

ISSN 0240-8759

Vie et Milieu

Vol. 33 n° 1 - Mars 1983

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 1983

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 1983 :	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

ÉVOLUTION DES ASCIDIES DIDEMNIDAE I. CAS DES ESPÈCES FRANÇAISES

*Evolution of the Didemnid Ascidiaceans.
I. The species of the french coasts*

Françoise LAFARGUE

Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer

ÉVOLUTION
ASCIDIES DIDEMNIDAE
CÔTES FRANÇAISES

RÉSUMÉ. — Les 26 espèces actuelles d'Ascidies Didemnidae se répartissent en six genres, dont 4 sont pourvus de spicules calcaires, et s'ordonnent en une séquence orientée selon l'enroulement graduel du spermiducte : *Lissoclinum*, *Polysyncraton*, *Didemnum* et *Trididemnum*. Les deux autres genres dépourvus de spicules dérivent des précédents : *Diplosoma* de *Lissoclinum* et *Didemnopsis* de *Trididemnum*. Le genre *Lissoclinum*, le plus ancien de cet ensemble, dérive du genre *Echinoclinum*, présent dans le bassin de Paris à l'Yprésien, Eocène. Ce genre *Echinoclinum* dérive, à son tour, du genre *Cystodytes* appartenant à la famille voisine des *Polycitoridae*. Les espèces des genres les plus anciens, *Lissoclinum*, *Polysyncraton*, *Diplosoma*, se répartissent en deux séries parallèles selon l'orientation du thorax qui peut être simple ou retourné; tandis que les espèces des genres les plus récents, *Didemnum*, *Trididemnum*, *Didemnopsis* ont toutes un thorax retourné. L'évolution des genres s'effectue par une série de transformations corellées qui s'établissent selon le principe du relais; celle des espèces est moins nette et donne l'impression d'être souvent aléatoire. Ces faits indiquent un amortissement de l'évolution qui se traduit par un arrêt apparent des transformations chez les espèces à thorax droit.

EVOLUTION
DIDEMNID ASCIDIANS
FRENCH COASTS

ABSTRACT. — The 26 extant species of Didemnid Ascidiaceans are distributed in six genera, four of which have calcareous spicules, and may be arranged in a morphological series (cline) according to an increasing spiral coiling of the sperm duct : *Lissoclinum*, *Polysyncraton*, *Didemnum* and *Trididemnum*. The two other genera without spicules are derived from the preceding ones : *Diplosoma* from *Lissoclinum* and *Didemnopsis* from *Trididemnum*. The genus *Lissoclinum*, which is the oldest of these, is derived from the genus *Echinoclinum*, which was already present in the Paris basin during the Ypresian level of the Eocene. *Echinoclinum* is derived from *Cystodytes*, which belongs to the family of the *Polycitoridae*. The species of the oldest genera, *Lissoclinum*, *Polysyncraton*, *Diplosoma*, are distributed in two parallel series according to the orientation of the thorax, which can be either straight or inverted; the species of the more recent genera, *Didemnum*, *Trididemnum*, *Didemnopsis*, on the other hand, have an inverted thorax. The evolution of the genera goes through a series of correlated transformations following an apparent rule of replacement; the species evolution is less distinct and often seems random. These observations suggest a slowing down of evolutionary speed expressed in the apparent halt of transformations in the species having a straight thorax.

Les 22 espèces françaises d'Ascidies Didemnidae pourvues de spicules calcaires appartiennent à quatre genres. Ces derniers peuvent être classés en une succession linéaire orientée : *Lissoclinum*, *Polysyncrator*, *Didemnum*, *Trididemnum*. Chaque genre de cette série évolutive développe les tendances de celui qui le précède.

La direction évolutive est celle de l'enroulement graduel du spermiducte qui s'accompagne d'autres transformations progressives :

- allongement du tube digestif par formation d'une deuxième courbure,
- disparition de la quatrième rangée de stigmata branchiaux,
- diminution du nombre de tentacules buccaux,
- réduction de taille du zoïde.

Cette série de transformations corellées s'exprime à travers 19 espèces avec spicules dont le thorax a subi une rotation à 180° dans le sens rétrograde : 1 *Lissoclinum*, 2 *Polysyncrator*, 12 *Didemnum*, 4 *Trididemnum*.

Les trois autres espèces restantes à spicules n'ont pas de rotation thoracique : 1 *Lissoclinum*, 2 *Polysyncrator*.

Il existe d'autre part, quatre espèces françaises dépourvues de spicules. Elles se répartissent en deux genres : *Diplosoma* qui dérive de *Lissoclinum* et *Didemnopsis* qui dérive de *Trididemnum*. *Diplosoma singulare* est la seule espèce française de cette catégorie qui soit dépourvue de rotation thoracique. Il en existe deux autres dans les eaux européennes : *Diplosoma migrans* (Menker et Ax, 1970) en provenance d'Heligoland, Mer du Nord et *D. carnosum* Von Drasche, 1883 de Portoroz, Adriatique Nord (Fig. 2).

Par ailleurs, le début de l'enroulement du spermiducte observé chez le genre *Polysyncrator* coïncide avec une modification de structure de l'intestin moyen. Il est cylindrique et coudé dans les genres à spermiducte droit *Lissoclinum* et *Diplosoma* ; il est sphérique à partir du genre *Polysyncrator*.

Enfin il existe un organe musculaire propre à la famille des Didemnidae, l'appendice fixateur, dont l'évolution mérite d'être étudiée. En effet, sa présence chez les espèces à spicules est concomitante de la rotation du thorax et de l'enroulement du spermiducte tandis que chez les espèces sans spicules sa présence est indépendante de la rotation du thorax et de l'enroulement du spermiducte. Ainsi chez les espèces à spicules, l'appendice fixateur apparaît dans la moitié des espèces du genre *Polysyncrator* ; il est présent chez les 12 espèces de *Didemnum* et chez une espèce de *Trididemnum* ; il est régressé chez les trois autres espèces de *Trididemnum* et chez l'unique espèce du genre *Didemnopsis*. Il est présent chez toutes les espèces de *Diplosoma*, excepté chez *Diplosoma singulare*. Sa consistance est molle chez les *Diplosoma*, rigide dans les autres genres. L'insertion de l'appendice fixateur est de deux types, soit sous-endostylaire (*Diplosoma* et *Trididemnum*), soit pédonculaire (*Polysyncrator* et *Didemnum*).

La structure des larves est propre à chaque genre. Il existe une exception, celle de *Diplosoma singulare* qui appartient au type *Lissoclinum*.

La définition des genres est la suivante :

Lissoclinum :

- 4 rangées de stigmata branchiaux chez les adultes et les larves,
- organes spiculogènes (aliformes) et spicules présents,
- intestin moyen cylindrique et coudé, intestin terminal court,
- spermiducte droit,
- testicule simple ou divisé,
- appendice fixateur absent,
- ouverture cloacale simple ou avec languette,
- larve non gemmipare à 3 papilles adhésives,
- thorax droit ou retourné.

Polysyncrator :

- 4 rangées de stigmata branchiaux chez les adultes et les larves,
- organes spiculogènes (circulaires sauf une exception) et spicules présents,
- intestin moyen sphérique, intestin terminal avec amorce de deuxième courbure,
- spermiducte spiralé : 4 à 5 tours lâches sauf une exception,
- testicule divisé (lobes disposés en rosette sauf une exception),
- appendice fixateur chez les espèces à rotation thoracique,
- ouverture cloacale simple ou avec languette,
- larve gemmipare à 3 papilles adhésives,
- thorax droit ou retourné.

Didemnum :

- 4 rangées de stigmata chez les adultes, 3 chez les larves,
- organes spiculogènes (aliformes) et spicules présents,
- intestin moyen sphérique, deuxième courbure de l'intestin terminal accusée,
- spermiducte spiralé : 8 à 9 tours serrés,
- testicule simple,
- appendice fixateur présent,
- ouverture cloacale simple,
- larve non gemmipare à 2 ou 3 papilles adhésives,
- thorax retourné.

Trididemnum :

- 3 rangées de stigmata branchiaux chez les adultes et les larves,
- organes spiculogènes (circulaires) et spicules présents,
- intestin moyen sphérique, intestin terminal avec deuxième courbure très accusée,
- spermiducte spiralé : 10 à 11 tours de spire qui se chevauchent,
- testicule simple,
- appendice fixateur régressé (sauf une exception),
- ouverture cloacale en forme de tube,
- larve non gemmipare à 3 papilles adhésives,
- thorax retourné.

Diplosoma :

- 4 rangées de stigmates chez les adultes et les larves,
- organes thoraciques latéraux et spicules absents,
- intestin moyen cylindrique et coudé, intestin terminal court,
- spermiducte droit,
- testicule simple ou divisé,
- appendice fixateur présent (sauf une exception),
- ouverture cloacale simple,
- larve gemmipare à 3 papilles adhésives (sauf une exception),
- thorax droit ou retourné.

Didemnopsis :

- 3 rangées de stigmates chez les adultes et les larves,
- organes spiculogènes et spicules absents,
- intestin moyen sphérique, intestin terminal avec deuxième courbure très accusée,
- spermiducte spiralé : 10 à 11 tours de spire serrés,
- testicule simple,
- appendice fixateur régressé,
- ouverture cloacale en forme de tube,
- larve non gemmipare à 3 papilles adhésives,
- thorax retourné.

Cette définition des genres (surtout avec les 4 premiers caractères) implique l'existence d'un acquis évolutif irréversible. Au premier niveau d'évolution, genre *Lissoclinum*, l'intestin terminal est court alors que le spermiducte est droit. Ces caractères s'accompagnent de l'existence de 4 rangées de stigmates branchiaux. Au deuxième niveau, genre *Polysyncraton*, l'innovation réside dans la modification de structure du tube digestif (intestin moyen sphérique et amorce de deuxième courbure de l'intestin terminal) et du spermiducte (début de spiralisation), pas de changement au niveau de la branchie. Au troisième niveau, *Didemnum*, l'innovation réside dans l'absence de la quatrième rangée de stigmates chez la larve, le développement de la deuxième courbure de l'intestin terminal et de l'enroulement du spermiducte (4 tours supplémentaires serrés). Au quatrième niveau, *Trididemnum*, il y a développement des acquisitions antérieures : un tour de spire supplémentaire au spermiducte, une deuxième courbure encore plus prononcée de l'intestin terminal, l'absence définitive de la quatrième rangée de stigmates (larves et adultes).

Cette séquence de transformations corréliées et graduelles implique l'impossibilité de trouver conjointement certaines structures telles que spermiducte droit et trois rangées de stigmates. *Les caractères ne sont pas transmis indépendamment les uns des autres.* Les exceptions mentionnées dans la définition des genres correspondent aux espèces intermédiaires entre deux genres : *Trididemnum cf savignyi* (Herdman, 1886) a un appendice fixateur long comme chez les *Didemnum*; son insertion est sous-endostylaire comme chez les *Trididemnum*. *Polysyncraton bilobatum* a une larve gemmipare de *Polysyncraton*, un testicule bilobé proche des *Didemnum*, un spermiducte, des organes thoraciques latéraux et une ouverture cloacale de *Didemnum*. *Polysyncraton canetense* et *P. haranti* ont des caractères proches de *Lisso-*

clinum perforatum : absence de rotation thoracique, forme des spicules. *Diplosoma singulare* a tous les caractères de *Lissoclinum perforatum* excepté les organes spiculogènes et les spicules qui sont absents.

La définition des espèces porte essentiellement sur la position des organes thoraciques latéraux, la forme des spicules, le nombre de prolongements ectodermiques et de papilles adhésives des larves. La structure de la colonie (couleur, nature de la surface, etc.) est plus délicate à interpréter car elle varie avec l'âge et le milieu.

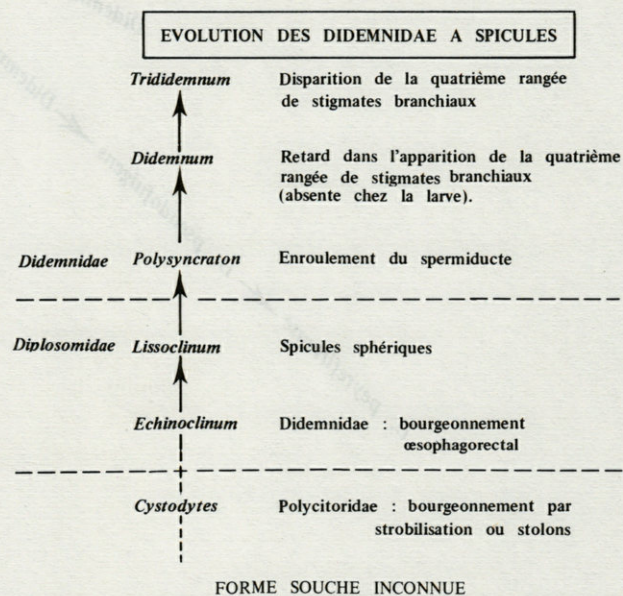
L'évolution des espèces s'exprime par un déplacement des organes thoraciques latéraux à partir de la position moyenne des *Lissoclinum* (entre la deuxième et troisième rangée de stigmates) soit vers le haut (*Polysyncraton*), soit vers le bas (*Didemnum* et à un moindre degré *Trididemnum*), tandis que le nombre de rayons des spicules tend à diminuer et, celui des prolongements ectodermiques larvaires à augmenter.

La filiation des genres est représentée dans le tableau I, celle des espèces dans le tableau II et les figures 1 à 8.

La rotation du thorax s'est effectuée précocement soit au niveau du genre *Lissoclinum*, soit encore plus tôt au niveau du genre *Echinoclinum* ou même *Cystodytes*.

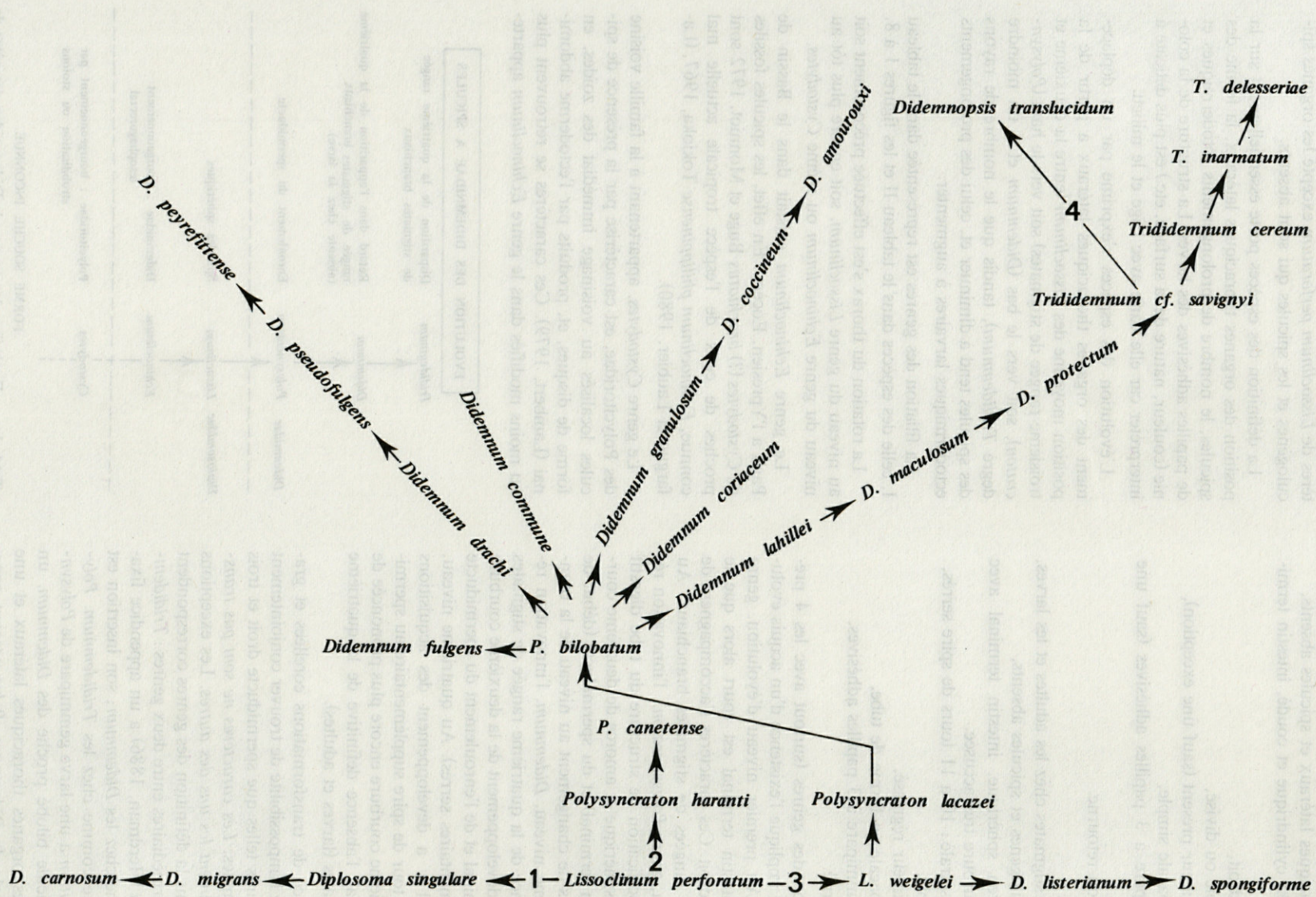
Le genre *Echinoclinum* existait dans le Bassin de Paris à l'Yprésien, Eocène. En effet, les spicules fossiles de *Cystodytes* (?) *brachiatus* Buge et Monniot, 1972 sont proches de ceux de l'espèce tropicale actuelle mal connue, *Echinoclinum philippinense* Tokioka, 1967, (Lafargue et Laubier, 1980).

Le genre *Cystodytes*, appartenant à la famille voisine des Polycitoridae, est caractérisé par la présence de spicules localisés au voisinage immédiat des zoïdes, en forme de disques, et, produits par l'ectoderme abdominal (Lambert, 1979). Ces caractères se retrouvent plus ou moins modifiés dans le genre *Echinoclinum* apparte-



Tabl. I. - Evolution des genres de Didemnidae des côtes de France.

Evolution of the genera of the Didemnid Ascidians from the french coasts.



Tabl. II. — Evolution des espèces de Didemnidae des côtes de France.
 Evolution of the species of the Didemnid from the french coasts.

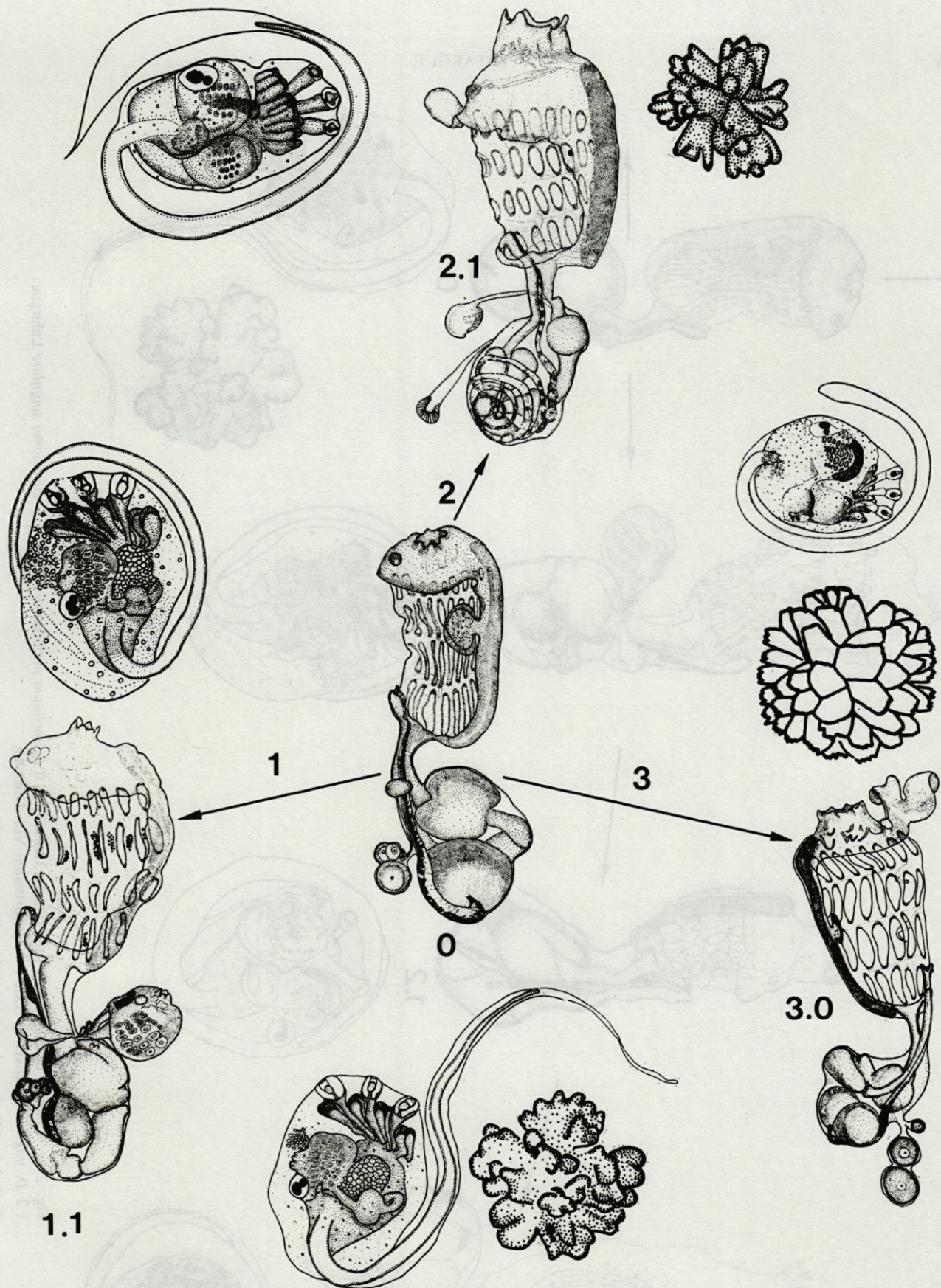


Fig. 1. - Filiation des espèces primitives de Didemnidae à partir de l'espèce la plus proche de la souche, 0 *Lissoclinum perforatum* (Giard). La première direction évolutive 1, conduit à l'espèce 1.1. *Diplosoma singulare* Lafargue, par disparition des organes spiculogènes et des spicules; la deuxième 2, conduit à l'espèce 2.1. *Polysyncraton haranti* Lafargue, par l'enroulement du spermiducte; la troisième direction 3, conduit à l'espèce 3.0 *Lissoclinum weigelei* Lafargue, par rotation du thorax dans le sens rétrograde.

Evolution of primitive didemnid species from a founder species close to *Lissoclinum perforatum* (Giard) (0). The first line of descent (1) leads to *Diplosoma singulare* Lafargue (1.1) through loss of spicule forming organs; the second line of descent (2) leads to *Polysyncraton haranti* Lafargue (2.1) through coiling of the sperm duct; the third line (3) leads to *Lissoclinum weigelei* Lafargue (3.1) through counter-clockwise inversion of the thorax.

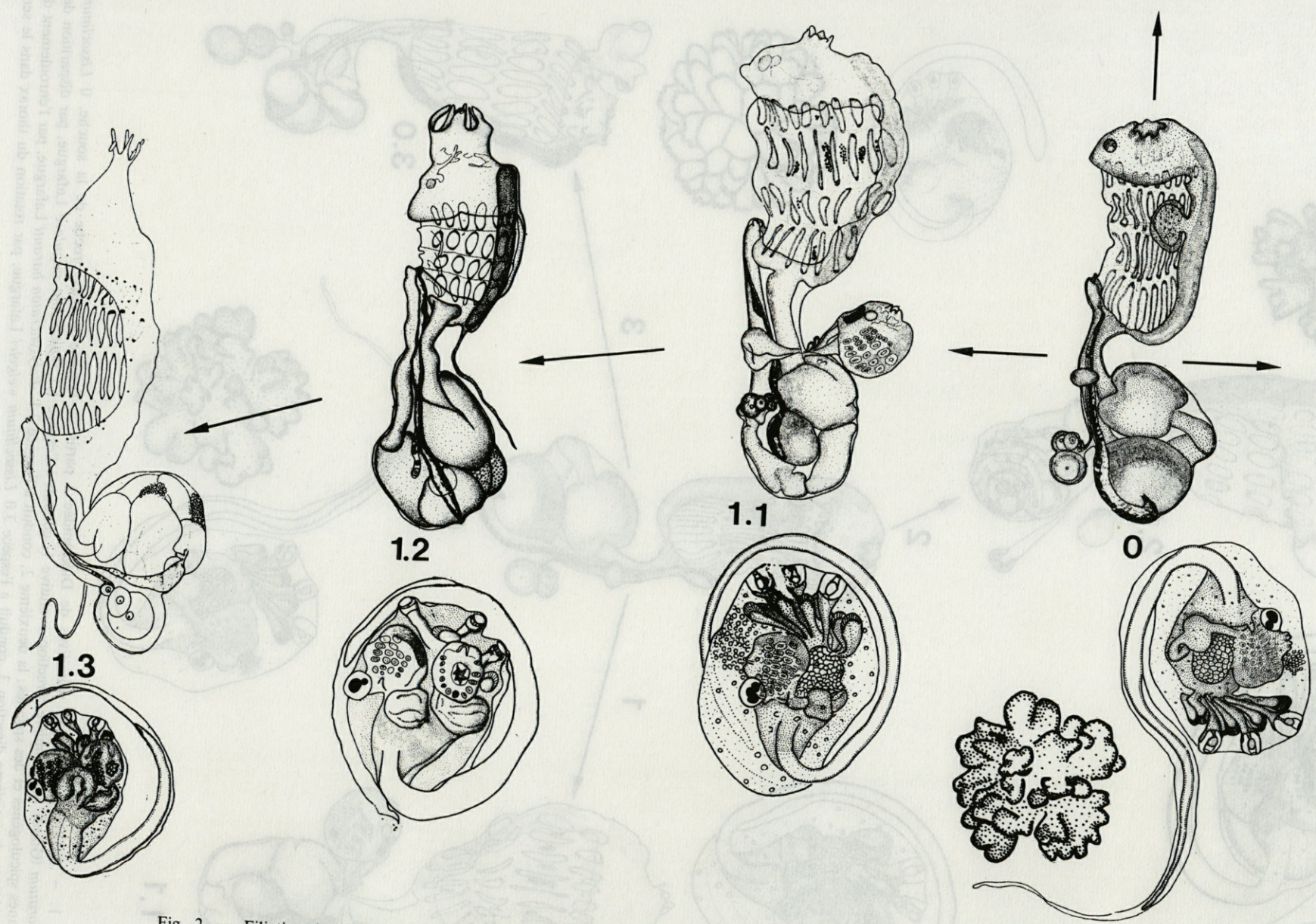


Fig. 2. - Filiation des *Diplosoma* sans rotation thoracique. 0 *Lissoclinum perforatum* (Giard). 1.1 *Diplosoma singulare* Lafargue; 1.2 *D. migrans* (Menker et Ax); 1.3 *D. carnosum* Von Drasche.
 Evolution of *Diplosoma* species without thorax inversion.



Fig. 3. - Filiation parallèle des *Polysyncraton* sans rotation thoracique (2) et avec rotation thoracique (3). 0 *Lissoclinum perforatum* (Giard). 2.1 *Polysyncraton haranti* Lafargue; 2.2 *P. canetense* Brément; 3.0 *Lissoclinum weigelei* Lafargue; 3.2. *Polysyncraton lacazei* (Giard); 3.3. *P. bilobatum* Lafargue.

Parallel evolution of *Polysyncraton* species without thorax inversion (2) and with thorax inversion (3).

