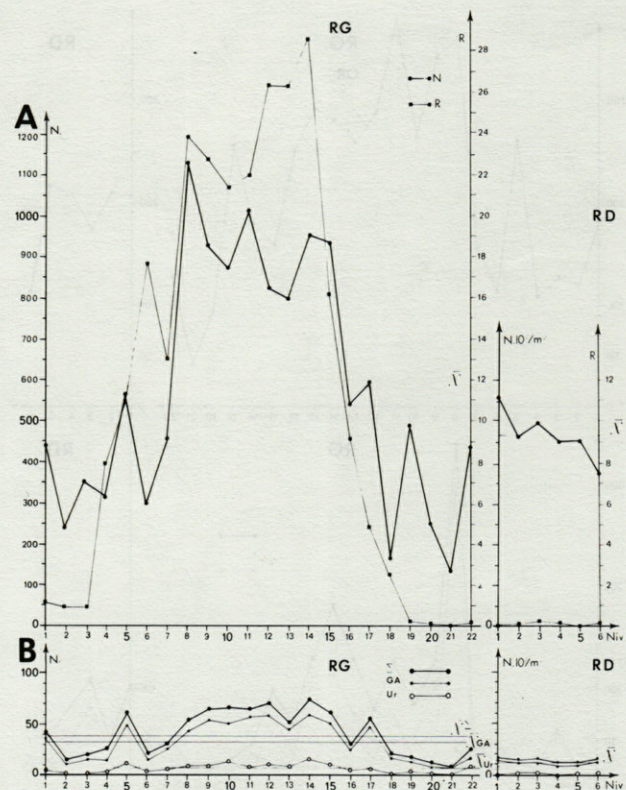


Fig. 1. – A, Abondance (N/10<sup>2</sup>/m<sup>2</sup>) de l'ensemble des Microarthropodes du sol le long du versant de la catena RG et dans la parcelle RD, et valeurs de R = Lq/100 (moyenne 1975-1977). B, Abondance des Gamasides (Ga), des Uropodides (Ur) et Anactinotrichides totaux (Σ).  $\bar{x}$  : moyenne des effectifs; Niv : niveaux de référence.

A, Total soil Microarthropod densities (N/10<sup>2</sup>/m<sup>2</sup>) along the slope of RG plot and in the RD plot (average values 1975-1977). B, Gamasida (Ga), Uropodina (Ur) and total Anactinotrichida ( $\Sigma$ ) abundances.  $\bar{x}$  : number averages; Niv : sampled levels.

bles à un pic de *Tydeidae*, Acariens de petite taille et donc de faible biomasse, et dont la distribution est très contagieuse. Les abondances tendent à diminuer aux extrémités de la catena, où la litière est peu abondante (Fig. 1); la densité est minimale au niveau 21 de la parcelle RG avec un total de 13 900 Microarthropodes/m<sup>2</sup>, dont 9 900 Acariens et 2 900 Collembolés (Fig. 1 à 4). Les Alycines semblent constituer le groupe le moins inféodé aux quantités de litières (Fig. 4 : Aly).

Dans la parcelle RD, les densités ne semblent pas être corrélées aux quantités de litière et les valeurs varient peu autour de la moyenne. La station, qui se caractérise par sa pauvreté en litière, est aussi relativement plus homogène (Fig. 1; Athias-Binche, 1981/82b).

### 1.3. Biomasse

#### 1.3.1. Méthodes

Les poids individuels des différents groupes de Microarthropodes ont été mesurés sur du matériel anes-

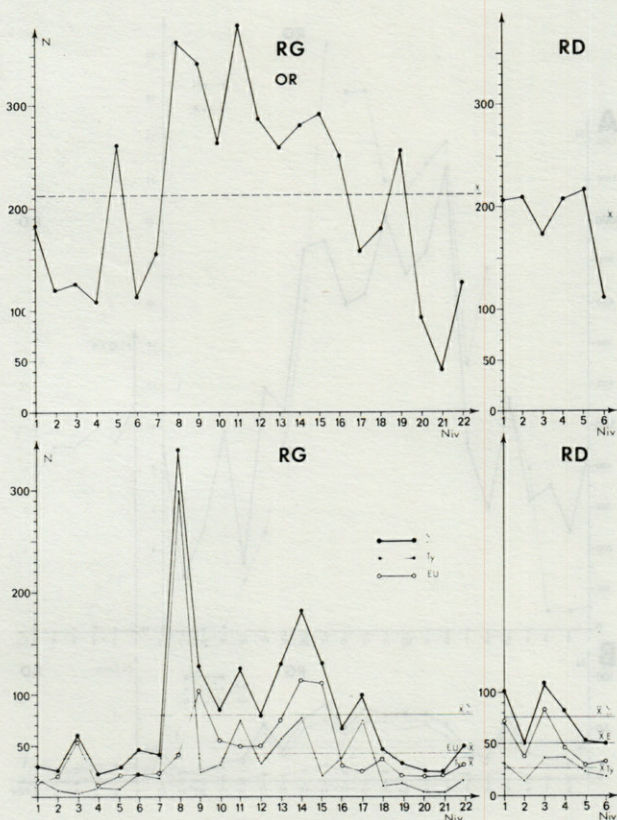


Fig. 2. — Abondance des Oribates (Or), des Tydeidae et des Eupodidae (Ty, Eu) et total de ces deux familles (Σ).

Oribatid mites (Or), Tydeidae (Ty), Eupodidae (Eu) abundances and total number for the two last families (Σ).

thésié aux vapeurs d'acétate d'éthyle. Les pesées (poids frais) ont été multipliées et les moyennes successives  $\bar{B}_i$  ont été portées sur un graphique (soit la moyenne de la  $i^{\text{ème}}$  mesure,  $\bar{B}_i = \frac{\sum_1^i B_i}{\sum_1^i n}$ , avec  $\sum_1^i n$ , le nombre cumulé d'individus pesés. Le résultat est retenu lorsque la courbe des moyennes atteint un plateau. Les valeurs ainsi obtenues (Tabl. III) sont souvent plus faibles que celles que l'on rencontre généralement dans la littérature parce que, lorsque l'échantillonnage est suffisant, les petites formes et les juvéniles constituent la majorité du peuplement.

Dans la parcelle RG, la biomasse totale moyenne est de 2 050 mg/m<sup>2</sup> (Tabl. IV), soit environ 20 kg/ha; le maximum s'observe au niveau 14 avec 2 800 mg/m<sup>2</sup>. On dispose de peu de données de biomasses de Microarthropodes: celle des Acariens et des Collembolés de la Massane est inférieure aux données de Lebrun (1971) relatives à la chênaie à Charmes de Meerdael, même dans les endroits les plus riches en litière. Les valeurs de la Massane sont légèrement supérieures à celles des forêts de conifères finlandaises, milieu plus sévère.

Avec 1 500 mg/m<sup>2</sup>, la biomasse est relativement faible dans la station RD, mais la différence avec la caténa RG n'est pas considérable. La fréquence des groupes taxonomiques est par contre plus profondément modifiée. Si on classe les différents groupes par affinités

fonctionnelles et non par appartenance taxonomique, on note des différences importantes entre les 2 parcelles d'études de la Massane.

J'ai placé dans un premier ensemble (Tabl. IV), les groupes surtout représentés par des décomposeurs (détritivores, fungivores, etc.), mais dont certains représentants peuvent être phytophages (consommateurs de Lichens, de Mousses, d'Algues, etc.). On trouve ensuite des décomposeurs plus stricts associés à des géophages, puis des groupes plutôt phytophages, dont des piqueurs de racines. On a ensuite un groupe où dominent les prédateurs, mais qui comportent aussi des formes fungivores, phytophages ou nécrophages, comme les Uropodides par exemple. On trouve enfin des prédateurs plus stricts.

Les résultats ainsi ordonnés montrent que les différences entre les 2 stations sont plus marquées pour les fungivores stricts et les prédateurs stricts (Tabl. IV). Les différences sont plus faibles pour les autres groupes fonctionnels; on remarque une certaine prédominance des phytophages dans la station RD.

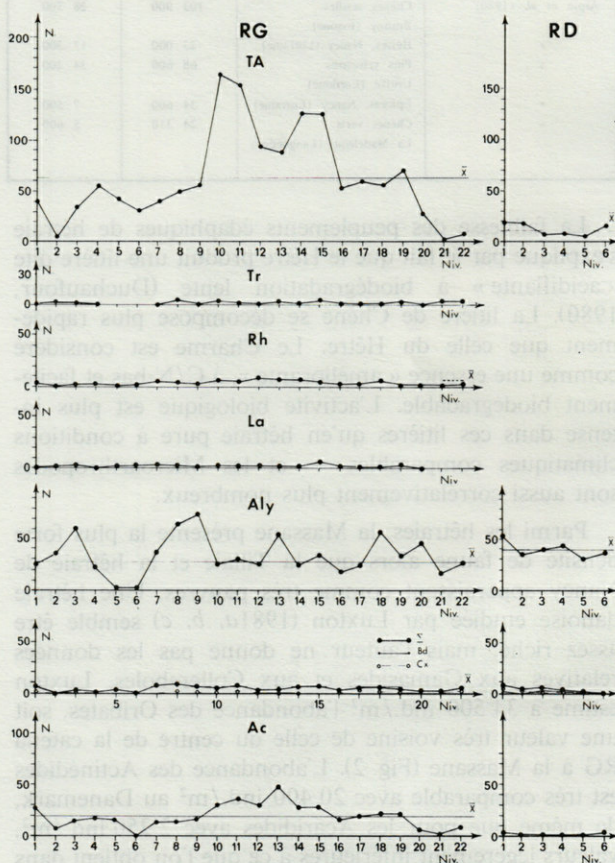


Fig. 3. — Abondances des Tarsonemida (Ta), des Thrombidions (Th), des Rhagidiidae (Rh), des Labidostommidae (La), des Alycines ou Endeostigmata (Aly), des Bdellidae et des Cunaxidae (Bd, Cx), et des Acarididae (Ac).

Densité of Tarsonemida (Ta), Trombididoidea (Tr), Rhagidiidae (Rh), Labidostommidae (La), Endeostigmata or Alycina (Aly), Bdellidae and Cunaxidae (Bd, Cx) and Acaridida (Ac).

Si l'on compare les 2 extrêmes, le mull équilibré du niveau 14 de la catena RG et le ranker dégradé de la parcelle RD (Tabl. IV : 14 RG/RD), les différences s'accroissent nettement, surtout par les décomposeurs stricts et les prédateurs. Ces derniers représentent près du quart de la biomasse totale au niveau 14 contre 8 % seulement dans la parcelle RD. En revanche, la proportion des décomposeurs diversifiés tend à augmenter pour représenter près de 80 % du peuplement total dans le ranker. Une étude taxonomique de ce groupement fonctionnel montrerait probablement un enrichissement progressif des espèces phytophages aux dépens des formes strictement détritiphages ou fungivores chez des groupes aux radiations écologiques les plus diversifiées, comme chez les Oribates ou les Collemboles. Les groupes taxonomiques plus restreints comme les Uropodides, n'ont pas ces potentialités et leur fréquence diminue dans les sols les plus pauvres.

Tabl. III. — Poids moyens individuels (P, poids frais en  $\mu\text{g}$ ) des différents groupes de Microarthropodes du sol de la Massane et nombre d'individus pesés (n).

Mean individual fresh weight (P,  $\mu\text{g}$ ) of the different groups of soil Microarthropods in the Massane forest, and number (n) of individuals weighed.

Groupe	P	n
Gamasides	58	718
Oribates	44,7	977
Acaridides	15	10
Tarsonemides	3	12
Alycines	11	34
Bdellidae	42	10
Cunaxidae	15	5
Tydeidae et Eupodidae	5	41
Raphygnathes	10	11
Rhagidiidae	20	12
Thrombidions	85	12
Labidostomes	95	13
Cryptognathidae	9	8
Actinedides divers	5	12
Collemboles	28,3	1012
Diploures	546	59
Protoures	251	12
Symphyles	330	14
Paupodes	300	26
Diplopodes et Chilopodes	586	12
Pseudoscorpions	323	30
Araignées	541	13

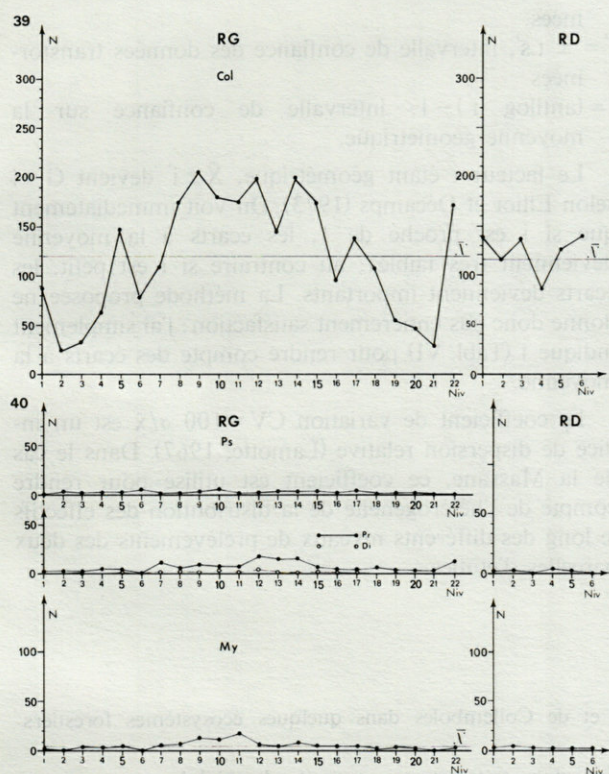


Fig. 4. — Abondances des Collemboles (Col), des Pseudoscorpions (Ps), des Protoures (Pr), des Diploures (Di) et des Myriapodes (My).

Abundances of the Collembola (Col), the Pseudoscorpiones (Ps), the Protura and the Diplura (Pr, Di) and the Myriapoda (My).

Les résultats de la Massane peuvent être comparés dans une certaine mesure aux observations effectuées dans la savane de Lamto en Côte d'Ivoire (Athias, 1975). La proportion des décomposeurs stricts et des prédateurs est d'autant plus élevée que l'humus est évolué et biologiquement actif. Au contraire, au fur et à

mesure de la dégradation du substrat, leur part diminue alors que la fréquence des phytophages augmente. On remarque à cet égard aussi bien à Lamto qu'à la Massane, une augmentation sensible du pourcentage des Symphyles et des Polyxénides dans les sols les plus dégradés. Au fur et à mesure de l'appauvrissement du milieu, ces phénomènes s'accompagnent d'une diminution sensible de la biomasse totale du peuplement qui signale une restriction des ressources disponibles, surtout pour les organismes non phytophages qui sont tributaires des sources d'énergie dérivées plus ou moins directement de la décomposition de la matière organique.

On peut estimer qu'un groupe d'organismes est d'autant plus sensible à l'activité biologique du sol que le rapport des biomasses du sol le plus riche au sol le plus pauvre est élevé. Les Uropodides se révèlent à cet égard comme le matériel le plus sensible; le rapport des biomasses 14 RG/RD atteint en effet 62 (Tabl. IV); c'est la valeur la plus élevée de tous les groupes recensés. D'autres animaux pourraient fournir d'intéressants indicateurs écologiques avec des rapports 14 RG/RD supérieurs à 20; c'est le cas des Protoures, des Acaridides, des Chilopodes et des Pseudoscorpions.

Tabl. IV. – Biomasse ( $\bar{B}$ , mg/m<sup>2</sup>) moyenne des Microarthropodes du sol dans les deux parcelles de la Massane (RG et RD) et au niveau 14 en RG (14 RG), pourcentage (F %) de la biomasse des groupements fonctionnels et rapport des biomasses RG/RD et 14 RG/RD.

1 : décomposeurs *sensu lato* à 70 % (détritivores, fungivores) et à tendance phytophage pour les 30 % restant; 2 : décomposeurs et fungivores stricts; 3 : groupe essentiellement phytophage comportant de 20 à 30 % de décomposeurs; 4 : prédateurs pour environ 50 % et décomposeurs *s.l.* pour le reste; 5 : groupes prédateurs à plus de 80 %.

Average biomasses ( $\bar{B}$ , mg/m<sup>2</sup>) of soil Microarthropods, gathered in functional groups, from the two studied plots (RG and RD) and the level n° 14 in the RG plot (14 RG), and ratio of the biomasses RG/RD and 14 RG/RD.

1 : decomposers *sensu lato* with 70 % of fungivores and detritivores, and 30 % of herbivores; 2 : mainly decomposers; 3 : mainly herbivores, with 20-30 % of decomposers; 4 : about 50 % predators and 50 % decomposers; 5 : group with more than 80 % of predators.

	RG		RD		14 RG		RG/RD	14RG/RD
	$\bar{B}$	%	$\bar{B}$	%	$\bar{B}$	%		
1 Oribates	943.6		837.6		1259.4		1.1	1.5
Collemboles	337.3		357.9		385.5		17.1	7.0
Protoures	137.3		8		56.0		0.9	1.1
Total Décomposeurs <i>s.l.</i>	1418.2	69.3	1203.5	79.4	1700.9	60.9	1.2	1.4
2 Diplopodes	62.6		22		63.9		2.8	2.9
Paupropodes	24.8		6.9		51.5		3.6	7.4
Acaridides	28.3		1.5		42.5		18.8	28.3
Total Décomposeurs stricts	115.7	5.6	30.4	2.0	157.9	5.6	3.8	5.2
3 Symphytes	38.6		49.5		74.7		0.7	1.5
Polyxénidies	2.5		28.3		0		0.1	0
Total Phytophages	41.1	2.0	77.8	5.0	74.7	2.6	0.5	0.9
4 Uropodides	9.1	0.4	0.4	0.03	24.7	0.8	22.7	61.7
Alycines	30.7		44.2		27.6		0.7	0.6
Tydeidae + Europodidae	40.2		38.0		89.7		1.1	2.3
Actinédidés divers	1.1		0.7		0.2		1.6	0.3
Raphygnates	0.2		0.12		0.2		1.7	1.6
Stigmeidae	0.03		0.17		0		0.2	0
Tarsonemidés	18.8		3.5		37.7		5.3	10.7
Total Prédateurs/décomposeurs	100.2	4.9	87.0	5.7	180.1	6.4	1.2	2.1
5 Gamasides	194		63.5		337		3.0	5.3
Bdélles + Cunaxes	15.5		10.6		21.6		1.5	2.0
Rhagididés	5.9		2.8		13.9		2.1	4.9
Thrombidions	6.5		1.3		7.7		5.0	5.9
Labidostomes	10.4		8.6		4.4		1.2	0.5
Diploures	42.0		13.7		68.25		3.1	4.9
Chilopodes	38.0		3.9		82.4		9.7	21.1
Pseudoscorpions	43.0		4.3		89.8		10.0	20.8
Araignées	15.6		6.8		50.7		2.3	7.4
Total Prédateurs stricts	370.9	18.1	115.5	7.6	675.7	24.2	3.2	5.8
$\bar{B}$ Totale (mg m <sup>-2</sup> )	2046.1	100.0	1514.2	100.0	2789.3	100.0	1.4	1.8

Tabl. V. – Quelques exemples de biomasses (mg/m<sup>2</sup>) d'Acariens et de Collemboles dans quelques écosystèmes forestiers tempérés (poids frais).

Some examples of Acari and Collembola biomasses (mg/m<sup>2</sup>) in various temperate forest ecosystems (fresh weight).