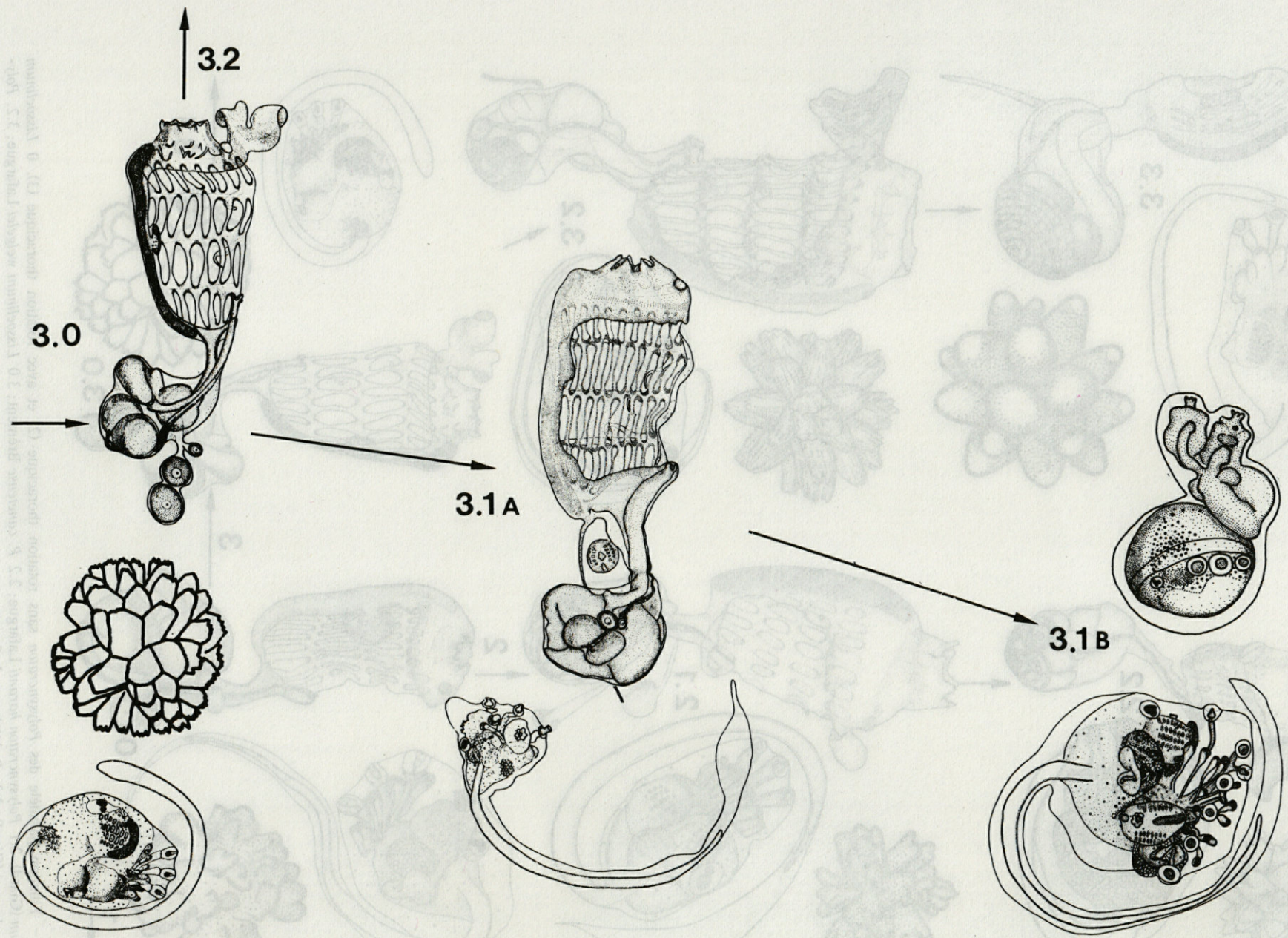


Fig. 4. - Filiation des *Diplosoma* avec rotation thoracique : 3.0 *Lissoclinum weigelei* Lafargue; 3.1. A *Diplosoma listerianum* (Milne Edwards); 3.1. B *D. spongiforme* (Giard); 3.2 *Polysyncraton lacazei* (Giard).
 Evolution of *Diplosoma* species with thorax inversion.

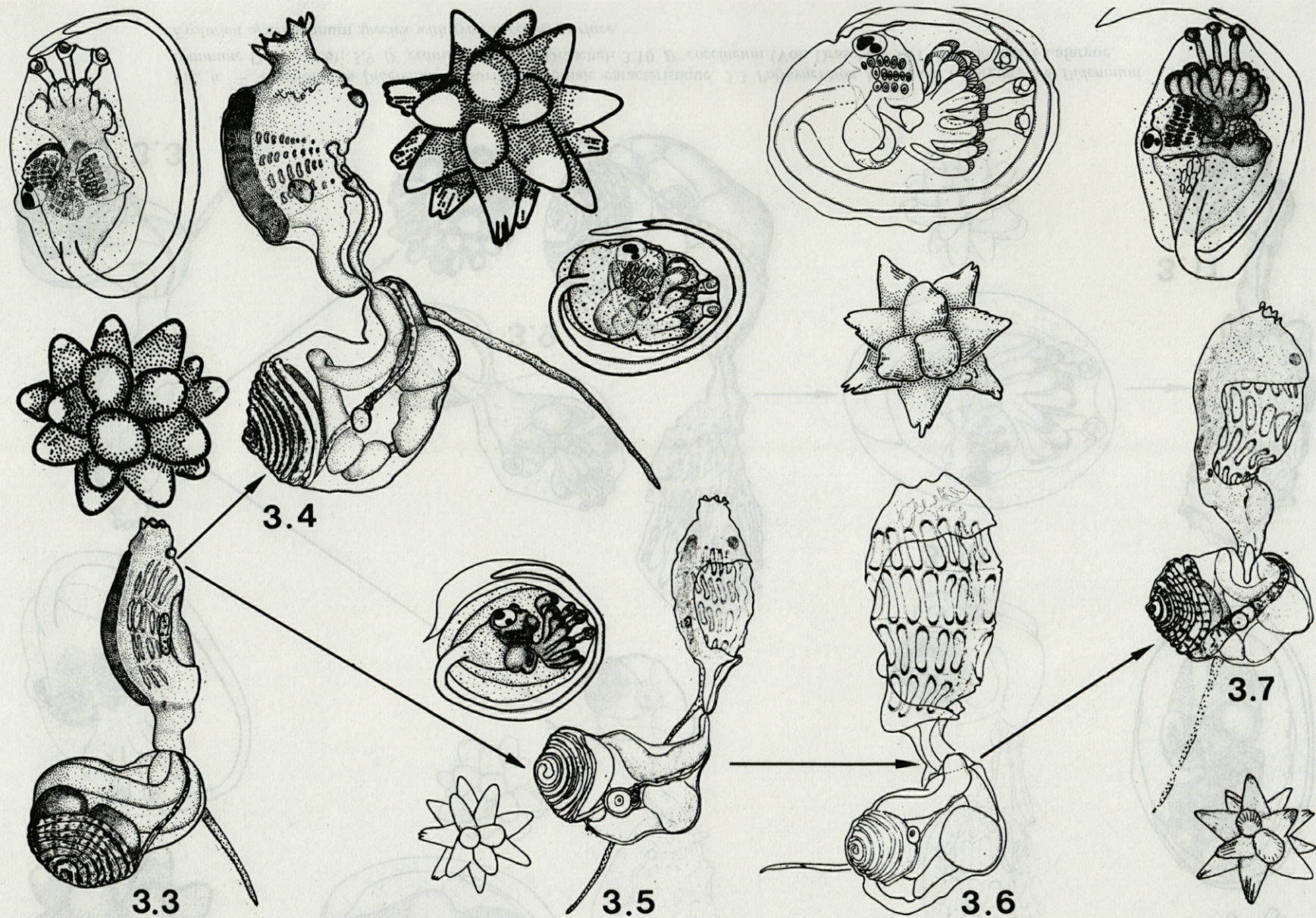


Fig. 5. — Filiation des *Didemnum* de couleur orangée. 3.3. *Polysyncraton bilobatum* Lafargue; 3.4 *Didemnum fulgens* (Milne Edwards); 3.5. *D. drachi* Lafargue; 3.6 *D. pseudofulgens* Medioni; 3.7 *D. peyreffittense* Brément.

Evolution of orange-coloured *Didemnum* species.

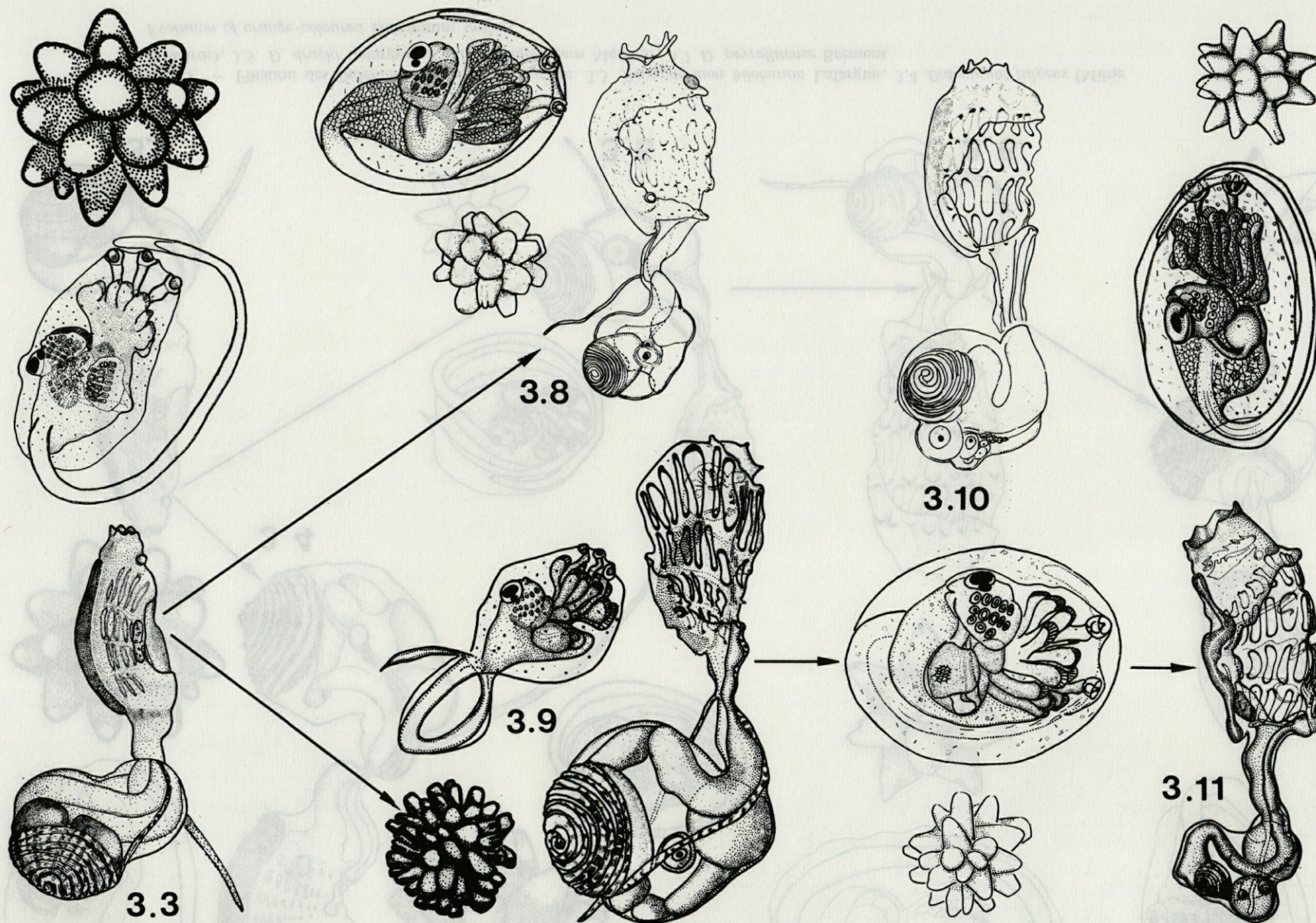


Fig. 6. - Filiation des *Didemnum* à surface coloniale caractéristique. 3.3 *Polysyncraton bilobatum* Lafargue; 3.8 *Didemnum commune* Della Valle); 3.9 *D. granulorum* (Von Drasche); 3.10 *D. coccineum* (Von Drasche); 3.11 *D. amourouxi* Lafargue.
 Evolution of *Didemnum* species with typical colony surface.

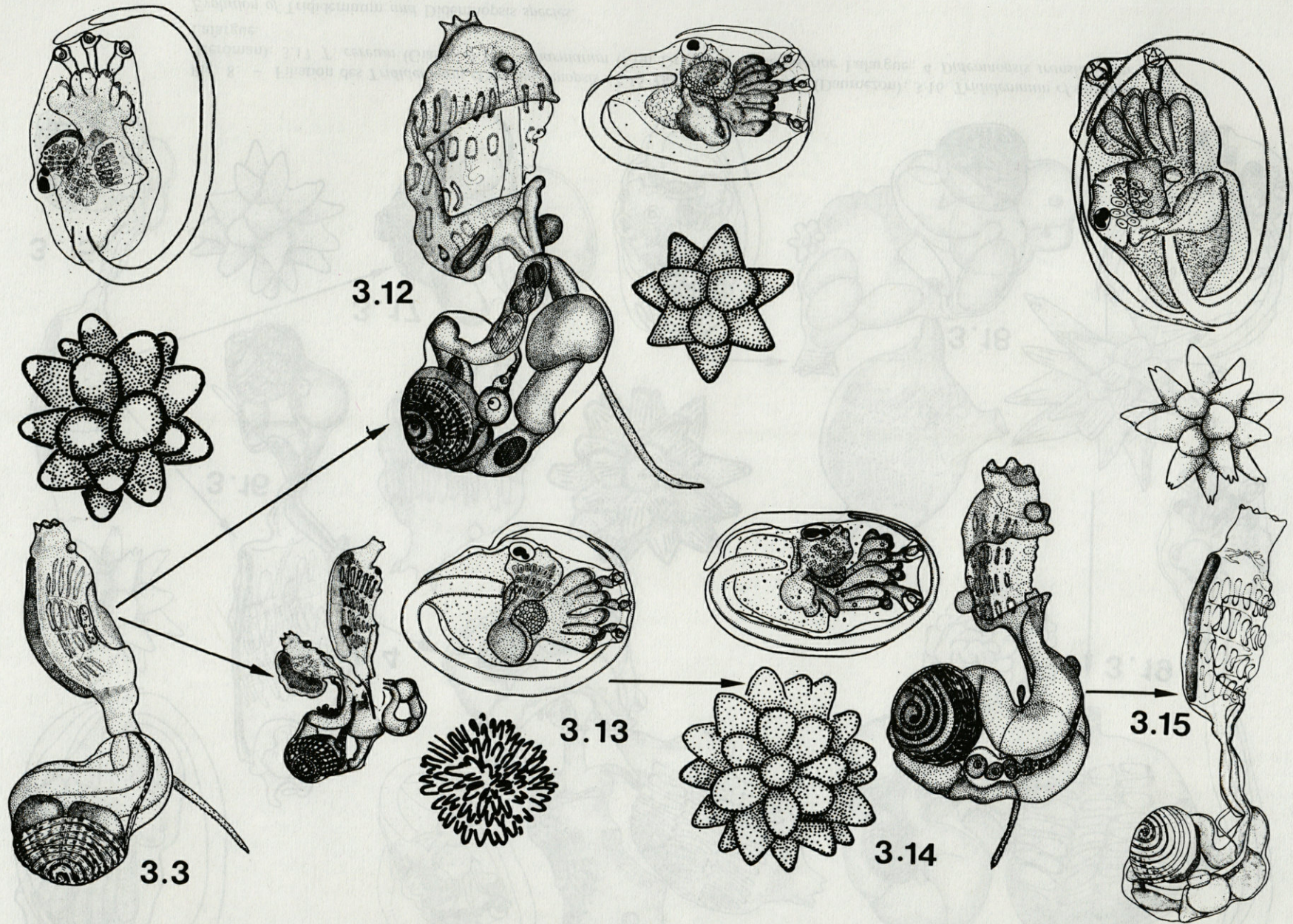


Fig. 7. — Filiation des espèces du « complexe *Didemnum candidum* » : 3.3 *Polysyncraton bilobatum* Lafargue; 3.12 *Didemnum coriaceum* (Von Drasche); 3.13 *D. lahillei* Hartmeyer; 3.14 *D. maculosum* (Milne Edwards); 3.15 *D. protectum* (Daumézon). Evolution of the species forming the "Didemnum candidum complex".

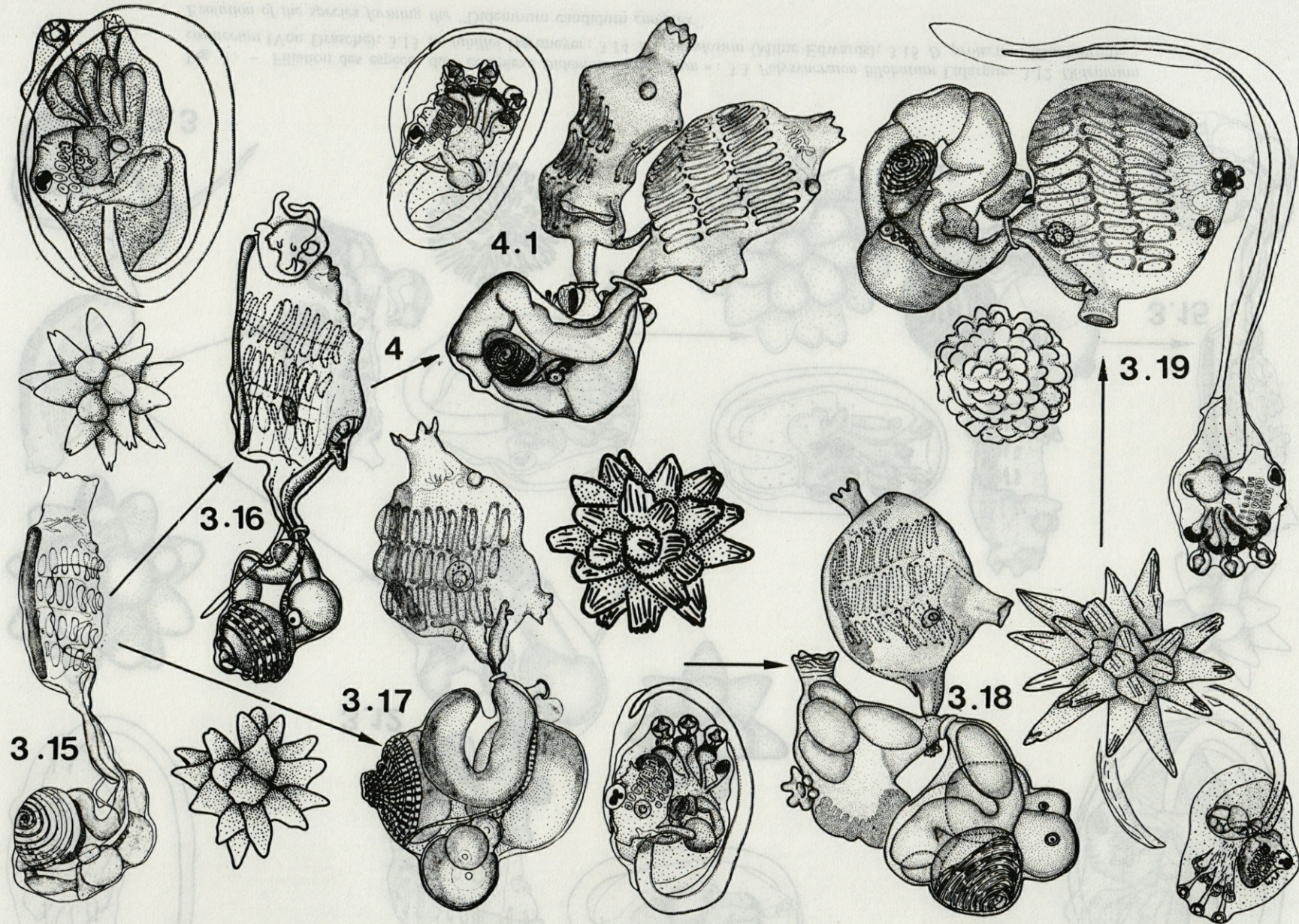


Fig. 8. - Filiation des *Trididemnum* et de *Didemnoopsis*: 3.15 *Didemnum protectum* (Daumézou); 3.16 *Trididemnum cf. savignyi* (Herdman); 3.17 *T. cereum* (Giard); 3.18 *T. inarmatum* (Von Drasche); *T. delesseriae* Lafargue; 4 *Didemnoopsis translucidum* Lafargue.

Evolution of Trididemnum and Didemnoopsis species.

nant à la famille des Didemnidae. Les spicules toujours plus ou moins localisés dans le voisinage immédiat des zoïdes ont une forme variable selon les espèces mais non sphérique (excepté chez les jeunes colonies). La forme des spicules est encore plane mais rayonnée chez *E. brahiatus* (Buge et Monniot, 1972) et *E. philippinense* Tokioka, 1967. Enfin, dans ce genre, l'origine des spicules serait double (ectoderme abdominal et organes thoraciques latéraux) et dépendrait de l'âge de la colonie comme l'indique une étude en cours portant sur plusieurs centaines de colonies de *E. Verrilli* Van Name, 1902 en provenance de la mer des Caraïbes (côte ouest de l'île de Guadeloupe). Les jeunes colonies ont des spicules aciculaires localisés à une zone de l'ectoderme abdominal tandis que les colonies plus âgées ont des spicules tétraédriques issus d'organes thoraciques internes. Ces faits autorisent à penser que le Genre *Echinoclinum* dérive du genre *Cystodytes*, que les spicules sphériques des Didemnidae dérivent des formes jeunes de spicules d'*Echinoclinum*.

Quelle que soit la précocité de la rotation thoracique, c'est l'absence de rotation thoracique qui est le caractère primaire. Le thorax droit n'existe que dans une partie des espèces à spermiducte droit *Echinoclinum*, *Lissoclinum*, *Diplosoma*, ou peu enroulé, *Polysyncraton*. Les espèces de ces genres se répartissent ainsi en deux séries parallèles. La série à thorax droit dérive de *Lissoclinum perforatum*, celle à thorax retourné dérive de *L. weigelei* (Tabl. II, Fig. 2, 3, 4). L'existence de ces deux séries parallèles chez les espèces anciennes augmente leur degré de divergences à l'intérieur des genres. La rotation thoracique entraîne chez les *Lissoclinum* la permutation de la position de l'ovaire et du testicule. Cependant, la permutation des gonades se produit également en l'absence de rotation thoracique lorsque le spermiducte s'enroule (Fig. 9).

DISCUSSION

L'étude des espèces de Didemnidae de l'archipel de Glénan avait conduit à proposer un schéma évolutif de type dichotomique distinguant deux lignées selon la structure droite ou spiralée du spermiducte (Lafargue 1968, Fig. 17). Dans ce schéma, les caractères se transmettent *indépendamment* les uns des autres et entrent dans des combinaisons multiples.

La révision systématique des espèces françaises amenait à réunir les deux lignées en une seule chez laquelle les transformations sont *coréllées et s'établissent selon le principe du relais*. La direction évolutive proposée était celle du déroulement du spermiducte car ce classement correspond à une divergence croissante des espèces (Lafargue et Laubier, 1980).

L'opinion inverse paraît plus satisfaisante. En effet, l'émergence des caractères de la famille se réalise dans le sens de l'enroulement du spermiducte : accentuation de la réduction de la taille du zoïde et de l'étroitesse du

pédoncule œsophago-rectal. Le caractère spiralé du spermiducte correspond à une spécialisation morphologique acquise une seule fois au niveau de l'embranchement des Tuniciers. Enfin ce sens est conforme à celui de la règle des organes régressés qui apparaissent brutalement et disparaissent graduellement. L'appendice fixateur apparaît bien développé d'abord chez une partie des *Diplosoma* puis chez une partie des *Polysyncraton*. Il est bien développé chez tous les *Didemnum* et régresse chez les *Trididemnum* et *Didemnopsis*. Son insertion est d'abord sous-endostyloïde (*Diplosoma*), puis pédonculaire (*Polysyncraton*, *Didemnum*), puis à nouveau sous-endostyloïde (*Trididemnum*, *Didemnopsis*).

Il existe encore deux séries d'espèces selon l'orientation du thorax qui peut être droit ou retourné (rotation à 180° dans le sens rétrograde). La rotation thoracique a une importance fondamentale dans l'évolution des Didemnidae car la majorité des espèces actuelles françaises ont un thorax retourné (22 sur 26). Il en est de même dans d'autres familles d'Ascidiés (Lafargue et Laubier, 1980).

La difficulté de mettre en évidence le sens de l'évolution réside dans le fait que les organes se transforment selon le principe du relais. Les innovations se succèdent et se développent en se chevauchant en surimpression avec certains retours en arrière. Par exemple, le testicule est d'abord simple ou divisé (*Lissoclinum* et *Diplosoma*); puis très divisé (*Polysyncraton*), puis bilobé (*P. bilobatum*), enfin simple (*Didemnum*, *Trididemnum*, *Didemnopsis*).

Les principales étapes de l'évolution de la famille des Didemnidae sont résumées tabl. I. Le genre *Echinoclinum* innova le mode de bourgeonnement œsophago-rectal caractéristique de la famille des Didemnidae et les organes thoraciques latéraux spiculogènes (précédés par un ectoderme abdominal spiculogène chez les jeunes colonies). Le genre *Lissoclinum* innova la forme sphérique des spicules (caractère juvénile des *Echinoclinum*) et la rotation du thorax (ce dernier caractère reste à confirmer, les espèces du genre *Echinoclinum* étant encore mal connues). Le genre *Diplosoma* innova l'appendice fixateur. Le genre *Polysyncraton* innova l'enroulement du spermiducte. C'est l'innovation la plus marquante. On distinguait autrefois la famille des Didemnidae qui réunissait les espèces à spermiducte spiralé et celle des Diplosomidae qui groupait les espèces à spermiducte droit. Le genre *Didemnum* innova la disparition de la quatrième rangée de stigmates (chez la larve). Le genre *Trididemnum* innova la régression de l'appendice fixateur. Les deux derniers genres n'ont pas d'espèces à thorax droit mais représentent plus de la moitié des espèces françaises actuelles (16 sur 26).

L'évolution des genres de Didemnidae est orientée selon le principe du relais. Celle des espèces est moins nette et donne parfois l'impression d'être désordonnée, excepté quelques cas de filiations. Tel est celui de la série *Lissoclinum perforatum*, *Polysyncraton haranti*, *P. canetense*; celle de *Lissoclinum weigelei*, *Polysyncraton lacazei*, *P. bilobatum*, *Didemnum lahillei*, *D. maculosum*, *D.*

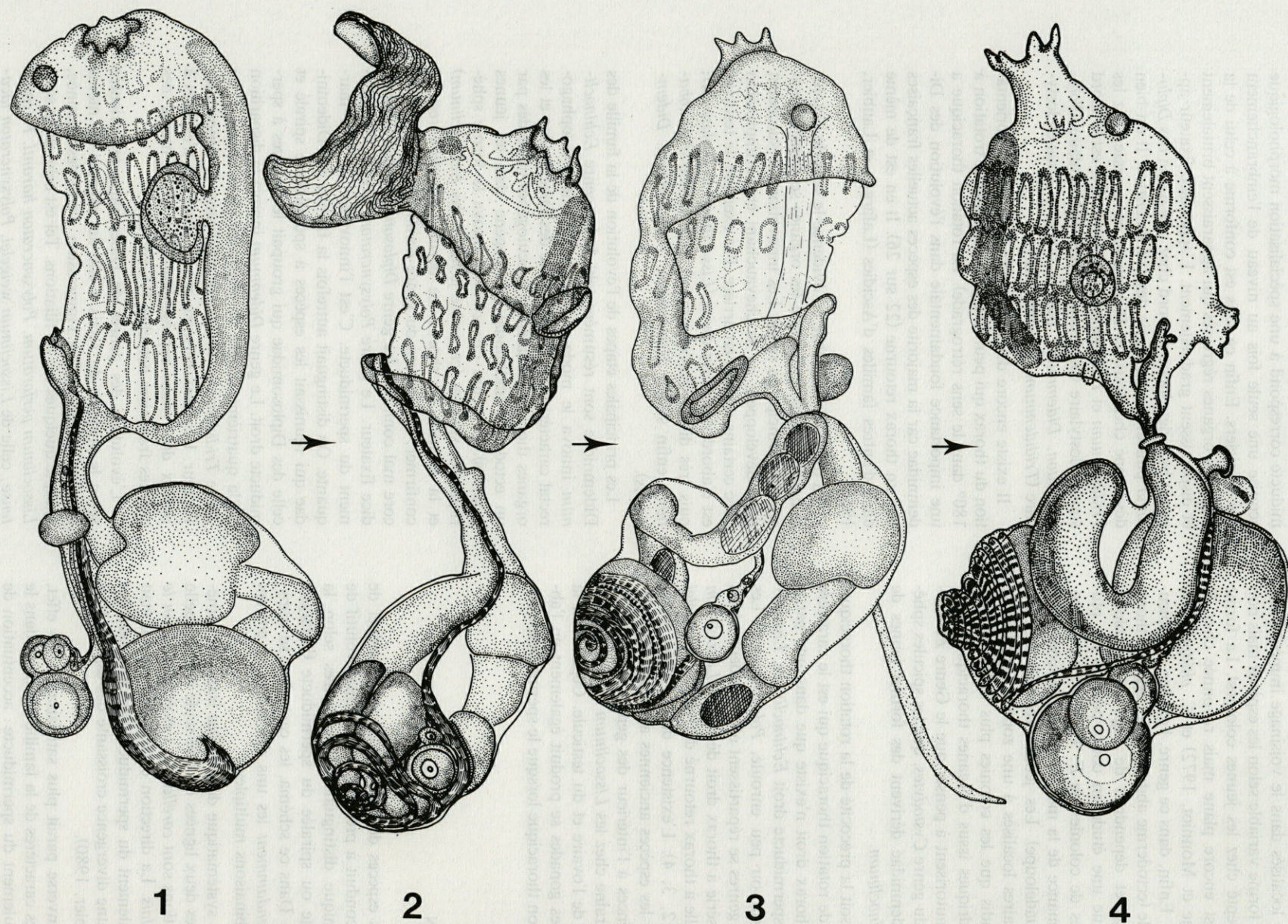


Fig. 9. — Evolution des gonades (inversion de la position de l'ovaire et du testicule) et du tube digestif (allongement). 1 *Lissoclitum perforatum* (Giard); 2 *Polysyncraton canetense* Brément; 3 *Didemnum coriaceum* (Von Drasche); 4 *Trididemnum cereum* (Giard). Noter l'absence d'appendice fixateur chez les espèces dépourvues de rotation thoracique (1 et 2), sa longueur chez les *Didemnum* (3) et sa régression chez les *Trididemnum* (4).

Evolution of the gonads (inversion of the position of ovary and testis) and of the gut (lengthening)

protectum, *Trididemnum cf. savignyi*, *T. cereum*, *T. inarmatum*, *T. delesseriae*.

Enfin une innovation importante apparemment sans lendemain peut être signalée : le développement intraovarien des larves de *Diplosoma spongiforme* Giard, 1872.

En dernière analyse, la résultante des composantes évolutives est une homogénéisation des espèces les plus récentes qui sont également les plus spécialisées morphologiquement. Ce phénomène correspond à l'amortissement de l'évolution signalé par Grassé (1973).

REMERCIEMENTS. Je remercie le Professeur P.-P. Grassé pour l'aide précieuse qu'il a apportée à l'élaboration de ce travail. J'exprime également ma gratitude à M. J. Lecomte et M^{me} F. Fons dont l'assistance technique a contribué à la réalisation des illustrations.

BIBLIOGRAPHIE

- GRASSÉ, P.-P., 1973. L'évolution du vivant. Albin Michel. 477 p.
- LAFARGUE, F., 1968. Les peuplements sessiles de l'archipel de Glénan. II. Les Didemnidae. Systématique. Ecologie. *Vie Milieu*, **19** (2 A) : 353-446.
- LAFARGUE, F. et LAUBIER, 1980. Lignée évolutive chez les Didemnidae des côtes de France. Valeur systématique des spicules. *Ann. Inst. océanogr.*, Paris, **56** (1) : 21-44.
- LAMBERT, G., 1979. Early post-metamorphic growth, budding and spicule formation in the compound ascidian *Cystodytes lobatus*. *Biol. Bull. mar. biol. lab.*, Woods Hole, **157** : 464-477.

ÉTUDE SOMATOMÉTRIQUE DE LA COMPOSITION CORPORELLE DU BARBEAU (*B. barbus sclateri* Gthr.) Barrage de la Concepción (Malaga)

*A morpho- and biometrical study of barbel (*B. barbus sclateri* Gthr.)
from the Concepción reservoir (Málaga, Spain)*

J. LUCENA, M.C. FUENTES et J.M. RODRIGUEZ MUNOZ

Departamento de Ecología, Universidad de Malaga, Espagne

POISSONS
CYPRINIDAE
B. BARBUS SCLATERI GTHR
CROISSANCE ET COMPOSITION
CORPORELLE

FISHES
CYPRINIDAE
B. BARBUS SCLATERI GTHR
GROWTH AND BODY
COMPOSITION

RÉSUMÉ. – Un total de 295 Barbeaux (*Barbus barbus sclateri*, Gthr.), 134 mâles et 161 femelles, capturés mensuellement au barrage de La Concepción (Malaga, Espagne) de décembre 1979 à avril 1981 inclus, ont été étudiés. Les caractères suivants ont été relevés : longueur totale (L.T.); longueur standard (L.st); longueur de la tête (L.C); poids brut (P.F); poids éviscéré (P.E); indice gonadosomatique (I.G.S); indice de nutrition (I.N) et nombre de vertèbres (n° V). Les teneurs en protéines, lipides et eau (g/100 g de poids brut) ont été déterminées sur des animaux éviscérés, mâles et femelles et dans les gonades. Les résultats indiquent des différences pondérales et métriques entre les sexes. Cependant les valeurs moyennes du nombre de vertèbres et des teneurs en protéines, lipides et eau du corps ne diffèrent pas d'un sexe à l'autre.

ABSTRACT. – A study of the monthly variations of several somatometric parameters of *Barbus barbus sclateri* Gthr. taken in the concepción reservoir (Málaga, España) from December 1979 to April 1981 was carried out on 295 individuals (134 males and 161 females). The following parameters were used : total, standard and head length, live and eviscerated weight, gonadosomatic and nutritional index, and numbers of vertebrae. The variation in percentage weights (g/100 g wet specimens) of proteins, lipids and water content were also studied. The results show different behaviour in the parameters of males and females for growth, weight and length, but not for the mean value of vertebral numbers nor body composition.

INTRODUCTION

Le plus important peuplement piscicole du barrage de La Concepción, situé dans le bassin de la rivière Verde de la province de Málaga, est constitué par *Barbus barbus sclateri* Gunther. Nous avons réalisé l'étude de cette population, dans le but de faire une étude comparative avec celles des barrages de Cubillas et Bermejales (Grenade), étudiées par Lucena et Camacho (1978), Lucena et al., (1978), Lucena et al., (1979), Lucena et Fuentes (sous presse).

Le barrage situé sur la rivière Verde près d'Istan (Málaga) (latitude 36328 N, longitude 45632 W, altitude 100 m), constitue la principale source d'approvisionnement en eau de la Costa del Sol occidentale, tout spécialement de la frange côtière comprise entre Malaga-Torremolinos et Manilva.

Les caractéristiques les plus importantes sont :

– Superficie	241 ha
– Précipitation annuelle moyenne	936,6 mm
– Volume total	61 hm ³
– Profondeur maximale	87,90 m

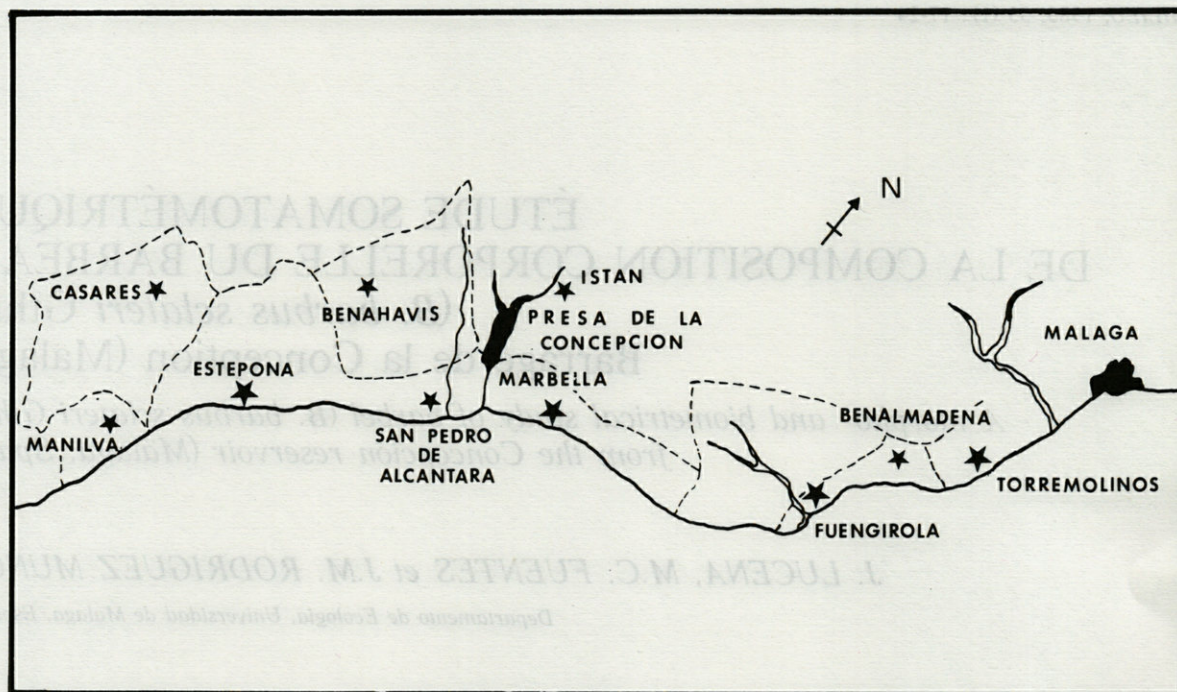


Fig. 1. - Situation géographique du barrage de La Concepción.
Geographical situation of the Concepción reservoir.

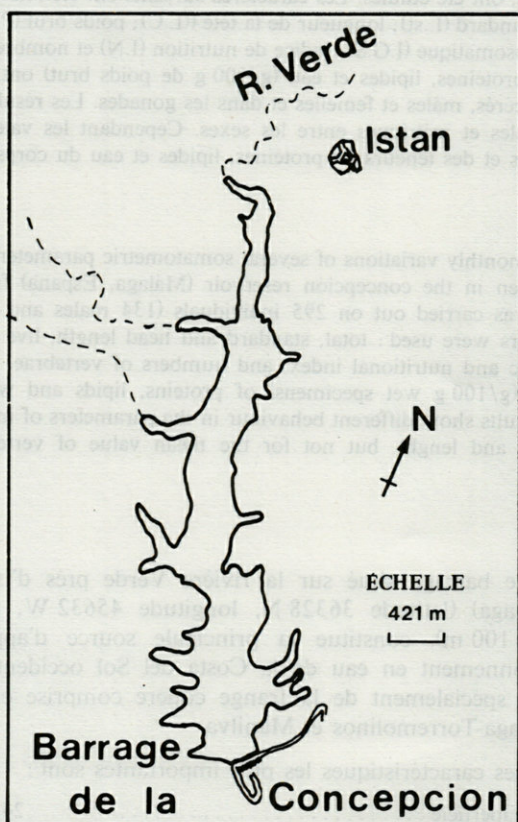


Fig. 2. - Schéma du barrage de Concepción.
Map of the Concepción reservoir.

Il est situé dans le Paléozoïque, qui surgit entre la Sierra Bermeja et la Sierra Blanca, avec une couverture horizontale de terrains du Tertiaire et du Quaternaire. Dans le fond apparaît une alternance d'ardoises bleues, en partie calcaires en partie Grauwackes (Ministère des Travaux publics, 1972).

D'après Margalef *et al.*, (1976), le barrage est classé dans le groupe des lacs de l'Espagne calcaire, caractérisé par une haute alcalinité (3,93-4,23 meq/l), une grande minéralisation, et des eaux peu fertiles (0,39-5,53 mg/m³ de Cl.a). La transparence de l'eau est comprise entre 5,52 et 3,32 m.

D'après ces auteurs, les teneurs en phosphates varient entre 0,01 et 0,20 µg-ât/l; celles des nitrates entre 0 et 2,32 µg-ât/l (à 20 m de profondeur) et celles des nitrites entre 0 et 0,28 µg-ât/l (à 20 m de profondeur).

MATÉRIEL ET MÉTHODE

Les Barbeaux ont été capturés au moyen d'un filet avec une fréquence mensuelle entre décembre 1979 et avril 1981 inclus. Nombre total d'animaux étudiés : 295, 134 mâles et 161 femelles.

Paramètres étudiés : longueur totale (L.T), longueur standard (L.st), longueur de la tête (L.C.), poids brut (P.F.), poids éviscéré (P.E.), indice gonadosomatique (I.G.S.), indice de nutrition (I.N.) et nombre de vertèbres (N° V).

Mesures de longueur réalisées au moyen d'un ichtyomètre, au cm près. Poids déterminé au gramme près.

La formule de Suau (1970) a été utilisée pour calculer l'indice gonadosomatique (I.G.S.): $I.G.S. = P_g \times 100/P$, P_g étant le poids de la gonade, et P le poids brut de l'animal.

Pour calculer l'indice de nutrition (I.N.), nous avons utilisé la formule: $I.N. \times P.E \times 1000/L.T^3$ Classen (1944), Lozano Cabo (1953), $P.E.$ étant le poids éviscéré de chaque animal et $L.T.$ la longueur totale.

Le poids éviscéré a été pris en considération pour éliminer les influences dérivées des variations en poids que présentent les gonades et l'état de réplétion gastro-intestinal aux différents moments de l'année.

Les vertèbres ont été comptées y compris l'urostèle, après cuisson et élimination de la chair.

Composition corporelle

La détermination des teneurs en protéines, en lipides et en eau, a été effectuée pour évaluer les variations de la composition corporelle, sur les animaux éviscérés et sur les gonades. En effet, d'après Lucena *et al.*, (1978): « L'étude de la composition corporelle des Poissons doit se réaliser toujours sur des animaux éviscérés, étant donné l'influence des variations du contenu de l'appareil digestif et de la durée du cycle de l'activité gonadique ».

Analyse de l'animal éviscéré

Nous avons étudié mensuellement 3 animaux des 2 sexes, moulus et homogénéisés convenablement.

Analyse des gonades

La totalité des gonades des animaux capturés, séparés par sexe et prélèvement, ont été mélangées et homogénéisées convenablement pour déterminer les paramètres suivants;

a) Teneur en eau des tissus: étuvage à 105 ± 1 °C, jusqu'à poids constant.

b) Lipides: méthodes Soxhlet.

c) Azote: méthode Kjeldahl (catalyseurs: un mélange de sulfate de potassium, sulfate de cuivre et de sélénium; facteur utilisé pour la transformation de l'azote en protéine: 6,25).

Les résultats sont exprimés en gramme/100 g de poids brut.

Traitement statistique

Nous avons calculé les droites de régression pour cadrer les données, en utilisant la méthode des « moindres carrés » pour estimer les paramètres a et b de ces droites. La corrélation a été estimée en calculant le coefficient r .

Pour décrire l'évolution des phénomènes nous avons utilisé la courbe logistique de croissance de l'équation différentielle de cette croissance.

Le test χ^2 de PEARSON permet de comparer les résultats obtenus, ainsi que le test t de STUDENT et divers tests de comparaison de moyennes.

RÉSULTATS-DISCUSSION

Taille

Valeurs moyennes déterminées:

	Femelles	Mâles
- longueur totale (cm)	22,91 \pm 1,06	20,16 \pm 1,14
- longueur standard (cm)	19,01 \pm 1,10	16,62 \pm 1,06
- longueur de la tête (cm)	4,58 \pm 0,28	3,95 \pm 0,22

Tailles extrêmes observées:

	Femelles		Mâles	
	maximum	minimum	maximum	minimum
Longueur totale	34 cm	19 cm	35 cm	17 cm

Les valeurs moyennes des longueurs sont supérieures pour les femelles; ces résultats sont semblables à ceux obtenus par Hunt et Jones (1975) chez *Barbus barbuis* L., chez *Barbus sclateri* Gthr. du barrage de Cubillas par Lucena *et al.*, (1979) et par Lucena et Fuentes (sous presse) chez la même espèce du barrage de Bermejales. Ces valeurs moyennes et les longueurs maximales des 2 sexes sont inférieures à celles observées par Lucena *et al.*, (1979) et Lucena et Fuentes (sous presse) pour la même espèce des barrages de Cubillas et Bermejales (Grenade, Espagne).

Croissance relative

Les relations étudiées sont les suivantes:

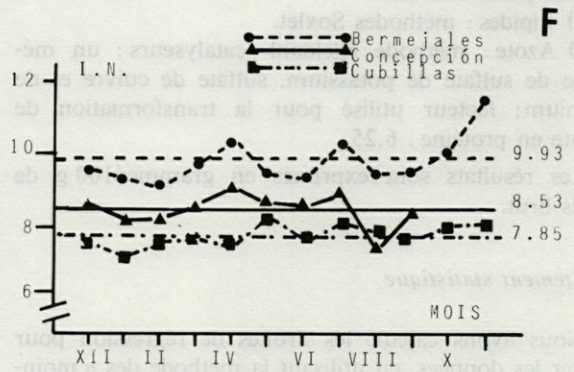
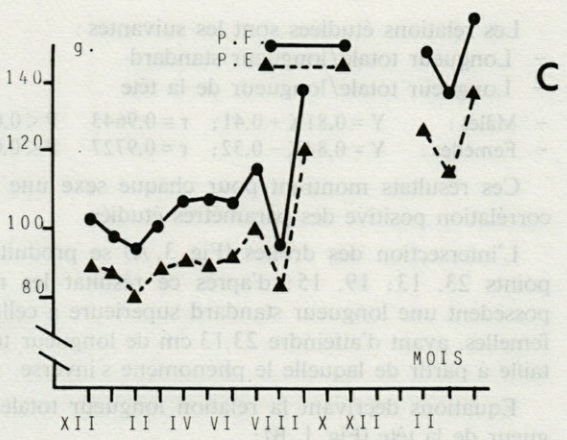
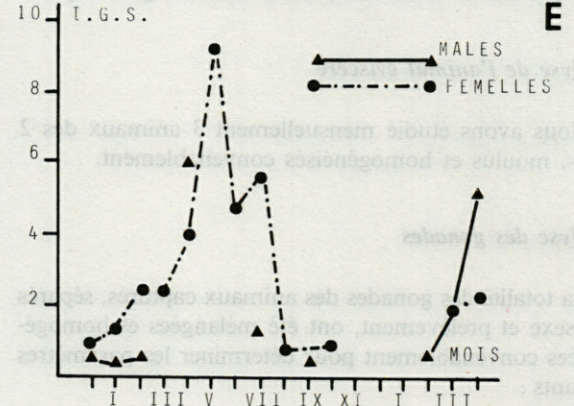
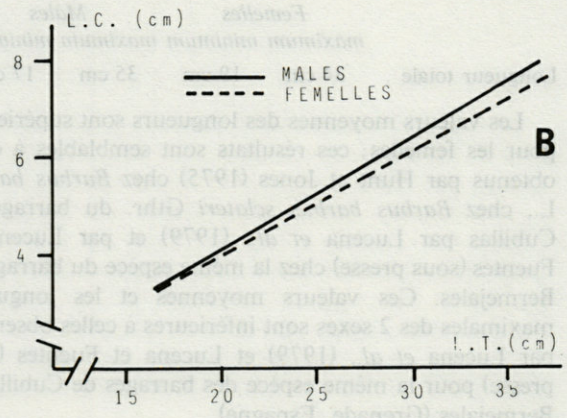
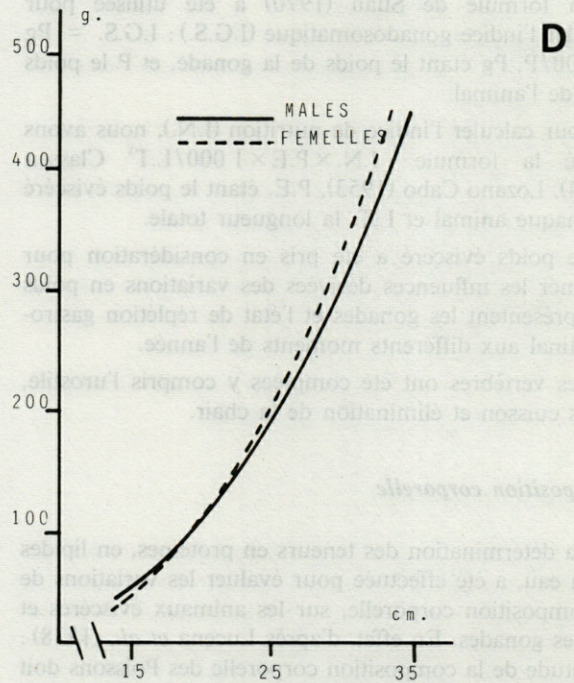
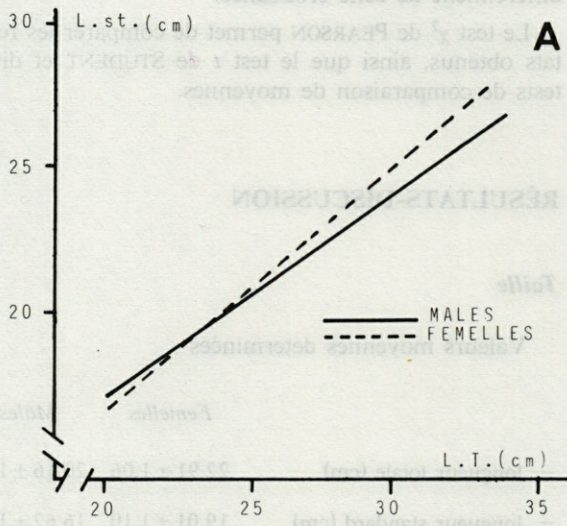
- Longueur totale/longueur standard
- Longueur totale/longueur de la tête
- Mâles: $Y = 0,81X + 0,41$; $r = 0,9643$ $P < 0,001$
- Femelles: $Y = 0,84X - 0,32$; $r = 0,9727$ $P < 0,001$

Ces résultats montrent pour chaque sexe une forte corrélation positive des paramètres étudiés.

L'intersection des droites (Fig. 3, A) se produit aux points 23, 13; 19, 15; d'après ce résultat les mâles possèdent une longueur standard supérieure à celle des femelles, avant d'atteindre 23,13 cm de longueur totale, taille à partir de laquelle le phénomène s'inverse.

Equations décrivant la relation longueur totale/longueur de la tête (Fig. 1, B):

- Mâles: $Y = 0,23X - 0,76$; $r = 0,7745$ $P < 0,001$
- Femelles: $Y = 0,22X - 0,61$; $r = 0,7937$ $P < 0,001$



Il existe donc une relation positive entre les deux paramètres.

Cette relation indique que les femelles possèdent une tête relativement plus grande que les mâles avant d'atteindre une longueur totale de 15 cm, taille à partir de laquelle le phénomène s'inverse. Les animaux de Cubillas (Lucena *et al.*, 1979) et de Bermejales (Lucena et Fuentes, sous presse) présentent une relation inverse.

Poids

Le poids brut moyen des femelles est de 115,43-21,46 g, et celui des mâles est de 81,43-15,80 g. Les valeurs maximums et minimums sont 371 g et 51 g pour les mâles et 397 g et 71 g pour les femelles.

Le poids éviscéré moyen des femelles est de $99,04 \pm 17,48$ g et de $70,48 \pm 12,70$ g pour les mâles.

Ces valeurs sont significativement inférieures à celles trouvées par Lucena *et al.*, (1979) chez le Barbeau de Cubillas, et par Lucena et Fuentes (sous presse) chez celui de Bermejales.

La représentation des variations du poids brut et éviscéré moyen des femelles (fig. 3, C) démontre un développement parallèle des 2 poids tout au long de l'année. La différence s'accroît de mars à avril inclus, par le développement des gonades.

Equation de la droite de régression entre le poids brut et éviscéré :

- Mâles : $Y = 2,87 + 0,84X$; $r = 0,9949$ $P < 0,001$
- Femelles : $Y = 6,59 + 0,79X$; $r = 0,9899$ $P < 0,001$

Les femelles présentent donc un poids éviscéré supérieur à celui des mâles, avant d'atteindre un poids brut de 62,5 g, à partir duquel la relation s'inverse. Ceci est dû à ce que les femelles présentent une augmentation du poids des gonades supérieur à celui des mâles, quand les individus atteignent la maturité sexuelle.

Relation poids/taille

Pour le calcul des équations nous avons utilisé le poids éviscéré. Les équations obtenues sont :

- Mâles : $Y = 0,0504 L^{2,5633}$; $r = 0,9210$ $P < 0,001$
- Femelles : $Y = 0,0469 L^{2,5881}$; $r = 0,9417$ $P < 0,001$

Les mâles présentent un poids éviscéré supérieur aux femelles (Fig. 3, D) avant d'atteindre une longueur stan-

dard de 18,16 cm, taille à partir de laquelle la relation s'inverse. La différence entre les 2 sexes augmente avec la longueur standard.

Ces résultats diffèrent de ceux obtenus à Cubillas (Lucena *et al.*, 1979) et à Bermejales (Lucena et Fuentes, sous presse). Dans ces 2 peuplements, le poids éviscéré des femelles est supérieur à celui des mâles pour chaque valeur de la longueur standard.

Sexe

Le total des animaux échantillonnés comporte 45,8 % de mâles et 54,18 % de femelles.

L'évolution de l'indice tout au long de l'année, et les valeurs maximums et minimums atteintes chaque mois (tabl. I A), permettent d'établir que la période de frai du peuplement étudié s'échelonne de mars à Juillet, mois où la majorité des animaux frayent, bien qu'en septembre nous ayons observé une femelle avec des ovules mûres (Fig. 3 E).

Chez les espèces marines, Dagjansson (1975), Lucena et Garcia (1981) et chez la même espèce, Lucena *et al.*, (1978) et Lucena et Fuentes (sous presse) des barrages de Cubillas et Bermejales respectivement, le commencement de la période de frai coïncide avec une augmentation de la température de l'eau, puisque celle-ci constitue un facteur important du déclenchement du frai.

La période de ponte maximum se situe en mai à La Conception (I.G.S. = 9,44) et à Cubillas (I.G.S. = 4,97) et en juin à Bermejales (I.G.S. = 8,05).

Indice de nutrition

Dans le tableau I, B et la figure 3, F on observe que l'indice subit tout au long de l'année des variations irrégulières; la valeur moyenne est de 8,53, le maximum de 9,26 en avril et le minimum de 7,40 en août.

La valeur moyenne de l'indice de nutrition est intermédiaire entre celles de Cubillas (7,85) et de Bermejales (9,93). Dans les 3 cas, les valeurs moyennes mensuelles suivent un développement parallèle et les variations se produisent selon la disponibilité de la nourriture, comme l'ont déjà mis en évidence, Lozano Cabo (1953) chez *Spicara smaris* L., Planas et Vives (1956) chez *Citharus linguatula* L., Lucena *et al.*, (1978) et Lucena et Fuentes (sous presse) chez *B. barbus sclateri* Gthr.

Fig. 3. — A, relation entre la longueur totale et la longueur standard chez les mâles et chez les femelles; B, relation entre la longueur totale et la longueur de la tête chez les mâles et chez les femelles; C, poids brut et poids éviscéré des femelles : variations mensuelles; D, relation taille-poids chez les mâles et chez les femelles; E, indice gonadosomatique : variations mensuelles; F, variations mensuelles de l'indice de nutrition des peuplements des barrages de Cubillas, Bermejales et de La Conception.

A, relation between total length and standard length. Males and females; B, relation between total length and head length. Males and females; C, monthly variation of live weight and eviscerated weight in females; D, theoretical weight males and females; E, theoretical weight males and females; E, monthly variations in gonadosomatic index; F, monthly variations of the nutrition index of the "Cubillas", "Bermejales" and "Conception" reservoirs.

Nombre de vertèbres

La valeur moyenne du nombre de vertèbres de la population est de $40,89 \pm 1,08$, les extrêmes étant 38 et 44.

La moyenne obtenue est inférieure à celle du Barbeau de Cubillas (42,91), les valeurs extrêmes sont également différentes (41 et 45), Lucena *et al.*, (1978). Lucena et Fuentes (sous presse) obtiennent pour la population de Bermejales, une moyenne de 42,01 avec un maximum et un minimum de 46 et 37 respectivement.

La température de l'eau augmente de 3°C , tout au long des mois de frai, d'où les différences au niveau du nombre de vertèbres, chez des animaux du même âge ou de la même longueur totale (Fig. 4 A). Ces résultats sont semblables aux observations réalisées par Andreu (1956), Vives et Suau (1956), Margalef (1974), Lucena *et al.*, (1978) et Lucena et Fuentes (sous presse).

Dans la figure 4 A on remarque qu'au début du frai, la température moyenne de l'eau est différente dans les 3 barrages. Le nombre de vertèbres est en relation inverse de la température de l'eau à laquelle se développe l'embryon, Heincke (1898), Penaz (1973). Cela explique que les animaux de La Concepción présentent un nombre maximum de vertèbres inférieur à ceux de Cubillas et Bermejales.

Teneur en protéines (Tabl. I C, Fig. 4, B)

On observe qu'en déc. 1979, juin 1980, févr. 1981, et mars 1981, les valeurs obtenues pour les mâles sont supérieures à celles des femelles. Ceci est dû à ce que les femelles ont une dépense métabolique plus grande, pendant le frai.

Les populations de Cubillas, Lucena *et al.*, (1978) et de Bermejales, Lucena et Fuentes (sous presse), présentent le même phénomène.

Les variations des teneurs en protéines des gonades (Fig. 4, C) sont intimement liées à leur développement. Le maximum et le minimum coïncident avec le maximum et le minimum du frai et l'évolution au cours de l'année est parallèle à celle du I.G.S. (Fig. 3, E). Il en est de même à Cubillas et à Bermejales.

Teneur en lipides (Tabl. I D)

La valeur moyenne des femelles est de $3,49 \pm 0,78$ g et celle des mâles est de $3,44 \pm 0,87$ g; la différence n'est pas significative. L'évolution annuelle des teneurs en

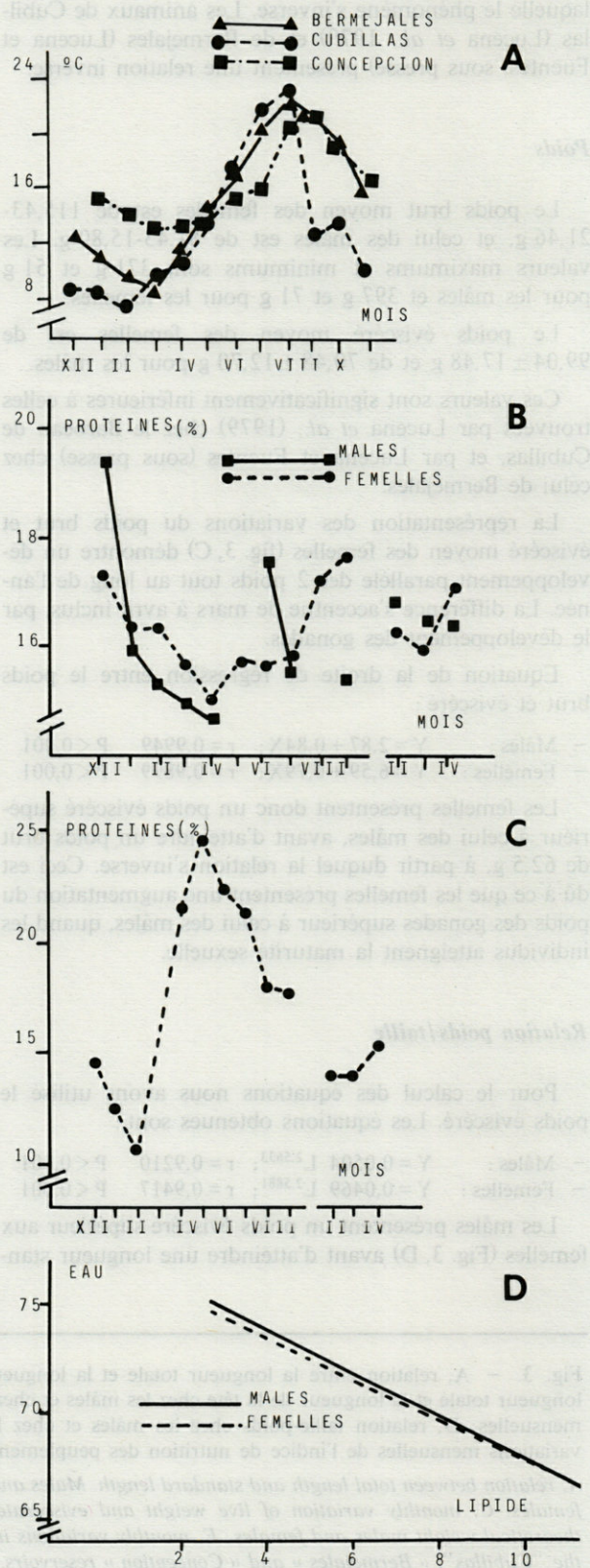


Fig. 4. - A, variations mensuelles de la température moyenne de l'eau des barrages de Cubillas, Bermejales et de La Concepción; B, variations mensuelles de la teneur en protéines chez les mâles et les femelles éviscérés; C, variations mensuelles de la teneur en protéines des gonades chez les femelles; D, relation teneur en lipides/teneur en eau chez les mâles et les femelles éviscérés.