Auteurs	Lieu	Milieu	Gamasides	Oribates	Actinédidés + Tarsonemidés	Acaridides	Collemboles	Total
Huhta <i>et al.</i> (1975)	Harviala Finlande	Forêt d'épicéas	126	1667	72	8	121	1994
	Oulanka Finlande	»	98	1066	52	7	105	1328
Lebrun (1971)	Meerdael Belgique	Chênaie à charmes	1000	3630		230	1780	6640
	Hamme- Mille Belgique	Plantation de peupliers	380	2620		210	1580	4790

## 2. Abondance des Uropodides

### 2.1. Méthodes de calcul

Les moyennes  $\bar{x}$  de l'abondance des Uropodides et leurs écarts-type indiquent que la distribution des animaux est contagieuse (Tabl. VI) et qu'il convient de normaliser les données pour les analyses statistiques. On utilise généralement la transformation logarithmique  $X = \log(x + 1)$  (Cancela da Fonseca, 1965; Elliot et Décamps, 1973). Les intervalles de confiance se calculent classiquement, mais l'antilogarithme des résultats est toujours inférieur aux données originelles; la moyenne géométrique étant inférieure à la moyenne arithmétique et variant en outre d'une façon non linéaire en fonction du degré de contagion des animaux.

On a :

$\bar{X}$ ,  $\sigma'$  : moyenne et écart-type des données transformées.

$\bar{G} = (\text{antilog } \bar{X}) - 1$ , moyenne géométrique

$s' = \sigma' \sqrt{n-1}$ , erreur standard sur les données transformées.

$i' = \pm t.s'$ , intervalle de confiance des données transformées

$i = (\text{antilog } i') - 1$ , intervalle de confiance sur la moyenne géométrique.

Le facteur  $i$  étant géométrique,  $\bar{X} \pm i'$  devient  $\bar{G} \times i$  selon Elliot et Décamps (1973). On voit immédiatement que si  $i$  est proche de 1, les écarts à la moyenne deviennent très faibles; au contraire si  $i$  est petit, les écarts deviennent importants. La méthode proposée ne donne donc pas entièrement satisfaction; j'ai simplement indiqué  $i$  (Tabl. VI) pour rendre compte des écarts à la moyenne.

Le coefficient de variation  $CV = 100 \sigma/\bar{x}$  est un indice de dispersion relative (Lamotte, 1967). Dans le cas de la Massane, ce coefficient est utilisé pour rendre compte de l'hétérogénéité de la distribution des effectifs le long des différents niveaux de prélèvements des deux parcelles d'études.



## 2.2. Résultats

Les coefficients de variation CV les plus élevés, c'est-à-dire les distributions les plus hétérogènes, s'observent aux niveaux de forte pente (niveaux 1 à 4 et 17 à 20 dans la catena RG), les niveaux 2, 19 et 20 ayant des valeurs particulièrement importantes (Tabl. VI). Dans les zones les plus riches en litière au contraire, les CV sont plus faibles et voisins de 100 %. On remarque que les zones où la faune est la plus abondante sont aussi celles où la distribution des animaux est la plus homogène. En effet, dans ces zones, la litière est épaisse (Fig. 1), les ressources sont abondantes et régulièrement distribuées. Dans les zones les plus pauvres au contraire, les animaux se concentrent dans les microbiotopes les moins défavorables et la distribution des animaux est très contagieuse. C'est notamment le cas dans le ranker dégradé de la parcelle RD (Tabl. VI).

Dans la hêtraie de la Tillaie, qui a été étudiée par ailleurs (Athias-Binche, 1977), la litière de Hêtre est

Tabl. VI. — Moyenne des effectifs des Uropodides (nombre d'individus/100 cm<sup>2</sup>) à chaque niveau (Niv) dans les parcelles RG et RD.  $\bar{x}$  : moyenne arithmétique;  $\sigma$  : écart-type;  $\bar{G}$  : moyenne géométrique,  $\sigma'$  : antilog - 1 de l'écart-type;  $i$  : intervalle de confiance sur  $\bar{G}$  pour  $t$  au seuil de 95 %;  $n$  : nombre de prélèvements; CV : coefficient de variation (%).

RG plot. Average number of Uropodina (individuals/100 cm<sup>2</sup>) at each sampled level (Niv) in RG and RD plots.

$\bar{x}$  : arithmetic mean;  $\sigma$  : standard deviation;  $\bar{G}$  : geometric mean;  $\sigma'$  : geometric standard deviation;  $i$  : confidence interval on geometric mean;  $n$  : sample number; CV : coefficient of variation.

	Niv.	$\bar{x}$	$\sigma$	$\bar{G}$	$\sigma'$	$i$	$n$	CV
RG	1	3.009	6.89	.9931	1.805	.517	27	228.9
	2	0.462	1.898	.16	.651	.218	27	410.8
	3	1.433	3.154	.542	1.253	.397	41	220.1
	4	2.258	5.692	.819	1.546	.934	31	252.1
	5	11.704	13.015	4.552	3.247	.928	28	111.2
	6	2.976	4.198	1.311	1.784	.613	21	141.1
	7	3.863	4.751	1.992	1.713	1.021	11	122.9
	8	9.58	12.973	4.046	2.635	.894	19	135.4
	9	9.230	9.555	5.452	1.796	.910	15	103.3
	10	13.637	13.754	8.029	1.981	.692	20	100.8
	11	8.34	8.911	4.181	2.342	.665	25	106.8
	12	11.086	14.922	6.801	1.564	.442	29	135.2
	13	6.999	7.919	3.256	2.195	.477	35	113.1
	14	15.158	13.997	9.091	1.975	.408	40	92.2
	15	11.625	11.472	6.640	2.053	.663	22	98.6
	16	3.547	4.757	1.5885	1.893	.601	23	134.1
	17	6.166	14.933	.944	1.69	.761	15	242.1
	18	1.762	4.41	.523	1.298	.302	39	250.
	19	2.482	8.841	.425	1.523	.344	42	356.2
	20	0.909	3.127	.234	.97	.264	33	344.
	21	0	-	-	-	-	31	-
	22	8.171	17.726	1.701	3.1	1.010	19	216.9
RD	1	.086	.650	.031	.262	.062	58	754.9
	2	.4	1.685	.127	.161	.046	50	421.3
	3	.486	2.362	.126	.659	.146	54	485.9
	4	.477	2.19	.139	.651	.058	55	459.1
	5	.555	1.806	.197	.750	.149	63	325.1
	6	.714	2.289	.222	.866	.168	63	320.6

régulièrement distribuée sur toute la parcelle d'étude; corrélativement, le coefficient de variation est très faible (35,6 %) et le peuplement est très peu contagieux. Ces résultats montrent que le degré d'agrégation d'un peuplement est principalement lié aux conditions de milieu et qu'il faut en tenir compte lors d'une analyse de la distribution spatiale d'une population : les causes d'agrégation d'origine extrinsèque se superposant dans l'agrégation éthologique spécifique. Les indices d'agrégation généralement utilisés (Cancela da Fonseca, 1966) ne sont écologiquement significatifs que dans des conditions de milieu très homogènes.

Les densités des Uropodides sont d'autant plus élevées que les quantités de litière sont importantes : le centre de la parcelle RG est beaucoup plus peuplé que les pentes des extrémités de la catena (Tabl. VI). Le niveau 14, le plus riche en litière et le plus arboré de la parcelle, est aussi le niveau le plus richement peuplé en Uropodides. Les arbres constituent un obstacle à l'exportation de la litière par le ruissellement et surtout le vent (Athias-Binche, 1981/82b). De la même manière, les niveaux 15 et 16 sont situés sur une pente assez forte, mais la présence d'arbres limite le colluvionnement et l'action du vent. Sur le haut de la pente (niveaux 2 à 4), la présence de rochers contribue à l'hétérogénéité du peuplement et à sa pauvreté en dépit d'une litière relativement épaisse.

Avec une moyenne de 600 individus/m<sup>2</sup> et 1 500 ind./m<sup>2</sup> au maximum au niveau 14, les abondances des Uropodides de la Massane sont relativement faibles comparées aux quelques résultats disponibles dans la littérature (Tabl. VII). Les données oscillent entre 2 à 5 000 ind./m<sup>2</sup> dans les écosystèmes forestiers tempérés et peuvent atteindre 9 000 individus comme à Meerdael.

La parcelle de la rive droite, très pauvre en litière, se caractérise aussi par de très faibles abondances avec 45 animaux au m<sup>2</sup> en moyenne et 72 individus au maximum pour le niveau 6 (Tabl. VI). Les coefficients de variation sont très élevés, ce qui traduit la dispersion des animaux qui est due à la rareté des ressources disponibles.

Dans la hêtraie pure de la Tillaie où la litière est abondante, homogène et pérenne, on compte 3 200 Uropodides par m<sup>2</sup>, soit une valeur bien supérieure à celle de la Massane, même dans les zones les plus favorables. Dans la chênaie à Charmes de Meerdael, où la litière se décompose plus rapidement que dans les hêtraies, la densité des Uropodides est particulièrement élevée. Les causes de ces phénomènes seront analysées dans la suite de ce travail.

## 3. Distribution verticale des Uropodides, effets des facteurs du milieu

### 3.1. Catena de la rive gauche (RG)

A la Massane, les Uropodides colonisent assez peu la litière (Fig. 5), même dans les zones les plus riches en litière, la fréquence des animaux y dépasse rarement

Tabl. VII. — Abondance ( $N/m^2$ ) des Uropodides du sol de plusieurs écosystèmes. Profondeur : profondeur des relevés en cm ; Extraction : T : Berlese-Tullgren ; HG : haut-gradient.

*Uropodid mite abundances ( $N/m^2$ ) in the soil of various ecosystems. Profondeur : sample depth (cm); Extraction : T : Berlese-Tullgren funnel; HG : high gradient method.*

Auteurs	Lieu	Milieu	Climat	Profondeur	Extracteur	Effectifs
Adams (1971)	Akarawa Nouvelle-Zélande	prairie pâturée	tempéré chaud	18	T	≠ 498
Athias (1975)	Lamto, Côte d'Ivoire	savane brûlée savane non brûlée	tropical humide "	40 "	T "	550 1100
Athias-Binche (1978)	Fontainebleau, France	hêtraie	tempéré	6	HG	3270
Athias-Binche (1981a)	Meerdael, Belgique	chênaie à charmes	océanique	10	T	9200
Athias-Binche (1981c)	Brunoy, France	charme	tempéré	8,5	T	4760
Block (1965)	Westmorland Grande-Bretagne	prairie sur calcaire lande à callune lande à <i>Juncus</i> prairie sur alluvions	subarctique	3	HG	≥ 3980 ≥ 350 ≥ 210 ≥ 2850
Block (1966)	"	lande à Callune tourbière touffes fixées à <i>Eriophorum vaginatum</i> sol nu humide à <i>E. angustifolium</i>	"	"	"	≥ 400 ≥ 200 ≥ 1870 0
Chiba <i>et al.</i> (1975)	Pasoh, Malaisie	forêt tropicale de plaine	tropical humide	15	T	370
Garay (1981)	Foljuif, France	chênaie à charmes chênaie à pins	tempéré	5	HG	2600 5170
Gifford (1963) <i>in</i> Usher (1971)	Ecosse, Grande-Bretagne	bois de pins lande à <i>Molinia</i>	tempéré froid	-6	T	≠ 3130 1180
Haarløv (1960)	Jaegesborg, Danemark	prairie taillés à sapins et aubépine	tempéré froid	5-6		1190 2000
Howard (1975)	Victoria, Australie	hêtraie à <i>Notofagus</i>	tempéré chaud et humide	litière	T	1800
Lebrun (1971)	Moyenne Belgique	chênaie à charmes prairie de fauche (mulch) plantation de peupliers sur mousses	océanique		T	9300 28800 190
McBrayer & Reichle (1971)	Oak-Ridge, Tennessee	bois de tulipier et pin sur mull	tempéré	15		≠ 470
Persson & Lohm (1977)	Uppsala, Suède	prairie en friche sur sol tourbeux	tempéré froid	26	HG	160
Schatz (1981)	Tyrol, Autriche	prairie subalpine	subalpin		T	127
Usher (1971)	Ecosse, Grande-Bretagne	bois de <i>Pinus silvestris</i> sur podzol	océanique	3	HG	4880
Wood (1967)	Yorkshire, Grande-Bretagne	lichen sur rocher (L) mousses sur rocher (G) protorendzine sous mousses (M) sol squelettique sous mousses (I) protorendzine (II) prairie à <i>Sesleria</i> sur mull-rendzine (III) sol marneux (P) prairie sur sol brun lessivé (IV) prairie à <i>Nardus stricta</i> sur sol brun argileux (V) prairie à <i>N. stricta</i> sur podzol (VI)	océanique	12	T " " " " " " " " " " "	0 0 0 0 0 0 ≠ 4500 0 ≠ 1350 ≠ 3750 ≠ 25750
Weiss-Fogh (1947/48)	Femmeløller, Danemark	prairie sur sol hydro- morphe à <i>Carex</i>	tempéré froid	5	T	667

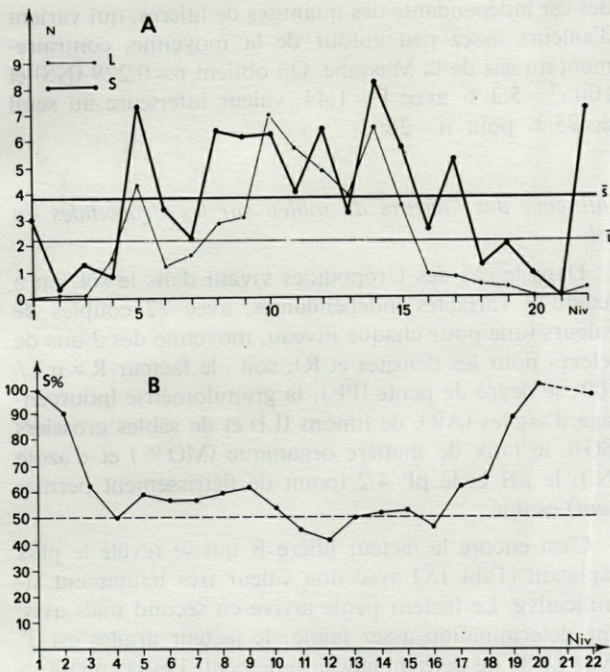


Fig. 5. — Parcelle RG. A. Abondance des Uropodides ( $N/10^2/m^2$ ) récoltés dans la litière (L) et dans le sol (S); B. Fréquence (S %) des Uropodides récoltés dans le sol.

RG plot. A. Uropodid mite numbers ( $N/10^2/m^2$ ) collected in the litter layer (L) and in the soil (S); B. Percentages (S %) of Uropodina collected in soil layer.

50 % du peuplement total. Cette observation confirme d'autres résultats (Athias, 1975) qui indiquent que la distribution des Microarthropodes du sol, et des Uropodides en particulier, est d'autant plus profonde que le milieu est pauvre, ce qui signale un déficit des échanges au niveau de l'interface litière/sol.

On a retenu 4 facteurs pour analyser leur influence sur l'abondance des Uropodides vivant dans la litière. Il s'agit des quantités de litière (L, moyenne annuelle des 2 ans de relevés pour chacun des 22 niveaux de référence, soit 44 couples de valeurs), du pourcentage de présence de la litière (q %), du rapport  $R = L \cdot q / 100$  (Athias-Binche, 1981/82b) et du pourcentage de présence d'une couche de fermentation, CF).

Pour étudier la dépendance des effectifs vis-à-vis de ces 4 facteurs, on a utilisé le coefficient de corrélation de Bravais-Pearson,  $r = \frac{\sum (x - \bar{x})(y - \bar{y})}{n \sigma_x \sigma_y}$ . On peut montrer que  $100 r^2$ , le coefficient de détermination, rend compte du pourcentage de la variance due à la dépendance de y vis-à-vis de x, la variable indépendante. Complémentairement,  $100(1 - r^2)$ , le pourcentage d'indétermination ou de dispersion, rend compte du pourcentage de la variance inexpliquée, aléatoire, fortuite (Ostle, 1972; Daget, 1976; Legendre et Legendre, 1979a). Un coefficient de détermination élevé traduit une forte liaison des y aux x, une faible dispersion et autorise généralement un ajustement linéaire pour des données normalement distribuées.

Les coefficients de corrélation sont testés grâce à des

tables indiquant les limites de r significativement différent de zéro pour n, le nombre de paires de données. Les  $y_i$  correspondent ici aux moyennes des effectifs des Uropodides à chaque niveau (données transformées) et les  $x_i$  respectivement aux moyennes transformées des valeurs des 4 facteurs envisagés.

Les résultats (Tabl. VIII) indiquent que c'est le facteur R qui présente la détermination maximale avec 76,6 % de la variance expliquée. C'est un résultat prévisible car R synthétise L et q %. C'est donc la droite de régression de y en  $x = R$  qui sera plus particulièrement étudiée (il est inutile de calculer un coefficient de corrélation multiple de y en L, q, R et CF car les variables explicatives sont liées par une corrélation très élevée, ce qui introduirait des redondances). Le facteur couche de fermentation, CF, est notamment très lié à L, avec une détermination de 91 % (Tabl. IXB).

Tabl. VIII. — Station RG. A) Coefficient de corrélation r, coefficient de détermination  $100 r^2$  et d'indétermination  $100(1 - r^2)$  de  $y = N$ , l'effectif des Uropodides de la litière en fonction de x, les facteurs litière, respectivement L, les quantités de litière, q, les pourcentages de présence de litière, R, le rapport  $Lq/100$  et CF, les pourcentages de présence d'une couche de fermentation. B) Mêmes calculs entre  $\bar{q}$  (moyenne 1975-1977) et  $\bar{CF}$  en fonction de L.

S: °°, r significativement différent de 0 au seuil de 99 %; n: nombre de paires de valeurs.

RG plot. A) Correlation coefficient r, coefficient of determination  $100 r^2$ , and non-determination coefficient  $100(1 - r^2)$  between  $y = N$ , the Uropodid number in the litter layer and the factors x, respectively L, litter quantities, q: percentages of occurrence of litter in samples, R, the ratio  $qL/100$  and CF, percentages of occurrence of fermentation layer in the litter. B) Same coefficients between  $\bar{q}$  and  $\bar{CF}$  (average 1975-1977) and L.

S: °°, r significant at the 99 % level; n: number of paired values.

	Années	y	x	r	S	$100r^2$ $100(1-r^2)$		n
A)	1975+76+77	N1,N2	L1,L2	0,871	°°	75.8	24.1	44
	"	"	q1,q2	0,859	°°	70.4	29.5	44
	"	"	R1,R2	0,875	°°	76.6	31.3	44
	"	"	CF1,CF2	0,825	°°	68.2	31.3	44
B)	1975-77	$\bar{q}$	$\bar{L}$	0,781	°°	60.9	39.0	22
	"	$\bar{CF}$	$\bar{L}$	0,954	°°	91.0	8.9	22

La droite de régression a la forme  $y = 0,026x - 0,016$ . Les limites de sécurité de r sont respectivement 0,69 et 0,94 pour t à n-1 degré de liberté (r normalisé par la transformation  $z = 1/2 \ln(1 + r/1 - r)$  (Lamotte, 1967).