A, Monthly variations in mean water temperatures for "Cubillas" "Bermejales" and "Concepción" reservoirs; B, monthly variations of protein content (g/100 g wet specimens) eviscerated males and females; C, monthly variation of protein content (g/100 g) female gonads; D, lipid/water content in the eviscerated males and females.

Tabl. I. — A, indice gonadosomatique : variations mensuelles; B, variations mensuelles de l'indice de nutrition; C, valeurs mensuelles de la variation de la teneur en protéines (g/100 g d'échantillons frais) des mâles et femelles éviscérés; D, valeurs mensuelles des teneurs en lipides (g/100 g d'échantillons frais) des 2 sexes, animaux éviscérés; E, variations mensuelles de la teneur en eau des tissus (g/100 g d'échantillon) d'animaux éviscérés. F, variations mensuelles de la teneur en eau (g/100 g d'échantillon) des gonades.

A, monthly variations in gonadosomatic index. B, monthly variations of the nutrition index; C, monthly variations of protein content (g/100 g wet specimens) eviscerated males and females; D, monthly variations of lipid content (g/100 g wet specimens) in eviscerated males and females; E, monthly variations of water content (g/100 g wet specimens) in eviscerated males and females; F, monthly variations of water content (g/100 g) female gonads.

Période	A		B			C	
	Mâles	Femelles	Population	Mâles	Femelles	Mâles	Femelles
12-79	0,54	1,01	8,60	8,37	7,92	19,38	17,33
01-80	0,42	1,37	8,22	8,31	8,23	15,98	16,33
02-80	0,61	2,52	8,25	8,84	7,92	15,32	16,39
03-80	—	2,42	8,64	—	8,64	—	—
04-80	5,97	3,96	9,27	8,73	8,81	14,64	15,04
05-80	—	9,44	8,72	—	8,72	—	15,76
06-80	—	4,73	8,68	9,07	9,72	17,58	15,36
07-80	1,27	5,69	8,99	7,73	8,22	15,44	15,86
08-80	—	0,82	7,40	—	7,40	—	17,23
09-80	0,43	0,97	8,52	8,69	8,35	15,35	17,66
02-81	0,54	—	8,62	7,75	8,73	16,74	16,27
03-81	1,90	1,85	8,15	9,80	8,93	16,47	15,93
04-81	5,17	2,26	10,02	9,12	10,15	16,37	17,04

Période	D		E		F	
	Mâles	Femelles	Mâles	Femelles	Mâles	Femelles
12-79	3,90	3,23	76,51	75,96	77,65	75,64
01-80	4,00	4,72	72,99	73,38	82,66	81,87
02-80	2,89	4,66	74,73	73,91	83,92	87,17
03-80	—	—	—	—	—	—
04-80	4,17	3,26	79,71	76,82	78,35	69,48
05-80	—	2,70	—	77,70	—	65,26
06-80	2,34	3,54	77,99	75,00	—	68,62
07-80	2,91	3,58	69,53	69,49	70,50	70,92
08-80	—	2,77	—	75,00	—	76,49
09-80	1,72	4,08	79,86	73,74	—	76,33
02-81	4,46	2,58	73,63	75,93	71,70	80,10
03-81	4,24	2,42	75,08	75,10	78,64	78,36
04-81	3,81	4,36	72,42	76,23	81,42	77,47

lipides pour les 2 sexes diffère selon les localités (Lucena *et al.*, 1978; Lucena et Fuentes, sous presse). A Cubillas et à Bermejales on obtient des valeurs qui diminuent à mesure qu'avance la ponte. A La Concepción il se produit une alternance des valeurs maximums et minimums. Dans les 3 barrages on note un minimum à la fin de la période de frai, conséquence de la dépense énergétique.

L'importante diminution des teneurs en lipides en mai, à la Concepción, coïncide parfaitement avec le maximum de la période de frai.

Teneur en eau

Les variations de la teneur en eau des animaux éviscérés (Tabl. IE), s'opposent à celles des teneurs en lipides. Les variations de la teneur en eau des gonades (Tabl. IF) pendant la période de frai, sont aussi opposées à celles des teneurs en lipides. De nombreux auteurs signalent que les changements des teneurs en eau et lipides s'opposent aussi bien chez des espèces marines, Herrera et Muñoz (1963), Rodriguez Roda (1971) et Fernandez Crehuet et Del Val Cordon (1973), que chez des espèces continentales, Adhikari et Noor (1968) chez *Barbus b. puntius*, Lucena *et al.*, (1978), chez *B. B. sclateri* Gthr. et Lucena et Fuentes (sous presse) chez le même Barbeau.

Relations Lipides/Teneur en eau (Fig. 4, D) :

- Mâles : $Y = -1,0346X + 78,8082$;
 $r = 0,2872$ $P < 0,001$
- Femelles : $Y = -0,9938X + 78,3251$;
 $r = 0,3802$ $P < 0,001$

La relation entre ces deux paramètres est très lâche (coefficient de corrélation r très faible); la pente négative indique qu'à une augmentation des teneurs en lipides correspond une diminution de la teneur en eau.

CONCLUSIONS

Les femelles de *Barbus B. sclateri* Gthr du barrage de la Concepción, présentent une croissance en poids et longueur, supérieure à celle des mâles, comme les exemplaires de la même espèce des barrages de Cubillas et Bermejales.

De même, la période de frai offre la même durée (mars à juillet) dans les trois barrages. Cependant, la température de l'eau différant pour chaque barrage pendant la période de frai, on observe une variation de la valeur du nombre de vertèbres des 3 populations, des maximums et minimums détectés, ce qui indique l'importance de la température dans le développement vertébral.

Chez la plupart des espèces, aussi bien marines que continentales, l'indice de nutrition ne présente pas une évolution régulière tout au long de l'année, en raison de la disponibilité variable de nourriture : valeur moyenne 8,53, intermédiaire entre Cubillas (7,85) et Bermejales (9,93).

Les teneurs en protéines, lipides et eau montrent un comportement analogue dans les 3 barrages, sans différence significative entre les valeurs moyennes des mâles et des femelles. Le maximum en protéines des gonades coïncide avec le maximum de l'indice gonadosomatique, suivant une évolution parallèle le reste de l'année. L'évolution de la teneur en eau s'oppose à celle de la teneur en lipides.

BIBLIOGRAPHIE

ADHIKARIS S. and A.L.M.A. NOOR, 1968. Seasonal Variations of oil, solid mafter and water contents in different organs of puti fish. *Sci. Res. Pakistán.*, 4: 55-63.

ANDREU, B., 1956. Observaciones sobre el ovario de merluza, (*M. merluccius* L.), y características del mecanismo de la puesta. *Inv. Pesq.*, 4: 49-66.

CLASEN, T.E.A., 1944. Estudio bioestadístico del esturión o sollo del Guadalquivir (*Acipenser sturio* L.). *Bol. Instit. Esp. Oceanogr.*, 19: 5-112.

DAGBJANSSON, B., 1975. Utilization of blue whiting (*Micromesistius poutassou*) for human consumption *J. Fish. Res. Board. Can.*, 32: 747-751.

FERNANDEZ CREHUET R. y M.J. DEL VAL CORDON, 1973. Consideraciones biológico-químicas sobre la sardina (*Sardina pilchardus* Walb.) normal y parasitada en Málaga. *Bol. Instit. Esp. Oceanogr.*, 160: 24.

HEINCKE, F., 1898 y R. T. de MARGALEF, 1974. Ecología 144. *Ediciones Omega*, 951.

HERRERA, J. y F. MUÑOZ, 1963. Composición química del salmónete de fango (*Mullus barbatus* L.) de Castellón y consideraciones biológicas sobre la misma. *Inv. Pesq.*, 23: 91-113.

HUNT P.C. y J.W. JONES, 1975. Estudio de la población de *Barbus barbatus* L. del río Severu (Inglaterra). *J. Fish. Biol.*, 7 (3): 361-376.

LOZANO CABO F., 1953. Monografía de los centracántidos mediterráneos, con un estudio especial de la biometría, biología y anatomía de *Spicara smaris* L. *Bol. Instit. Esp. Oceanogr.*, 59: 3-122.

LUCENA J. y I. CAMACHO, 1978. Variaciones estacionales de algunos parámetros biológicos en el barbo de Sclater (*Bar-*

bus barbatus sclateri Günther). *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. (Biol.)*, 76: 243-251.

LUCENA, J., I. CAMACHO, S. ZAMORA, 1978. Variaciones estacionales en la composición corporal del barbo de Sclater (*Barbus barbatus sclateri* Günther) del embalse de Cubillas. *Cuad. C. Bio.*, 6: 13-25.

LUCENA, J., L. GARCIA, 1981. Contribución al conocimiento de la biología de la bacaladilla (*Micromesistius poutassou* Risso.) de Almaria: índices biológicos. *Inst. Esp. oceanogr.*, 6 (3): 125-137.

LUCENA, J., M.C. FUENTES (en prensa). Estudio ecológico del barbo (*Barbus barbatus sclateri* Günther.) del embalse de Los Bermejales (Granada). *I.C.O.N.A.*

MARGALEF, R., 1974. Ecología. 144. *Ediciones Omega*. 951.

MARGALEF, R., D. PLANAS, J. ARMENGOL, A. VIDAL, N. PRAT, A. GUISET, J. LTOJA, M. ESTRADA M., 1976. Limnología de los embalses españoles. Dirección General de Obras Hidráulicas. Ministerio de Obras Públicas. Madrid. 422.

MINISTERIO DE OBRAS PUBLICAS, 1972. Presa de La Concepción. Confederación Hidrográfica del Sur., 13.

PENÁZ, M., 1973. Desarrollo embrionario del barbo *B. barbatus* linnaeus (1758). *Zool. Listy.*, 22 (4): 464-374.

PLANAS, A. y F. VIVES, 1956. Contribución al estudio de la solleta (*Citharus linguatula* Güth.) del Mediterráneo Occidental (Sector de Vinaroz e Islas Columbretes). *Inv. Pesq.*, 3: 107-131.

RODRIGUEZ RODA, J., 1971. Estudio de la sardina (*Sardina pilchardus* Walb.) capturada por la flota española en aguas de Larache (Marruecos). *Inv. Pesq.*, 35 (2): 655-680.

SUAU, P., 1970. Contribución al estudio de la biología de *Lithognatus (= Pagellus) mormyrus* L. (Peces espáridos). *Inv. Pesq.*, 34 (2): 237-265.

VIVES, F. y P., SUAU, 1956. Sobre la biología de la móllera (*Gadus capelanus* Risso) *Inv. Pesq.*, 5: 17-30.

Fecha	Temp. (°C)	Hum. (%)	Veloc. (cm/s)	Pres. (atm)	Transp. (cm)
10/10	17.5	75.5	10.5	1.02	1.5
11/10	17.5	75.5	10.5	1.02	1.5
12/10	17.5	75.5	10.5	1.02	1.5
13/10	17.5	75.5	10.5	1.02	1.5
14/10	17.5	75.5	10.5	1.02	1.5
15/10	17.5	75.5	10.5	1.02	1.5
16/10	17.5	75.5	10.5	1.02	1.5
17/10	17.5	75.5	10.5	1.02	1.5
18/10	17.5	75.5	10.5	1.02	1.5
19/10	17.5	75.5	10.5	1.02	1.5
20/10	17.5	75.5	10.5	1.02	1.5
21/10	17.5	75.5	10.5	1.02	1.5
22/10	17.5	75.5	10.5	1.02	1.5
23/10	17.5	75.5	10.5	1.02	1.5
24/10	17.5	75.5	10.5	1.02	1.5
25/10	17.5	75.5	10.5	1.02	1.5
26/10	17.5	75.5	10.5	1.02	1.5
27/10	17.5	75.5	10.5	1.02	1.5
28/10	17.5	75.5	10.5	1.02	1.5
29/10	17.5	75.5	10.5	1.02	1.5
30/10	17.5	75.5	10.5	1.02	1.5
31/10	17.5	75.5	10.5	1.02	1.5

La Concepción presenta una cransance en poids et longueur, supérieure à celle des mâles, comme les autres plates de la même espèce des barrages de Cubillas et Bermejales.

De même, la période de frai offre la même durée (mars à juillet) dans les trois barrages. Cependant, la température de l'eau diffère pour chaque barrage pendant la période de frai, on observe une variation de la valeur du nombre de vertébrae des 3 populations, des maximums et minimums détectés, ce qui indique l'importance de la température dans le développement vertébral.

Chez le plupart des espèces, aussi bien marines que continentales, l'indice de nutrition ne présente pas une évolution régulière tout au long de l'année, en raison de la disponibilité variable de nourriture. valeur moyenne & 23. intermédiaire entre Cubillas (7.85) et Bermejales (9.33).

Les teneurs en protéines, lipides et eau montrent un comportement analogue dans les 3 barrages, sans différences significatives entre les valeurs moyennes des mâles et des femelles. Le maximum en protéines des gonades coïncide avec le maximum de l'indice gonadosomatique, suivant une évolution parallèle le reste de l'année. L'évolution de la teneur en eau s'oppose à celle de la teneur en lipides.

lipides pour les 3 sexes diffère selon les localités (Lucena et al., 1978; Lucena et Fuentes, sous presse). A Cubillas et à Bermejales on obtient des valeurs qui diminuent à mesure qu'avance la ponte. A La Concepción il se produit une alternance des valeurs maximums et minimums. Dans les 3 barrages on note un minimum à la fin de la période de frai, conséquence de la dépense énergétique.

L'importante diminution des teneurs en lipides en mai, à la Concepción, coïncide parfaitement avec le maximum de la période de frai.

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

5. Affinités interspécifiques, diversité, structure écologique et quantitative des peuplements

*Soil Uropodid Mites ecology (Arachnides : Parasitiformes)
in three forest ecosystems.*

*5. Interspecific relations, diversity,
ecological and community structures.*

Françoise ATHIAS-BINCHE

*Laboratoire Arago,
66650 Banyuls-sur-Mer*

UROPODIDES ÉDAPHIQUES
RELATIONS INTERSPÉCIFIQUES
DIVERSITÉ
STRUCTURE DES PEUPELEMENTS
SUCCESION ÉCOLOGIQUE

RÉSUMÉ. – L'étude des peuplements d'Uropodides édaphiques se poursuit par l'analyse des méthodes d'évaluation des affinités interspécifiques. On montre que le peuplement de la Massane est un ensemble de deux groupes, l'un dominé par une espèce humicole euryèce et à faible affinité interspécifique, et l'autre composé d'espèces litéricoles affines plus caractéristiques des sols biologiquement actifs. Ces deux groupes sont d'autant moins définis et la compétition entre espèces dominantes est d'autant moins marquée que le sol est plus riche. La diversité spécifique augmente en fonction des qualités du sol, mais c'est un critère assez peu sensible à petite échelle, même en utilisant les biomasses au lieu des effectifs. Le diagramme rang/fréquence log/log de Frontier est un outil descriptif plus précis, surtout lorsqu'on l'applique aux biomasses. L'ensemble des données recueillies – abondances, biomasses, distribution spatiale et verticale, sténo – et euryèce, relations interspécifiques, diversité spécifique, structure écologique et quantitative des peuplements – offre une batterie de tests très sensibles de l'état de maturité écologique des peuplements d'Uropodides édaphiques, et, par là, de l'activité biologique du substrat et de l'intensité des échanges de matière et d'énergie au niveau de l'interface litière/sol.

SOIL UROPODINA
INTERSPECIFIC RELATIONSHIPS
DIVERSITY
COMMUNITY STRUCTURES
ECOLOGICAL SUCCESION

ABSTRACT. – The study of soil uropodid mite communities is carried on, with analysis of the methods of interspecific similarity assessments. The community may be described as made up of two groups : the first one, with weak interspecific affinities, dominated by an endogenous euryecic species, and the second one, with higher similarities grouping litter inhabiting species which are characteristic of active soils. These two groups become less definite and competition between the dominant species tends to decrease in relation with increase of soil ecological richness. Specific diversity tends to increase when the substrate improves, but this criterion is shown to be not well correlated with biological activity in closely related types of soil, even when specific biomasses are used instead of frequencies. The rank-abundance log/log Frontier's diagram constitutes a more precise tool in evaluating the evolutionary ecological stage of the community and its biotop, especially by using biomasses in place of numbers. The set of observed data on Uropodid mite communities-abundances, biomasses, interspecific relationships diversity, ecological and quantitative community structures-provides a serie of efficient tests for the evaluation of the degree of ecological evolution of Uropodid communities and, by the way, of soil biological activity and of the intensity of matter and energy exchanges through the litter/soil interface.

1. INTRODUCTION

Le travail précédent (Athias-Binche, 1981 *a*) traitait de l'abondance et de la biomasse des Uropodides éda-phiques de trois écosystèmes forestiers : les hêtraies de la Massane et de la Tillaie et la chênaie à charmes de Meerdael. On montre que les densités et les biomasses sont étroitement corrélées aux facteurs biotiques et, en particulier, aux caractéristiques de la litière. On observe également que la contagiosité de la distribution est d'autant plus faible et la répartition verticale est plus superficielle que le sol est biologiquement actif. Une première étape de l'étude de la structure des peuplements a permis de distinguer les espèces sténotopes – souvent inféodées à la litière – des espèces plus indifférentes aux facteurs du milieu. Ces dernières, qui ont les meilleures aptitudes compétitives, peuvent s'adapter à des conditions difficiles alors que les espèces les plus exigeantes sont éliminées.

Dans le présent travail, l'analyse de la structure écologique des peuplements est complétée par l'étude des relations interspécifiques, les architectures des communautés et les modifications concomitantes aux variations des facteurs édaphiques. Cette étude se termine par un commentaire de l'apport de l'analyse des diagrammes rangs/fréquences et de la diversité spécifique sur la connaissance de la structure des peuplements.

2. COEFFICIENTS D'AFFINITÉS, CORRÉLATIONS INTERSPÉCIFIQUES

Lorsqu'on se propose de quantifier les liaisons interspécifiques, les calculs ne prennent en compte que les espèces prises 2 à 2, sauf pour les méthodes multivariées. Ces critères sont généralement qualifiés de coefficients d'affinités; ce terme implique une notion de lien, voire de mutualisme. En fait, les groupements d'espèces – lorsqu'il ne s'agit pas de relations proie/prédateur – sont essentiellement déterminés par des facteurs écologiques extrinsèques dépendants du biotope. La présence d'une espèce est subordonnée à l'existence de sa niche écologique, par conséquent, l'absence d'une espèce est due à l'absence de sa niche spécifique et non forcément son élimination par un meilleur compétiteur. Inversement, lorsque plusieurs espèces cohabitent, ce n'est pas le fait d'affinités comportementales, mais le fait que les niches écologiques étant abondantes et variées, le milieu permet la coexistence de nombreuses espèces. Il s'agit de groupements plutôt que d'affinités au sens anthropomorphique du terme. Enfin, pour terminer, les différents coefficients d'affinités traduisent en fait uniquement les probabilités de récolter n espèces ensemble dans un biotope donné.

2.1. Critères de présence-absence.

Il existe plusieurs types de coefficients d'association qui n'utilisent que des critères de présence absence. On

peut en trouver des exemples dans Bonnet (1964), Daget (1976) et Southwood (1978). Ces méthodes ont été utilisées dans un travail consacré à l'écologie des Uropodides (Athias-Binche, 1981 *a*), mais ces résultats ne seront pas développés ici, on donnera simplement un exemple avec le coefficient de Southwood.

Southwood (1978) propose d'utiliser les effectifs des espèces récoltées ensembles dans une série de biotopes. Ce coefficient a la forme :

$$I_{ai} = 2 \left[\frac{J}{A + B} \right] - 0,5$$

formule qui est très voisine de celle du coefficient de similarité de Sørensen (1948). On a J , la somme des individus de l'espèce A et des individus de l'espèce B qui sont récoltés ensemble dans les mêmes prélèvements, et $A + B$, le total des effectifs de ces 2 espèces dans l'ensemble de la série étudiée; I_{ai} varie de -1 à $+1$. Dans le cas de la station RG de la Massane, J est la somme des effectifs de *O. minimus* et de *N. catalonica* lorsque ces espèces cohabitent, c'est-à-dire aux niveaux 3 à 20; et $A + B$ correspond à la somme de leurs effectifs tout le long du transect RG.

Les critères de simple présence/absence ont le défaut de donner le même poids à toutes les espèces quels que soient leurs effectifs respectifs; une espèce rare, dont la présence est peut-être fortuite, aura donc la même importance qu'une espèce abondante et caractéristique du milieu. En outre, dans le cas du coefficient de Southwood, l'expérience montre que cette formule tend à aboutir à des valeurs négatives lorsque l'une des 2 espèces est rare. De plus, elle ne permet pas de se rendre compte si les effectifs varient dans le même sens ou si, au contraire, l'abondance de A tend à déprimer l'effectif de l'espèce B.

Les matrices de coefficients de Southwood (Fig. 1) ont été optimisées par la méthode des polygones inscrits de Bonnet (1964). Cette méthode distingue un premier noyau groupant S02, S03, S05 et S07 dans la parcelle RG. Au seuil $I_{ai} = 0,8$, S08 se joint à ce premier groupe, puis S04 forme un noyau avec S07 et S08. S01 reste isolé et ne se lie qu'à S02. On note que les espèces les moins abondantes (S06, S09 et S10) sont rejetées hors de ces associations. Dans la parcelle RD (Fig. 1), ce sont les espèces rares qui se regroupent (S02, S03, S05 et S07) et les espèces les plus abondantes, S02 et S10, qui sont isolées avec toutes 2 des coefficients négatifs.

2.2. Coefficient de corrélation

Le coefficient de corrélation reste la méthode qui utilise le maximum d'information car il prend en compte l'effectif des espèces prises 2 à 2. Si les effectifs varient en sens inverse, c'est-à-dire si à une forte densité de l'espèce A correspond une faible valeur pour B, la corrélation est négative, et elle est positive dans le cas contraire. Le coefficient de corrélation est d'autant plus élevé que la liaison des effectifs respectifs est forte. Pour Hallet et Pimm (1979), l'équation de régression contient les éléments de l'estimation du coefficient de compéti-

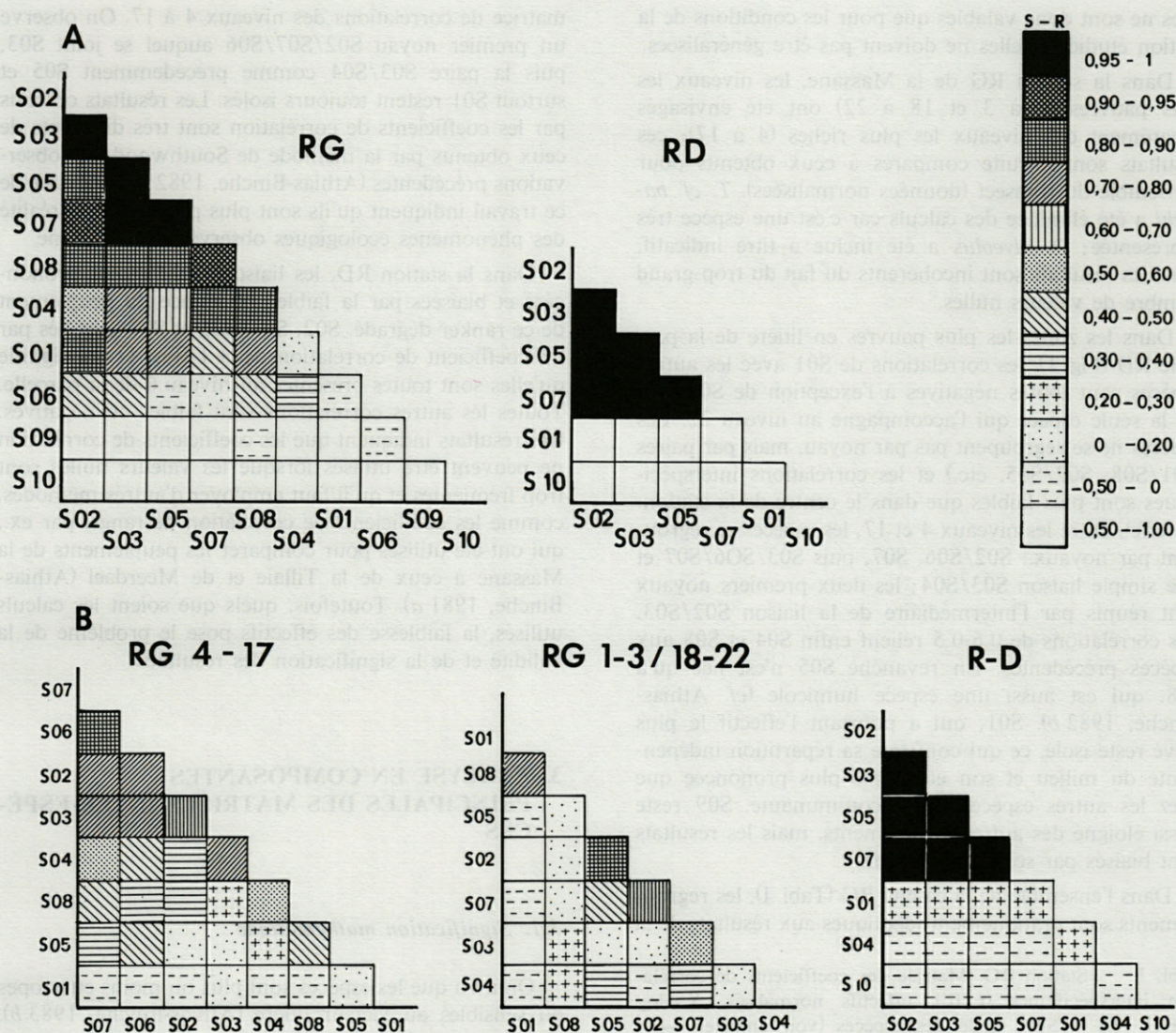


Fig. 1. - La Massane, stations RG et RD. A, matrices des distances interspécifiques de Southwood, les espèces sont regroupées sur les axes selon la méthode de Bonnet. B, matrices des corrélations interspécifiques dans la parcelle RG (niveaux 4 à 17 et 1-3/18-22) et dans la parcelle RD. S01 : *O. minimus*, S02 : *N. catalonica*, S03 : *U. carinatus magnus*, S04 : *C. massanae*, S05 : *A. coriacea*, S06 : *T. aegrota*, S07 : *T. lambda*, S08 : *P. quadrangularis*, S09 : *O. alveolus*, S10 : *T. cf. baloghi*. S : coefficient de Southwood, R : coefficient de corrélation.

La Massane, RG and RD plots. A, interspecific matrix of Southwood 2×2 contingency coefficient; species clustered along the axis according to Bonnet's method. B, interspecific correlation matrix in RG plot (level 4 to 17 and 1-3/18-22) and in RD plot. S01 : *O. minimus*, S02 : *N. catalonica*, S03 : *U. carinatus magnus*, S04 : *C. massanae*, S05 : *A. coriacea*, S06 : *T. aegrota*, S07 : *T. lambda*, S08 : *P. quadrangularis*, S09 : *O. alveolus*, S10 : *T. cf. baloghi*. S : Southwood's coefficient, R : correlation coefficient.

tion. Soit l'équation $A_y = K_{yx} - c_{yx}B$, avec A l'effectif de l'espèce a, B, l'effectif de l'espèce b et c, la pente de la droite, qui est d'autant plus importante que la compétition est prononcée. Pour ces auteurs, K représenterait le stock-limite de l'espèce A, et c serait le coefficient de compétition. On voit que dans ce cas, l'évaluation du stock-limite n'est valable que si la corrélation est négative; dans le cas contraire, K représenterait une valeur minimale théorique de l'espèce considérée. Si l'on ne préjuge pas de la dépendance d'une espèce vis-à-vis d'une autre, on peut calculer l'équation complémentaire, $B_x = K_{xy} - c_{xy}A$, ce qui permet théoriquement d'obtenir

K_{xy} , le stock-limite de l'espèce B. En fait, l'expérience montre que ces formules ne dépendent que de l'effectif, et il paraît aléatoire de leur prétendre une valeur trop précise et notamment de comparer les droites de régression à des isoclines, surtout lorsque ces calculs sont simulés sur calculateur comme dans les travaux des auteurs cités. Dans le cas de données de terrain, il est plus prudent de conclure à une certaine compétition lorsque les corrélations sont négatives, à l'indifférence lorsque les corrélations sont faibles et à une certaine analogie de comportement lorsque les corrélations sont positives. Les valeurs de c et de K dépendent de l'effectif,

elles ne sont donc valables que pour les conditions de la station étudiée et elles ne doivent pas être généralisées.