Le pourcentage de la variance représenté par le coefficient de détermination peut être testé par un test F lu dans la table de SNEDECOR au niveau  $N_1 = 1$  et  $N_2 = n - 2$ . Pour une seule variable descriptive x, la formule générale devient  $F = r^2(n - 2)/(1 - r^2)$  (Daget,

1976). On a ici  $F = 135,8$ , soit une valeur très supérieure au seuil de 99 % ; la variance expliquée étant beaucoup plus grande que l'indétermination.

Les écarts à la linéarité des  $y_j$  peuvent s'étudier par une méthode assez complexe dérivée de l'analyse de variance (Ostle, 1972 ; Berthet, 1973), soit par un test de  $\chi^2$ , plus rapide et sans doute plus robuste.

Pour la méthode des carrés moyens, on calcule les données suivantes :

$$\begin{aligned} n &= 22 & \Sigma y &= 11,69 & (4) \\ \Sigma x &= 418,08 & (1) \quad \bar{y} &= 0,265 & (5) \\ \bar{x} &= 9,5 & \Sigma y^2 &= 5,61 & (6) \\ \Sigma x^2 &= 6\,763,36 & (2) \\ \Sigma xy &= 184,305 & (3) \end{aligned}$$

$$(x - \bar{x})(y - \bar{y}) = \frac{\Sigma xy - (\Sigma x)(\Sigma y)/n}{X^2 - (\Sigma x)^2/n} = 0,0262 \quad (8)$$

$$(y - \bar{y})^2 = \Sigma - (\Sigma y)^2/n = 2,51 \quad (9)$$

Sources de variation	Sommes des carrés des écarts	nb de d.l.	Carrés moyens
Régression (factorielle)	(7) 3,1	1	3,1
Écarts à la linéarité	a (8) = 0,00068 (10)	1	0,00068 (10)
Résiduelle (fortuite)	(9) · (10) = 2,509	n-2 = 20	0,0597
Total	5,61	22	

La régression factorielle  $F = \text{régression}/\text{résiduelle} = 51,92$  est significative à plus de 99 % sur la table de SNEDECOR ; la variation des effectifs est donc très liée au facteur R. Les écarts à la linéarité ne sont pas significatifs ;  $F = \text{écarts}/\text{résiduelle} = 0,0114$ , soit une très faible valeur.

Le choix de l'ajustement linéaire peut se tester par un  $\chi^2$  qui compare la droite théorique calculée plus haut aux :  $y_j$  observés ;  $\chi^2 = (y_j - y_{th})^2/y_{th} = 2,256$ , soit une valeur bien inférieure au seuil de 99 % pour  $n-1$  degrés de liberté. L'ajustement linéaire est donc satisfaisant en coordonnées logarithmiques.

On pourrait utiliser d'autres méthodes plus ou moins complexes, mais elles se révèlent trop lourdes pour la signification que l'on pourrait en retirer. On a montré que le simple usage du coefficient de détermination donne rapidement des informations instructives. L'ajustement linéaire est à manier avec précaution, notamment pour les extrapolations effectuées au-delà des  $x_i$  observés : il n'est pas prouvé que l'effectif des Uropodides augmente indéfiniment avec l'accroissement des quantités de litière et qu'il doit exister un seuil de capacité maximale du milieu.

La stabilité du système litière est précaire à la Massane : il suffit d'une année particulièrement venteuse pour que la litière soit exportée par le vent (Athias-Binche, 1981/82b) et la recolonisation de la nouvelle litière peut demander un certain temps en fonction de la reconstitution de la couche de fermentation. C'est cette instabilité de la litière qui conditionne lourdement la densité des Uropodides. A la Tillaie par exemple, où la litière est abondante et pérenne, la densité des Uropodi-

des est indépendante des quantités de litières, qui varient d'ailleurs assez peu autour de la moyenne, contrairement au cas de la Massane. On obtient  $r = 0,229$  (NS) et  $100 r^2 = 5,3\%$  avec  $F = 1,44$ , valeur inférieure au seuil de 95 % pour  $n = 28$ .

#### *Influence des facteurs du milieu sur les Uropodides du sol.*

Dans le cas des Uropodides vivant dans le sol, on a retenu 9 variables indépendantes, avec 22 couples de valeurs (une pour chaque niveau, moyenne des 2 ans de relevés pour les densités et R) ; soit : le facteur  $R = q.L/100$  ; le degré de pente (PE) ; la granulométrie (pourcentage d'argiles (AR), de limons (LI) et de sables grossiers (SG)), le taux de matière organique (MO %) et d'azote (Ni) ; le pH et le pF 4,2 (point de flétrissement permanent) estimé.

C'est encore le facteur litière R qui se révèle le plus explicatif (Tabl. IX) avec une valeur très hautement significative. Le facteur pente arrive en second mais avec une détermination assez faible ; le facteur argiles est 3<sup>e</sup> avec 17 % de détermination seulement. Les corrélations diminuent ensuite rapidement autour de 10 %.

Le peuplement humicole est donc très dépendant aussi de la litière qui constitue la principale source d'énergie du sous-système sol. On aurait pu penser que les taux de matière organique ou d'azote et le C/N auraient plus d'influence. En fait ces caractères n'interviennent qu'après les facteurs granulométriques, dont les argiles apparaissent comme le plus explicatif. Les argiles constituent une fraction fine facilement exportée par le ruissellement et qui joue un rôle important pour la fixation de la matière organique du sol. La liaison des facteurs R/AR est très explicative avec un coefficient de détermination de 31 %. L'un comme l'autre ces 2 facteurs reflètent la richesse du milieu : leurs valeurs sont maximales dans les zones de pente faible et diminuent avec le degré de pente et l'érosion du substrat. Les niveaux riches en litière présentent en même temps un humus coprogène riche en fractions fines. Au contraire, le sol est beaucoup plus sableux sur les pentes érodées exposées au vent (Athias-Binche, 1981/82b).

Les facteurs pF et pH n'ont pas d'influence marquante sur les effectifs. Les corrélations entre la pente et les autres facteurs considérés sont faibles (Tabl. VIII B). Ceci vient notamment du fait que, bien que le niveau 22 au bord du ruisseau soit plat, les sables grossiers dominent et les taux de matière organique et les quantités de litière sont faibles. En outre, d'autres niveaux ont une pente prononcée, mais leur végétation arborée dense limite l'érosion et la perte en éléments fins (cas des niveaux 15 et 16). Les arbres se comportent aussi comme des pièges à brindilles qui retiennent la litière le long des pentes. Toutes ces particularités contribuent à diminuer les corrélations entre le facteur pente et les autres facteurs, le rapport R en particulier.

Les effectifs des Uropodides étant liés au facteur R et à la pente, on peut rechercher la corrélation tridimen-

tionnelle avec  $z$  l'effectif,  $x$  le rapport  $R$  et  $y$ , la pente, étant entendu que  $x$  et  $y$  sont liés par une faible corrélation.

Le carré du coefficient de corrélation à 3 variables a la forme :

$$r^2 = a_1 \frac{\sum (z - \bar{z})(x - \bar{x}) + a_2 \sum (z - \bar{z})(y - \bar{y})}{\sum (z - \bar{z})^2}$$

où  $a_1$  et  $a_2$  sont les coefficients de régression (Daget, 1976); On obtient  $r_{z/xy}^2 = 0,768$ , soit 76% de variance expliquée et  $r_{z/xy} = 0,8763$ . La somme des corrélations simples  $r_{z/R}^2$  et  $r_{z/PE}^2$  atteint 98,29, soit un pourcentage

légèrement supérieur à  $100 r_{z/xy}^2$ , ce qui indique que  $R$  et  $PE$  ne sont pas rigoureusement indépendants (Tabl. VIII B).

Le gain d'information apporté par la corrélation multiple sur le coefficient simple  $r_{y/x}$  est de  $76,77 - 71,82 = 4,95\%$  soit environ 5% de gain sur la variance expliquée. Ce gain peut être vérifié par un test (Daget, 1976) de la forme  $F = (r_{z/xy}^2 - r_{y/x}^2) (h - k - 2) / (1 - r_{z/xy}^2)$ , où  $n$  est le nombre de triplets de valeurs et  $k$ , le nombre de variables supplémentaires introduites, ici le facteur  $PE$  ( $z$ ), donc  $k = 1$ . Soit  $F = 4,07$ ; avec  $N_1 = 1$  et  $n_2 = 22 - 1 - 2 = 19$ ;  $F$  n'est significatif qu'à 90%; le

Tabl. IX. - A) parcelle RG. Coefficients de corrélation de l'effectif  $y = N$  des Uropodides récoltés dans le sol en fonction des facteurs du milieu  $x$ , respectivement  $R$ ,  $PE$ ,  $AR$ ,  $SG$ ,  $LI$ ;  $MO$ ;  $pH$ ;  $pF$ ;  $NI$  et  $C/N$  (classés par corrélations décroissantes). B) Parcelle RG. Corrélation inter-facteurs. C) Parcelle RD. Corrélation entre l'effectif des Uropodides de la litière et le facteur litière  $R$ . D) Parcelle RD. Corrélations entre l'effectif des Uropodides du sol et les facteurs  $x$ , respectivement  $LI$ ,  $MO$ ,  $NI$ ,  $SG$ ,  $R$ ,  $AR$  et  $pH$ . E) Parcelles RG et RD. Corrélation entre la somme des effectifs,  $y = N_{RG} + N_{RD}$  et le facteur litière  $x = R_{RG} + R_{RD}$  pour le total  $n$  des 28 niveaux prospectés (22 en RG et 6 en RD).  $r$ : coefficient de corrélation;  $S$ : -,  $r$  non significatif, °,  $r$  significatif à 95% et °°,  $r$  significatif à 99%;  $100 r^2$ : coefficient de détermination;  $100(1-r^2)$ : indétermination;  $n$ : nombre de couples de valeurs;  $F$ : test sur le coefficient de détermination;  $F'$ : -, détermination non significative, °, significative à 95% et °°, significative à 99%;  $EQ$ : équation de régression pour  $r$  et  $100 r^2$  significatifs.

A) RG plot. Correlation coefficients between soil living Uropodina number,  $y = N$  and environmental factors  $x$ , respectively  $R$ ,  $PE$ ,  $AR$ ,  $SG$ ,  $LI$ ,  $MO$ ,  $pH$ ,  $pF$ ,  $NI$  and  $C/N$  (listed in decreasing correlations). B) RG plot. Correlation coefficients between environmental factors. C) RD plot. Correlations between the number of Uropodina collected in soil  $y = N$  and the litter factor  $R$ . D) RD plot. Correlation between soil living Uropodina  $N$ , and environmental factors,  $x$ , respectively  $LI$ ,  $MO$ ,  $NI$ ,  $SG$ ,  $R$ ,  $AR$  and  $pH$ . E) RG and RD plots. Correlation coefficients between total number of soil living Uropodina,  $y = N_{RG} + N_{RD}$ , and litter factor,  $x = R_{RG} + R_{RD}$ , in the 28 studied levels (resp. 22 in RG and 6 in RD).  $r$ : coefficient correlation;  $100 r^2$ : coefficient of determination;  $100(1-r^2)$ : non-determination;  $S$ : test on  $r$ , -, non significant, °, significant at the 95% level and °° significant at the 99% level;  $F$ : F-test on  $100 r^2$ ;  $F'$ : -  $F$  non significant, °, significant at the 95% level and °°, significant at the 99% level;  $n$ : number of paired values;  $EQ$ : regression equation calculated for significant values of  $r$  and  $100 r^2$ .

	y	x	r	S	100r <sup>2</sup>	100(1-r <sup>2</sup> )	n	F	F'	EQ
A)	N	$\bar{R}$	0,847	°°	71.8	28.1	22	50.98	°°	$y = 0,022x + 0,147$ $y = -0,022x + 0,675$
	N	PE	0,517	°	31.0	68.9	22	9.00	°	
	N	AR	0,410	-	16.8	83.1	22	4.06	-	
	N	SG	0,317	-	10.0	89.9	22	2.24	-	
	N	LI	0,293	-	8.6	91.4	22	1.88	-	
	N	MO	0,252	-	6.4	93.6	22	1.36	-	
	N	pH	0,234	-	5.5	94.4	22	1.16	-	
	N	pF	0,186	-	3.4	96.5	11	0.32	-	
	N	NI	0,180	-	3.2	96.7	22	0.67	-	
N	C/N	0,040	-	0.1	99.9	22	0.09	-		
B)	$\bar{R}$	AR	0,557	°°	31.0	68.9	22	9.00	°	$y = 0,968x - 6,64$ $y = -0,401x + 17,2$
	MO	PE	-0,510	°	26.0	73.9	22	7.04	°	
	R	PE	-0,362	-	13.1	86.9	22	3.01	-	
	AR	PE	-0,284	-	8.0	91.9	22	1.75	-	
C)	$\bar{N}$	$\bar{R}$	0,612	-	37.5	62.4	6	2.4	-	
D)	N	LI	0,662	-	43.8	56.1	6	3.12	-	
	N	MO	0,433	-	18.7	81.2	6	0.92	-	
	N	NI	0,250	-	6.2	93.7	6	0.26	-	
	N	SG	0,185	-	3.4	96.5	6	0.14	-	
	N	R	0,167	-	2.8	97.2	6	0.09	-	
	N	AR	0,092	-	0.8	99.1	6	0.03	-	
	N	pH	0,040	-	0.1	99.8	6	0.006	-	
E)	$N_{RG} + N_{RD}$	$R_{RG} + R_{RD}$	0,873	°°	76.2	23.7	28	85.5	°°	$y = 0,023x + 0,112$

gain de variance expliquée est donc minime. A cause des particularités expliquées plus haut, la pente n'explique pas directement la variation des effectifs. L'équation de régression à la forme  $z = 0,0202x - 0,103y + 0,311$ , c'est-à-dire que le facteur litière R influence 2 fois plus les effectifs des Uropodides que la topographie.

Cette dernière analyse montre que, comme pour le peuplement litiéricole, le facteur litière est très instable à la Massane et influence fortement le peuplement du sous-système-sol. Dans d'autres écosystèmes forestiers où la litière est permanente, comme à la Tillaie, ce sont d'autres facteurs qui sont démasqués, comme le C/N ou, dans certains cas, l'humidité du sol.

### 3.2. Station RD de la rive droite

La litière très pauvre de la station de la rive droite est très faiblement peuplée (Fig. 6). Les densités sont assez minimales dans le sol et varient relativement peu autour de la moyenne contrairement au cas de la parcelle RG, où les conditions sont plus variées. On compte en moyenne 5,8 ind./m<sup>2</sup> dans la litière et 39,4 dans le sol.

La litière étant peu peuplée et pauvre, le coefficient de corrélation des effectifs en fonction du facteur litière R est faible (Tabl. IX).

En ce qui concerne les facteurs édaphiques, 7 variables ont été envisagées (LI, AR, SG, MO, NI, et pH). La pente et l'humidité du sol étant homogènes, ces facteurs n'ont pas été retenus pour la station RD.

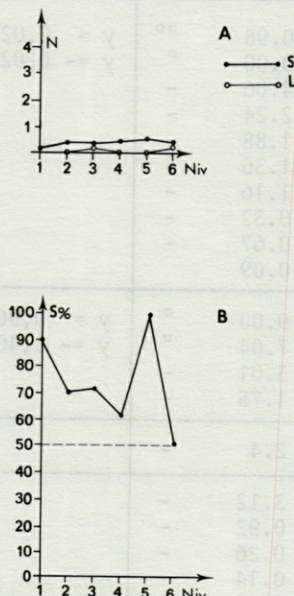


Fig. 6. — Parcelle RD. A. Effectif des Uropodides ( $N/10^2/m^2$ ) dans la litière (L) et dans le sol (S); B. fréquence (S %) des Uropodides dans le sol (S %).

RD plot. A, Uropodid mite numbers ( $N/10^2/m^2$ ) in the litter (L) and in the soil (S); B, percentage (S %) of Uropodid mites living in the soil layer.

Ce sont les variables granulométriques (LI, AR, SG) qui se révèlent les plus significatives; elles sont sans doute explicatives du degré d'érosion du sol. Les corrélations sont toutefois faibles du fait que la station est homogène et ne présente pas de gradient prononcé comme dans la parcelle RG.

La station de la rive droite se comporte dans son ensemble comme les niveaux les plus dégradés du bas de la catena RG. Si l'on groupe les données des 2 parcelles ( $n_{RG} + n_{RD}$  en fonction de  $R_{RG} + R_{RD}$ ), le coefficient de détermination est légèrement supérieur à celui obtenu dans la parcelle RG seule (Tabl. IX). La droite de régression ( $y = 0,023x + 0,211$ ) a une pente légèrement plus accentuée que précédemment (Tabl. X).

### 3.3. Comparaisons de la distribution verticale des Uropodides dans divers écosystèmes forestiers

Il est préférable d'utiliser les pourcentages des effectifs dans chaque strate plutôt que les densités absolues pour comparer des distributions en profondeur. Pour la Massane, ces pourcentages ont été effectués sur la somme des effectifs des prélèvements quantitatifs et des prélèvements semi-quantitatifs (Athias-Binche, 1981/82b) afin d'augmenter la taille de l'échantillon.

Dans la station RG (Fig. 6), on compte 65 % du peuplement dans le sol aux niveaux de pente forte et pauvres en litière (niveaux 1 à 3 et 17 à 20) et au niveau 22. Il y a une zone intermédiaire (5 à 9) où le sol abrite environ 60 % de la faune, enfin aux endroits plus riches en litière, les valeurs oscillent entre 45 et 52 %. La litière est donc relativement peu peuplée. Dans la parcelle de la rive droite, 60 % du peuplement s'observent dans le sol, sauf au niveau 6 qui est le plus peuplé.

D'une façon générale, plus le peuplement est abondant, et donc le milieu favorable, plus la répartition de la faune est superficielle. Ce phénomène est lié à la présence de la litière, mais surtout à son activité biologique. Dans les écosystèmes forestiers où la litière est plus riche et plus stable qu'à la Massane, la proportion des Uropodides dans la litière atteint généralement 80 % au moins (Tabl. X). Les résultats de Van der Drift (1951) et des données de la Tillaie précisent que c'est la couche de fermentation, ou de fragmentation — la strate où les processus de décomposition sont les plus actifs — qui est la plus peuplée par les Uropodides. L'abondance diminue brusquement dès l'horizon H1 qui est pourtant encore riche en matière organique; les horizons inférieurs sont très pauvres en faune.

Les résultats de la peuplraie étudiée par Lebrun, (1971) semblent contradictoires. En fait, le sol est recouvert par un tapis de Mousses et la litière déposée en automne disparaît presque entièrement dès l'été suivant. Les Uropodides sont généralement peu abondants dans les Mousses, milieu pauvre en matière organique en décomposition. Le cas de Brunoy (Athias-Binche, 1981c) est aussi particulier: les feuilles tombées sont partiellement interceptées avant leur arrivée au sol par un tapis de Lierre; la majorité du peuplement est donc humicole.

Tabl. X. — Abondance relative (%) des Uropodides dans différentes strates édaphiques de quelques écosystèmes forestiers d'Europe tempérée. L1, L2, F : respectivement litière de l'année, strate intermédiaire et couche de fermentation; H : humus superficiel très riche en matière organique; A1 : humus profond et sol essentiellement minéral.

Percentage (%) of Uropodid mites number in different soil layers in various european temperate forest ecosystems.

L1, L2, F : resp. fresh litter, middle layer and fermentation layer; H : upper humus layer with high content of organic matter; A1 : deeper humus layer and mineral soil.

Auteurs	Lieux	Biotopes	L <sub>1</sub>	L <sub>2</sub>	F	Total litière	H <sub>1</sub>	A <sub>1</sub>	Total sol
Athias-Binche (1978)	La Tillaie (F.)	hêtraie pure		26,8	56,8	83,6	12,1	4,1	16,2
Athias-Binche (1981a)	Louvain (B.)	chênaie à charmes				81,1			18,9
Athias-Binche (1981c)	Brunoy (F.)	charmaie				47,3	47,5	5,1	52,6
Van der Drift (1951)	Hooge Veluwe (NL)	chênaie à hêtres et bouleaux	18,4	36,7	31,4	86,5	13,4	-	13,4
Lebrun (1971)	Moyenne Belgique	chênaie à charmes				41,9	51,8	-	51,8
"		peupleraie				21	79	-	79

#### 4. Discussion

La quatrième partie de ce travail envisagera le comportement propre à chaque espèce rencontrée. On peut déjà noter que la Massane se caractérise par la faible abondance des Uropodides et la proportion réduite des animaux vivant dans la litière. Les corrélations et les comparaisons avec d'autres écosystèmes forestiers tempérés montrent que c'est la pauvreté en litière de la Massane et sa répartition hétérogène qui conditionnent l'abondance et la distribution spatiale des Uropodides, Acariens qui se révèlent très sensibles à la présence de matière organique en décomposition. Ils sont surtout abondants dans la couche de fermentation; on peut les considérer comme des organismes édaphiques essentiellement litiécoles; les formes typiquement humicoles sont rares et leur distribution n'est jamais très profonde (Athias-Binche, 1977).

La sensibilité des Uropodides aux facteurs biotiques en fait des indicateurs écologiques précieux de l'activité biologique des sols. La suite de ce travail montrera comment l'analyse des peuplements offre un outil précis de l'évaluation des échanges au niveau de l'interface litière/sol et des phénomènes de pédogenèse de surface.

#### BIBLIOGRAPHIE

ADAMS, E.C.G., 1971. Ecological studies of Microarthropods in a New Zealand pasture soil with special reference to Collembola. *Pedobiologia*, **11**: 321-337.

ARPIN, P., G., KILBERTUS, J.-F. PONGE et G. VANNIER, 1980. Importance de la microflore et de la microfaune en milieu forestier. In *Actualité d'Ecologie Forestière. Sol, flore, faune*. P. Pesson (ed.), Gauthier-Villars, Paris : 177-202.

ATHIAS, F., 1975. Données complémentaires sur l'abondance et la distribution verticale des microarthropodes de la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). *Bull. Mus. Nat. hist. nat.*, 3<sup>e</sup> sér. Eco. gén., **24** : 1-28.

ATHIAS-BINCHE, F., 1977. 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 Int. Congr. Soil Zool., U. Lohm & T. Persson (eds), *Ecol. Bull. Stockholm*, **25** : 36-44.

ATHIAS-BINCHE, F., 1978. Étude quantitative des Uropodides édaphiques de la hêtraie de la Tillaie en Forêt de Fontainebleau (Acariens : Anactinotriches). *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **15** (1) : 67-88.

ATHIAS-BINCHE, F., 1981a. Contribution à la connaissance des Uropodides libres (Arachnides : Anactinotriches) de quelques écosystèmes forestiers européens. *Thèse Doct. Etat, Paris VI*, 308 pp.

ATHIAS-BINCHE, F., 1981b. Différents types de structures des peuplements d'Uropodides édaphiques de trois écosystèmes forestiers (Arachnides : Anactinotriches). *Acta Oecologica, Oecol. géné.*, **2** (2) : 153-169.

ATHIAS-BINCHE, F., 1981c. Evolution du peuplement en Acariens Uropodides du sol de deux stations, l'une privée de ses apports naturels en litière. Rapport préliminaire. Dactylogramme, 8 p.

ATHIAS-BINCHE, F., 1981a. Ecologie des Uropodides édaphiques (Arachnides : Parasitiformes) de trois écosystèmes forestiers. 1. Introduction, matériel, Biologie. *Vie Milieu*, **31** (2) : 137-147 (paru 1982).

ATHIAS-BINCHE, F., 1981b. Ecologie des Uropodides édaphiques (Arachnides : parasitiformes) de trois écosystèmes forestiers. 2. Stations d'études, méthodes et techniques, facteurs du milieu. *Vie Milieu*, **31** (3/4) : 221-241 (paru 1982).

ATHIAS, F. et R. MIGNOLET, 1979. Colonisation de litières monospécifiques en décomposition par les Uropodides (Acariens : Anactinotriches) d'une forêt belge. In *Proc. 4th Int. Congr. Acarology, 1974*; E. Piffel (ed.); Akademiai Kiado, Budapest : 101-110.

- ATHIAS-HENRIOT, C. et J.P. CANCELA DA FONSECA, 1976. Microarthropodes édaphiques de la Tillaie (Forêt de Fontainebleau. Composition et distribution statio-temporelle d'un peuplement en placette à litière de Hêtre pur (Acarie et Collemboles). *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, **13** (2) : 315-329.
- BACHELIER, G. 1978. La faune des sols. Son écologie et son action. Doc. Techn. 38, ORSTOM, Paris, 391 p.
- BERTHET, P., 1973. Biomathématiques. Cours de Statistiques. Université Catholique de Louvain. Laboratoire Ecologie Générale et Biométrie. Ronéo, 150 p.
- BLOCK, W., 1965. Distribution of soil mites (Acarina) in the Moor House National Nature Reserve, Westmorland, with notes on their numerical abundances. *Pedobiologia*, **5** : 244-251.
- BLOCK, W., 1966. Seasonal fluctuations and distribution of mites populations in moorland soils, with a note on biomass. *J. Anim. Ecol.*, **35** : 487-503.
- CANCELA DA FONSECA, J.P., 1965. L'outil statistique en biologie du sol. I. Distribution de fréquence et test de signification. *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, **2** (3) : 299-332.
- CANCELA DA FONSECA, J.P., 1966. L'outil statistique en biologie du sol. III. Indices d'intérêt écologiques. *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, **3** (3) : 381-407.
- CHIBA, S., T. ABE, J. AOKI, G. IMADATE, M., KONDOH, M., SHIBA, & H. WATANABE, 1975. Studies on the productivity of soil animals in Pasoh forest reserve, West Malaysia. I. *Sci. Rep. Hirosaki University*, **22** (2) : 87-124.
- CURRY, J.P. 1979. The arthropod fauna associate with cattle manure applied as slurry to grassland. *Proc. Roy. Irish Acad.*, **79** b (2) : 15-27.
- DAGET, J. 1976. Les modèles mathématiques en écologie. Masson, Paris : 172 p.
- DRIFT, J. Van der 1951. Analysis of the animal community in a beech forest floor. *Tijdschr. Ent.*, **94** : 1-168.
- DUCHAUFOR, Ph., 1980. Ecologie de l'humidification et pédogenèse des sols forestiers. In *Actualités d'écologie forestière*. Sol, flore, faune. P. Pesson (ed.), Gauthier-Villars, Paris, 177-202.
- ELLIOT, J.M. et H. DECAMPS, 1973. Guide pour l'analyse statistique des échantillons d'Invertébrés benthiques. *Ann. Limnol.*, **9** (2) : 121-134.
- GARAY I., 1981. Etude d'un écosystème forestier mixte. IV. Données générales sur les microarthropodes édaphiques et structure et peuplement d'Acarie Oribates. *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, **18** (3) : 339-356.
- HAARLØV, N. 1960. Microarthropods from danish soils. Ecology, phénologie. *Oikos*, suppl., **3** : 397-411.
- HOWARD, T.M., 1975. Litter fauna of *Notofagus cunninghamii* forests. *Proc. R. Soc. Vict.*, **87** (1/2) : 207-214.
- HUHTA, V. & A. KOSKENNIEMI A., 1975. Numbers, biomass and community respiration of soil invertebrates in spruce forest at two latitudes in Finland. *Ann. Zool. Fenn.*, **12** : 164-182.
- LAMOTTE, M., 1967. Initiation aux méthodes statistiques en biologie. 2<sup>e</sup> édition, Masson, 144 p.
- LEBRUN, Ph. 1971. Ecologie et biocénologie de quelques peuplements d'arthropodes édaphiques. *Mém. Inst. Roy. Sci. Nat. Belg.*, **163**, 203 p.
- LEGENDRE, L. et P. LEGENDRE, 1979a. Ecologie numérique. I. Le traitement multiple des données écologiques. Masson/Presses Univ. Quebec : 197 p.
- LUXTON, M., 1981a. Studies of the oribatid mites of a Danish beech wood soil. III. Introduction to field populations. *Pedobiologia*, **21** : 301-311.
- LUXTON, M., 1981b. Studies on the astigmatic mites of a Danish beech wood soil. *Pedobiologia*, **22** : 29-28.
- LUXTON, M., 1981c. Studies on the prostigmatic mites of a Danish Beech wood soil. *Pedobiologia*, **22** : 277-303.
- McBRAYER, J.C. & D.E. REICHLER, 1971. Trophic structure and feeding rate of forest soil invertebrate populations. *Oikos*, **22** : 381-388.
- OSTLE, B., 1972. Statistics in research. 2nd edition, Iowa State Univ. Press; 585 pp.
- PERSSON, T. & U., LOHM, Energetical significance of the Annelids and Arthropods in a Swedish grassland soil. *Ecol. Bull. Stockholm*, **23**, 211 p.
- SCHATZ, H., 1981. Abundanz, Biomasse und Respirationsrate der Arthropoden-Mesofauna im hochgebirge (Oberglugl, Tirol Zentralalpen). *Pedobiologia*, **22** : 52-70.
- USHER, M.B., 1971. Seasonal and vertical distribution of a population of soil arthropods : Mesostigmata. *Pedobiologia*, **11** : 27-39.
- WALLWORK, J.A., 1976. The distribution and diversity of soil fauna. Academic press, London; 355 pp.
- WEISS-FOGH, T. 1947-1948. Ecological investigations on mites Collembola in the soil. *Nat. Jutl.*, **1** : 135-207.
- WOOD, T.G. 1967. Acari and Collembola of moorland soil from Yorkshire, England. I. Description of sites and their populations. *Oikos*, **18** : 102-117.



## SUR LE CONCEPT DE MESURE ET SON APPLICATION EN ÉCOLOGIE GÉNÉRALE \*

Philippe DAGET

Centre Emberger, C.N.R.S., B.P. 5051 Montpellier  
et Institut de Botanique, Montpellier

ÉCOLOGIE GÉNÉRALE  
MESURE  
MÉTROLOGIE  
EPISTÉMOLOGIE

GENERAL ECOLOGY  
SCALING  
METROLOGY  
EPISTEMOLOGY

**RÉSUMÉ.** — L'auteur, se rapportant à la théorie métrologique de la mesure, en dégage les principaux éléments en les appliquant à l'écologie générale. Il classe les différents types de mesure utilisés et analyse les concepts d'objectivité, de subjectivité d'échelles et de facteurs. Il discute enfin de la nature du zéro dans les échelles étudiées.

**ABSTRACT.** — The author, with references to the metrological theory of scaling, brings out the main elements and applies them to general ecology. He classes the different types of used scaling and analyses the concepts of objectivity, subjectivity scales and factors in ecology. He discusses the nature of the zero in ecological scales.

Aristote attribue à Pythagore l'idée que « le nombre est l'essence des choses et les rend intelligibles » (Werner, 1962). Depuis, l'idée que la nature est écrite avec des chiffres est bien ancrée dans la tête du scientifique. A ce point que l'un d'eux, et non des moindres (Lord Kelvin), affirme fortement : *si vous pouvez mesurer ce dont vous parlez et exprimer le résultat de votre mesure par un nombre, vous savez quelque chose de votre sujet, et il complète, légèrement méprisant, mais si vous ne savez pas le mesurer, ni l'exprimer par un nombre, votre connaissance est d'une bien pauvre espèce et bien peu satisfaisante* (Bassière *et al.*, 1966). Certes, cette remarque, par son expression même en forme d'aphorisme a une part d'exagération, mais son utilité est de souligner la part de la mesure dans le fait scientifique (Parain-Vial, 1981). Il nous semble intéressant de voir quelle est, justement, cette part en écologie générale, et pour ainsi dire de jeter les bases d'une *théorie de la mesure en écologie*, ou, plus précisément, d'examiner la structure du champ de la mesure en écologie.

Le terme de mesure, le lexème *mesure* comme disent les lexicologues, est employé dans un très grand nombre d'acceptions ; c'est ainsi que Lorge (*in* Togerson, 1958) a

noté que dans un échantillon de 2,5 millions de mots (cela fait dix mille pages !) le lexème mesure est utilisé 400 fois et avec une quarantaine d'acceptions différentes. En fait, dans une théorie de la mesure, les propos pertinents concernent le mode de conception des barèmes de référence, des échelles ; c'est pourquoi le correspondant anglais de la Théorie de la mesure est Theory of scaling : mais un sens plus large, car scaling signifie aussi ordination. Il en résulte une certaine ambiguïté car certains travaux n'y voient que l'ordination (Healy *et al.*, 1976, par exemple), d'autres que la mesure (Stevens, 1946, par exemple) et d'autres enfin prennent les deux acceptions alternativement (Togerson, 1958...). En dehors de la conception des échelles, d'autres branches de la métrologie portent sur la conception des matériels utilisés pour la mesure (Bassière *et al.*, 1966 ; Perard *et al.*, 1968) ou sur la manière de les employer, sur le *modus operandi* propre à chaque matériel, voire sur l'histoire de ces matériels (Knowles Middleton, 1964, par exemple).

En dernière analyse, les conceptions pertinentes, de la mesure exprimée par les divers auteurs qui se sont attachés à l'analyse de ce concept peuvent être réunies

\* Extrait d'une thèse d'état enregistrée au C.N.R.S. sous le n° A0 8020.

en deux classes. Souvent présentées comme antinomiques, ces deux acceptions de la mesure nous semblent en fait pouvoir être considérées comme complémentaires. La première, que nous considérons comme une mesure *sensu lato*, ou mieux comme la mesure au sens faible, a été définie par Stevens (1951), tandis que la seconde, prise en un sens plus strict, sera la mesure au sens fort, telle qu'elle a été définie par Russell (1938). Nous examinerons successivement ces deux sortes de mesure et leurs impacts en écologie générale.

Effectuer une mesure au sens faible, c'est, écrit Stevens, assigner un nombre à un objet ou à un événement en accord avec une règle préalable. Cette définition comporte deux aspects essentiels, dont l'importance majeure sera mise en évidence *a contrario* lors de l'examen de la mesure au sens fort. En premier lieu la mesure porte sur l'objet lui-même, en second lieu, la nature de la règle n'est pas précisée. C'est ainsi qu'on a souligné que le fait de dénommer une plante Chêne ou Orme peut être considéré comme ce que nous appelons une mesure au sens faible pourvu que les lexèmes « Chêne » et « Orme » soient remplacés par des nombres. L'ensemble des nombres attachés à chacune des espèces de la flore, c'est-à-dire la numérisation botanique, constitue l'échelle. La règle préalable est donc constituée, par l'ensemble de la clef de détermination et de la numérisation. La correspondance biunivoque entre l'ensemble des noms des objets et l'ensemble des nombres de l'échelle a conduit Stevens à qualifier de *nominal* ce type d'échelle.

La classe des mesures nominales comporte deux sous-classes, selon qu'il s'agit d'échelles nominales de premier ordre ou d'échelles nominales de second ordre. Dans la première sous-classe, l'ensemble des nombres, dont la succession constitue l'échelle, est en correspondance directe avec les objets eux-mêmes. Dans le cas des échelles nominales de second ordre, les nombres sont en correspondance avec des classes d'objets, donc avec des concepts. Ainsi, dans le Code écologique (Godron *et al.*, 1968), la série des *numéros d'identification* des relevés, ainsi que les codes des *régions* constituent des échelles nominales de premier ordre. La *numérisation botanique* est un exemple évident d'échelle nominale de second ordre. Celles qui sont employées pour coder la *nature de la roche* ou le *type de sol* en sont d'autres exemples, moins évidents. En effet, par ces numérisations est effectuée une codification biunivoque de classifications logiques : cependant, ce ne sont pas les phénomènes pétrographiques ou pédogénétiques, sous-jacents à ces classifications (la classification « française » des sols, établie par Duchaufour (1960) est fondée sur l'analyse des processus de lessivage, marmorisation, podzolisation, ferralitisement, et sur leurs intensités respectives) qui sont l'objet de la mesure, mais leurs résultats en tant que type; les nombres correspondent à des classes dans lesquelles les objets étudiés, la roche en place, le sol de la fosse pédologique sont classés : c'est pourquoi il s'agit bien d'une échelle nominale de second ordre. La codification de la *formation végétale* est encore un exemple d'échelle nominale de second ordre. Ce dernier exemple

montre que, dans certains cas, une échelle nominale peut comporter un zéro objectif c'est-à-dire une origine naturelle. Dans une échelle de premier ordre ce ne peut pas être le cas, en toute hypothèse le relevé existe et se trouve dans une région déterminée... En ce qui concerne les échelles de second ordre, les classes existent aussi et il ne peut y avoir absence de classe; mais il peut y avoir manque d'observation. Dans ce cas le 0 indique que la mesure n'a pas été faite. La classe zéro est donc d'une autre nature que les autres.

Une classe peut correspondre à un complexe de valeur nulle des phénomènes typifiés. Le théoricien écrit alors :  $x, y, z$  étant les relations qui traduisent les phénomènes en cause dans la typification analysée,  $R(x, y, z)$  est la relation qui définit les classes, pour  $x=0, y=0, z=0$ , on pose  $R(x, y, z)=0$ . C'est le cas dans la codification des formations végétales. En effet, chaque classe résulte de la combinaison des recouvrements globaux des trois types majeurs de végétaux en classes non hiérarchisées et la classe « 0 : zone à végétation très claire ou nulle » combine des valeurs pratiquement nulles des trois grandeurs associées.

Envisageons maintenant le concept de mesure au sens fort. La meilleure formulation semble être celle qu'a proposée Russell (1938) : « On dit qu'une grandeur est mesurable s'il est possible d'établir une correspondance unique et réciproque entre les valeurs qu'elle peut prendre et des nombres (entiers, rationnels ou réels selon les cas) en accord avec des règles ou des lois ». Mais pour examiner les implications de ce concept, tant d'une manière globale qu'au niveau de leurs applications en écologie générale, il convient de revenir sur l'idée fondamentale de la mesure.

Le besoin de mesure résulte d'un double mouvement de la pensée qui veut satisfaire, sur les êtres extérieurs, un besoin d'intelligibilité et un besoin d'information (*ibid.*). Le premier de ces objectifs impose à la métrologie un langage rigoureusement défini, aussi bien dans l'expression du concept, faute de quoi il tomberait au niveau de la tautologie, que dans son application pratique; on parle dans ce dernier cas de normalisation. Celle-ci joue sur deux plans, d'abord au moment de la saisie des données, ensuite à celui de l'affichage des résultats. Quant au besoin d'information, il joue sur le plan psychologique dans le désir de connaître et sur le plan de la technique scientifique, pour la construction de modèles et en vue de l'alimentation des systèmes qui les mettent en œuvre.