Dans la station RG de la Massane, les niveaux les plus pauvres (1 à 3 et 18 à 22) ont été envisagés séparément des niveaux les plus riches (4 à 17); ces résultats sont ensuite comparés à ceux obtenus pour l'ensemble du transect (données normalisées). *T. cf. baloghi* a été éliminée des calculs car c'est une espèce très représentée; *O. alveolus* a été incluse à titre indicatif, mais les résultats sont incohérents du fait du trop grand nombre de valeurs nulles.

Dans les zones les plus pauvres en litière de la parcelle RD (Fig. 1), les corrélations de S01 avec les autres espèces sont toutes négatives à l'exception de S08, qui est la seule espèce qui l'accompagne au niveau 22. Les espèces ne se regroupent pas par noyau, mais par paires (S01/S08, S02/S05, etc.) et les corrélations interspécifiques sont plus faibles que dans le centre de la station. En effet, entre les niveaux 4 et 17, les espèces se regroupent par noyaux : S02/S06, S07, puis S03/S06/S07 et une simple liaison S03/S04; les deux premiers noyaux sont réunis par l'intermédiaire de la liaison S02/S03. Les corrélations de 0,6-0,5 relient enfin S04 et S08 aux espèces précédentes. En revanche S05 n'est liée qu'à S08, qui est aussi une espèce humicole (cf. Athias-Binche, 1982 b). S01, qui a pourtant l'effectif le plus élevé reste isolé, ce qui confirme sa répartition indépendante du milieu et son eurytopie plus prononcée que chez les autres espèces de la communauté. S09 reste aussi éloigné des autres groupements, mais les résultats sont biaisés par son faible effectif.

Dans l'ensemble de la catena RG (Tabl. I), les regroupements sont pratiquement identiques aux résultats de la

Tabl. I. — Station RG. Matrice des coefficients de corrélation interspécifiques ($r.10^3$), effectifs normalisés, $X = \log(x+1)$. S01 à S09 : code des espèces (voir annexe), — r significativement différent de 0 à 99 %.

Inter-specific correlation coefficients ($r.10^3$), normalized data, $X = \log(x+1)$, — r significant at the 99 % probability level, S01 to S09 : species coding (see appendix).

S07	833							
S02	733	738						
S03	721	726	694					
S04	442	534	375	713				
S05	080	327	186	086	265			
S08	360	409	362	506	506	501		
S09	077	-504	-260	229	-219	-202	324	
S01	-341	053	-095	048	003	009	-228	-270
	S06	S07	S02	S03	S04	S05	S08	S09

matrice de corrélations des niveaux 4 à 17. On observe un premier noyau S02/S07/S06 auquel se joint S03, puis la paire S03/S04 comme précédemment S05 et surtout S01 restent toujours isolés. Les résultats obtenus par les coefficients de corrélation sont très différents de ceux obtenus par la méthode de Southwood; les observations précédentes (Athias-Binche, 1982 b) et la suite de ce travail indiquent qu'ils sont plus proches de la réalité des phénomènes écologiques observés à la Massane.

Dans la station RD, les liaisons sont moins prononcées et biaisées par la faible abondance du peuplement de ce ranker dégradé. S02, S03, S05 et S07 sont liés par un coefficient de corrélation de +1 (Fig. 1) qui signifie qu'elles sont toutes présentes au niveau 6 de la parcelle. Toutes les autres corrélations sont faibles ou négatives. Ces résultats indiquent que les coefficients de corrélation ne peuvent être utilisés lorsque les valeurs nulles sont trop fréquentes et qu'il faut employer d'autres méthodes, comme les coefficients de corrélation de rangs, par ex., qui ont été utilisés pour comparer les peuplements de la Massane à ceux de la Tillaie et de Meerdael (Athias-Binche, 1981 a). Toutefois, quels que soient les calculs utilisés, la faiblesse des effectifs pose le problème de la validité et de la signification des résultats.

3. ANALYSE EN COMPOSANTES PRINCIPALES DES MATRICES INTER-ESPÈCES

3.1. Signification mathématique

On a vu que les espèces sont plus ou moins eurytopes ou sensibles au facteur litière (Athias-Binche, 1983 b), ces résultats ont été obtenus par des méthodes classiques qui obligent à fractionner les calculs. L'analyse en composantes principales donne une image plus globale de la distribution des espèces et de leurs réactions vis-à-vis des facteurs du milieu. Cette méthode est maintenant très utilisée en écologie et on en trouvera une analyse détaillée dans Lebart et Fenelon (1971), Legendre et Legendre (1979 a) par ex.

Dans le cas de la parcelle RG, on dispose de l'effectif des 10 espèces (S01 à S10) dans 22 stations (= niveaux). Les points-effectifs se distribuent selon un ellipsoïde dans les espaces déterminés par les 22 stations. On peut représenter cet ellipsoïde de probabilité dans un plan. Pour obtenir une matrice carrée déterminable, on effectue d'abord une mesure de distances (= corrélations) inter-espèces pour obtenir une matrice 10×10 dans notre cas. Les axes principaux (grand axe et petit axe des ellipsoïdes) caractérisent cet ellipsoïde. Par des transformations et des translations appropriées, l'origine des nouvelles coordonnées se situe au centre de gravité de l'ellipsoïde, les abscisses étant parallèles au grand axe principal. Le programme permet ensuite de rechercher successivement les axes factoriels (22 composantes prin-

cipales) qui extraient progressivement le maximum d'information concernant les distances qui séparent les différents points-variables.

L'algorithme utilisé (programme ACPACT du CITIM, Arnaud *et al.*, 1978) travaille en mode normé sur des variables centrées-réduites. Dans ce cas, les coefficients de corrélation entre les variables et les composantes principales sont proportionnels aux coordonnées du point-variable sur cet axe. Le mode normé a l'avantage de faciliter l'interprétation de la liaison d'une variable à un axe représentant un ou plusieurs facteurs, mais elle a par contre l'inconvénient de diminuer les distances inter-variables.

3.2. Résultats

Quatre espèces ont un coefficient de corrélation supérieur à 0,8 sur le premier axe (Tabl. II) : S07, S06, S02 et S03 ; S04 vient en 5^e position avec une corrélation de 0,7. L'axe I privilégie les espèces plutôt litiériques et dépendantes du facteur litière R ; les litiériques strictes, S06 et S07, en particulier, sont très liées. A l'opposé, S01 et S10, espèces humicoles et relativement indépendantes du facteur litière, ont une faible corrélation avec le premier axe (Fig. 2).

L'axe I a la signification la plus vraisemblable de facteur biotique, il traduit un sol riche, plutôt favorable aux espèces litiériques. L'eury- et la sténopie ne semblent pas se dégager ; ceci est dû au fait qu'en mode normé, le poids du facteur I est proportionnel au nombre d'espèces et non à leur effectif. En mode non normé, le poids des effectifs est prédominant, le caractère eury-

et sténoèce peut être dégagé car les espèces euryèces sont les plus abondantes (Athias-Binche, 1980, 1981 a).

L'axe II ne permet pas de déceler d'information précise, il est caractéristique de S09, une espèce litiérique peu abondante.

Sur le graphique en I-III (Fig. 2), le nuage de points s'étire le long d'une diagonale influencée par S01, qui est la seule espèce qui présente une forte corrélation avec l'axe III (Tabl. II). Sur cette diagonale, les espèces s'alignent par rang de préférence humicole d'une part (axe III) et litiérique d'autre part (axe I). Les espèces litiériques caractéristiques des mullis actifs du centre de la catena sont toutes groupées ; elles s'ordonnent selon les noyaux dégagés par les distances de corrélations interspécifiques calculés plus haut (Tabl. I). Ces résultats soulignent l'intérêt du coefficient de corrélation, méthode de calcul simple et rapide. On peut ajouter que l'analyse en composantes principales distingue les préférences litiérique et humicole alors que les données de base sont les effectifs totaux litière + sol. Cette remarque démontre l'importance des exigences écologiques des espèces sur leur répartition et leur regroupement. Les espèces rares, S09 et S10, sont rejetées de la diagonale du fait de leurs trop faibles effectifs.

Le diagramme des axes II-III (Fig. 2) montre un regroupement des litiériques des substrats riches près de l'origine et au contraire un éloignement des espèces strictement humicoles S01 et S10. L'isolement de S05 et S08 signale des espèces humicoles, moins abondantes que S01, mais aussi régulièrement réparties sur l'ensemble de la catena.

En résumé, l'analyse en composantes principales dégage dans un premier temps la réaction des populations

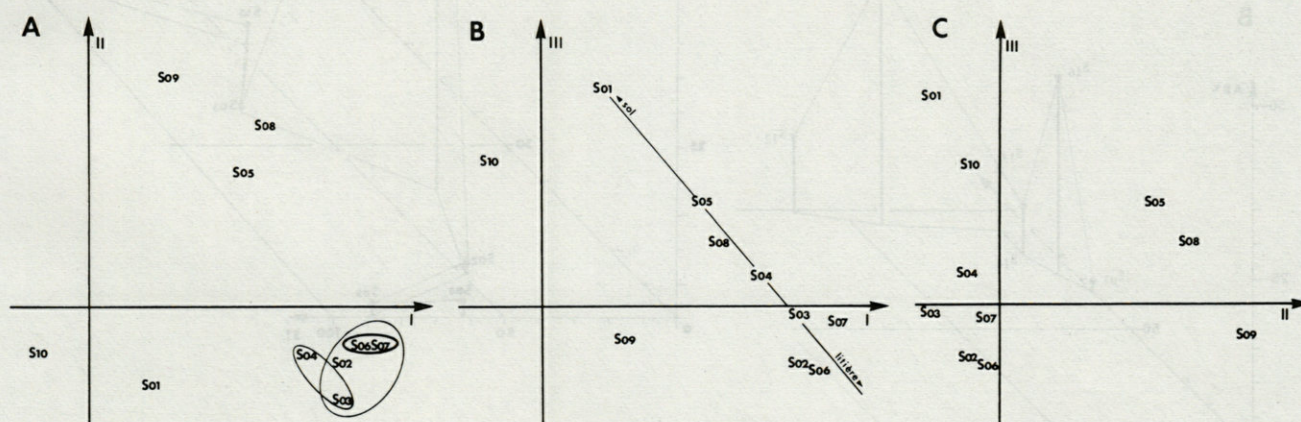


Fig. 2. — Parcelle RG. Analyse en composantes principales des espèces S01 à S10 dans l'espace des 22 niveaux. A, répartition des individus dans le système des axes I-II, les espèces affines sont entourées : paire S06/S07, et S03/S04, S02 ayant une position moyenne au centre du groupe des espèces litiériques. B, système des axes I-III, les espèces s'ordonnent le long d'une diagonale discriminant les espèces litiériques des espèces humicoles. C, système des axes II-III, S05 et S08 s'éloignent du reste de la faune soulignant les faibles affinités des taxons humicoles S01, S10, S05 et S08.

RG plot. Principal components analysis of species S01 to S10 in the 22 plots : (sampled levels). A, components scores in the I-II axis system ; similar species are pointed out : S06/S07 and S03/S04 pairs, S02 being in the middle of this group characteristic of the litter inhabiting species. B, I-III axis system ; species organized along a diagonal distinguishing litter inhabiting species from soil inhabiting species. C, II-III axis systems ; the soil living species, S05 and S08, are far from the other species showing the weak interspecific affinities of humicolous species, i.e. S01, S10, S05 and S08.

vis-à-vis de l'activité biologique du sol et un ensemble homogène d'espèces exigeantes de sol équilibré. Les autres axes reflètent leur préférence pour la litière ou le sol. La position respective d'*O. minimus* (S01) et *N. catalonica* (S02) indique un antagonisme entre ces 2 espèces, phénomène qui a déjà été évoqué (Athias-Binche, 1983 b) et qui sera précisé plus loin.

Le peuplement du ranker de la parcelle RD n'a pas été analysé par les méthodes multivariates car les effectifs y sont trop faibles.

4. STRUCTURE ÉCOLOGIQUE DES PEUPELEMENTS

On a vu que l'abondance des espèces à la Massane dépend de leur degré de subordination à divers facteurs

dont le plus explicatif est le facteur litière/richeesse biologique (Athias-Binche, 1983 b). La répartition des effectifs le long du transect reflète l'eury- ou la sténopathie de ces espèces. Enfin, la litière ou le sol sont plus ou moins préférentiellement colonisés. Ces résultats peuvent être synthétisés par les effectifs moyens dans la station RG et des descripteurs significatifs. On peut construire un diagramme simple à 3 dimensions pour lequel l'axe des y ordonne les effectifs (fréquence relative), l'axe des x, la sténopathie ST (Athias-Binche, 1983 b) et l'axe des z, la fréquence dans la litière (*ibid.*, Tabl. IV). On distingue ainsi (Fig. 3) 2 groupes de populations : en haut et à droite les espèces à tendance litiériste et en bas à gauche, les espèces plutôt humicoles. Les espèces les plus proches de l'axe des z sont les plus eurytopes et les plus abondantes. Il s'agit de S01 et de S02, espèces qui ont toutes deux un effectif comparable. Les autres espèces se distribuent à partir de S02 des plus abondantes

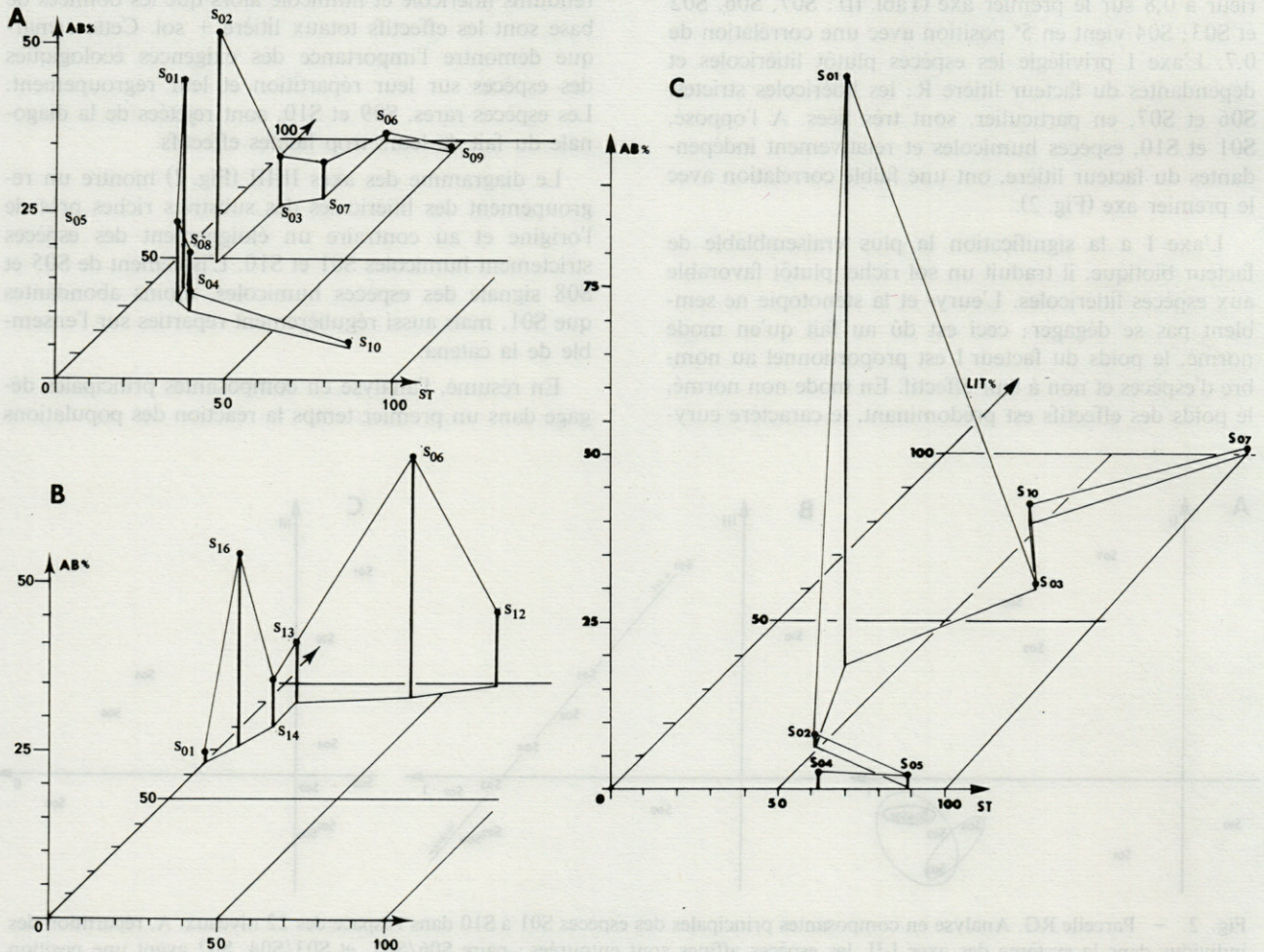


Fig. 3. — A, Station RG. Diagramme de la distribution des espèces en fonction de trois critères : la fréquence (F %), le pourcentage des effectifs dans la litière (L %) et la sténoécie (ST %). B, La Tillaie. Mêmes données que précédemment avec F, le pourcentage dans la strate Fo, au lieu de ST %. C, parcelle RD, mêmes critères qu'en A. S01 à S10 : voir légende Fig. 1 ; S12 : *C. cassidea*, S13 : *P. cylindricus*, S14 : *T. pi*, S16 : *N. cordieri*.

A, RG plot. Diagramm of species distribution according to three features : their relative frequency (E %), percentage of their abundance in litter (L %) and stenoecy (ST %), B, la Tillaie. Same data, except Fo, frequency in Fo, the fresh litter, instead of ST %. C, RD plot. Same characteristics as A. S01 to S10 : see legend of fig. 1 ; S12 : *C. cassidea*, S13 : *P. cylindricus*, S14 : *T. pi*, S16 : *N. cordieri*.

vers les moins représentées et les moins tolérantes (respectivement S03, S07, S06 et S09). Le second groupe se répartit de la même façon vers le pôle humicole-sténoécé (S05, S08, S04 et S10). L'étirement du polygone délimité par la branche litiéricole indique que ces espèces sont généralement plus exigeantes que les humicoles.

Le peuplement des Uropodides peut se décrire comme une association de 2 groupes dont l'un ou l'autre domine selon les endroits en fonction du facteur litière. Les distances géométriques inter-espèces reflètent les tendances à entrer en compétition : les espèces les plus proches, S01 et S02, toutes deux relativement peu exigeantes, peu inféodées à une strate particulière sont en compétition. Cette observation est confirmée par l'allure caractéristique des courbes d'abondance de ces 2 espèces (cf. Athias-Binche, 1983 c : Fig. 1); S01 tend à remplacer S02 dès que le milieu s'appauvrit et, inversement, S02 domine dans les mulls du centre de la catena où l'espèce concurrente est partiellement éliminée; c'est-à-dire que ces 2 espèces n'ont jamais un effectif équivalent à un même endroit. Cet antagonisme a aussi été révélé par l'analyse en composantes principales (Fig. 2). Il s'agit d'une compétition passive, ou exploitation au sens d'Elton et Miller (1954). On peut penser aussi au principe de Gause (cf. Hardin, 1960) sur l'exclusion compétitive, qui a été observé chez de nombreux peuplements naturels (Krebs, 1978). Dans le cas de la Massane, il n'est pas entièrement respecté puisqu'il n'y a pas d'exclusion complète : *O. minimus* (S01) ne disparaît jamais complètement. Cette espèce peut être considérée comme le meilleur compétiteur; elle est plus eurytope et plus indépendante du facteur litière que *N. catalonica* (S02) et elle domine dans les sols les plus pauvres, y compris le ranker dégradé de la parcelle RD. C'est une espèce opportuniste qui est capable de coloniser rapidement un sol dès qu'il est délaissé par ses compétiteurs à la suite d'un événement écologique quelconque. Des expériences effectuées à Meerdael (Athias et Mignolet, 1979) ont montré par ex. que *O. minimus* est la seule espèce à coloniser du papier présenté comme litière, alors que c'est un substrat répulsif pour tous les autres Uropodides édaphiques. C'est aussi l'espèce la plus fortement r-stratège du peuplement de la Massane (Athias-Binche, 1981 a). Enfin sa très large répartition géographique confirme sa tolérance.

A l'opposé des 2 espèces en compétition, les espèces spécialisées comme S06 et S09 ne concurrencent pas des humicoles stricts comme S04 et S10 et on les rencontrera très rarement dans les mêmes microbiotopes. Entre ces 2 extrêmes, les espèces plus « moyennes » entreront faiblement en compétition avec leurs homologues de l'autre groupe.

Ces remarques permettent de trouver une interprétation supplémentaire au diagramme I-III (Fig. 2) de l'analyse en composantes principales. La diagonale figurée oppose nettement S01 à S02, entre ces 2 pôles, les espèces moins compétitives s'étirent le long de cette droite; les plus humicoles sont situées dans la partie positive de l'axe III. Les plus litiéricoles, qui ont aussi une valence

écologique plus étroite, sont plus liées entre elles et plus proches de S02. Les espèces rares, S09 et S10, s'écartent de cette diagonale, ce qui est dû à leur faible abondance, mais S09 est dans la partie litiéricole de l'axe III et S10 dans sa partie humicole.

Le diagramme de la figure 3 est une représentation graphique de la niche écologique de chaque espèce définie par les paramètres occupation de l'espèce/amplitude écologique. Il est par contre impossible d'assigner à ces niches une composante trophique précise, le régime alimentaire *in natura* étant peut-être plus spécialisé que pour des animaux observés en élevage et contraints de consommer la nourriture proposée. Toutefois, les Uropodides constituant un groupe très homogène au sein des Acariens (Athias-Binche, 1982), leurs peuplements naturels peuvent être comparés à une « guildes » (Root, 1967) d'Acariens biolytiques peu actifs. On peut donc supposer un certain chevauchement des niches trophiques chez des espèces occupant le même espace, comme *O. minimus* et *N. catalonica*, mais qui est limité dans ce cas par la moindre tolérance écologique de *N. catalonica*.

Un diagramme comparable peut être réalisé pour le peuplement de la Tillaie en remplaçant le paramètre ST par la fréquence dans la couche de litière superficielle Fo (Athias-Binche, 1977, 1978), qui traduit aussi une certaine spécialisation. La ségrégation des 2 ensembles est moins marquée qu'à la Massane (Fig. 3); la transition entre l'espèce la plus superficielle (*C. cassidea*) et l'espèce la plus humicole (*O. minimus*) est plus graduelle. Les espèces géométriquement les plus proches (*T. pi* et *P. cylindricus*) ne sont pas cette fois-ci les plus abondantes. Ces 2 espèces entrent effectivement en compétition (*Ibid.*) à la suite d'un événement écologique, la sécheresse d'octobre 1971. C'est une modification de milieu qui a provoqué cette compétition, alors qu'à la Massane, il est observé en comparant des sols dégradés à des humus équilibrés.

Le schéma obtenu pour la parcelle RD (Fig. 3) diffère fortement de celui des 2 stations précédentes. L'ensemble du peuplement est plus sténotope. *O. minimus* est hyperdominant au centre du graphe, les autres espèces sont rejetées de part et d'autre. Les distances géométriques entre les espèces sont très importantes et la compétition est nulle, les conditions étant trop médiocres et les ressources insuffisantes et dispersées.

Les 3 exemples de structure écologique des peuplements représentent 3 états d'évolution ou de succession écologique, du sol le plus dégradé (RD), à un milieu plus climacique (la Tillaie) : en RD, graphe très heurté, sténopathie prononcée, une espèce surdominante et compétition nulle. En RG, fort contraste entre espèces humicoles et litiéricoles, sténopathie plus ou moins marquée selon les espèces et compétition entre les espèces dominantes. Enfin, à la Tillaie, contrastes atténués, faible sténopathie du fait des qualités du milieu, peuplement surtout litiéricole, et une certaine concurrence – peut-être temporaire – chez des espèces non dominantes.

5. DIVERSITÉ ET STRUCTURE DES PEUPELEMENTS

L'apport de la diversité spécifique et de l'analyse de la structure des peuplements d'Uropodides pour l'évaluation du degré d'évolution écologique des communautés et de leur biotope a été abordé en détail dans un travail précédent (Athias-Binche, 1981 *b*). Ces résultats sont brièvement rappelés ici et sont complétés par des données basées sur des mesures de biomasses.

5.1. Diversité spécifique

Les indices de diversité visent à quantifier les relations qui existent dans une communauté entre le nombre des espèces en présence et leurs effectifs. Plusieurs formules ont été proposées et on en trouvera une étude dans Cancela da Fonseca (1969, 1980) ou Legendre et Legendre (1979 *b*) par ex. Ces indices sont d'autant plus élevés que l'indétermination est maximale, c'est-à-dire que les probabilités p de capturer les S espèces d'un peuplement sont identiques. Parmi les indices de diversité dérivés de la théorie de l'information, l'indice de Shannon présente l'avantage d'être indépendant de la taille de l'échantillon (Daget, 1976). C'est une fonction logarithmique de l'abondance relative des espèces et qui a la forme $I_{\text{bits}} = - \sum p_i \log_2 p_i$. La diversité relative ou régularité $E\% = I_{\text{obs}}/I_{\text{max}}$, permet de comparer plusieurs peuplements différents.

Mac Arthur (1955) a associé à une diversité élevée la notion de stabilité des biocénoses. Sans entrer dans une discussion abordée par de nombreux auteurs, il paraît préférable de relier à la diversité la variété et la richesse du milieu comme le signale Hutchinson (1978). D'autres cas peuvent se présenter : dans les zones écotones, ou à la suite de modifications du milieu ou encore au cours de successions écologiques, plusieurs faunes peuvent cohabiter temporairement et la diversité augmenter de même. En début de colonisation d'un biotope écologiquement neuf par des espèces pionnières, la diversité peut aussi augmenter, puis diminuer ensuite au fur et à mesure qu'un équilibre s'instaure. Dans le cas des Uropodides, cette dynamique a pu être observée sur des litières défaunées progressivement recolonisées en milieu naturel (Athias et Mignolet, 1979) et du bois mort peu décomposé (Athias-Binche, 1979). La diversité peut aussi varier avec les saisons à cause, soit des mécanismes démographiques, soit de successions écologiques saisonnières. Si l'on désire caractériser une biocénose par sa diversité il est donc préférable d'utiliser des moyennes si possible annuelles.

5.2. Résultats

La régularité est voisine de 77 % à Meerdael et à la Tillaie (Tabl. III) elle est à peine moins élevée dans la parcelle RG; ces 3 stations ne se différencient pas très

nettement sur la base des comparaisons de diversités alors que les effectifs et les biomasses sont bien discriminés (Athias-Binche, 1983 : Tabl. I). La diversité est par contre très basse dans le ranker d'érosion de la parcelle RD.

Les indices de diversité tendent à augmenter si les biomasses sont utilisées à la place des effectifs (Tabl. III) et on peut alors ordonner les stations de la plus favorable à la plus pauvre comme elles se rangent pour les données quantitatives d'effectifs et de biomasses. Les diversités calculées sur les biomasses corrigent en effet le biais dû à des espèces de faible effectif mais de poids individuel élevé. A Meerdael, c'est le cas par ex. de *C. cassidea* qui ne représente que 9,4 % des effectifs, mais 30 % de la biomasse totale. Inversement, *O. minimus* passe de 43 % de l'abondance à 20 % des biomasses. Le cas est comparable à la Massane (Athias-Binche 1983 *b* : Tabl. I).

La diversité tend à augmenter avec la richesse du milieu et l'abondance et la variété des ressources disponibles : elle atteint son maximum dans le mull équilibré de la chênaie à charmes de Meerdael et son minimum dans le sol acide dégradé du ranker RD. Si l'on veut utiliser les indices de diversité à une échelle plus fine, ce critère se révèle relativement imprécis. Le long de la catena, ou chaîne de sols, de la parcelle RG de la Massane, on peut comparer les valeurs des diversités de chaque niveau de prélèvements en fonction du facteur R qui synthétise les quantités et la présence de litière (Athias-Binche, 1983 *a*). La diversité augmente rapidement avec les valeurs croissantes de R (Fig. 4), mais elle atteint bientôt son maximum et les valeurs se dispersent aussi bien pour la diversité calculée sur les biomasses

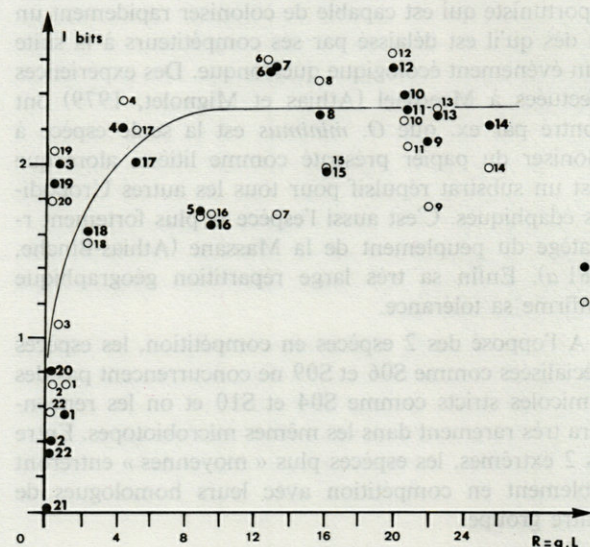


Fig. 4. — Station RG. Variation de l'indice de diversité (I bits) en fonction du facteur litière R ; les chiffres repèrent les 22 niveaux de prélèvements. N : diversité calculée sur les effectifs, B : diversité calculée sur les biomasses.

RG plot. Diversity index (I bits) v. litter factor R scatter diagram; numbers indicate the 22 sampled level positions N : number diversities, B : biomass diversities.

que celle calculée sur les effectifs. L'indice de diversité n'est pas une mesure étroitement liée à la richesse du milieu et qui, surtout, atteint rapidement un plateau qui peut représenter le niveau de diversité maximale qu'il est possible d'observer dans la nature. Les moyennes des effectifs et des biomasses sont au contraire étroitement corrélées aux valeurs croissantes du facteur R (Athias-Binche, 1983 b).

5.3.1. Diagrammes rangs/fréquences

Les indices de diversité synthétisent l'information fournie par la fréquence de toutes les espèces; c'est un critère qui a l'avantage d'être global mais qui peut être trop simplificateur. Les diagrammes rangs/fréquences permettent de détailler graphiquement la fréquence de chaque taxon. Les courbes obtenues peuvent être ajustées à divers modèles mathématiques, comme les modèles de Mac Arthur, de Preston ou de Motomura dont on trouvera des exemples dans Daget (1976) entre autres. La signification écologique de ces modèles et leur application à l'étude de la structure des peuplements d'Uropodides ont été discutées dans un travail précédent (Athias-Binche, 1981 b).

Parmi toutes les méthodes proposées, le diagramme log/log de Frontier (1976, 1977), qui est dérivé de la formule de Mandelbrot (1953), a l'avantage de ne pas préjuger d'un modèle préétabli. Frontier a montré que les courbes de distribution d'abondances varient selon l'état de maturité biologique des peuplements, et partant, de leur milieu. Une courbe en S traduit la surdominance des espèces de premier rang et une taxocénose juvénile. C'est le cas de la communauté du ranker dégradé de la parcelle RD de la Massane (Fig. 5 : 1'). Au cours de l'évolution du système, les courbes deviennent plus convexes comme on peut l'observer à la Massane et à la

Tillaie (Fig. 5 : 1) et, où la litière de hêtre a un caractère « acidifiant » (Duchaufour, 1980). En début de maturité, la convexité augmente, la diversité est maximale et la distribution des fréquences peut s'ajuster au modèle de Mac Arthur (Fig. 5 : 2). Le sol de Meerdael est en effet l'un des plus favorables des écosystèmes étudiés car la litière de Chêne et de Charme se décompose rapidement; ce sont des essences considérées comme « améliorantes ». Dans la phase finale de l'évolution écologique, la courbe accuse un certain vieillissement; pour Frontier (1977), ce stade correspond à l'état climacique et la distribution des fréquences peut s'ajuster à une droite de Mandelbrot. Cette droite a la forme $P_n = (n + B)^{-\gamma}$, avec P_n La fréquence des P espèces, n, leur rang, B et γ des constantes. A titre d'exemple on a figuré la distribution de Mandelbrot pour 7 espèces avec $\gamma = 0,9$ et

II

Axes	1	2	3	4	5	6
Espèces						
S01	153	-269	775	180	-510	0
S02	<u>862</u>	-180	-169	-090	047	-251
S03	<u>865</u>	-332	-009	-073	-116	-034
S04	712	-149	128	267	318	515
S05	506	479	379	328	377	-290
S06	<u>899</u>	-118	-213	-232	-123	089
S07	<u>955</u>	-120	-044	-118	-013	-124
S08	567	644	230	-076	-025	073
S09	208	<u>807</u>	-109	-267	-312	138
S10	-238	-152	512	-743	318	025

III

	Meerdael	La Tillaie	La Massane	
			RG	RD
I_{max}	2,807	2,807	3,322	3,000
I N	2,159	2,185	2,372	0,756
E% N	76,9	77,8	71,4	25,2
I B	2,294	2,143	2,481	0,969
E% B	81,7	76,3	74,7	34,5

IV

$V = v_o^2 / v_{th}^2$	RG(14)	La Tillaie	Meerdael
N	2,99	1,51	1,44
d	1,99	0,51	0,44
B	2,07	1,34	0,91
d	1,07	0,34	0,09

Tabl. II. - II, Station RG. Analyse en composantes principales des espèces dans l'espace des stations (variables normées), corrélations ($r.10^3$) entre les 10 variables/espèces et les 6 premières composantes principales. Les corrélations supérieures à 0,8 sont soulignées. III, Indices de diversité (I_{bits}) dans les 4 stations étudiées. I_{max} : diversité maximale, $\log_2 S$; I N et I B: diversités calculées sur les effectifs (N) et les biomasses (B); E%: diversité relative, I_{obs}/I_{max} . IV, Ajustement des distributions observées au modèle de Mac Arthur (V) calculé sur les effectifs (N) et sur les biomasses (B) et différence à 1 ($d = V - 1$), respectivement au niveau 14 de la parcelle RG (site le plus favorable aux Uropodides dans cette station), à la Tillaie et à Meerdael.

II, RG. plot. Principal component analysis of species in the 22 plots/sampled levels; correlation coefficients ($r.10^3$) between the 10 species and the 6 first principal components. Coefficients greater than 0.8 are pointed out. III, Diversity index (I_{bits}) in the four studied plots. I_{max} : maximum diversity, $\log_2 S$; I N and I B: resp. diversity of abundances (N) and of biomasses (B); E%: relative diversity, I_{obs}/I_{max} . IV, Observed rank-abundance distributions (V) fitted to the broken-stick model for the abundances (N) and for the biomasses (B) and comparison ($d = V - 1$) in the sampled level n° 14 (the most favourable to Uropodina) in the RG plot, at la Tillaie and at Meerdael.

$B = -0,935$, valeurs choisies pour que la somme des fréquences soit voisine de 100 (Fig. 5 : 3).

Si le diagramme de Frontier permet de classer des stations bien caractérisées, c'est aussi un outil descriptif très précis qui repère des différences minimes, comme dans le cas de la chaîne de sols de la catena RG de la Massane (Athias-Binche, 1981 b : Fig. 7).

Si l'on utilise les fréquences des biomasses au lieu des effectifs, les convexités deviennent plus prononcées que précédemment en RG, à la Tillaie et à Meerdael (Fig. 5), cette convexité est très régulière à Meerdael pour les 5 premières espèces. La courbe de la Tillaie se rapproche de celle de Meerdael notamment pour les coordonnées des 3 premiers rangs. Le tracé obtenu dans la catena RG est moins heurté que pour le cas des effectifs. Même dans le ranker de la parcelle RD, le graphe se rapproche légèrement de celui de RG, et surtout, les valeurs négatives disparaissent.

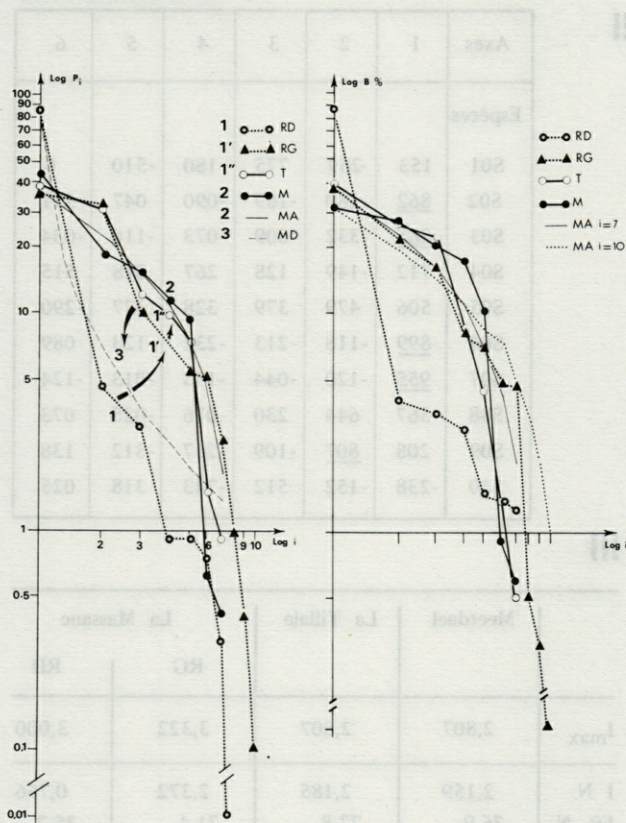


Fig. 5. — Diagramme log/log des distributions d'abondances ($\log P_i$) et des distributions de biomasses ($\log B \%$) des peuplements de Meerdael (M), de la Tillaie (T) et des stations RG et RD de la Massane, modèle théorique de Mac Arthur (MA) pour $i = 7$ et 10 espèces, et Modèle de Mandelbrot (MD) pour 7 espèces. 1, 1', 1'', 2, 3 : stades d'évolution écologique selon Frontier (voir texte).

Log-scale diagram of rank-abundance species distribution of the number frequencies ($\log P_i$) and of the biomass percentages ($B \%$) of the uropodid communities of Meerdael (M), la Tillaie (T) and in the RG and RD plots of the Massane forest; theoretical Mac Arthur's broken-stick model (MA) for $i = 7$ and 10 species, and Mandelbrot model (MD) for 7 species. 1, 1', 1'', 2, 3 : steps of ecological succession according to Frontier (see text).

D'une manière générale, la distribution des fréquences de biomasses appartient à un stade plus évolué que celui des distributions d'effectifs : dans les 3 stations les plus riches, la structure des peuplements se rapproche du modèle de Mac Arthur et avoisine le stade 2 décrit par Frontier.

L'ajustement d'une distribution d'abondance au modèle en bâton brisé de Mac Arthur (1957) peut se tester par une comparaison de variances (Hairston, 1959; King, 1964 in Daget, 1976). Soit $q_i = [Q/N] \sum [1/(N-i+1)]$, le modèle de Mac Arthur, avec q_i les fréquences, Q l'effectif total, i le rang de l'espèce et N , le nombre d'espèces; on a la variance observée $v_o^2 = [1/(N-1)] [\sum (q_i)^2 - (\sum q_i)^2/N]$; la variance théorique v_{th}^2 a la même forme avec q_i remplacé par q_{th} , la fréquence théorique du modèle lue sur des tables (Daget, 1976 par ex.). La distribution observée est d'autant plus proche du modèle théorique que le rapport v_o^2/v_{th}^2 est proche de 1.

En passant des effectifs aux biomasses, toutes les distributions d'abondances des Uropodides tendent à se rapprocher du modèle de Mac Arthur (Tabl. IV). La distribution des biomasses peut être considérée comme très proche de ce modèle à Meerdael; la diversité y est aussi très élevée (Tabl. IV) car les ressources sont abondantes et variées; c'est dans cette station que l'activité biologique du sol est la plus prononcée du fait des qualités de la litière du sol et sans doute du climat. Dans les 2 autres stations, la distribution des biomasses suggère que la concurrence est moindre que ne pouvait le laisser présumer la distribution des effectifs. De fait, il y a une compensation entre les espèces abondantes mais de faibles dimensions et les espèces plus rares et plus spécialisées, mais de poids individuel élevé. Il peut paraître exagéré de prendre en compte les biomasses au lieu des effectifs pour des animaux aussi petits que des Acariens. On s'aperçoit en fait que le rapport du poids des adultes de l'espèce la plus lourde à l'espèce la plus légère atteint 8,5 à Meerdael et à la Tillaie (*C. cassidea/O. minimus*) et 9,5 à la Massane (*O. alveolus/O. minimus*). Les variabilités dimensionnelles et pondérales sont donc importantes et démontrent l'intérêt de prendre en compte des données plus proches de la réalité écologique que les effectifs uniquement lorsqu'on analyse la structure des peuplements.

6. CONCLUSIONS

L'un des buts de l'ensemble de ce travail est de montrer que l'étude d'un groupe d'organismes édaphiques peut permettre d'établir un diagnostic précis de la potentialité et des qualités des sols. Les Acariens Uropodides, qui sont particulièrement sensibles à l'activité biologique du substrat et qui sont étroitement inféodés au turn-over de la matière organique, constituent un élément de choix de la description du degré de maturité écologique de la frange superficielle du sous-système sol.

– Les abondances et les biomasses des Uropodides sont significativement corrélées aux quantités et à la qualité de la litière (Athias-Binche, 1981 *b*, 1983 *b*) : par sa composition (essences « améliorantes » ou « acidifiantes ») la litière joue un rôle dans les phénomènes de décomposition de la matière organique, mais elle possède en outre un rôle physique important dans la protection du sol contre l'érosion, éolienne ou pluviale, et d'atténuation de l'amplitude thermique.

– La distribution verticale des Uropodides est aussi d'autant plus superficielle et la contagiosité de leur distribution est d'autant plus atténuée que la litière est favorable et les ressources abondantes et variées (Athias-Binche, 1983 *b*).

– La fréquence des espèces eurytopes ou sténotopes dépend aussi des qualités du substrat, les premières sont dominantes dans les sols les plus dégradés et les secondes sont mieux représentées dans les sols les plus équilibrés.

– Les affinités spécifiques, ou, au contraire, les phénomènes de concurrence, sont plus ou moins prononcés selon l'abondance des ressources : les peuplements peuvent se décrire comme un ensemble de 2 groupes, l'un à tendance litiériste d'espèces affines, plutôt caractéristiques des sols riches, et le second plutôt endogé et à faibles corrélations interspécifiques. Chacun de ces 2 groupes est dominé par des espèces en relation de concurrence. Dans les sols les plus favorables – mulls et mulls acides – la fraction litiériste prédomine et la concurrence diminue, dans des sols plus « moyens » – sols bruns acides, rankers humifères – la compétition augmente et le contraste litiériste/humicole est prononcé; enfin, dans les sols dégradés – rankers d'érosions peu actifs – la fraction des espèces humicoles domine alors que la concurrence disparaît du fait de l'hyperdominance de l'espèce la plus tolérante aux facteurs biotiques.

– La diversité spécifique tend à augmenter en fonction du degré de maturité écologique des sols, surtout si l'on substitue les fréquences des biomasses spécifiques au lieu des abondances. La diversité est un critère synthétique, mais qui peut manquer de sensibilité dans le cas de sols génétiquement proches.

– Les diagrammes rangs/fréquences qui détaillent l'abondance de chaque espèce offrent un outil plus précis du degré d'évolution écologique de la biocénose et du sous-système sol. Selon la distribution des fréquences des espèces les plus euryèces et selon le degré de présence d'espèces rares et spécialisées, il est possible de juger de la diversification des niches écologiques, de l'intensité des échanges d'énergie au niveau de l'interface litière/sol et de l'efficacité du recyclage des éléments biogènes. Ainsi le peuplement d'un ranker maintenu à un stade juvénile du fait de l'exportation de la litière (nécromasse) par le vent (cas de la parcelle RD) présente une structure de peuplement simple, peu hiérarchisée et à faible diversité spécifique. Au stade suivant, dans des sols à litière de Hêtre, essence lentement décomposée (ex. de la parcelle RG), la structure se complique par

apport d'espèces plus sténoèces, la diversité augmente, le peuplement se hiérarchise et une certaine concurrence apparaît. Au cours de la succession écologique, on assiste graduellement à une augmentation des abondances, des biomasses et de la diversité et à une diminution de la concurrence (cas de la Tillaie). Enfin, dans les sols plus évolués à forte « production de régénération » (Frontier, 1977), comme à Meerdael, la diversité atteint son maximum, la structure est plus aléatoire et les distributions des abondances, et surtout des biomasses, peuvent alors s'ajuster à un modèle de Mac Arthur. La concurrence est très faible car, les ressources étant abondantes et variées, les niches écologiques se diversifient et se spécialisent. En outre, la biomasse augmente, non seulement parce que les abondances augmentent, mais aussi parce que la taille moyenne des individus s'accroît, comme dans beaucoup d'écosystèmes parvenus au stade climacique. De fait, dans les sols les plus actifs, la litière est abondante et offre de nombreuses niches écologiques à des espèces litiéristes, généralement spécialisées, et souvent plus grandes que les espèces humicoles, qui elles, sont plus fréquentes dans les sols dégradés et pauvres en litière.

L'analyse détaillée des caractéristiques des peuplements d'Uropodides offre donc la possibilité d'un diagnostic précis de la qualité des sols. Il s'agit en effet d'animaux exigeants sur l'activité de décomposition/minéralisation; ce ne sont pas des décomposeurs – qui eux, se placent en début de chaîne trophique dans le système édaphique –, mais ce sont pour la plupart des consommateurs de matière organique vivante (= biolytiques) et qui se trouvent par conséquent en fin de réseau trophique dans le sous-système sol (Athias-Binche, 1982). Toute modification d'un maillon de cette chaîne d'interrelations a une répercussion sur leur abondance, leur distribution et la structure de leurs peuplements.

BIBLIOGRAPHIE

- ARNAUD, M., A.M. BOUCHET, et G. URBACH, 1978. Notice d'utilisation de programmes d'analyses de données. Ronéo, CITIM, Univ. Montpellier : 38 p.
- 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. VI th. Int. Soil Zool. Coll., U. Lohm, T. Persson (eds), *Ecol. Bull. Stockholm*, 25 : 36-44.
- ATHIAS-BINCHE, F., 1978. Etude 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., 1979. Etude quantitative des Uropodides (Acariens : Anactinotriches) d'un arbre mort de la hêtraie de la Massane. 1. Caractères généraux du peuplement. *Vie Milieu*, 27 (2) C : 157-175.
- ATHIAS-BINCHE, F., 1980. Méthode de classification des communautés d'Acariens Uropodides édaphiques. L'exemple de la hêtraie de la Massane (Pyrénées-Orientales) (Arachni-

- des : Anactinotriches). In Actes 8^e Coll. Informatique et Biosphère. I. et B. Paris : 219-243.
- ATHIAS-BINCHE, F., 1981 a. Contribution à la connaissance des Uropodides libres (Arachnides : Anactinotriches) de quelques écosystèmes forestiers européens. Thèse d'Etat, Paris VI, 308 p.
- ATHIAS-BINCHE, F., 1981 b. Différents types de structures des peuplements d'Uropodides éda-phiques de trois écosystèmes forestiers (Arachnides : Anactinotriches). *Acta Oecologia, Oecol. gene.*, **2** (2) : 153-169.
- ATHIAS-BINCHE, F., 1982. Ecologie des Uropodides éda-phiques (Arachnides : Parasitiformes) de trois écosystèmes forestiers. 1. Introduction, matériel, biologie, *Vie Milieu*, **31** (2) : 137-147.
- ATHIAS-BINCHE, F., 1983. Ecologie des Uropodides éda-phiques (Arachnides : Parasitiformes) de trois écosystèmes forestiers. 2. Stations d'études, méthodes et techniques, facteurs du milieu. *Vie Milieu*, **31** (3/4) : 221-241.
- ATHIAS-BINCHE, F., 1983 a. Ecologie des Uropodides éda-phiques (Arachnides : Parasitiformes) de trois écosystèmes forestiers. 3. Abondances et biomasses des Microarthropodes du sol, facteurs du milieu, abondances et distribution spatiale des Uropodides. *Vie Milieu*, **32** (1) : 47-60.
- ATHIAS-BINCHE, F., 1983 b. Ecologie des Uropodides éda-phiques (Arachnides : Parasitiformes) de trois écosystèmes forestiers. 4. Abondance, biomasse, distribution verticale, sténo- et eurytopie. *Vie Milieu*, **32** (3) : 159-170.
- ATHIAS, F. et R. MIGNOLET. Colonisation de litières monospécifiques en décomposition par les Uropodides (Acaris : Anactinotriches) d'une forêt belge. In Proc. 4th Int. Congr. Acarology, 1974. E. Piffel (ed.), *Akademiai Kiadó*, Budapest : 101-110.
- BONNET, L., 1964. Le peuplement thécamoebien des sols. *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, **1** : 123-408.
- CANCELA DA FONSECA J.P., 1969. L'outil statistique en biologie du sol. V. Indices de diversité spécifique. *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, **6** (1) : 1-30.
- CANCELA DA FONSECA J.P., 1980. Le concept de diversité, le chevauchement des niches écologiques et l'organisation des systèmes écologiques. *Acta Oecologia, Oecol. gen.*, **3** : 293-306.
- DAGET J., 1976. Les modèles mathématiques en écologie. Masson, Paris : 172 pp.
- DUCHAUFOUR, Ph., 1980. Ecologie de l'humification et pédogenèse des sols forestiers. In Actualité d'écologie forestière. Sol, flore, faune. P. Pesson (ed.), Gauthier-Villars, Paris : 177-202.
- ELTON, C. and R.S. MILLER (1954). The ecological survey of animal communities. With a practical system of classifying habitats by structural characters. *J. Ecol.*, **42** : 460-496.
- FRONTIER, S., 1976. Utilisation des diagrammes rang-fréquences dans l'analyse des écosystèmes. *J. rech. Océanogr.*, **1** (3) : 35-48.
- FRONTIER, S., 1977. Réflexions pour une théorie des écosystèmes. *Bull. Ecol.*, **8** (4) : 445-464.
- HAIRSTON, V.G., 1969. On the relative abundance of species. *Ecology*, **50** (6) : 1091-1094.
- HALLET, J.C. and PIMM, S.L. 1979. Direct estimation of competition. *Amer. nat.*, **113** (4) : 593-600.
- HARDIN, G., 1960. The competitive exclusion principle. *Science*, **131** : 1292-1297.
- HUTCHINSON, G.E., 1978. An introduction to population ecology. Yale Univ. Press, New Haven : 260 p.
- KREBS, C.J., 1978. Ecology. The experimental analysis of distribution and abundance. 2nd ed., Harper International, N.Y. : 678 p.
- LEBART, L. et FENELON, J.P., 1975. Statistiques et informatique appliquées. Dunod, Paris : 439 p.
- LEGENDRE, L. et LEGENDRE, P. 1979 a. Ecologie numérique. 1. le traitement multiple des données écologiques. Masson/Presse Univ. Québec : 197 p.
- LEGENDRE, L. et LEGENDRE, P. 1979 b. Ecologie numérique. 2. La structure des données écologiques. Masson/Presse Univ. Québec : 427 p.
- MAC ARTHUR, R.H., 1955. Fluctuations of animal populations, and measure of stability. *Ecology*, **36** : 533-536.
- MAC ARTHUR, R.H., 1957. On the relative abundance of bird species. *Proc. nat. Acad. Sci. Washington*, **43** : 293-295.
- MANDELBRROT, B. 1953. Contribution à la théorie mathématique des communications. Thèse Univ. paris. *Publ. Inst. Stat. Paris*, **2** (1/2) : 121 p.
- ROOT, R.B. 1967. The niche exploitation pattern of the blue-grey gnatcatcher. *Ecol. Monogr.*, **37** : 317-350.
- SØRENSEN, T., 1948. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content and its application to analysis of the vegetation on Danish commons. *Biol. Skr.* : 1-34.
- SOUTHWOOD, T.R.E., Ecological methods with particular references to the study of Insect populations. 2nd ed., Chapman and Hall, London : 524 p.

ANNEXE

Liste des espèces étudiées dans ce travail et leur code

Trachytidae

- Trachytes aegrota* (Koch, 1841) – S06
Trachytes lamda Berlese, 1903 – S07
Trachytes pi Berlese, 1910 – S14
Trachytes cf baloghi – S10
Polyaspinus cylindricus Berlese, 1916 – S13
Polyaspinus quadrangularis Athias-Binche, 1981 – S08
 Cillibidae
Cilliba cassidea (Hermann, 1804) – S12
Cilliba massanae Athias-Binche, 1981 – S04

Uropodidae (?)

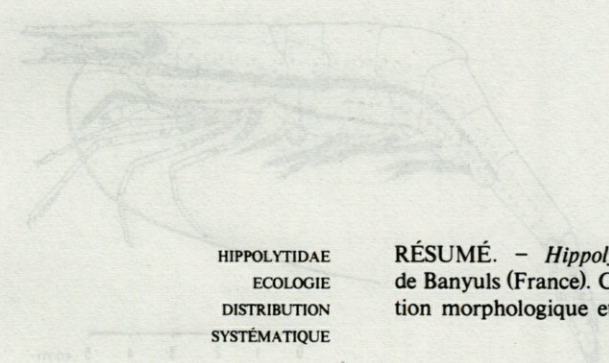
- Olodiscus minimus* (Berlese, 1910) – S01
 Trachyuropodidae
Neodiscopoma cordieri (Berlese, 1916) – S16
Neodiscopoma catalonica Athias-Binche, 1981 – S02
 Urodinychidae
Urodinychus carinatus magnus Athias-Binche, 1981 – S03
Oodinychus alveolus Athias-Binche, 1981 – S09
Armaturopoda coriacea Athias-Binche, 1981 – S05

HIPPOLYTE LEPTOMETRAE EN MER CATALANE (CRUSTACEA, CARIDEA)

Occurrence of *Hippolyte leptometrae* (Crustacea, Caridea) in Catalan sea

Pierre NOËL

Laboratoire de Zoologie, Université Paris VI, 4, place Jussieu 75230 Paris Cedex 05



HIPPOLYTIDAE
ÉCOLOGIE
DISTRIBUTION
SYSTÉMATIQUE

RÉSUMÉ. - *Hippolyte leptometrae* a été récolté pour la première fois dans les environs de Banyuls (France). Ce quatrième exemplaire connu a permis des compléments de description morphologique et une étude détaillée de la coloration.

HIPPOLYTIDAE
ÉCOLOGY
DISTRIBUTION
SYSTEMATICS

ABSTRACT. - *Hippolyte leptometrae* was found for the first time near Banyuls (France). This fourth specimen known allowed complementary description and a detailed study of coloration.

INTRODUCTION

Lors de nos investigations sur la faune des Décapodes de Banyuls et de la mer catalane, nous avons trouvé une nouvelle espèce de Caridea appartenant à la famille des Hippolytidae, *Eualus drachi* (Noël, 1978). Des récoltes ultérieures destinées à retrouver d'autres exemplaires de cette espèce nous ont permis de récolter un spécimen d'un autre Hippolytidae, *Hippolyte leptometrae*, espèce dont on ne connaît que trois spécimens. Il nous est donc paru intéressant de rapporter ici nos observations concernant ce quatrième spécimen connu. Ce dernier a été déposé au Muséum national d'Histoire Naturelle de Paris (n° NA 4960). L'étude morphologique a été réalisée après coloration au noir chlorazol, selon la technique exposée par Carayon (1969).

ÉCOLOGIE

Cet *H. leptometrae* a été récolté par chalutage le 25 août 1980 entre 9 h et 9 h 30 au large de Banyuls (3°16' E, 42°31' N) par 95 m de fond, sur substrat sableux fin à faible teneur argileuse (5 % environ). Il a été trouvé avec les Décapodes suivants, dans le même coup de chalut : *Solenocera membranacea* (1 juvénile), *Pandalina brevisrostris* (5), *Pontophilus spinosus* (1), *Dardanus arrosor* (1), *Pagurus alatus* (1), *P. cuanensis* (1), *P. prideauxi* (4), *Anapagurus laevis* (4), *Galathea dis persa* (5), *Pisidia longicornis* (5), *Ebalia tuberosa* (1), *E. deshayesi* (1), *Atelecyclus rotundatus* (1 exuvie), *Liocarcinus depurator* (3), *Parthenope massena* (4), *Heterocrypta maltzani* (1), *Eurynome aspera* (1), *Inachus dorsettensis* (12), *I. thoracicus* (2), *Macropodia tenuirostris*

ssp. *longipes* (8), *M. linaresi* (2). Dans le même prélèvement figuraient aussi le Mysidacea *Lophogaster typicus*, et différents Echinodermes dont *Leptometra phalangium*, en abondance.

COMPORTEMENT

Le spécimen d'*H. leptometrae* a été récolté vivant; placé en présence du Crinoïde *Leptometra phalangium*, il s'accroche rapidement à ce support exactement de la même façon que *H. hunti* s'accroche à *Antedon bifida*, et s'y dissimule parfaitement. Il semble donc, comme le supposait Ledoyer, que l'espèce soit commensale de Crinoïdes, au moins en Méditerranée.

MORPHOLOGIE (Fig. 1)

Le spécimen récolté est une femelle ovigère d'environ 18 mm de longueur totale (rostre 4 mm?; carapace 2,8 mm; abdomen 11,2 mm). Elle porte environ 25 œufs proches de l'éclosion, de 0,5 × 0,7 mm.

Les principaux caractères morphologiques de ce spécimen correspondent tout à fait à la description qu'en donne Ledoyer (1969). Il est possible de préciser les points suivants :

Le rostre est aplati dorsoventralement entre les deux pédoncules oculaires. Sur la carapace, l'épine antennaire est nettement moins forte que l'épine latérale qui est en position hépatique et non branchiostège (son extrémité n'atteint pas la marge antérieure du branchiostège). L'angle ptérigostomien est arrondi. La plaque latérale postérieure du 6^e pléonite est anguleuse (angle de 80°), et il existe une petite dent préanale de même forme que l'épine antennaire; sinon, l'abdomen est dépourvu de dents et épines. Il n'y a aucune soie plumeuse sur le corps.

L'œil est petit, le diamètre de la cornée égalant le 1/5 de la longueur de la carapace (sans le rostre), mais le pédoncule est allongé (2 fois le diamètre de la cornée).