C'est par un ensemble d'éléments diversement perceptibles que les êtres extérieurs à l'observateur peuvent être perçus comme existants. On appelle *attributs* ceux de ces éléments qui sont caractéristiques d'un objet susceptible d'investigation et que cet objet partage avec un autre. Parmi les attributs, certains peuvent présenter des états différents, soit d'un être à l'autre (aspect synchronique), soit, pour le même objet-observé, d'un moment à l'autre (aspect diachronique). Ces états sont perceptibles par le sujet-observant; on appelle de tels attributs des grandeurs et on appelle intensité le caractère

présenté par une grandeur en chacun de ces états. Lorsque les intensités d'une grandeur peuvent être l'objet d'une mesure au sens fort, on dit que cette grandeur est une mesurande et la valeur prise par l'intensité est appelée magnitude. Notons que certains emploient une autre nomenclature; mais, on tombe bien vite dans la confusion signalée, et Bassière *et al.*, en donnent des exemples. Ensuite, il faut rappeler que d'autres lexèmes sont employés en synonymie univoque avec intensité; on parle de *valeur* dans les grandeurs d'extension, de *niveau* ou de *degré* dans les grandeurs de tension.

Il faut peut-être rassurer l'écologue lisant ces lignes. Il n'est pas question de lui demander de manipuler d'une manière quotidienne ce vocabulaire normalisé: mais, il lui faut savoir que les choses ont un nom et que les unités avec lesquelles il jongle sont de natures diverses et se situent dans un ensemble structuré.

Parmi tous les mesurandes possibles d'un objet-observé, certains correspondent au point de vue dans lequel le sujet-observant a choisi de se placer. Ce sont des grandeurs pertinentes; les autres ne le sont pas. L'écologue désigne habituellement les mesurandes pertinents, dans son cas, par le terme de facteur ou de facteur écologique, parfois par celui de variable, plus rarement par celui de paramètres. Dans les cas où une relation effective peut être mise en évidence entre les diverses intensités du mesurande ainsi désigné et la végétation, beaucoup d'écologues qualifient le facteur, d'*actif*. Cette nomenclature a fait, il y a longtemps, l'objet de justes critiques (Gounot, 1958); en effet, d'une part, l'expression de facteur actif constitue un pléonasme, et, d'autre part, beaucoup des phénomènes présentant des relations nettes avec la végétation ne *font* rien, n'ont aucune action propre; il ne sont souvent que la traduction matérielle d'un processus physique, chimique ou biologique dont la réaction de l'être étudié est une autre traduction. Ainsi l'indication de la cote altitudinale des relevés conduit à l'analyse des relations entre les plantes, ou les animaux, et l'altitude; mais il s'agit de traduire une réaction à la raréfaction atmosphérique conjointe à une diminution de la température, à des modifications dans l'éclairement... qui ont sur la végétation des effets directs ou même indirects comme l'a montré Darwin (1859).

Une généralisation d'un terme du vocabulaire zoécologique prétend pallier au moins le premier de ces défauts. Les éléments décrits sont désignés par le terme de paramètre et ce n'est que lorsqu'une relation effective a été identifiée que le paramètre correspondant est reconnu actif et, dès lors, qualifié de facteur (Romane, 1972). Cependant, cet aménagement lexical ne répond en aucune manière à la seconde objection, la principale; d'autant que l'emploi des analyses factorielles introduit des confusions supplémentaires puisque la même étude compare simultanément une acception mathématique *et* une acception écologique, incompatibles, du même terme.

Dans ces conditions, nous préférons un tout autre vocabulaire. Les éléments de l'écosystème objet d'observations, de description ou de mesures, sont désignés par

le terme *descripteur*. Le concept d'activité est abandonné; en effet, la prétendue activité est caractérisée par la possibilité de procéder à des discriminations dans le corpus écologique étudié. Un descripteur qui permet de telles discriminations est *efficace* et sera qualifié de tel. L'ensemble des méthodes permettant de caractériser ces efficacités et de reconnaître les descripteurs discriminants est développé dans un grand nombre de travaux de l'Ecole d'Emberger sous la direction de Godron (Godron, 1969; Long, 1973; Daget *et al.*, 1982).

En définitive, la définition donnée de la mesure au sens fort peut être reformulée « *mesurer c'est traduire par un nombre les diverses intensités d'un mesurande selon des règles qui dépendent de l'attribut que l'on cherche à caractériser. Ces diverses intensités sont en nombre fini, et elles sont distinctes; distinctes, par essence, et en nombre fini ne serait-ce qu'en raison du pas du système de mesure envisagé qui permet de discrétiser une grandeur théoriquement continue. On est donc amené à dire qu'une mesure est une injection de l'ensemble des intensités dans celui des nombres réels  $R$ .* Nous retrouvons donc, au terme de cette discussion, la formulation même par laquelle Barbut (1972) ouvre son ouvrage sur la mesure et ses possibilités en sciences humaines. Cela souligne que ce domaine de la Science est, au moins sur ce point, fort en avance sur l'Ecologie... Suivant cette définition « moderne », les images des intensités dans  $R$  sont les magnitudes. Notons que cette injection n'est pas surjective parce que des éléments de  $R$  peuvent n'être pas image d'une intensité (par ex., le nombre réel  $-325$  dans le cas des températures en degrés Celsius, ou Kelvin). Enfin, l'ensemble des magnitudes, étant une partie de  $R$ , est ordonné (au sens naïf); lorsque cet ordre est isomorphe d'un ordre (naïf) dans l'ensemble des intensités, on dit qu'on peut définir une *échelle*; ainsi les codes des *degrés d'ouverture* ou des *types phytotrophiques* constituent des échelles; celui de l'*orientation* n'en est pas une.

Lebesgue (1930) observe qu'une telle théorie, pour être générale, « devrait s'appliquer à la fois aux volumes et à l'ambition, à la température et à l'appétit, au budget de l'état, à la fertilité du sol, à l'intelligence, au niveau de la Seine, à l'étonnement ». Il ne propose en fait, que ce qu'il appelle lui-même la *théorie des longueurs* et qui recouvre, mais pour partie seulement, ce que nous rappellerons plus bas, une *mesure cardinale* avec origine. C'est d'ailleurs à cette « sous-théorie » des longueurs que Hegel (1831) limitait son analyse, ce qui était, alors, parfaitement compréhensible, mais serait insuffisant de nos jours (Armand, 1972; N. Daget, 1977).

Soulignons, enfin, que la mesure porte *toujours* sur une propriété, un attribut, et jamais sur un système. Il en résulte, en particulier, que du point de vue métrologique, une expression comme « l'évaluation de l'environnement » est vide de sens.

La mesure est donc une *injection*; cela revient à la définir par le terme plus général d'*application* parce que, rappelons-le, une injection est un type particulier d'application, celui qui, à tout élément distinct de l'ensemble

de départ, fait correspondre un élément distinct dans l'ensemble d'arrivée. Ce dernier pouvant avoir plus d'éléments que l'autre, la réciproque n'est donc pas vraie (dans ce cas ce serait une bijection et non plus une injection).

En raison même du concept de fonction, on peut traduire cette définition par  $m = f(i)$ , c'est-à-dire, la magnitude est une fonction de l'intensité. Il reste à définir, ou à caractériser, la structure de cette fonction, autrement dit à définir, ou à caractériser, la nature de l'échelle. Dans un retour à la définition donnée par Russell à la mesure, on voit qu'il s'agit maintenant d'analyser les règles ou les lois.

Le principe de base de la correspondance entre les intensités caractérisées et les nombres-caractérisants est que ces deux ensembles doivent avoir des structures d'ordre isomorphiques. En d'autres termes, à des intensités croissantes, les règles ou les lois doivent faire correspondre des nombres croissants; mais les intensités peuvent être vues de diverses manières, par exemple en envisageant un mesurande inverse; alors on définit une échelle qui revient à ne considérer que le sous-ensemble positif de  $R$ . C'est ainsi que là où un thermicien voit un système qui perd des calories en se refroidissant, le frigoriste voit un gain de frigories... Quant l'entropie d'un système diminue, sa néguentropie augmente.

On distinguera deux grands types d'échelle, deux classes, selon que c'est l'ensemble  $R$  des nombres réels qui sert de référence, ou l'ensemble  $R_0$ , c'est-à-dire l'ensemble  $R$  privé du zéro. En termes de métrologie, on dira que le premier type d'échelles comporte une origine et que le second n'en comporte pas: on différencie les échelles selon que le mesurande envisagé présente, ou du moins peut présenter, une intensité nulle ou non. Ainsi, lorsqu'il s'agit de caractériser la quantité d'engrais épandus sur une prairie, il apparaît de façon évidente qu'il existe une intensité nulle: il n'y a aucun apport. Cette échelle comporte une origine naturelle. Il en est de même de la *pente* ou de la *fraction de la surface du sol* couverte par la terre fine. Par contre, d'autres échelles ne comportent pas d'origine naturelle; ce sera le cas, par exemple de l'*acidité du sol* ou du *type phytotrophique*.

Deux autres classes d'échelles sont également reconnues, selon que l'écart entre les nombres caractérisant les magnitudes a une signification intrinsèque ou n'en a pas. Plus précisément, selon que le rapport des magnitudes traduit seulement l'existence d'une série complètement ordonnée des intensités du mesurande. Dans ce dernier cas, on parle de mesures ordinales et d'échelles ordinales (Togerson, 1958). Pour conserver l'opposition sémantique avec la première dénomination (ordinaire) et poussé par le parallélisme avec les nombres cardinaux dans la conceptualisation desquels entrent des idées de quantification relative, d'effectif (Russell, 1913) nous qualifierons les mesures et échelles correspondant au premier cas de cardinales. Il faut noter que la littérature métrologique que nous avons pu consulter n'emploie pas ce terme; si elle reconnaît la classe que nous quali-

fions ici de « cardinale », elle ne la désigne pas d'un terme particulier.

Classification des différents types de mesure.

*Classification of the different types of scaling.*

MESURANDE PRESENTANT		
une relation de correspondance	pas d'intensité nulle	une intensité nulle
arbitraire et relative aux objets	Mesure nominale de premier ordre	(sans objet)
arbitraire et relative aux classes d'objets	Mesure nominale de second ordre sans origine	Mesure nominale de second ordre avec origine
sériale	Mesure ordinale sans origine	Mesure ordinale avec origine
quantitative	Mesure cardinale sans origine (échelle d'intervalle)	Mesure cardinale avec origine (échelle de rapport)

Par contre, la littérature scientifique réduit fréquemment le concept total de mesure à la mesure cardinale avec origine (Parain-Vial, 1981).

Eclairons les différences entre les deux types de mesures, cardinales et ordinales, par des exemples. Si l'on dit que le nombre caractérisant la fraction de la *surface du sol occupé par la roche dure et les blocs* est de 60 % dans une station et de 30 % dans une autre, on présente deux nombres qui sont dans un rapport de 2 à 1 et cela veut clairement dire qu'il y a deux fois plus de rochers dans la première station que dans la seconde. Par contre, lorsqu'on dit que l'*humidité de la station* est de 6 dans la première et de 3 dans la seconde, cela veut dire que la première est nettement plus humide que la seconde, mais cela ne signifie absolument pas qu'elle soit deux fois plus humide. Il faut souligner que, selon la manière dont est faite la mesure, au même mesurande peuvent correspondre des échelles de l'une ou l'autre classe: ainsi la *pente* peut être mesurée en angles, à partir du plan horizontal, ou par la tangente de cet angle. Dans le premier cas les magnitudes sont données en degrés et une pente de 60° est deux fois plus forte qu'une pente de 30°; dans le second cas, elles sont données en pourcentage et une pente de 60 % n'est pas deux fois plus forte qu'une pente de 30 %.

On voit donc que, au moins pour une partie importante, c'est l'observateur *per se* qui constitue l'instrument de mesure utilisé pour caractériser les différentes grandeurs qu'il caractérise. Il s'agit donc, dans ces conditions de mesures subjectives. Mais, le terme même de « subjectif » est employé par la plupart des écologues, et même par beaucoup de scientifiques, avec une dénotation méprisante, pour qualifier des travaux irrecevables parce que suspects d'un manque de rationalité. En fait, cet emploi traduit une confusion de termes, qu'il s'agisse d'une simple confusion lexicale, ou d'une confusion conceptuelle, ou même des deux ensembles. S'agissant de métrologie, même si c'est implicitement, le terme doit être pris avec son signifié métrologique; il

doit l'être, même si la plupart des dictionnaires usuels « donnent » les sens déviés au même titre que les autres.

Dans le vocabulaire métrologique, « subjectif » ne signifie pas incertain, sentimental, non reproductible ou fallacieux. Un descripteur est subjectif lorsque sa mesure dépend, pour une partie importante de l'expérience passée de l'observateur (Togerson, 1958; Daget *et al.*, 1972), mais de l'observateur en tant que mesurant. En effet, un certain nombre de mesures nécessitent une préparation à la réussite de laquelle le tour de main participe de façon primordiale; toutefois, cette expérience personnelle ne joue qu'aux stades préliminaires, précédant la mesure proprement dite. Citons quelques exemples. La *réaction du sol* se mesure souvent par le pH en « pâture saturée » dont la préparation consiste à mêler intimement de l'eau à l'échantillon de sol testé; ce mélange n'est pas quantitatif, mais il doit être stoppé quand la surface de la pâte lissée est uniformément brillante sans affleurement d'eau. Sans développer de précision technique, rappelons que la préparation de l'échantillon de sol destiné à mesurer la *stabilité structurale* est particulièrement délicate. Dans d'autres cas, c'est la manipulation même de l'appareil qui nécessite un « entraînement » particulier faute duquel l'observateur ou bien détériore l'appareil ou bien n'obtient que des résultats douteux. Dans ces deux types de savoir-faire : préparation, utilisation de l'appareil, il ne s'agit pas de l'expérience de l'observateur-mesurant, mais de celle de l'observateur-manipulant. Il n'est pas coutume de parler de subjectivité dans les cas où la mesure dépend de l'expérience de l'observateur-manipulant (Gouiran, 1969), encore que certains le fassent parfois.

On pourra se demander quel crédit peut être accordé à des mesures subjectives. Aucun, répondent les rationalistes; autant qu'à une autre affirment les métrologues tel Togerson (1958). Les psychologues, en particulier, ont beaucoup étudié ce type de variables (Stevens, 1951, 1962). Leurs travaux ont montré que les mesures effectuées sont aussi fiables et reproductibles que celles qui sont données par bien des appareils, et même d'appareils de laboratoire dont la précision est souvent assez illusoire en raison du soin à apporter aux manipulations, à l'entretien du matériel, à l'échantillonnage, à l'hétérogénéité structurelle du matériau testé, etc. Une telle mesure implique que l'observateur-mesurant soit capable d'ordonner, d'une manière ou d'une autre, les stimuli qu'il reçoit du milieu observé selon une échelle de stimuli qu'il a construit dans sa conscience d'observant. On retrouve les caractéristiques d'application (au sens mathématique naturellement) du concept de mesure.

La validité des mesures, c'est-à-dire leurs caractéristiques de reproductibilité, de sensibilité, de précision, dépendront, d'une part, de la construction même de l'échelle des stimuli et, d'autre part, de la stabilité de cette échelle de référence. Pour permettre à un observateur de devenir observateur-mesurant, il faut lui offrir une série de situations créatrices de stimuli comme gamme de référence établie par un observateur-ainé déjà expérimenté, ou disposant de moyens de contrôle exter-

nes. Cette série est alors présentée à l'observateur en cours de formation qui en reçoit des stimuli et qui enregistre mentalement le jugement correspondant. C'est ainsi que pour apprendre à « mesurer » la texture par voie tactile, on constitue une gamme de référence constituée d'une série d'échantillons de sol dont la texture a fait l'objet d'une analyse granulométrique au laboratoire (Wacquand, 1966), il s'agit donc d'une référence à ce que les métrologues de langue anglaise, comme Togerson (1958), appellent une « *master scale* ».

On assurera une stabilité diachronique de l'échelle personnelle des observateurs par des retours suffisamment fréquents à l'échelle de référence, et une stabilité synchronique entre équipes d'observateurs au moyen de passages simultanés de plusieurs d'entre elles sur les mêmes stations, ou, mieux encore, en assurant un contrôle permanent des diverses équipes de terrain par une équipe supplémentaire (celle de l'observateur-ainé) qui se joint à toutes les autres à tour de rôle. Ce procédé de retour et de bouclage est à rapprocher de la nécessité de procéder à des révisions ou à des réétalonnages des appareils utilisés pour les mesures objectives; citons, dans le matériel de terrain, l'altimètre, au laboratoire, beaucoup de dosages colorimétriques ou photométriques.

Il est naturel qu'une échelle soit plus facile à édifier si elle est calée, c'est-à-dire, si des repères sont fournis à l'écologue lui permettant de se remémorer la signification de certains niveaux. Prenons un exemple d'échelle ordinale subjective pour illustrer ces remarques, ce sera l'humidité de la station (Godron *et al.*, 1968) qui fait souvent problèmes pour les écologues. L'échelle utilisée est la suivante :

1. Station très sèche;
2. Station sèche;
3. Station assez sèche;
4. Station moyenne;
5. Station assez humide ou fraîche;
6. Station humide;
7. Station très humide;
8. Station extrêmement humide.

Cette échelle est ordinale, en ce sens que l'ordre naturel des chiffres marque une progression du phénomène observé; elle n'est qu'ordinale parce que les intervalles n'ont pas de signification propre: on ne peut dire que le niveau 4 corresponde à des stations deux fois moins humides que celles du niveau 8. Elle est subjective, car il est évident que sa manipulation nécessite un certain entraînement; mais elle est *calée*, c'est-à-dire que des repères sont fournis à l'écologue, lui permettant de se remémorer la signification de certains niveaux et il peut alors « mesurer » l'humidité de la parcelle qu'il examine même si elle correspond à des cas intermédiaires. Ces repères, qui concernent les situations extrêmes, sont les suivants :

— les stations considérées comme *très sèches* ont des réserves en eau insignifiantes, ce qui se rencontre dans les sols superficiels (moins de 10-12 cm de profondeur) mais aussi dans des sols profonds lorsque leur texture

est particulièrement grossière. Ces stations sont le plus souvent situées sur des croupes, parfois sur des versants lorsque la pente y est très forte :

- une station est *très humide* lorsque son sol est saturé d'eau dès la surface presque toute l'année. On ne voit pas d'eau mais elle apparaît autour du pied lorsqu'on marche sur un tel sol ;

- une station est *extrêmement humide* lorsque son sol est sursaturé d'eau dès la surface presque toute l'année. L'eau y est visible ; elle se trouve au moins localisée en flaque.

Un autre exemple, de la classe des échelles subjectives par ratio complètera l'illustration de notre propos : ce sera la *fraction de la surface du sol recouverte*, par exemple, *par la terre fine*, mais le *recouvrement* estimé des espèces dans l'analyse phytosociologique serait exactement dans le même cas. Cette échelle est par ratio en ce sens que les intensités sont dans le même rapport que les mesurandes qui les caractérisent. Elle est subjective en ce sens que c'est à l'œil que l'observateur-mesurant évalue la proportion de la surface du sol correspondant à un affleurement de la terre fine. Ou, dans le cas du recouvrement, à la proportion de la surface du sol correspondant à la projection verticale des organes aériens d'un taxon particulier. Cette échelle est calée parce que deux repères évidents sont à la disposition de l'observateur, le zéro : il n'y a pratiquement aucune terre fine visible à la surface du sol et le 100 % : la terre fine affleure pratiquement partout.

Par opposition, on parle d'échelle objective lorsque la mesure ne dépend pas de l'expérience de l'observateur-mesurant, mais seulement de celle de l'observateur-manipulant. Cela revient à dire qu'un appareil, un objet, est introduit dans la chaîne de mesure entre la grandeur et l'observateur, alors que dans le cas des mesures subjectives aucun appareil n'est en cause : c'est ainsi que certains considèrent que *la connaissance devient objective dans la mesure où elle devient expérimentale* (Bachelard, 1938). On aura, dans cette classe de mesures aussi bien des mesures ordinales, telles que le pH, que des mesures cardinales, telles que la pente ou le nombre de milliéquivalents échangeables de potassium. Certaines de ces mesures ont une origine, la pente, le nombre de milliéquivalents, d'autres n'en ont pas, la température, le pH. Mais il faut bien se souvenir que ce qui fait l'objectivité d'une mesure, c'est l'objet qui est utilisé pour l'effectuer ; cela n'implique absolument rien sur la validité, sa fiabilité, sa répétitivité (Gouiran, 1969) ; il n'est que de remémorer la nécessité des réétalonnages.

Bien entendu, il existe d'autres acceptions du lexème objectivité ; la plupart d'entre elles ne sont pas pertinentes. Certes, il convient de distinguer objectif de palpable, spatial, réel (Frége, 1884) ce qui n'est souvent pas le cas dans la bouche, ou sous la plume, de beaucoup d'écologues. Mais, il ne suffit pas d'affirmer qu'est objectif ce qui est conforme à une loi (ibid.), même logico-mathématique, car il est bien des lois psychologiques, voire poétiques, où toutes les notations sont subjectives. Par contre, si par objectivité on entend indépendant par

rapport à nos sentiments, intuitions et représentations, par rapport aux ébauches d'images intérieures qui nous viennent des souvenirs d'impressions passées (ibid.) comme l'ont fait certains penseurs réfléchissant sur les fondements de la plus « objective des sciences » l'arithmétique », l'écologue soucieux de penser en termes de métrologie, ne peut que donner son accord.

Dans les mesures objectives l'observateur n'est pas directement dans la chaîne de mesure, mais en quelque sorte « en dérivation », car, en toutes hypothèses, l'observateur est indispensable. Un pHmètre « Tacussel » électronique à affichage « digital » ne fait pas, seul, de mesure, alors même que les valeurs affichées changent, s'il n'y a personne pour les lire. Même une bande enregistreuse n'y change rien ; s'il n'y a personne pour dépouiller les enregistrements, ce n'est que du papier gaspillé. Dans ces conditions, les impressions, les images intérieures qui viennent des stimuli passés, sont « court-circuitées ». On pourrait penser qu'alors l'individu mis de côté, les mesures deviennent rigoureusement objectives. En fait, à travers l'objet qui est placé dans la chaîne, le lecteur a remplacé la confiance qu'il refusait à un seul interlocuteur par une confiance accordée à la société. L'objectif a un caractère social, la subjectivité un caractère individuel. L'objectivité possède donc le même caractère de consensus social qui a été reconnu à la pureté des corps (Bachelard, 1953), et qui est repris lors de la discussion du concept d'homogénéité (Daget, 1978). Dans le spectromètre à fente, il est rare que chaque utilisateur revise la stricte isomorphie du verre qui constitue les éprouvettes, la rigoureuse planéité de leurs faces, et leur parallélisme absolu sans parler des caractères de la fente... La lecture d'un ouvrage comme celui de Bassière *et al.*, (1966) montre bien tout ce qu'ont de délicat et de subtil les appareils de mesure construits par l'industrie.

On peut aller plus avant dans l'analyse, en admettant que l'objet puisse n'être pas matériel, mais un opérateur mathématique dont les coordinations fournissent des lois indépendantes du sujet en tant que moi individuel (Bachelard, 1953). D'ailleurs, plus que loi, il faut envisager ici des magnitudes ; mais dans la mesure où elles sont résultantes des « opérateurs », elles impliquent la préexistence de lois, même si leur destination est d'en dégager de nouvelles. L'opérateur mathématique ne peut pas produire une magnitude par lui-même ; il ne peut pas être « branché » directement sur système pour en étudier une grandeur ; il suppose une alimentation préalable par un système de saisie directe. Ce dernier sera l'observateur ou un objet, ce qui nous ramène à la situation antérieure. Par ailleurs, l'opérateur lui-même est le produit d'une édification cognitive progressive, sociale par essence (Barbut, 1971).

L'emploi du zéro dans les échelles écologiques ne signifie pas toujours, contrairement aux apparences, qu'il s'agit d'une échelle avec origine. La fonction logique, ainsi d'ailleurs que la fonction métrologique du zéro est différente selon les échelles considérées. Parfois une échelle comporte un zéro sans signification hiérar-

chisante et dont le seul rôle, dans la description, est une fonction d'élimination. Tel est le cas, par exemple, du *degré d'hydromorphie du profil*. Un tel zéro pourrait être supprimé sans perdre aucune information, il a cependant une fonction de contrôle; il permet de voir si l'information manque, vis-à-vis de ce descripteur, parce que la mesure a été oubliée – dans ce cas, même le zéro n'est pas retenu – ou parce que la mesure n'a pu être faite, ou même n'est pas concevable; alors, le zéro est noté sur les formulaires précodés (Godron *et al.*, 1968; Drdos, 1971; Menart *et al.*, 1974 :

#### 0. Indéterminé

Dans d'autres cas, le zéro traduit l'existence d'une situation particulière qui n'entre pas dans le schéma hiérarchique d'ensemble: il permet de signaler des cas pathologiques pratiquement inexploitable. La fonction logique d'un tel zéro est, là aussi, de contrôle. Il en est ainsi du :

#### 0. Cas particuliers

de certaines échelles comme celle de *degré d'humidité de la station*. Sans entrer dans le schéma d'ensemble des autres magnitudes de l'échelle, le zéro peut avoir une fonction descriptive propre riche. Il en est ainsi du :

#### 0. Sans exposition définie

de l'échelle des *expositions*. Enfin, certains descripteurs ordinaux comportent un « véritable » zéro qui marque une intensité nulle du mesurande envisagé. Dans ces conditions le relevé doit être conservé dans l'analyse. Si l'interprétation des profils écologiques obtenus sur un tel mesurande est facile, par contre il n'y a aucun moyen de contrôle permettant de discriminer les situations « non observé » des situations « oublié ». On pourrait retrouver, sans grande peine, les mêmes types de « zéro » dans le cas des descripteurs nominaux. Cela n'apporterait rien de neuf de s'appesantir sur ces variables.

Par contre, l'étude des descripteurs sommables permet de poursuivre l'analyse plus loin. Ces descripteurs supposent de la part de l'observateur qu'il se situe sur une échelle physique (Baissière *et al.*, 1966). Là encore, plusieurs situations existent. Dans le premier groupe de situations, après que l'observateur ait effectué sa mesure, il en situe le résultat dans des classes préparées à l'avance sur son formulaire. Parmi ces classes, il peut y en avoir une qui corresponde à un zéro qui peut être d'élimination, correspondre à un cas particulier interprétable ou à une intensité nulle du mesurande. Dans le second groupe de situations, c'est-à-dire de descripteurs, l'observateur inscrit la magnitude exacte mesurée, soit par appréciation, et c'est le cas de la « surface du sol couverte par... », soit un appareil, et c'est le cas de l'altitude. Le premier de ces deux exemples comporte un zéro significatif, mais pas le second, du moins dans la majeure partie des inventaires.

La présente note ne cherchait pas à poser des schémas explicatifs nouveaux, mais seulement à accroître la rigueur des raisonnements de l'écologie générale en dégageant certaines des structures, certains des concepts couramment manipulés, trop souvent implicitement. Parfois

même, ces concepts, dont on a vu à quel point ils pouvaient être délicats, ont été décrits avec une simplicité trompeuse, dans une louable intention pédagogique. Il n'est donc pas surprenant que des commentateurs superficiels aient cru pouvoir réduire l'ensemble des principes de l'écologie générale à un système simple de règles descriptives sans grande valeur épistémologique. Mais le philosophe Wittgenstein a souligné à plusieurs reprises (1921, 1964) que si l'on fait des hypothèses fausses sur le fonctionnement du langage des scientifiques et qu'on veuille représenter quelque chose avec ce qui fonctionne ainsi, ce n'est pas quelque chose de faux qui en résulte, mais du non-sens. Il n'est donc pas surprenant que les écologues pratiquant l'écologie générale ne reconnaissent pas leur discipline dans certaines des recensions qui en sont faites. Le second objectif de cette note était donc de mettre en évidence la complexité des concepts mis en jeu par l'écologue.

REMERCIEMENTS. L'auteur est reconnaissant au regretté Professeur Sauvage, au Professeur Godron (Univ. Sciences et Techn., Montpellier) et au Professeur Dagonet (Faculté de philosophie, Lyon) de leurs utiles commentaires.

## BIBLIOGRAPHIE

- ARMAND, L., 1971. La balance et les vertus féminines. *Réalités*, **303** : 99-100.
- BACHELARD, G., 1938. La formation de l'esprit scientifique, Vrin, Paris, 1969, 258 p.
- BACHELARD, G., 1953. Le matérialisme rationnel P.U.F., Paris.
- BARBUT, M., 1971. Mathématiques et sciences humaines, I. Combinatoire et algèbre. P.U.F., Paris, 254 p.
- BARBUT, M., 1972. Mathématiques et sciences humaines, II. Mesure, P.U.F., Paris, 260 p.
- BASSIÈRE, M. et GAIGNEBET, E., 1966. Métrologie générale. Théorie de la mesure, les instruments et leur emploi, Dunod, Paris, 518 p.
- DAGET, N., 1977. Sensory evaluation or sensory measurement. *Nestlé Res. News* : 43-56.
- DAGET, Ph., 1978. Ecologie générale et prairies permanentes; de la réflexion fondamentale à l'application. *Thèse, Univ. Sc. Tech. Lang.*, Montpellier, 205 p.
- DAGET, Ph., R. DELPECH, J. POISSONE, et F. ROMANE., 1972. Approche méthodologique plus particulièrement appliquée aux prairies. *B.I.T.*, 271-271 : 759-774.
- DAGET, Ph. et M. GODRON., 1982. Analyse fréquentielle de l'écologie des espèces dans les communautés. Masson, Paris, 280 p.
- DARWIN, Ch., 1859. L'origine des espèces, Marabout, Bruxelles, 1973, 570 p.
- DRDOS, I., 1971. Prieskumy ekologickeho raris, C.N.R.S.-C.E.P.E., Montpellier et U.B.K.-S.A.V., Bratislava, 5 p.
- DUCHAUFOUR, Ph., 1960. Précis de pédologie, Masson, Paris, 438 p.
- FRÈGE, G., 1884. Les fondements de l'arithmétique, Seuil, Paris, 1970, 234 p.

- GODRON, M., 1969. A la recherche d'une démarche logique pour saisir les relations entre la végétation et son milieu. C.N.R.S.-C.E.P.E., Montpellier, 20 p.
- GODRON, M., Ph. DAGET, L. EMBERGER, G. LONG, E. LE FLOCH, J. POISSONET, Ch. SAUVAGE, et J.P. WACQUANT, 1968. Code pour le relevé méthodique de la végétation et du milieu, C.N.R.S., Paris, 292 p.
- GOUIRAN, R., 1969. La mesure et son objet. *Bull. Soc. Vand. Sc. nat.*, **70** (311): 269-277.
- GOUNOT, M., 1958. Contribution à l'étude des groupements végétaux messicoles et rudéraux de la Tunisie. *Ann. Serv. Bot. Agron. Tunisie*, **31**: 1-282.
- HEALY, M. & H. GOLDSTEIN, 1976. An approach to scaling of categorized attributes. *Biometrika*, **63** (2): 219-229.
- HEHEL, F., 1831. Théorie de la mesure, P.U.F., Paris, 1970, 208 p.
- KNOWLES MIDDLETON, W., 1964. The history of barometer, J. Hopkins, Baltimore, 300 p.
- LEBESGUE, H., 1930. La mesure des grandeurs, A. Blanchard, Paris, 1975, 184 p.
- LONG, G., Edit., 1973. Diagnostic phytocéologique et aménagement de territoire, Masson, Paris, 254 et 320 p.
- MENART, M., et M. JURDANT, 1974. Code pour les relevés d'inventaires écologiques du territoire, Min. Terres et Forêts, Serv. Rech., Québec, 254 p.
- PARAIN-VIAL, J. édité., 1981. Les difficultés de la quantification et de la mesure, Maloine, Paris, 293 p.
- PERARD, A., et J. TERRIEN, 1968. Les mesures physiques. P.U.F., Paris, 128 p.
- ROMANE, F., 1972. Applications à la phytocéologie de quelques méthodes d'analyse multivariées. *Thèse, Univ. Sc. Tech. Lang.*, Montpellier, 153 p.
- RUSSELL, B., 1913. Introduction à la philosophie mathématique, Payot, Paris, 1970, 246 p.
- RUSSELL, B., 1938. Principles of mathematics, Narton, N.Y., 3 vol.
- STEVENS, S., 1946. On theory of scales measurement. *Science*, **103**: 677-680.
- STEVENS, S., 1951. Mathematics, measurements and psychophysics in Hand book of experimental psychology, Wiley, N.Y.
- STEVENS, S., 1962. The surprising simplicity of sensory metrics. *Amer. Psych.*, : 29-39.
- TOGERSON, W. 1958. Theory and methods of scaling, J. Wiley, N.Y., 460 p.
- WACQUANT, J.P., 1966. Conception géopédologique et phytocéologique pour l'étude des formations superficielles terrestres, C.N.R.S.-C.E.P.E., Montpellier, 363 p.
- WERNER, Ch., 1962. La philosophie grecque, Payot, Paris, 252 p.
- WITTGENSTEIN, L., 1921. Tractatus logico-philosophicus, Gallimard, Paris, 1972, 180 p.
- WITTGENSTEIN, L., 1964. Remarques philosophiques, Gallimard, Paris, 1975, 332 p.



## REVISION OF THE SEPSIDAE (DIPTERA) FROM THE CANARY ISLANDS

Marcos BAEZ

Departamento de Zoología,  
Facultad de Biología, Universidad de la Laguna,  
Tenerife, Islas Canarias, España

SEPSIDAE  
ILES CANARIES  
DISTRIBUTION  
MACARONESIA

RÉSUMÉ. — Les 5 espèces de la famille des Sepsidae présentes aux îles Canaries sont redécrites. Des clés de détermination et des illustrations caractéristiques de chaque espèce sont fournies.

SEPSIDAE  
CANARY ISLANDS  
DISTRIBUTION  
MACARONESIA

ABSTRACT. — The 5 species of the family Sepsidae present in the Canary Islands are revised. Identification keys and appropriate illustrations for each species are given.

### INTRODUCTION

Amongst the Diptera Acalypratae, the *Sepsidae* comprise a family containing 21 genera and some 240 species (Pont, 1979). They are represented in the Macaronesian subregion only by the genus *Sepsis* Fallen, 1810, the largest genus in the family, with 21 species in the Palaearctic Region (Hennig, 1949), 11 in the oriental Region (Zuska, 1977) and 38 in the Afrotropical Region (Zuska, 1980). Within Macaronesia, 6 species are known from the Azores (Frey, 1945), 4 from Madeira (Frey, 1949) and 5 from the Canary Islands. Unfortunately, no information is available on this family for the Cape Verde Islands (Frey, 1958; Zuska, 1980). Most of the species of the Macaronesian islands are widespread in at least the Old World because of their coprophagous larvae and their close association with mammalian faeces.

All the species of *Sepsis* breed in dung. According to Hafez (1948) cow dung is the preferred medium for most species and Pont (1979) in addition records other media such as horse dung and chicken dung (*S. violacea*), pig dung (*S. punctum*, *S. violacea*), human faeces (*S. punctum*), etc. In the Canary Islands we have obser-

ved larval *Sepsidae* in a wide range of excrement and decomposing vegetable matter, although we lack information concerning the frequency of the different species in each medium.

In this archipelago adults are common throughout the year and are easily observed waving their wings and abdomen in a characteristic manner whilst resting on grass stems or on the leaves of various plants, specially those growing in damp places.

Although swarms or aggregations of adults of the genus *Sepsis* have been described (Coe, 1943; Donisthorpe, 1943; Pont, 1979) the author has not observed this phenomenon in the Islands.

The larval morphology has been described by Hennig (1949) and Mangan (1977) and the adult morphology by Hennig (1949) and Pont (1979).

The curious reproductive behaviour of *Sepsis cynipsea* has been analysed by Parker (1972a, b).

*Sepsidae* also have a slight epidemiological importance and some species have been recorded as vectors of various pathogenic micro-organisms (Greenberg, 1971, 1973).

Of the 5 species present in the Canary Islands, *S. punctum* is the commonest, followed by *S. thoracica*

and *S. lateralis*, whilst *S. barbata* and *S. biflexuosa* are rare and have a more limited distribution within each island.

In the text that follows, each species is accompanied a reference to its original description, followed by references to papers in which it has been recorded from the Canary Islands. In the section of material studied, all material has been collected by the author, unless otherwise stated.

### Key to the Species

- 1 - Wing with a dark spot at the end of vein  $r_{2+3}$  ..... 2
  - Wing without a dark spot at the end of vein  $r_{2+3}$  ..... *S. lateralis*
- 2 - Sternopleuron glossy black on most of lower part, the white pruinosity confined to upper part (Figs. 1, 2) ..... 3
  - Sternopleuron entirely white pruinose (Fig. 3) ..... 4
- 3 - Hypopleuron with the posterior half glossy black and the anterior half white pruinose (Fig. 1) *S. thoracica*
  - Hypopleuron entirely glossy black (Fig. 2) ..... *S. barbata*
- 4 - ♂ : fore femur and tibia as fig. 4. ♀ : tergites 4 and 5 with a pair of lateral marginal setae ..... *S. punctum*
  - ♂ : fore femur and tibia as fig. 10. ♀ : tergites 4 and 5 without any marginal setae ..... *S. biflexuosa*

***Sepsis barbata*** Becker, 1907. *Ann. Mus. Zool. Petersburg*, 12, p. 292; Becker, 1908, p. 145; Frey, 1936, p. 96.

Body black. Thorax with 2 dorsocentral bristles, the anterior shorter than posterior. Legs reddish; fore femur of the males as fig. 16 and with long pilosity anteriorly at base; fore tibia as fig. 16. Tergite 1+2 with a violet shine. Genitalia as in figs. 17 and 18.

*Body length* : 4 - 4,5 mm.

*World distribution* : Palaearctic Region; Macaronesian subregion.

*Distribution in the Canary Islands* : Tenerife, Gran Canaria, La Palma, Gomera, Fuerteventura.

*Material studied* : Fuerteventura : Valle de Ortega, 8-V-74, 5 ♂♂ 4 ♀♀.

***Sepsis biflexuosa*** Strobl, 1893. *Wien. Ent. Zeit.*, 12, p. 225; Hennig, 1949, p. 77.

*Sub nomine Sepsis flavimana* Meig., \*Bigot, 1891, p. 276; Becker, 1908, p. 146; \*Frey, 1936, p. 97.

Body shining black. Thorax with 2 dorsocentral bristles of equal length. Femora dark, yellow at tips and bases; fore femur in the male as in fig. 10; fore tibia (♂) yellowish, with a conspicuous ventral swelling at basal quarter that is covered with sort spinules (fig. 10);

mid and hind tibia darker than fore tibia. Genitalia as in figs. 11 and 12.