L'article proximal du pédoncule antennulaire porte près de l'extrémité distale une forte épine ventrale interne, les autres articles sont inermes. Le basicérîte antennaire se termine latéroventralement par une dent aussi forte que l'épine hépatique. Le rapport longueur largeur du scaphocérîte est de 5 environ, et de 4 à 5 pour le stylocérîte. Au niveau du second péréiopode, la longueur du mérus des différents articles du carpe, et du propode est respectivement de 1,3, 1,1, 0,35, 0,37, 0,48 mm; le second article du carpe est de 3,2 fois plus long que large. Sur les 3 derniers péréiopodes, le propode est environ 4,3 fois plus long que le dactyle correspondant. Le mérus du 3^e péréiopode porte 1 épine latérale distale et le carpe porte 1 (3^e péréiopode gauche) ou 2 (3^e péréiopode droit) spinules latérales proximales.

Le 4^e et 5^e péréiopodes en ont respectivement 1,0 et 1,1. Le dactyle du 3^e maxillipède et du 5^e péréiopode étendus arrive au niveau du second article du pédoncule antennulaire, celui du second et 4^e péréiopode arrive au niveau de la dent externe du scaphocérîte, celui du 3^e péréiopode dépasse légèrement le scaphocérîte, et celui du premier péréiopode arrive légèrement en deçà de la pointe du stylocérîte. Il n'y a ni épipodite, ni arthrobranchie des 3^e maxillipèdes aux 5^e péréiopodes. Seul le 3^e maxillipède a un exopodite.

Les pléopodes ont l'exopodite un peu plus long que l'endopodite. Le telson porte 2 paires d'épines dorsolatérales peu marquées, la paire postérieure étant plus proche de l'extrémité distale que de la paire antérieure. Il est relativement court, l'extrémité distale des soies terminales arrivant au niveau de l'épine latérale de l'exopodite de l'uropode. Le telson et le dernier pléonite sont de même longueur; le rapport entre la longueur du 6^e pléonite et celle du 5^e est de 1,7.

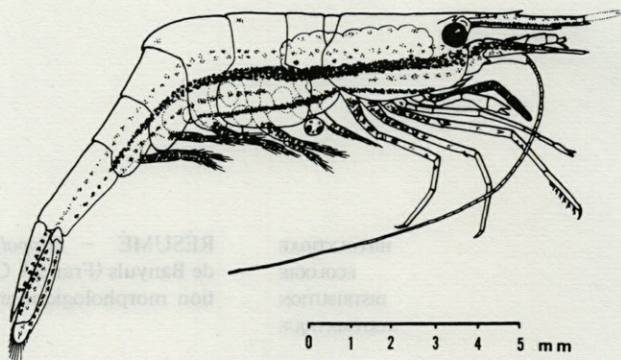


Fig. 1. — *Hippolyte leptometrae* femelle ovigère, vue latérale droite. Livrée chromatique. Les chromatophores rouges sont représentés en figuré sombre, les chromatophores blancs en pointillés légers.

Hippolyte leptometrae, ovigerous female, right lateral view. Chromatic pattern. Red chromatophores are shown in dark, white chromatophores are light dots.

COLORATION (Fig. 1)

Dans la description qui suit, le terme chromatophore est utilisé avec le sens morphologique usuel de tache pigmentaire, qu'il y ait une ou plusieurs cellules, un ou plusieurs pigments. En fait, il s'agit le plus souvent de chromatosomes, au moins dans le cas des chromatophores « polychromatiques » (cf., Noël, 1979).

Lorsque plusieurs pigments sont présents dans un même « chromatophore », la convention suivante est adoptée : le pigment le plus abondant est précédé d'une majuscule; ainsi un chromatophore Blanc-rouge comportera beaucoup plus de pigment blanc et peu de pigment rouge.

Sur le vivant, l'animal possède une livrée chromatique tout à fait particulière; la cuticule est transparente et laisse voir des chromatophores épidermiques et des chromatophores profonds, contenant soit du pigment blanc, du pigment rouge, ou du pigment jaune.

Céphalothorax et abdomen

Le rostre possède sur les 2/3 dorsaux des chromatophores blancs et sur son 1/3 ventral des chromatophores rouges. La partie dorsale du céphalothorax et de l'abdomen est dépourvue de chromatophores superficiels, à l'exception d'une paire de chromatophores Blanc-jaune située sur la partie postérieure du 2^e et du 3^e segment abdominal. Une bande étroite de chromatophores blancs (la largeur de la bande correspond à une rangée de 1 ou 2 chromatophores) en prolongement de ceux du scaphocérite, part latéralement sous l'œil et traverse longitudinalement le branchiostégite, et se prolonge sur l'abdomen jusqu'à la base des uropodes. Plus ventralement se trouve une bande parallèle de chromatophores rouges plus large (2 à 4 chromatophores) s'arrêtant au niveau du pleurite du 5^e pléonite, puis une bande de chromatophores Blanc-jaune étroite (1 chromatophore) s'arrêtant également au niveau du 5^e pléonite, puis enfin, en bordure du branchiostégite, une bande de chromatophores rouges, discontinuée (1 chromatophore de large) s'arrêtant au niveau du 3^e pléonite. Les sternites thoraciques possèdent des chromatophores rouges; les sternites abdominaux 1 à 4 possèdent des chromatophores rouges au niveau de la chaîne nerveuse ventrale, et les sternites 5 et 6 sont couverts de chromatophores Rouge-blanc. Le telson possède seulement quelques chromatophores rouges sur les marges externes.

Appendices

Le pédoncule oculaire possède uniquement deux chromatophores Blanc-jaune-rouge antérieurs. Sur le bord interne du pédoncule et sur le flagelle interne de l'antennule, se trouvent de nombreux chromatophores rouges. Le flagelle externe et le stylocérite sont dépourvus de chromatophores. Sur l'antenne, le scaphocérite présente sur la marge interne une ligne de chromatophores rouges, et sur la marge externe une ligne de chromatophores Blanc-jaune, bordée intérieurement d'une ligne de chromatophores rouges. Le flagelle est transparent. Les pièces buccales jusqu'aux seconds maxillipèdes inclus sont transparents, dépourvus de chromatophores. Par contre, le 3^e maxillipède est entièrement rouge, avec quelques chromatophores Blanc-jaune. Les pattes locomotrices sont transparentes, quelques chromatophores rouges étant présents sur les articles proximaux de la 3^e à la 5^e paire. Les derniers péréiopodes ont en plus sur le mérus, l'ischion et le basis quelques chromatophores Blanc-jaune.

Les pléopodes ont de nombreux chromatophores rouges et quelques petits chromatophores blancs, le basipodite de la 1^{re} paire étant toutefois dépourvu de chromatophore. Sur les uropodes, l'exopodite présente une ligne médiane de chromatophores Blanc-jaune avec des chromatophores rouges sur le bord externe, et l'endopodite présente une ligne médiane de chromatophores Blanc-jaune avec des chromatophores rouges sur le bord interne.

Chromatophores profonds

Etant donnée la transparence des téguments de cette espèce, les chromatophores profonds jouent un rôle non négligeable dans la coloration. Il existe notamment sur l'ovaire une ligne médiodorsale de chromatophores blancs (partie céphalothoracique et abdominale) et, de part et d'autre, de nombreux chromatophores rouges. La chaîne nerveuse ventrale est entourée de nombreux chromatophores rouges, tandis que l'intestin porte des chromatophores blancs.

Sur les pléopodes, les œufs embryonnés proches de l'éclosion sont transparents, et les embryons possèdent quelques chromatophores blancs.

DISCUSSION

Hippolyte leptometrae ne semble actuellement connue que par quatre spécimens. La description en a été faite par Ledoyer (1969) à partir de deux exemplaires récoltés par J. Picard en juin 1965, dans un chalutage effectué sur un fond de détritique du large, par 110 m, sur les côtes de Provence. Une femelle ovigère a été signalée ultérieurement dans un dragage sur sable vaseux par 128 m au large de l'estuaire de la Gironde par Lagardère (1973) qui signale une bonne correspondance avec la description originale. L'exemplaire d'*Hippolyte* rouge que Zariquiey-Alvarez (1968) a trouvé à Cadaquès par 20 m de fond se rapporterait selon Nouvel à une nouvelle variété de *H. hunti*, et pourrait également être un *H. leptometrae*.

La description que donne Ledoyer de cette espèce n'est pas tout à fait complète; il manque entre autre la mention du sexe des individus. Les différences relevées entre notre spécimen et les spécimens types ne sont pas significatives et relèvent peut-être justement de différences sexuelles. On connaît en effet des différences sexuelles non négligeables dans le genre *Hippolyte* (Chace, 1951; 1972) La femelle ovigère que nous avons étudiée ne comporte pas de soies plumeuses sur le corps, soies fréquentes chez divers *Hippolyte* comme *H. varians* (Chassard-Bouchaud, 1966), et surtout chez les femelles ovigères. Le diamètre des œufs est assez grand chez cette espèce, comparativement aux autres *Hippolyte* européennes, chez lesquelles le diamètre de ceux-ci est compris entre 0,3 et 0,5 mm (Zariquiey-Alvarez, 1968).

Sur le plan de la coloration, Ledoyer (1969) signale qu'elle est « semblable à ceux de *Lysmata seticaudata* » et « présente des bandes longitudinales rougeâtres ». Il y a donc lieu de signaler l'importance des bandes blanches dans la coloration. Cette espèce présente donc une livrée chromatique du type « hétérogène », rappelant celles décrites pour *Hippolyte varians* (Chassard-Bouchaud, 1965) et qui existe aussi chez des espèces telles que *H. inermis*, *H. longirostris*, *H. holthuisi* etc. Cette livrée a un patron différent mais des coloris quelques peu similaires à ceux de *H. huntii*, espèce de l'Atlantique Nord-Est, mimétique sur la Comatule *Antedon bifida* où elle vit en commensale (Gosse, 1877; Malard, 1892; Nouvel, 1953; Bourdon, 1965; O'Ceidigh *et al.*, 1978). La coloration d'*H. leptometrae* est commune chez les commensaux de Crinoïdes, qui outre les Hippolytidae comportent, pour les Crustacés, des Alpheidae, Palaemonidae, Galatheidae, Amphipodes et Isopodes (Potts, 1914, 1915; Holthuis, 1952; Bruce, 1971). Ledoyer supposait que *H. leptometrae* était une forme vicariante méditerranéenne de *H. huntii*. Sur le plan morphologique, les deux espèces sont cependant assez éloignées, *H. huntii* ayant un rostre très particulier, et un patron de coloration différent. Il ne semble pas que *H. huntii* soit présente en Méditerranée, et il est possible que les références y mentionnant cette espèce (Zariquiey-Alvarez, 1955; 1968) correspondent en fait à *H. leptometrae*.

BIBLIOGRAPHIE

- BOURDON, R., 1965. Inventaire de la faune marine de Roscoff (Décapodes-Stomatopodes). Ed. Stat. Biol. de Roscoff, 1-45.
- BRUCE, A.J., 1971. Pontoninid shrimps from the ninth cruise of R/V Anton Bruun, IIODE, 1964. I. *Palaemonella* Dana and *Periclimenes* Costa. *Smithsonian cont. Zool.*, **82**: 1-13.
- CARAYON, J., 1969. Emploi du noir chlorazol en anatomie microscopique des insectes. *Ann. Soc. Entom. Fr.*, **5**: 179-193.
- CHACE, F.A. Jr., 1951. The grass shrimps of the genus *Hippolyte* from the west coast of North America. *J. Washington Acad. Sc.*, **41** (1): 35-39.
- CHACE, F.A. Jr., 1972. The shrimps of the Smithsonian - Bredin Caribbean Expeditions with a summary of the West Indian shallow-water species (Crustacea: Decapoda: Natantia). *Smiths. Contrib. Zool.*, **98**: 1-179.
- CHASSARD-BOUCHAUD, C., 1965. L'adaptation chromatique chez les Natantia (Crustacés, Décapodes). *Cah. Biol. mar.*, **6** (5): 469-576.
- CHASSARD-BOUCHAUD, C., 1966. *Hippolyte varians* Leach et sa « variété » *fascigera* (Crustacé Décapode). *Cah. Biol. mar.*, **7**: 445-462.
- GOSSE, P.H., 1877. On *Bellidia Huntii*, a genus and species of Crustacea supposed to be new. *Ann. Mag. nat. Hist.*, ser. 4, **20**: 313-316.
- HOLTHUIS, L.B., 1952. The Palaemonidae collected by the Siboga and Snellius Expeditions with remarks on other species. II. Subfamily Pontoninae. The Decapoda of the Siboga Expedition. Part XI. Siboga Exped. Part. XI. Siboga Exped. monograph, **39a** (10): 1-253.
- LAGARDÈRE, J.P., 1973. Distribution des Décapodes dans le Sud du Golfe de Gascogne. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit. Fr.*, **37** (1): 77-95.
- LEDOYER, M., 1967. Ecologie de la faune vagile des biotopes méditerranéens accessibles en scaphandre autonome. Thèse fac. Sc. de Marseille, janv. 1967, A.O. CNRS 1116.
- LEDOYER, M., 1969. Remarques sur les Hippolytidae des côtes de Provence et description de *Hippolyte leptometrae* n. sp. *Téthys*, **1** (2): 341-348.
- MALARD, A.E., 1892. L'influence de la lumière sur la coloration des Crustacés. *Bull. Soc. Philomatique Paris*, **8** (4): 24-30.
- NOËL, P., 1978. *Eualus drachi* nov. sp. (Crustacea, Caridea, Hippolytidae) des côtes françaises de la Méditerranée. *Arch. Zool. exp. gén.*, **119** (1): 21-28.
- NOËL, P., 1979. Contribution à l'étude de la fonction chromatique de *Processa edulis* (Crustacé Natantia). Thèse de doctorat sciences nat. Université Paris VI, 273 p.
- NOUVEL, H., 1953. Un *Hippolyte* (Crustacé, Décapode, Natantia) méconnu, nouveau pour les côtes de France et commensal de la comatule *Antedon bifida*. *Arch. Zool. exp. gén.*, **90**, notes et rev.: 71-86.
- O'CEIDIGH, P. et McGRATH, D., 1978. The occurrence of *Hippolyte huntii* (Gosse, 1877), a species new to Ireland, on the West coast (Decapoda Caridea). *Crustaceana*, **34** (1): 108-109.
- POTTS, F.A., 1914. Researches at Murray Island. Year Book n° 13, 13, *Carnegie inst. Washington*: 208-210.
- POTTS, F.A., 1915. The fauna associated with the crinoids of a tropical reef. *Pap. Dep. mar. Biol. Carnegie Instn. Washington*, **8**: 73-96.
- ZARIQUIEY-ÁLVAREZ R., 1955. Etudes carcinologiques méditerranéennes. I. Crustacés Décapodes de la région de Cadaqués (Espana). *Vie Milieu*, **6** (2): 397-409 (1956).
- ZARIQUIEY-ÁLVAREZ R., 1968. Crustacés Décapodes Ibéricos. *Investigacion. pesq.*, **32**: 1-510.

PREMIÈRES OBSERVATIONS DE LA LARVE PLANCTONIQUE RÉCOLTÉE EN HAUTE MER D'UN REPRÉSENTANT DES PARAONIDAE (ANNÉLIDE POLYCHÈTE)

First observations on the planktonic larva, found in off-shore waters, of a representative of the Paraonidae (Annelida, Polychaeta)

Michel BHAUD

Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer

POLYCHÈTE
LARVE
PARAONIDAE
PLANCTON
PROVINCE OCÉANIQUE

RÉSUMÉ. — Une larve planctonique récoltée dans les 200 premiers mètres en province océanique est rapportée pour la première fois à la famille des Paraonidae. Cette étude donne l'occasion de passer en revue la littérature pour en extraire les données concernant le mode de reproduction de cette famille. De ce point de vue, elle ne semble pas homogène dans la mesure où des indices sérieux annoncent aussi bien un développement direct qu'indirect. Le lieu des récoltes et la morphologie nettement larvaire suggèrent l'existence probable d'espèces benthiques profondes, au-delà de l'étage bathyal, pouvant se reproduire par l'intermédiaire de stades planctoniques effectuant une migration verticale de grande amplitude.

POLYCHAETA
LARVA
PARAONIDAE
PLANKTON
OCEANIC ZONE

ABSTRACT. — First description of a planktonic larva belonging to the Paraonidae (Polychaeta). Oceanographic aspect of this finding. A Planktonic larval type, collected in the upper 200 m, in the oceanic province, is described, for the first time, for the family Paraonidae (Polychaeta). This study provides the opportunity to review the literature containing data about reproductive features of this family. From this point of view, this family does not appear homogeneous, in so far as certain indications suggest both direct and indirect development. The sampling sites and the distinctly larval morphology suggest the presence of deep benthic species, beyond the bathyal level, having the possibility to produce planktonic stages accomplishing vertical migration of considerable range.

INTRODUCTION

La description et l'identification d'une nouvelle forme larvaire est intéressante par elle-même sur le plan zoologique. Il est cependant utile de dépasser ce point de vue et montrer que l'intérêt soulevé par une telle observation

est aussi d'ordre océanographique. Trois questions sont en effet à l'ordre du jour : 1) le transport des larves planctoniques par les courants à l'origine du flux génique entre populations éloignées; 2) les variations saisonnières qui doivent s'appliquer à une seule unité systématique pour recevoir une interprétation sérieuse; 3) le type de reproduction des espèces profondes. Pour cha-

cun de ces points, une identification aussi précise que possible est particulièrement importante.

Le type larvaire décrit ici appartient à la famille des Paraonidae (Annélide Polychète). Ce n'est pas cette famille particulière qui fait l'intérêt de l'étude, mais la possibilité qu'elle offre de constituer un modèle de reproduction pour les individus benthiques d'une zone océanique peu connue.

ÉTUDES ANTÉRIEURES

Selon Fauvel (1927, p. 70) les Paraonidae se reproduisent par l'intermédiaire de « larves pélagiques rappelant celles des Spionidiens, moins les palpes ». Il se réfère à Mesnil et Caullery (1898) qui eux-mêmes se basent sur les observations de Fewkes (1883). Fewkes rapporte au genre *Aricidea* des stades larvaires pélagiques qui rappellent beaucoup ceux des Spionidiens. Il décrit divers états d'une larve avec 3 segments sétigères portant des soies d'abord courtes, qui s'allongent ensuite, particulièrement celles du premier segment et deviennent de type pélagique; le prostomium arrondi, sans traces d'appendices, porte 4 yeux... Fewkes a observé aussi plusieurs larves ayant environ 15 sétigères. Les unes, avec soies pélagiques n'ont pas encore d'antenne; d'autres ont une antenne médiane très nette et déjà assez longue; d'autres enfin ont perdu les soies provisoires. On ne voit aucune trace de branchies ni de cirres. L'antenne apparaît donc assez tardivement, probablement au moment où l'animal cesse d'être pélagique. « Ces larves diffèrent essentiellement de celles des Spionidiens par l'absence de palpes, qui dans cette dernière famille sont déjà bien développés chez des larves de 15 sétigères » (Mesnil et Gaullery, 1898, p. 140).

Lorsque l'on se rapporte au travail de Fewkes, il apparaît à l'évidence que d'une part les figures 4, 5, 6 (pl. II) et 1 (pl. VI) concernent très vraisemblablement un jeune stade de Spionidae et en tout cas rien ne permet de les identifier à la famille des Paraonidae. D'autre part la figure 10 (pl. VI) représente sans aucun doute une larve de *Nerine* ou de *Nerinides*. L'antenne médiane dont parlent Mesnil et Caullery correspond simplement à la région antérieure du prostomium et du péristomium formant une pointe conique étroite; c'est la carène prolongée postérieurement par un tentacule occipital. Plus récemment, Thorson, 1946, pour quelques Paraonidae présents dans le Sound (*Aricidea suecica*, *Paraonis lyra*, *Paraonides gracilis*, *Paraonis fulgens*) signale que rien n'est connu sur leur reproduction. Cependant quelques données sur la reproduction des représentants de cette famille sont disponibles. Southern (1914) observe des individus mûrs de l'espèce *Paraonis lyra* avec 4 œufs par segments, chez les femelles. Hartman (1957) suggère, compte-tenu de la grande taille des œufs de *Paraonis gracilis oculata*, qu'il n'y a pas de stade pélagique au cours de l'ontogenèse. D'après les indications de l'auteur on peut estimer le diamètre moyen à

115 μ m sur l'axe le plus long et à 80 μ m sur le petit axe. Gibbs (1965) récolte des spécimens mûrs d'*Aricidea minuta* dans la région de Whitstable. Pour une femelle de 50 segments, il existe 20 segments génitaux, du 20^e au 40^e chacun portant 4 œufs. Compte-tenu des dates de prélèvements encadrant la ponte, il est possible de localiser cette dernière entre octobre et janvier. Jones (1968) signale la récolte d'un individu ovigère de l'espèce *Paraonis pygoenigmatica* sectionné postérieurement. Malheureusement aucune précision sur les ovocytes n'est donnée. La plus grande largeur du spécimen est de 0,25 mm et sa longueur de 7 mm pour 62 sétigères ce qui indique un corps très allongé. L'indication la plus intéressante est fournie par Rasmussen (1973) concernant *Paraonis fulgens*. 90 % des femelles récoltées en mai sont mûres et contiennent 3 à 4 œufs par segment, chaque œuf mesure 200 μ m de diamètre; compte tenu de cette taille élevée, l'auteur conclut à un développement non pélagique. En définitive, les observations sur les femelles ovigères sont très peu nombreuses et restent très imprécises; quant au mode de développement il semble être direct: les œufs observés sont de grande taille et aucune larve planctonique n'a encore été rattachée de façon certaine à une espèce de cette famille.

Cependant, Hartmann-Schröder (1974) signale dans la faune du Natal, 7 exemplaires d'une forme benthique nettement juvénile permettant à l'auteur la création de l'espèce nouvelle: *Paraonis (Paradoneis) juvenalis*. Les individus présentent encore des restes d'anneaux ciliés sur la partie dorsale des segments; cette espèce ne porte qu'une seule paire de branchies au 4^e segment. Pour 36 segments, la longueur est de 2,8 mm et la largeur de 0,10 mm. C'est la seule observation qui témoigne que dans la famille des Paraonidae certaines formes juvéniles sont pourvues de couronnes ciliées puissantes, ce qui corrobore l'existence possible de larves planctoniques; mais dans ce cas précis, rien n'est connu sur les modalités de ponte, la taille et le nombre des ovocytes. Notons aussi chez cette espèce, la présence de 7 cirres anaux filiformes répartis autour de l'anus, ce qui rappelle la description par Jones (1968) de *Paraonis pygoenigmatica* dont certains exemplaires ont un pygidium accompagné sur la face postérieure tronquée, de 4 paires de cirres anaux. Ces individus portent, en outre, des bandes ciliées dorsales et transversales sur la marge postérieure des sétigères prébranchiaux. Gibbs en 1969 décrit de jeunes exemplaires benthiques d'*A. minuta* constitués de 16 à 24 segments. Les bandes ciliaires portent des cils courts et disposés en îlots, ce qui indique un développement à phase planctonique courte ou inexistante (Anderson, 1961).

En outre, il est nécessaire de prendre en compte dans les descriptions fournies par la littérature toute indication d'une modification morphologique au cours de l'ontogenèse ou durant la vie de l'adulte. Ainsi Gibbs (1969) récolte des stades juvéniles benthiques d'*Aricidea minuta* et remarque que sur des individus de 16 à 24 segments l'antenne médiane n'est pas encore présente. Il est donc nécessaire de considérer la possibilité d'une apparition tardive des caractères adultes. De plus, Laubier et

Ramos (1973) signalent que chez *Aricidea fragilis mediterranea*, le fin prolongement terminal des soies modifiées ventrales peut faire défaut.

En ce qui concerne plus particulièrement les larves, nous avons recherché si les travaux anciens et actuels tenaient compte des formes proches ou analogues. La consultation de Haecker (1897-1898), E.B. Wilson (1882), Thorson (1946), Cazaux (1970) et Blacke (1975) s'avère négative.

LIEU DE RÉCOLTE

Ces larves sont récoltées aussi bien en Méditerranée (Bhaud, 1976), au cours de la campagne océanographique Hydromède II, qu'en Atlantique, au cours de la campagne Guidôme 1976 (Groupe Médiprod, 1977).

La campagne Hydromède II du N.O. Jean Charcot, 12 février-18 mars 1968 (Fig. 1A) intéresse le secteur Sardaigne-Tunisie-Sicile. Les larves sont recueillies par prélèvements verticaux 0-200 m effectués à l'aide d'un filet Juday-Bogorov, dont la partie filtrante est constituée d'une soie de 160 μ m de vide de maille. L'absence de toute zone particulièrement riche indique que les prélèvements sont effectués loin de l'origine du matériel. Deux sources sont possibles : la province néritique et le milieu benthique de grande profondeur. Les observations en province néritique du Golfe du Lion (Bhaud, 1971) ou celles de la région de Marseille (Guérin, 1973) se sont toujours avérées négatives. Ce n'est pas le seul exemple et nous pouvons aussi noter que d'autres larves, du type *Rostraria* de la famille des Amphinomidæ, sont récoltées en province océanique (Bhaud, 1976) et parallèlement n'ont jamais été observées en province néritique catalane (Bhaud, 1971), ou exceptionnellement dans la région de Marseille (Guérin, 1973).

En Atlantique, les mêmes larves sont récoltées au cours de la campagne Guidôme du N.O. Jean Charcot entre le 18 septembre et le 13 octobre 1976. Des traits verticaux 0-200 m effectués au filet WP2 sont examinés (Fig. 1 B). Au cours de cette campagne, les larves de Paraonidae sont les mieux représentées dans les prélèvements de zooplancton numérotés de 100 à 185 et effectués entre les stations 45 à 60 (radiale n° 2); l'interprétation n'est pas évidente mais il semble utile de noter toutefois que « les taux de production augmentent de la périphérie vers le centre de la zone étudiée : stations 43-45 et 70-71 » (M. Minas et H.J. Minas, 1977). La présence marquée des larves ainsi liées à l'upwelling permettrait d'envisager une origine profonde.

Si de telles larves sont relativement fréquentes en province océanique, elles peuvent aussi être récoltées plus près de la côte. En méditerranée, des larves du même type que les précédentes sont récoltées à la limite du plateau continental par 90 m de profondeur mais non à l'intérieur de cet isobathe. En outre, des prélèvements réguliers de plancton sur 50 m de profondeur permettent de recueillir, particulièrement entre décembre

et avril, une autre larve que je rattache à la même famille mais qui sera décrite ultérieurement. Précisons cependant que cette dernière catégorie larvaire se différencie par une coloration générale rouge-brique, que Laubier et Ramos (1973) signalent chez plusieurs espèces méditerranéennes du genre *Cirrophorus*.