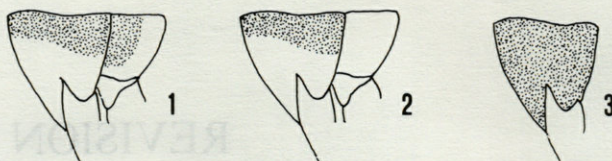


Fig. 1. - 1 : Sternopleuron and hypopleuron of *S. thoracica*; 2 : Sternopleuron and hypopleuron, of *S. barbata*; 3 : Sternopleuron and hypopleuron of *S. punctum*.

1 : Sternopleuron et hypopleuron de *S. thoracica*; 2 : Sternopleuron et hypopleuron de *S. barbata*; 3 : Sternopleuron et hypopleuron de *S. punctum*.

*Body length* : 3,5 - 4 mm.

*World distribution* : Europe, North America, Mexico, Hawaii.

*Distribution in the Canary Islands* : Gran Canaria, Tenerife, Hierro.

*Material studied* : Tenerife : Los Rodeos, 30-III-80, 1 ♂; Santa Ursula, 21-VI-81, 1 ♂.

*Gran Canaria* » Guayadeque, 28-XII-80, 1 ♂.

*Hierro* : Monte del Golfo, 29-V-76, 1 ♂ 1 ♀.

According to Mr. Pont (*in litt.*), Bigot's series of 'flavimana', now in the Verrall-Collin Collection of Palaearctic Diptera in the Hope Department of Zoology, Oxford, consists of 2 ♂♂ 1 ♀ from Alger which are *punctum*, 1 ♂ without data which is *biflexuosa*, and 1 ♀ without data which is *cynipsea*. Bigot's record of *flavimana* can certainly be rejected as a misidentification. I have not seen Frey's material of *flavimana*, but think it most likely to be a misidentification of *biflexuosa*.

***Sepsis lateralis*** Wiedemann, 1830. *Auss. zweifl. Ins.*, 2, p. 468.

- *Sepsis inpunctata* Macq.; Macquart, 1839, p. 118; Becker, 1908 p. 145; Frey, 1936, p. 96 (as f. *lateralis*).

- *Sepsis fragilis* Beck; Becker, 1908, p. 146; Frey, 1936, p. 96 (as f. *lateralis*).

Variably coloured species, ranging from black to yellow, females generally darker than males. Easily distinguishable from the rest of the Canary species by the absence of the dark spot at the end of vein  $r_{2+3}$ ; fore femur and fore tibia of the male as in fig. 7, fore femur with the process bearing several bristles including one S-shaped bristle. Genitalia as in figs. 8 and 9.

*Body length* : 3,5 - 5,5 mm.

*World distribution* : Afrotropical Region; Mediterranean subregion; Oriental Region; New Guinea; Macaronesian subregion.

*Distribution in the Canary Islands* : Gran Canaria, Tenerife, La Palma y Gomera.

*Material studied*: Tenerife: la Cuesta, 28-IX-72, 1 ♂ 1 ♀, 16-X-72, 1 ♂, 15-X-72, 1 ♂ 2 ♀♀, 1-IV-73 3 ♂♂ 2 ♀♀, 23-IV-73, 1 ♂, 29-VI-73, 1 ♂, 21-X-73, 9 ♂♂, 12-XI-73, 1 ♂, 6-I-76, 1 ♂ 1 ♀, 10-II-80, 9 ♂♂ 4 ♀♀; Santa Cruz, 2-XII-79, 1 ♂; Sauzal, 3-VI-79, 4 ♂♂ 2 ♀♀; Santa Ursula, 21-VI-81, 2 ♂♂; Valle Tabares, 4-XI-73, 2 ♂♂ 1 ♀.

*Gran Canaria*: Tafira Alta, 8-III-77, 4 ♂♂ 1 ♀.

*La Palma*: Santa cruz, IV-35, 1 ♀ (Santos Abreu leg.)

*Sepsis punctum* (Fabricius, 1974) (*Musca*), *Ent. Syst.*, p. 351; Becker, 1908, p. 146; Frey, 1936, p. 96 (as var. *quadrisetosa* Duda).

A robust species and the largest species of the genus in the Canary Islands. Body black, abdominal tergite 1 + 2 usually reddish-yellow. Legs usually yellow. Thorax with 1-2 dorsocentral setae (in Canary populations 2 dorsocentrals are more frequent). Fore femur of male with the submedian group of spinules preceded by 2-3 stout setae (fig. 4); fore tibia strongly swollen ventrally in basal half and as in fig. 4. Genitalia as in figs 5 and 6.

*Body length*: 4,5 – 7,5 mm.

*World distribution*: Palaearctic Region; North America; Macaronesian subregion.

*Distribution in the Canary Islands*: Gran Canaria, Tenerife, La Palma y Gomera.

*Material studied*: Tenerife: Afur, 5-III-78, 1 ♀; Agua Garcia, 21-IX-80, 1 ♂ 5 ♀♀; Anaga, 25-IV-74, 2 ♂♂ 1 ♀; Bajamar, 3-II-80, 4 ♂♂ 4 ♀♀; Benijo, 5-X-80, 2 ♂♂; Barranco La Leña, 5-I-47, 1 ♀ (J.M. Fernández leg.); Barranco de Ruiz, 6-IV-75, 1 ♂; El Cantillo, 6-I-66, 2 ♂♂ 3 ♀♀ (J.M. Fernández leg.), 21-II-63, 1 ♂ (J.M. Fernández leg.), 28-I-74, 2 ♂♂; El Socorro, 1-XII-73, 2 ♂♂ 2 ♀♀, 7-XII-73, 1 ♂; La Perdoma, 21-VI-81, 1 ♂; Las Cañadas, 28-V-78, 1 ♂; La Cuesta, 13-V-73, 1 ♂, 15-X-72, 1 ♀, 21-X-73, 1 ♀, 6-I-76, 1 ♂, 22-X-72, 1 ♀, 3-VII-73, 1 ♂, 13-II-72, 1 ♀; Las Lagunetas, 12-V-75, 1 ♂ 1 ♀; Los Rodeos, 24-III-73, 1 ♂, 30-III-80, 1 ♂ 8 ♀♀; Monte del Agua, 24-VIII-73, 3 ♀♀, 17-VI-71, 1 ♂; Santa Ursula, 21-VI-81, 1 ♀; Vueltas de Taganana, 22-III-78, 1 ♂ 1 ♀.

*Gomera*: Apartacaminos, 13-VIII-77, 1 ♂ 1 ♀; Agua de los Llanos, 15-IX-77, 1 ♀; Barranquillos, 11-IX-77, 2 ♂♂; Barranco del Carmen, 14-IX-77, 1 ♀; Cañada de Jorge, 12-VIII-77, 2 ♀♀; El Bailadero, 21-VIII-77, 1 ♀; El Jardín, 13-IX-77, 1 ♂ 1 ♀; Hermigua, 25-III-78, 1 ♂ (P. Oromí leg.), 7-IV-74, 2 ♂♂ 1 ♀; Laguna Grande, 16-VIII-77, 1 ♂, 9-IX-77, 1 ♀; Las Cuadernas, 16-VIII-77, 1 ♀; Las Mesetas, 13-IX-77, 1 ♂; Los Gallos, 14-IX-77 1 ♂; Meriga, 10-VIII-74, 1 ♀, 15-VIII-77, 1 ♀; Mora de Gaspar, 2-VIII-77, 2 ♂♂ 1 ♀, 12-IX-77, 1 ♀; Raso de la Bruma, 1-VIII-77, 1 ♂; Vallehermoso, 19-IX-77, 1 ♂.

*La Palma*: Dehesa, 9-XII-34, 1 ♂ (Santos Abreu leg.); Los Tilos, 25-VIII-73, 6 ♂♂ 3 ♀♀.

*Gran Canaria*: Bandama, 24-IX-73, 3 ♀♀; Las Lagunetas, 23-IX-73, 1 ♀, 9-III-77, 1 ♂; Tafira Alta, 8-III-77, 1 ♂.

*Sepsis thoracica* (Robineau-Desvoidy, 1830) (*Micropeza*), *Essai Myodaires*, p. 742; Frey, 1936, p. 96.

- *Sepsis pectoralis* Macq.; Becker, 1908, p. 146.
- *Sepsis tridens* Beck.; Becker, 1908, p. 146.

Variably coloured species, specially the males which vary from reddish to blackish. Colour of legs varying to

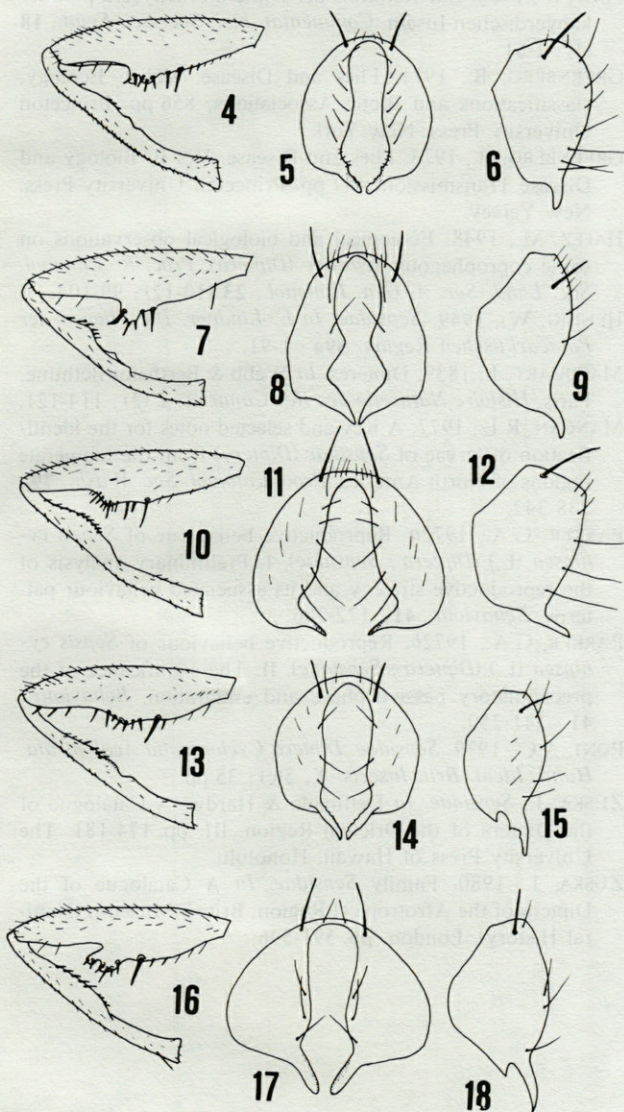


Fig. 2. — 4, 7, 10, 13, 16: Fore femur and tibia of the male; 5, 8, 11, 14, 17: hypopygium mâle (posterior view); 6, 9, 12, 15, 18: hypopygium mâle (lateral view); *S. punctum*: 4, 5, 6; *S. lateralis*: 7, 8, 9; *S. biflexuosa*: 10, 11, 12; *S. thoracica*: 13, 14, 15; *S. barbata*: 16, 17, 18.

4, 7, 10, 13, 16: fémur antérieur et tibia du mâle; 5, 8, 11, 14, 17: hypopygium mâle (vue postérieure); 6, 9, 12, 15, 18: hypopygium mâle (vue latérale); 4, 5, 6: *S. punctum*; 7, 8, 9: *S. lateralis*; 10, 11, 12: *S. biflexuosa*; 13, 14, 15: *S. thoracica*; 16, 17, 18: *S. barbata*.

the same extent as the body. Male : fore femur and tibia as in fig. 13. Genitalia as in figs. 14 and 15.

*Body length* : 3 - 6,5 mm.

*World distribution* : Palaearctic Region; Afrotropical Region; Oriental Region; Macaronesian subregion.

*Distribution in the Canary islands* : All the islands.

*Material studied* : Tenerife : Almáciga, 5-X-80, 1 ♀; Bajamar, 3-II-80, 3 ♂♂ 2 ♀♀; El Cantillo, 6-1-66, 1 ♂ (J.M. Fernández leg.), 28-I-74, 1 ♂; Icod, 12-IV-76, 1 ♀, La Laguna, 29-IV-73, 1 ♀; La Perdoma, 21-VI-81, 3 ♂♂ 1 ♀; Las Cañadas, 13-VI-76, 1 ♀; Las Galletas, 9-IV-78, 1 ♀; Las Mercedes, 24-IV-80, 1 ♀; La Vera, 12-IV-76, 3 ♂♂ 2 ♀♀; La Cuesta, 15-X-72, 1 ♀, 10-VI-73, 1 ♂, 10-II-80, 1 ♂; Los Chupaderos, 23-VI-76, 1 ♀; Los Rodeos, 30-III-80, 2 ♂♂ 1 ♀; Monte de Icod, 19-I-74, 1 ♂; Santa Ursula, 1-VII-79, 3 ♀♀; Teno, 1-III-74; 1 ♂; Valle Jimenez, 23-I-74, 1 ♂ 1 ♀; Valle Tabares, 3-V-73, 1 ♀.

*Goмера* : Hermigua, 7-IV-74, 1 ♀; Meriga, 10-VIII-74, 1 ♀, 15-VIII-77, 1 ♀; Tecina, 28-III-78, 1 ♂.

*La Palma* : Bajamar, 17-II-76, 1 ♀.

*Hierro* : Frontera, 1-II-78, 2 ♂♂ 1 ♀.

*Gran Canaria* : Guayadeque, 28-II-80, 1 ♀; Tejada, 9-III-77, 1 ♀.

*Fuerteventura* : Tetir, 14-V-74, 1 ♂ 3 ♀♀.

*Lanzarote* : Haría, 23-II-79, 1 ♂.

ACKNOWLEDGES. — The author would like to express his gratitude to Mr. A.C. Pont (British Museum (NH)) for his revision of the manuscript and for his valuable comments.

## BIBLIOGRAPHY

- BECKER., 1908. Dipteren der Kanarischen Inseln. *Mitt. zool. Mus Berl.*, **4** (1) : 1-180.
- BIGOT, J.M.F., 1891. Voyage de M. Ch. Allaud aux Iles Canaries (novembre 1889-juin 1890). Diptères. *Bull. Soc. Zool. Fr.* **16** : 275-279.
- COE, R.L., 1943. Swarming of *Sepsis cynipsea* L. (Diptera, Sepsidae). *Entomol. mon. Mag.*, **79** : 251.
- DONISTHORPE, H., 1943. Swarming of *Sepsis cynipsea* L. (Diptera, Sepsidae). *Entomol. mon. Mag.*, **79** : 184.
- FREY R., 1936. Die Dipterenfauna der Kanarische Inseln und ihre Probleme. *Commentat. Biol. Soc. Sci. Fenn.* **6** (1) : 1-237.
- FREY, R., 1945. Tiergeographische Studien über die Dipterenfauna der Azoren. I. Verzeichnis der bisher von den Azoren bekannten Dipteren. *Commentat. biol. Soc. Sci. Fenn.*, **8** (10) : 1-114.
- FREY, R., 1949. Die Dipterenfauna der Insel Madeira. *Commentat. biol. Soc. Sci. Fenn.* **8** (16) : 1-47.
- FREY, R., 1958. Zur Kenntnis der Diptera brachycera p.p. der kapverdischen Inseln. *Commentat. biol. Soc. Sci. Fenn.*, **18** (4) : 1-61.
- GREENBERG, B., 1971. Flies and Disease. Vol I. Ecology, classifications and Biotic Associations, 856 pp. Princeton University Press. New York.
- GREENBERG, B., 1973. Flies and Disease. Vol II. Biology and Disease Transmission, 447 pp. Princeton University Press. New Jersey.
- HAFEZ, M., 1948. Ecological and biological observations on some coprophagous Sepsidae (Diptera). *Proc. R. Entomol. Soc. Lond. Ser. A. Gen. Entomol.*, **23** (10-12) : 99-104.
- HENNIG, W., 1949. Sepsidae. In E. Lindner, *Die Fliegen der Palaearktischen Region*, **39a** : 1-91.
- MACQUART, J., 1839. Diptères. In Webb & Berthelot Bèthune, Paris. *Histoire Naturelle des Iles Canaries*, **2** (2) : 114-121.
- MANGAN, R.L., 1977. A Key and selected notes for the identification of larvae of Sepsidae (Diptera) from the temperate regions of North America. *Proc. Entomol. Soc. Wash.*, **79** : 338-342.
- PARKER, G.A., 1972a. Reproductive behaviour of *Sepsis cynipsea* (L.) (Diptera : Sepsidae). I. Preliminary analysis of the reproductive strategy and its associated behaviour patterns. *Behaviour*, **41** : 172-206.
- PARKER, G.A., 1972b. Reproductive behaviour of *Sepsis cynipsea* (L.) (Diptera : Sepsidae). II. The significance of the precopulatory passive phase and emigration. *Behaviour*, **41** : 241-250.
- PONT, A.C., 1979. Sepsidae. Diptera Cyclorrapha Acalyprata. *Hand. Ident. Brit. Insects*, **X**, 5(c) : 35 pp.
- ZUSKA, J., Sepsidae. In Delfinado & Hardy : A Catalogue of the Diptera of the Oriental Region. III. pp. 174-181. The University Press of Hawaii. Honolulu.
- ZUSKA, J., 1980. Family Sepsidae. In A Catalogue of the Diptera of the Afrotropical Region, British Museum (Natural History). London, pp. 591-596.

## GREGARINA LABIDURAE N.SP. PARASITE DE *LABIDURA RIPARIA* PALLAS Remarques sur les *Gregarina* de Dermaptères

J. THÉODORIDÈS, R. ORMIÈRES<sup>†</sup> et P. JOLIVET

Laboratoire d'Evolution,  
Université Pierre et Marie-Curie,  
105, boulevard Raspail, 75006 Paris  
Station Biologique, 34200 Sète

GREGARINA LABIDURAE  
GRÉGARINE  
LABIDURA RIPARIA  
GREGARINA  
DERMAPTÈRES

RÉSUMÉ. — Les auteurs rappellent les critères morphologiques des 6 espèces de *Gregarina* décrites chez les Dermaptères d'Europe et d'Asie, en donnant un tableau comparatif et décrivent chez *Labidura riparia* Pall. de France et du Sénégal une septième espèce inédite : *G. labidurae* n. sp.

G. LABIDURAE  
GREGARINA  
L. RIPARIA  
GREGARINA  
DERMAPTERA

ABSTRACT. — The authors recall the morphological criteria of the 6 species of *Gregarina* described from European and Asiatic Dermaptera, give a comparative table of them and describe a seventh species : *G. labidurae* n. sp. from *Labidura riparia* from France and Senegal.

C'est chez un Dermaptère, le perce-oreille commun (*Forficula auricularia* L.) que fut décrite par Léon Dufour (1828) sous le nom de *Gregarina ovata* la première Grégarine reconnue comme telle, revue ensuite par de nombreux auteurs cités par Paehler (1904) qui consacra une monographie à ce parasite et par Watson (1916).

Cette Grégarine fut ensuite retrouvée par divers auteurs plus récents (Foerster, 1938; Tuzet et Ormières, 1956; Lipa, 1967; Geus, 1969) chez son hôte d'origine, tandis que H. Hoshide (1958), Théodoridès et Ormières (1959) la signalaient chez de nouveaux hôtes, respectivement *Anisolabis maritima* (Géné) et *Euborellia annulipes* (Burr) du Japon et *E. moesta* (Géné) du midi de la France (Banyuls). (Geus fait erreur lorsqu'il prétend (*op. cit.*, p. 134) que Watson (1916) aurait signalé *G. ovata* chez *F. auricularia* des Etats-Unis où ce dernier auteur dit précisément (*op. cit.*, p. 98) ne l'y avoir jamais trouvée.

Depuis 1969 d'autres *Gregarina* furent décrites chez divers Dermaptères : *G. chelidurellae* chez *Chelidurella*

*acanthopygia* (Géné) (Geus, 1969), *G. fallax* chez *Forficula auricularia*, *F. decipiens* Géné et *Anechura bipunctata* Fabr. de France et d'Angleterre (Ormières, 1975).

Cette dernière *Gregarina* ne se distingue de *G. ovata* que par les dimensions de son kyste et de ses spores; celles de leurs trophozoïtes étant identiques (Tabl.) Son individualisation par l'un de nous permet donc d'infirmer l'hypothèse faite par les anciens auteurs suivant laquelle *G. ovata* produirait deux sortes de spores (macrospores et microspores).

Enfin Amoji et Rodji (1976) décrivent *G. megaspora* et *G. ambigua* chez *Forficula ambigua* Burr. de l'Inde.

Le tableau ci-joint récapitule les principales données morphologiques concernant ces six différentes espèces auxquelles nous ajouterons une septième que nous allons maintenant décrire. La validité de *Gregarina forficulae* Lipa, 1967 nous semble douteuse; d'après l'habitude des associations, il s'agirait peut-être d'une espèce appartenant au genre *Hirmocystis*.

	Dimension des trophozoïtes ( $\mu\text{m}$ )	Dimension des kystes ( $\mu\text{m}$ )	Nombre de sporoductes	Dimension des spores ( $\mu\text{m}$ )	Hôtes	Localité
<i>ovata</i> Dufour, 1828	220-420 x 42-194	200-400	9-10	14-17 x 10	<i>Forficula auricularia</i> <i>Euborellia moesta</i> <i>Anisolabis maritima</i> <i>A. annulipes</i>	Europe (France, Allemagne) Japon (Yamagute, Ehime)
? <i>forficulae</i> Lipa	170x70	200	?	?	<i>Forficula auricularia</i>	Europe (Pologne)
<i>chelidurellae</i> Geus, 1969	160-200 x 30-80	?	?	?	<i>Chelidurella acanthopygia</i>	Allemagne (Bavière)
<i>megaspora</i> Amoji & Rodgi, 1976	200-560 x 70-135	350	5 visibles	26 x 13	<i>Forficula ambigua</i>	Inde (Dharwar)
<i>ambigua</i> Amoji & Rodgi, 1976	210-525 x 20-100	250	3 visibles	17 x 9,5	" "	Inde (Dharwar)
<i>fallax</i> Ormières, 1975	analogues à <i>G. ovata</i>	200-450	20-25	7-8,5 x 3,5	<i>Forficula auricularia</i> <i>F. decipiens</i> <i>Anechura bipunctata</i>	Europe (France : Hérault, Alpes ; Angleterre)
<i>labidurae</i> n. sp.	400-500 x 100-200	200-325	7	17,5 x 7	<i>Labidura riparia</i>	France (Hérault, Pyrénées-Orientales) Sénégal (Saint-Louis)

*Gregarina* de Dermaptères

*Gregarina* from Dermaptera

### GREGARINA LABIDURAE n. sp.

Hôte : *Labidura riparia* Pallas, France : Sète (R. Ormières), Le Racou (Pyr.-Or.) (J. Théodoridès) (matériel obligeamment fourni par C. Caussanel que nous remercions ici); Sénégal, environs de Saint-Louis (P. Jolivet).

Il s'agit d'une espèce de grande taille. Le céphalin (Fig. 1, A) mesure environ 170  $\mu\text{m}$  de long et plus de 50  $\mu\text{m}$  dans sa plus grande largeur. L'épimérite est constitué par un gros bouton sphérique d'environ 35  $\mu\text{m}$  de diamètre. Les associations observées (Fig. 1, B, C; Fig. 2) comportent des individus pouvant atteindre une grande taille (400 à 500  $\mu\text{m}$  de longueur pour les primitives, 430 à 480  $\mu\text{m}$  pour les satellites), sur une largeur de plus de 100  $\mu\text{m}$ . Le deutomérite est souvent élargi à sa partie postérieure où se trouve le noyau ovale mesurant 20  $\mu\text{m}$  dans son plus grand axe (Fig. 1, C). La largeur maxima des trophozoïtes associés peut atteindre 100  $\mu\text{m}$  chez les exemplaires de Sète (Fig. 1, B). La syzygie a un diamètre de 140  $\mu\text{m}$  (hôte du Racou). Précisons que le terme de syzygie désigne le stade où les *Gregarina* associés ayant cessé leur phase trophique se transforment en gamontes, tandis que celui d'association doit être réservé aux jeunes trophozoïtes en croissance précocement appariés.

C'est chez les hôtes de Sète que fut observé le kyste. Il est sphérique, mesure de 200 à 325  $\mu\text{m}$  de diamètre et comporte une gangue d'épaisseur variable (15 à 45  $\mu\text{m}$ ); sa déhiscence s'effectue par 7 sporoductes de 42 à 87  $\mu\text{m}$  de long sur 7 à 10  $\mu\text{m}$  de large. Les spores (Fig. 1, D) en forme de tonnelet sont émises en chaîne et mesurent environ 17,5  $\mu\text{m}$  de long sur 7  $\mu\text{m}$  de large.

### DISCUSSION

La morphologie des trophozoïtes associés de cette *Gregarina* la distingue de ceux de *G. ovata* dont ils n'ont pas la forme globuleuse et de *G. ambigua* dont le protomérite du primate est conique; *G. chelidurellae* est de dimensions beaucoup plus réduites. Notre espèce diffère aussi de *G. fallax* par le nombre et la longueur des sporoductes. En outre, par les dimensions de ses spores elle se différencie des espèces ci-dessus en particulier de *G. ovata* (Fig. 1, E) et de *G. fallax* (Fig. 1, F) et les spores de *G. megaspora* (26  $\mu\text{m}$ ) sont beaucoup plus grandes.

Nous considérons donc la Grégarine parasite de *Labidura riparia* comme inédite et nous l'appelons *Gregarina labidurae* n. sp.

Cette espèce semble relativement fréquente : les 10 exemplaires (tous mâles) de *L. riparia* provenant du Racou étaient tous abondamment parasités par cette *Gregarina* dont nous avons pu observer de nombreuses associations et quelques syzygies.

### DIAGNOSE

Trophozoïtes de grande taille (céphalin : 170 x 50  $\mu\text{m}$ ; sporadins de 400-500  $\mu\text{m}$  x 100-200  $\mu\text{m}$ ) de forme allongée. Kyste sphérique de 200 à 325  $\mu\text{m}$  pourvu de 7 sporoductes libérant des spores en tonnelet de 17,5 x 7  $\mu\text{m}$ .

Hôte : *Labidura riparia* Pallas

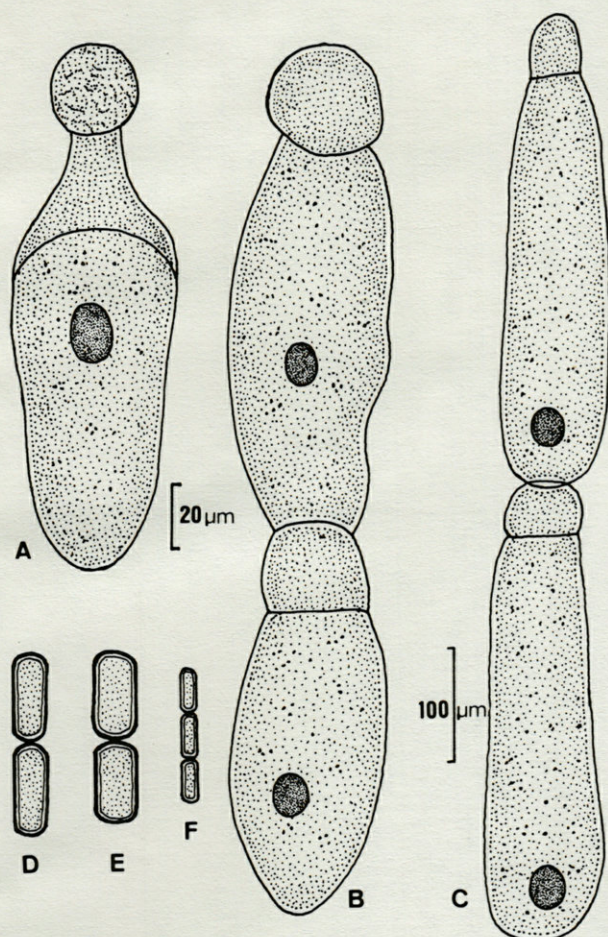


Fig. 1. — *Gregarina labidurae* n.sp. — A, céphalin; B, C, associations; D: spores (avec pour comparaison à la même échelle: E: spores de *Gregarina ovata* et F: de *G. fallax* (A et C: hôte provenant du Sénégal; B et D: hôte provenant de France: Sète).

*G. labidurae* n.sp. — A: cephalin; B, C, associations; D, spores (with for comparison at the same magnification: E, spores of *G. ovata* and F, spores of *G. fallax* (A and C: host from Senegal; B and D, host from France: Sète).

Localisation chez l'hôte: intestin moyen (trophozoïtes) et postérieur (kystes).

Localités: France (Hérault, Pyrénées-Orientales); Sénégal (Saint-Louis).

## BIBLIOGRAPHIE

- AMOJI, S.D. et S.S. RODGI, 1976. Two new species of Cephaline Gregarines in the earwig, *Forficula ambigua* Burr. *Riv. Parassit.*, **37** (1): 43-56.
- DUFOUR, L., 1828. Note sur la Grégarine. Nouveau genre de Ver qui vit en troupeau dans l'intestin de divers insectes. *Ann. Sc. Nat.*, **1** (13): 336-337.

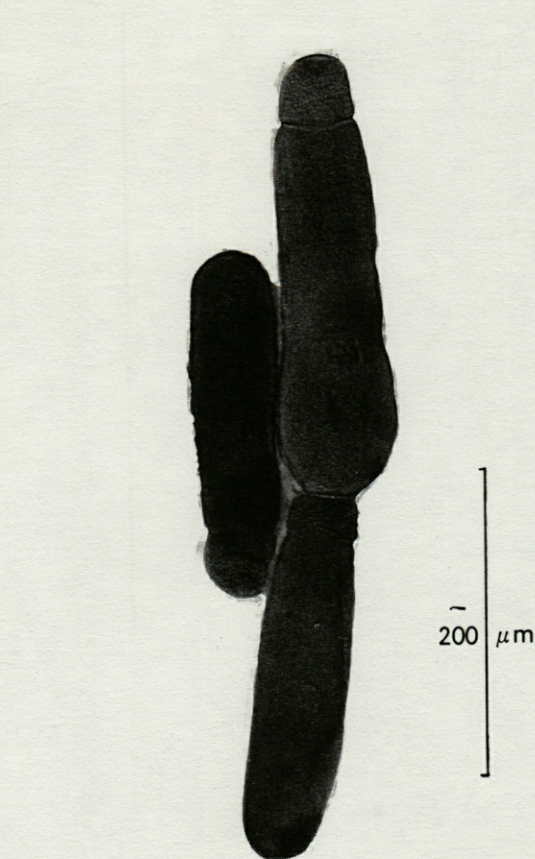


Fig. 2. — *Gregarina labidurae* n.sp. Association et trophozoïte solitaire (hôte provenant de France: Le Racou).

*G. labidurae* n.sp. Association and solitary trophozoite (host from France: Le Racou).

- FOERSTER, H., 1938. Gregarinen in Schlesischen Insekten. *Zeitsch. f. Parasit.*, **10** (5): 157-209.
- GEUS, A., 1969. Sporentierchen. Sporozoa. Die Gregarinida. *Tierw. Deutschl.*, **57**: 1-608.
- HOSHIDE, H., 1958. Studies on the Cephaline Gregarines of Japan (II). *Bull. Fac. Sc. Educat.*, **7**: 45-109.
- LIPA, J.J., 1967. Studies on Gregarines (*Gregarinomorpha*) of Arthropods in Poland. *Acta Protozool.*, **5**: 97-179.
- ORMIÈRES, R., 1975. Etudes expérimentales sur *Gregarina ovata* Dufour, 1828: macro et microsporocystes, spécificité parasitaire, durée du cycle. *Ann. Parasitol. Comp.*, **50** (5): 521-529.
- PAEHLER, F., 1904. Über die Morphologie, Fortpflanzung und Entwicklung von *Gregarina ovata*. *Arch. f. Protist.*, **4**: 64-87.
- THÉODORIDÈS, J. et R. ORMIÈRES, 1959. Quelques Eugrégarines parasites d'Arthropodes de la région de Banyuls. *Vie Milieu*, **9** (3): 310-324.
- TUZET, O. et R. ORMIÈRES, 1956. Sur quelques Grégarines de la région de Sète. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, **31** (4): 317-330.
- WATSON, M.E., 1916. Studies on Gregarines. III. *Biol. Monogr.*, **2** (3): 5-258.



Fig. 1. - *Gregarina labidura* n. sp. Association et trophisme chez les hôtes (France - Le Razou).  
*G. labidura* n. sp. Association and trophisme chez les hôtes (France - Le Razou).

FOETTER, H. 1978. Gregarina in Schistosomes. *Parasitology*, 76 (2), 157-160.  
 GREGA, A. 1969. Sporozoiten. Sporozoen. Die Gregarina. *Parasitologie*, 57, 1-68.  
 HORRIG, H. 1958. Studies on the Cephaline Gregarina of Japan (II). *Bull. Fac. Sc. Educ.*, 7, 45-104.  
 LEB, J. 1967. Studies on Gregarina (Gregarinophyta) of Amphipods in Poland. *Acta Parasitol.*, 2, 97-179.  
 ORMIERES, R. 1975. Etudes expérimentales sur *Gregarina* n. sp. (Dufour, 1828) - vecteur et microhôte. *Ann. Parasitol.*, 20 (2), 221-229.  
 PARMEK, F. 1964. Über die Morphologie, Fortpflanzung und Entwicklung von *Gregarina* sp. n. *Parasit.*, 4, 64-70.

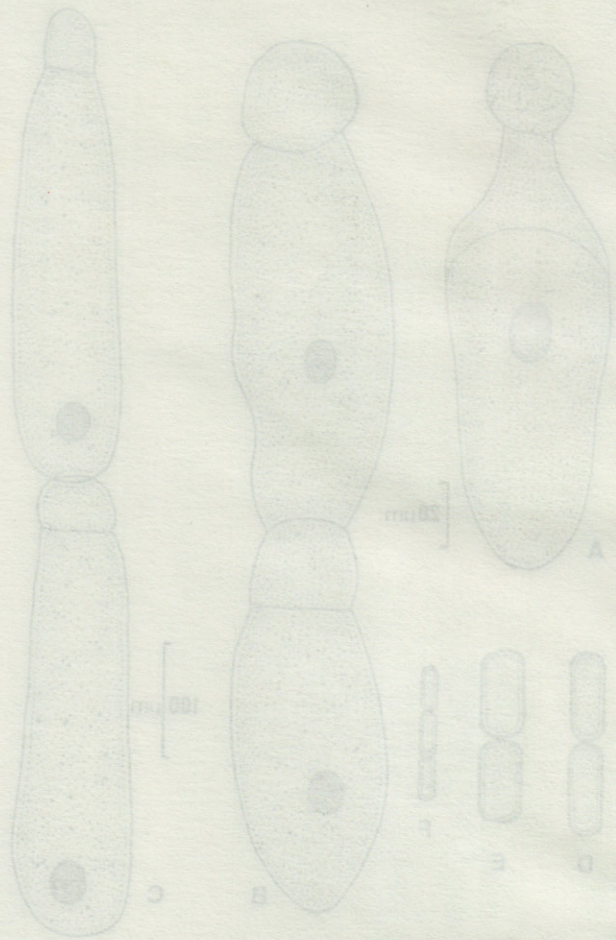


Fig. 2. - *Gregarina labidura* n. sp. - A, cephalon; B, C, mesenteron; D, spores; E, spores for comparison to the same species; F, spores of *Gregarina* sp. n. de G. Jullien et al. from the same host. A, B, C, tête; D, mésentère; E, spores; F, spores de *Gregarina* sp. n. de G. Jullien et al. du même hôte. A, B, C, tête; D, mésentère; E, spores; F, spores de *Gregarina* sp. n. de G. Jullien et al. du même hôte.

Localisation chez l'hôte - intestin moyen (trochantère) et postérieur (kyste).  
 Localités - France (Normandie, Pyrénées-Orientales); 26 (Normandie).

Directeur gérant de la publication : J. SOYER

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

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

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



# 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, 1982, 32 (1)

## SOMMAIRE – SUMMARY

<i>Feeding ecology of littoral Gobiid and Blennioid Fish of the Banyuls area (Mediterranean Sea). I. Main food and trophic dimension of niche and ecotope.</i>	C. Dieter ZANDER	1
Étude expérimentale de la ponte des Copépodes pélagiques : <i>Temora stylifera</i> et <i>Centropages typicus</i> . II. Dynamique des pontes.		
<i>Experimental study of the egg-laying of two pelagic copepods : Temora stylifera and Centropages typicus. II. Dynamic of egg-laying.</i>	Suzanne RAZOULS	11
<i>Karyoevolutive considerations in 29 Mediterranean teleost fishes.</i>	J. CANO, G. THODE and M.C. ALVAREZ	21
Les Copépodes pélagiques au Sud-Est des îles du Cap Vert. I. Aspects qualitatifs (Mission Guidôme du N.O. « J. Charcot », Sept.-oct. 1976).		
<i>Pelagic Copepods from the South-east of Cape Verde Islands. I. Qualitative aspects (Guidôme Cruise of the N.O. « J. Charcot », Sept.-Oct. 1976).</i>	V. CHAHSAVAR-ARCHAD et C. RAZOULS	25
Écologie des Uropodes édaphiques (Arachnides : Parasitiformes) de trois écosystèmes forestiers. 3. Abondances et Biomasses des Microarthropodes du sol; facteurs du milieu, abondances et distributions spatiales des Uropodides.		
<i>Soil Uropodid Mites ecology (Arachnida : Parasitiformes) in three forest ecosystems. 3. Soil microarthropod densities and biomasses; environmental factors, densities and spatial distributions of Uropodid mites.</i>	Françoise ATHIAS-BINCHE	47
Sur le concept de mesure et son application en écologie générale.		
<i>On the concept of scaling and its application in general ecology.</i>	Philippe DAGET	61
<i>Revision of the Sepsidae (Diptera) from the Canary Islands.</i>	Marcos BAEZ	69
<i>Gregarina labidurae</i> n. sp. parasite de <i>Labidura riparia</i> Pallas et remarques sur les <i>Gregarina</i> de Dermaptères.		
<i>Gregarina labidurae</i> n. sp., a parasite of <i>Labidura riparia</i> Pallas with remarks on the <i>Gregarina</i> from <i>Dermaptera</i> .	J. THEODORIDES, R. ORMIERES et P. JOLIVET	73