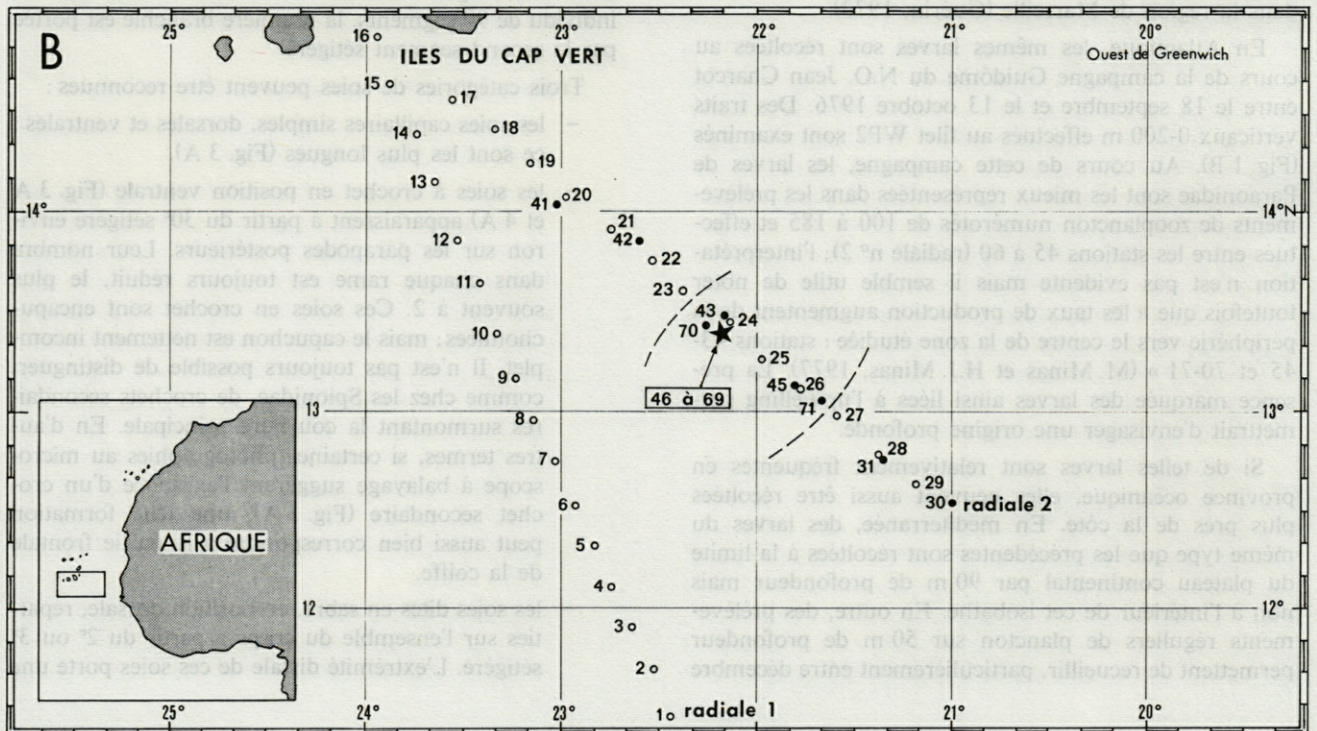
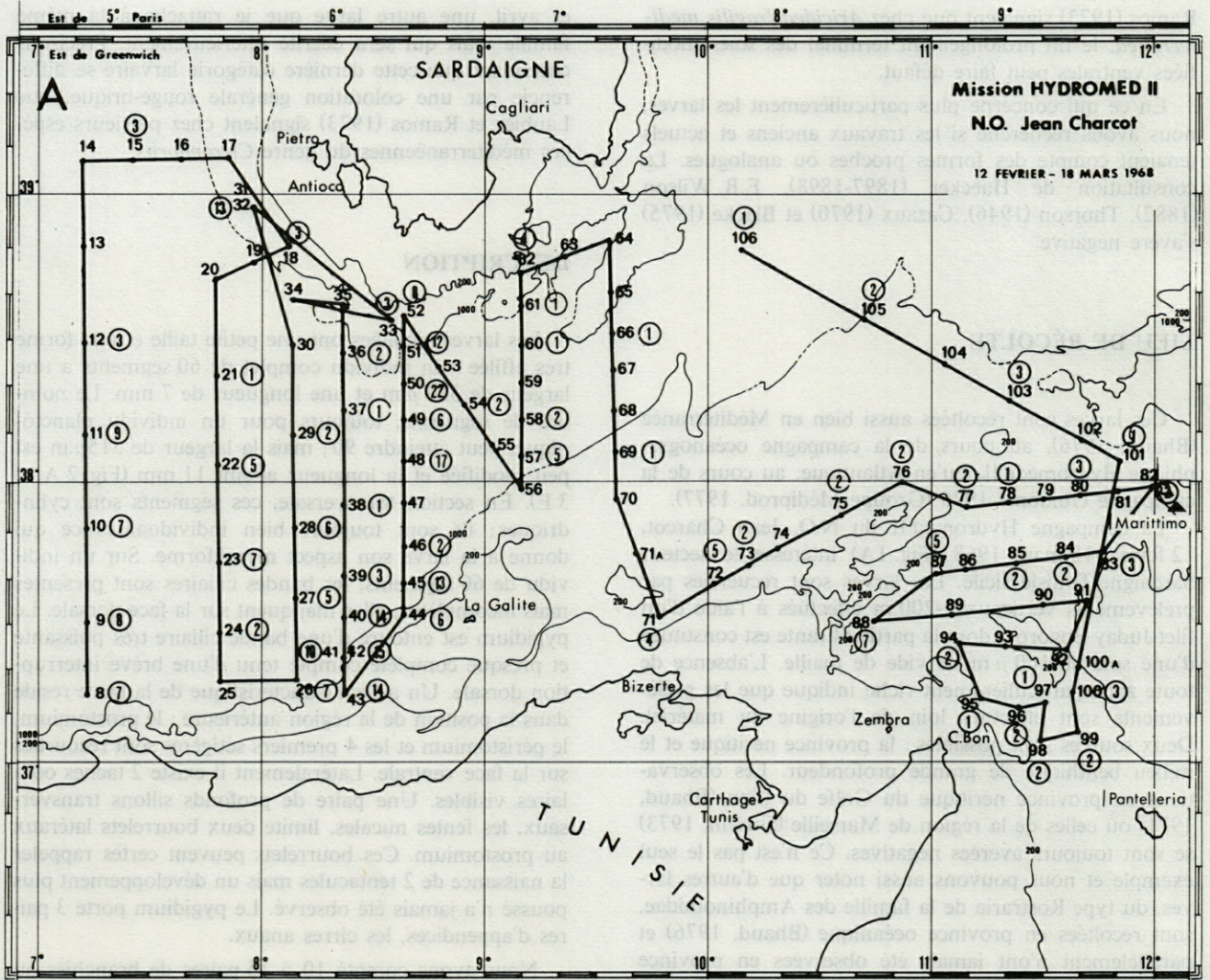
DESCRIPTION

Les larves récoltées ont une petite taille et une forme très effilée : un individu complet de 60 segments a une largeur de 300 μ m et une longueur de 7 mm. Le nombre de segments, toujours pour un individu planctonique, peut atteindre 90; mais la largeur de 315 μ m est peu modifiée et la longueur atteint 11 mm (Fig. 2 A et 3 E). En section transversale, ces segments sont cylindriques; ils sont toujours bien individualisés ce qui donne à la larve son aspect moniliforme. Sur un individu de 60 segments, les bandes ciliaires sont présentes mais incomplètes; elles manquent sur la face dorsale. Le pygidium est entouré d'une bande ciliaire très puissante et presque complète compte tenu d'une brève interruption dorsale. Un aspect caractéristique de la larve réside dans la position de la région antérieure : le prostomium, le péristomium et les 4 premiers sétigères sont recourbés sur la face ventrale. Latéralement il existe 2 taches oculaires visibles. Une paire de profonds sillons transversaux, les fentes nucales, limite deux bourrelets latéraux au prostomium. Ces bourrelets peuvent certes rappeler la naissance de 2 tentacules mais un développement plus poussé n'a jamais été observé. Le pygidium porte 3 paires d'appendices, les cirres anaux.

Nous avons compté 10 à 15 paires de branchies au bord cilié, larges, rabattues sur la face dorsale. Sur un individu de 90 segments, la première branchie est portée par le second segment sétigère.

Trois catégories de soies peuvent être reconnues :

- les soies capillaires simples, dorsales et ventrales : ce sont les plus longues (Fig. 3 A),
- les soies à crochet en position ventrale (Fig. 3 A et 4 A) apparaissent à partir du 30^e sétigère environ sur les parapodes postérieurs. Leur nombre dans chaque rame est toujours réduit, le plus souvent à 2. Ces soies en crochet sont encapuchonnées; mais le capuchon est nettement incomplet. Il n'est pas toujours possible de distinguer, comme chez les Spionidae, de crochets secondaires surmontant la courbure principale. En d'autres termes, si certaines photographies au microscope à balayage suggèrent l'existence d'un crochet secondaire (Fig. 3 A), une telle formation peut aussi bien correspondre à la partie frontale de la coiffe.
- les soies dites en sabre, en position dorsale, réparties sur l'ensemble du corps à partir du 2^e ou 3^e sétigère. L'extrémité distale de ces soies porte une



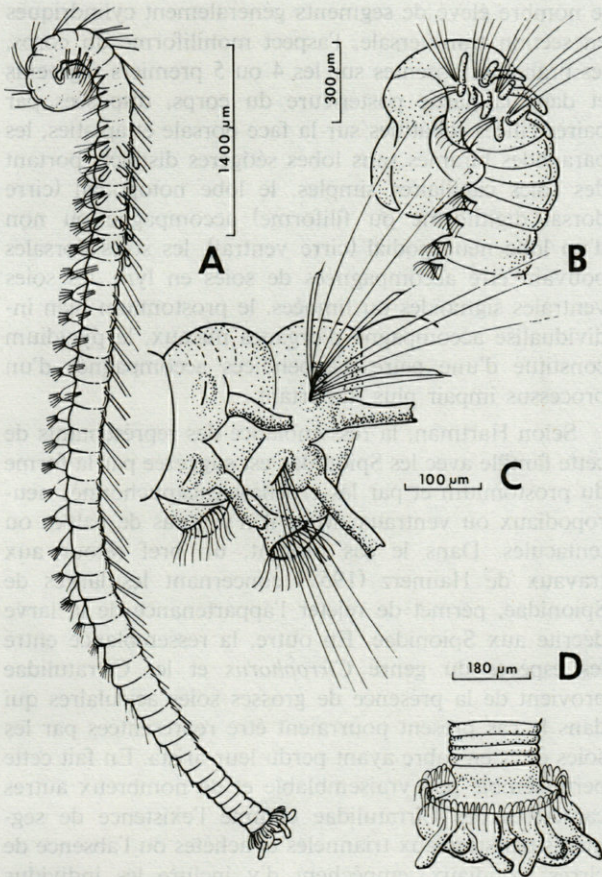


Fig. 2. — Morphologie externe. A, schéma d'une larve ayant plus de 50 segments sétigères. Détails de la région antérieure (B) de la région moyenne au niveau du 25^e segment (C) et du Pygidium (D).

External view. A, habitus of a larva with more than fifty setigerous segments. Details of the anterior end (B), the middle part at the 25th setigerous segment (C) and the pygidium (D).

arista caractéristique très courte mais toujours présente. La forme générale est légèrement courbée; l'arista étant placée dans le prolongement interne de cette courbure. Dans la classification de Strelzov (1968), ces soies sont dites unciformes avec barbule terminale. La section moyenne est triangulaire; l'un des sommets correspond à la courbure interne de la soie, les deux autres sommets à 2 arêtes longitudinales, granuleuses. Observée par la face interne, la soie apparaît en 3 parties : l'une médiane à stries longitudinales et 2 latérales avec granules transversaux (Fig. 3 B, 4 B et C). Il est à signaler l'insertion particulière de la soie par l'intermédiaire d'un pédicule de section réduite.

Il serait intéressant de pouvoir affirmer qu'une telle morphologie représente un caractère provisoire ou permanent. Si la morphologie en elle-même, n'est d'aucun secours, nous pensons cependant pouvoir opter pour la seconde possibilité compte-tenu du nombre de segments particulièrement élevé et de la métamorphose qui dans

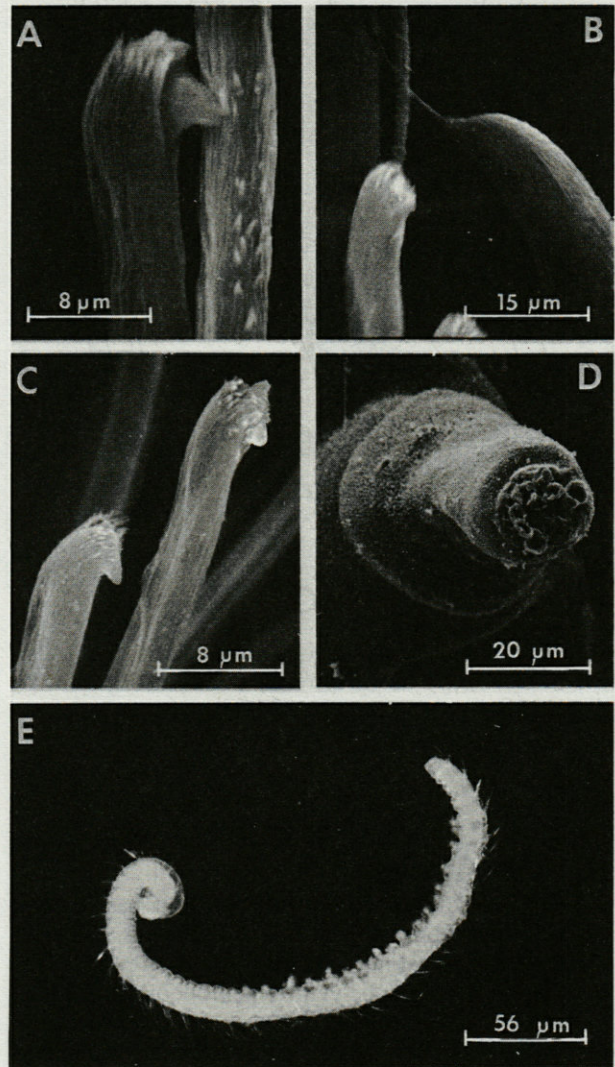


Fig. 3. — Observation au microscope à balayage d'une soie à crochet (A et C) d'une soie en sabre avec arista caractéristique (B), d'un cirre dorsal (D). E, vue générale d'une larve montrant les touffes ciliaires ventrales (Fig. D fournie par Dr. F. Wolf, Hamburg).

Scanning Electron microscope view of a hooked seta (A and C), a sword-shaped seta with its distinctive arista (B), a cirrus of a notopodium (D). E, general view of a larva with the ciliated tufts of the gastrotrachs (Fig. D, from Dr. G. Wolf, Hamburg).

Fig. 1. — A, Zone de récolte des larves de Paraonidae au cours de la campagne Hydromed II. B, zone intéressée par la campagne Guidôme. La ligne en tireté est la plus riche en larves.

A, sampling area of Paraonid larvae during the Hydromed II cruise. B, Guidôme cruise area in the Atlantic ocean. The dotted line indicates a higher density of larvae.

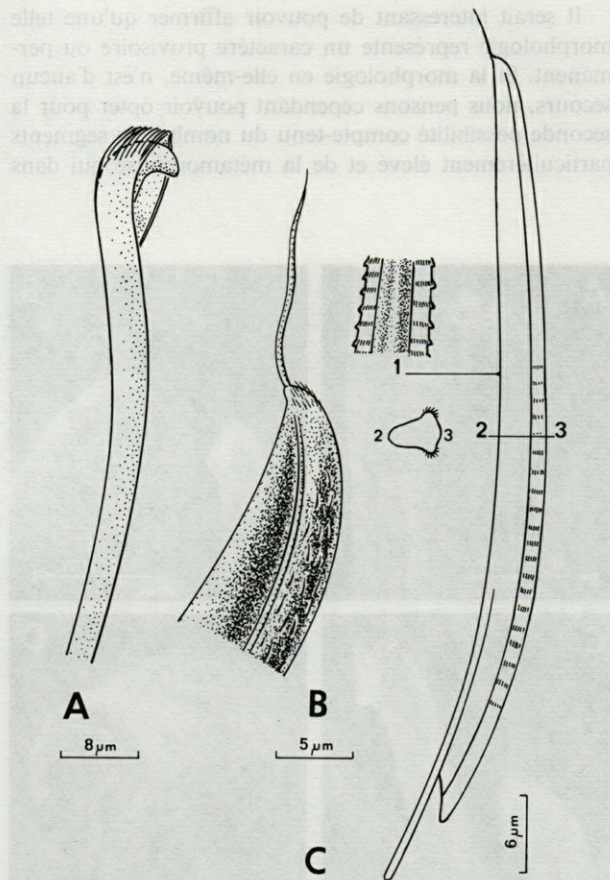


Fig. 4. — Détails des soies. A, soie en crochet; C, soie dorsale en sabre avec, en B, l'extrémité portant l'arista.

Details of the setae. A, hooked seta, C, sword-shaped notoseta with, in B, the distal part and its arista.

beaucoup de cas chez les Annélides Polychètes, est réduite à son critère écologique.

Les soies dorsales et ventrales ne sont pas insérées sur des mamelons sétigères; mais chaque parapode porte un lobe dorsal notopodial en position post-sétale : le cirre dorsal et un lobe ventral neuropodial post-sétal : le cirre ventral. L'extrémité de ces cirres est terminée par de minuscules perforations jouant vraisemblablement un rôle sensoriel (Fig. 3 D).

IDENTIFICATION

La consultation des ouvrages généraux sur la faune annélienne dont le plus utile semble être celui de Day (1967) permet de se reporter à une seule famille : celle des Paraonidae. La liste exhaustive des caractères de cette famille se retrouve dans Hartman (1957) et M.H. Pettibone (1965). Nous retenons les caractères suivants provenant jusqu'à maintenant de l'observation d'adultes benthiques : la petite taille, la forme très effilée,

le nombre élevé de segments généralement cylindriques en section transversale, l'aspect moniliforme du corps, les branchies absentes sur les 4 ou 5 premiers segments et dans la partie postérieure du corps, disposées par paires ciliées rabattues sur la face dorsale et aplaties, les parapodes biramés sans lobes sétigères distincts portant des soies capillaires simples, le lobe notopodial (cirre dorsal digitiforme ou filiforme) accompagné ou non d'un lobe neuropodial (cirre ventral), les soies dorsales pouvant être accompagnées de soies en lyre, les soies ventrales sigmoïdes ou limbées, le prostomium bien individualisé accompagné d'organes nucaux, le pygidium constitué d'une paire d'appendices accompagnés d'un processus impair plus important.

Selon Hartman, la ressemblance des représentants de cette famille avec les Spionidae est suggérée par la forme du prostomium et par les crochets encapuchonnés neuropodiaux ou ventraux. Mais il n'y a pas de palpes ou tentacules. Dans le cas présent, un bref retour aux travaux de Hannerz (1957) concernant les larves de Spionidae, permet de rejeter l'appartenance de la larve décrite aux Spionidae. En outre, la ressemblance entre les espèces du genre *Cirrophorus* et les Cirratulidae provient de la présence de grosses soies aciculaires qui dans le cas présent pourraient être représentées par les soies dites en sabre ayant perdu leur arista. En fait cette perte semble peu vraisemblable et de nombreux autres caractères des Cirratulidae comme l'existence de segments péristomiaux triannelés et achètes ou l'absence de cirres pygidiaux, empêchent d'y inclure les individus décrits ici.

Insistons sur le fait que certains des caractères précédents de la famille ne se retrouvent pas chez les larves décrites :

a) le nombre de cirres anaux est généralement signalé comme impair, bien que les observations de Jones (1968) concernant un pygidium portant 4 paires de cirres anaux et celles de Brown (1976) relatives à *Aricidea philbinae* avec un "pygidium with pair of small anal cirri".

b) Le nombre de segments antérieurs abranchés est ici particulièrement réduit. Mais il n'est pas impossible que les branchies des sétigères 2 et 3 disparaissent avec l'âge, ce qui donnerait la structure d'*Aricidea simonae* (Laubier et Ramos, 1973).

Pour une détermination précise, il n'est pas possible, compte-tenu des observations de Gibbs (1969) sur l'apparition tardive de l'antenne impaire d'*aricidea minuta*, de rentrer dans la clé dichotomique établie par Laubier et Ramos (1973). Ces mêmes auteurs précisent un point intéressant concernant les soies modifiées. De telles soies apparaissent « brusquement sur un segment donné, sans que l'on puisse établir de transition morphologique continue entre elles et les soies normales capillaires plus ou moins limbées » (Laubier et Ramos, 1973, p. 1101). Dans le cas présent, les soies en sabre, présentes sur l'ensemble du corps, n'appartiennent donc pas à cette catégorie. Il est donc possible de retenir que les soies ventrales en crochet sont les seules soies modifiées; les

tableaux comparatifs de Glémarec (1956) et Strelzov (1973) indiquent deux possibilités génériques :

– le genre *Aricidea* Webster 1879, si une antenne impaire apparaît ultérieurement au stade présentement observé;

– le genre *Paraonis* Grube, 1872, si aucune antenne ne doit apparaître à l'état adulte.

Plusieurs observations permettent provisoirement d'éliminer le premier genre et de retenir le second.

a) Les bandes ciliaires observées chez les jeunes exemplaires benthiques ayant 16 à 24 segments de l'espèce *Aricidea minuta* par Gibbs (1969) sont constituées de cils courts et disposés en plages réduites, ce qui indique un développement à phase planctonique courte ou inexistante. En admettant à l'intérieur d'un genre une homogénéité du développement des espèces constitutives, le genre *Aricidea* est provisoirement à éliminer pour rendre compte de la présente description. Certes Southern (1914) récolte des femelles de l'espèce *Paraonis lyra* avec 4 œufs par segment génital, ce nombre réduit d'œufs laisse penser à un développement direct. Actuellement selon les nouvelles définitions générique et spécifique, l'espèce décrite par Southern se nomme *Paradoneis lyra*, caractérisée par des soies modifiées dorsales ce qui n'est pas le cas des larves étudiées dans cette note.

b) L'observation d'individus de 90 segments peut-elle rendre compte d'une organisation définitive ? Dans l'affirmative, l'absence d'antenne impaire chez de tels spécimens, permet alors de retenir le genre *Paraonis*. Corrélativement la dimension des adultes correspondant à la larve décrite ne doit pas être éloignée de celle donnée pour un individu planctonique de 90 segments. Rappelons à ce sujet que pour Strelzov (1968), on ne peut utiliser pour la différenciation des genres *Cirrophorus* et *Paradoneis* le caractère « palpe céphalique impair », car ce caractère n'est pas ici constant et varie en fonction du développement de l'animal. Chez les jeunes individus de *C. branchiatus* Ehlers, le palpe impair manque. Ainsi Annenkova (1934) décrit *Paraonides lyriformis* sans palpe impair mais le déplace plus tard, en 1937, dans le genre *Cirrophorus* lorsqu'elle découvre chez des animaux plus âgés le tentacule impair. Malheureusement, aussi bien dans l'ancienne description que dans la nouvelle, le nombre total de segments n'est pas indiqué.

c) Hartmann-Schröder (1974) décrit à partir d'individus benthiques une espèce du genre *Paraonis* (*Paradoneis juvenalis*) qui fournit de nombreuses ressemblances avec les présentes larves, au moins par la possession de bandes de longs cils et de nombreux cirres au pygidium. En fait cet exemple ne nous concerne pas dans la mesure où les soies modifiées sont dorsales et d'une morphologie différente du cas présent.

En définitive, l'identification précise ne semble pas possible. Cette forme n'annonce aucune des descriptions jusqu'ici disponibles. Rien n'oblige, en effet, à ce que la description d'un stade larvaire corresponde à une espèce déjà décrite. Cette famille, malgré les révisions nombreuses (Strelzov, 1968 ; Laubier et Ramos, 1973 ; Katzmann

et Laubier, 1975) reste encore incomplètement connue comme en témoignent les descriptions récentes de nouvelles espèces (Carrasco, 1976 ; Brown, 1976 ; Hartley, 1981) et dans le passé de nombreuses larves ont été décrites avant le stade adulte correspondant.

CONCLUSIONS

1) Le type de larve qui vient d'être décrit correspond à une forme de haute mer, pêchée dans les 200 premiers mètres, non récoltée en province néritique, ce qui explique dans une large mesure l'absence d'informations disponibles dans la littérature.

2) Les arguments fournis au cours de la description permettent de ranger ce type de larve dans la famille des Paraonidae.

3) Cependant, sur le plan morphologique, il est à noter la forme très particulière de la partie proximale des soies en sabre.

4) Il ne s'agit pas d'un stade définitivement holoplanctonique, mais bien d'une phase temporaire, méroplanctonique. L'existence de l'espèce *Paraonis* (*Paradoneis juvenalis*) décrite par Hartmann-Schröder (1974) corrobore ce point.

5) Les éléments précédents suggèrent l'existence probable d'espèces benthiques profondes pouvant se reproduire par l'intermédiaire de stades larvaires planctoniques effectuant une migration verticale de grande amplitude.

6) La morphologie indique une durée de vie relativement importante. En comparant cette morphologie à celle des Spionidae dont l'âge est bien connu (Hannerz, 1956 et Cazaux, 1970), on peut admettre une durée de vie planctonique de l'ordre de 3 à 4 mois, ce qui explique pour un secteur donné de l'océan mondial, un nombre relativement élevé de stations positives.

7) Une confirmation de l'identification proposée est à rechercher dans l'étude scrupuleuse des collections de benthos profond provenant des campagnes océanographiques.

BIBLIOGRAPHIE

- ANDERSON, D.T., 1961. The development of the polychaete *Haploscoloplos fragilis*. *Quart. J. Micros. Sc.*, **102**: 257-272.
- ANNENKOVA, N.V., 1934. Paraonidae dal-nevostochnykh morei SSSR-Meerer : Paraoniden im fernen Osten der USSR. *Dokl. Akad. Nauk SSSR*, **3** (8-9) : 656-661, 3 fig. (in russian with german summary).
- ANNENKOVA, N.V., 1937. Fauna Polychaeta severnoi chasti Laponskogo Moria. *Akad.nauk SSSR, ISSLED morei SSSR*, **23**, 139-216, pl. 1-5, fig. 1-12.

- BHAUD, M., 1971. Aspects systématiques et biogéographiques de l'étude des larves planctoniques d'Annélides Polychètes. Thèse doct. Univ. P.M. Curie. 464 p. multigr.
- BHAUD, M., 1976. La campagne Hydromed II du N.O. Jean Charcot. Larves d'Annélides Polychètes et problèmes océanographiques connexes. *Vie Milieu*, **25** (2B): 261-282.
- BLAKE, J.A., 1975. The larval development of Polychaeta from the northern California coast. I. *Cirriformia spiribranchia* (Family Cirratulidae). *Trans. Amer. Micros. Soc.*, **94** (2): 179-188.
- BROWN, B., 1976. A new species of Aricidea (Polychaeta Paraonidae) from Florida. *Proc. Biol. Soc. Washington*, **89**: 433-438.
- CARRASCO, D.F., 1976. Paraonidae (*Aricidea pigmentata* n.sp.), Magelonidae y Oweniidae (Annelida, Polychaeta) en Bahía Concepcion, Chile. *Bol. Soc. Biol. de Concepcion*, **1**: 113-121.
- CAZAUX C., 1970. Recherches sur l'écologie et le développement larvaires des Polychètes de la région d'Arcachon. *Thèse Fac. Sci. Bordeaux*, 1970, 355 p. multigr.
- DAY, J.H., 1967. A monograph on the Polychaeta of Southern Africa. Part 2 : Sedentaria. Trustees of the British Museum (Natural History), London, 459-878.
- FAUVEL, P., 1927. Faune de France. Polychètes sédentaires, **16**: 1-494. Paris, Lechevalier édit.
- FEWKES, J.W., 1883. On the Development of Certain Worm Larvae. *Bull. Mus. comp. Zool. Harv.*, **11**(9): 167-208.
- GIBBS, P.E., 1965. Recent additions to the marine fauna of Whitstable, with a description of *Aricidea minuta* Southward (Annelida : Polychaeta). *Ann. Mag. Nat. Hist.*, ser. 13, **8**: 33-36.
- GIBBS, P.E., 1969. A quantitative study of the Polychaeta fauna of certain fine deposits in Plymouth Sound. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **49**: 311-326.
- GLEMAREC, M., 1967. Paraonidae de Bretagne. Description de *Paradoneis armata* nov.sp. *Vie Milieu*, **17**(2A): 1045-1052.
- Groupe médiproduct, 1977. Campagne Guidome 1976. Résultats des Campagnes à la mer, **13**(1): 1-104. Publ. CNEXO, Paris.
- GUERIN, J.P., 1973. Etude systématique, biologique et écologique des larves méroplanctoniques de Polychètes et Mollusques du Golfe de Marseille. *Téthys*, **4**(4): 859-880.
- HAECKER, V., 1898. Die pelagischen Polychaeten-und Achaeten Larven der Plankton Expedition. *Ergbn. Plankton Expedition*, **2**: 1-50.
- HANNERZ, L., 1956. Larval development of the Polychaeta families Spionidae Sars, Disomidae Mesnil and Poecilochaetidae N. Fam. in the Gullmar Fjord (Sweden). *Zool. Bidr.*, **31**: 1-204.
- HARTLEY, J.P., 1981. The family Paraonidae (Polychaeta) in British waters : a new species and new records with a key to species. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **61**(1): 133-149.
- HARTMAN, O., 1957. Orbinidae, Apistobranchidae, Paraonidae. *Allan Hancock Pacific Exped.*, **15** (3): 211-343.
- HARTMAN, O., 1965. Deep-water benthic polychaetous Annelids off New England to Bermuda and other north Atlantic areas. *Allan Hancock Found. Publ., Occ. Pap.*, **28**: 1-378.
- HARTMANN-SCHRÖDER, G., 1974. Zur Polychaetenfauna von Natal (Südafrika). *Mitt. Hamburg. Zool. Mus. Inst.*, **71**: 35-73.
- JONES, M.L., 1968. *Paraonis pygoenigmatica* new species, a new Annelid from Massachusetts (Polychaeta : Paraonidae). *Proc. Biol. Soc. Wash.*, **81**: 323-334.
- KATZMANN, W. et L. LAUBIER, 1975. Paraonidae (Polychètes sédentaires) de l'Adriatique. *Ann. Naturhistor. Mus. Wien*, **79**: 567-588.
- LAUBIER, L. et J. RAMOS, 1973. Paraonidae (Polychètes sédentaires) de Méditerranée. *Bull. Mus. nat. Hist. nat.*, Paris, sér. 3, **168**, Zool., **113**: 1098-1148.
- MESNIL, F. et M. CAULLERY, 1898. Etude de morphologie externe chez les Annélides. La famille nouvelle des Lévin-seniens. Révision des Ariciens. Affinités des deux familles. Les Apistobranchiens. *Bull. Sci. France Belg.*, **31**: 126-151.
- PETTIBONE, M.H., 1965. Two new species of Aricidea (Polychaeta, Paraonidae) from Virginia and Florida, and redescription of *Aricidea fragilis* Webster. *Proc. Biol. Soc. Wash.*, **78**: 127-140.
- MINAS, M. et H.J. MINAS, 1977. Résultats de la campagne Guidome (18 septembre-13 octobre 1976). Fascicule 2. Production phytoplanctonique (méthode au 14°C). Résultats des campagnes à la mer. **13**: 5-8. Publications du CNEXO, Paris.
- RASMUSSEN, E., 1973. Systematics and ecology of the Isefjord marine fauna (Denmark). *Ophelia*, **11**: 1-495.
- SOUTHERN, R., 1914. Archiannelida and Polychaeta. Clare Island Survey. *Proc. Roy. Irish Acad.*, **31**: 1-60.
- STRELZOV, V.E., 1968. Les Annélides Polychètes de la famille des Paraonidae (Polychaeta sedentaria) de la Mer de Barentz. *Akad. Nauk SSSR Kal'stry Filial murmanskij morokoj biologicesky Institut*, **17**(21): 74-95.
- THORSON, G., 1946. Reproduction and larval development of Danish Marine bottom invertebrates. *Meddr Komn Danm Fisk. - og Havunders. S. Plankton*, **4**(1): 1-523.
- WILSON, E.B., 1882. Observations on the early developmental stages of some Polychaetous Annelids. *Stud. Biol. Lab. Johns. Hopkins. Baltimore.*, **2**: 271-299, 4 pls.
- WILSON, D.P., 1936. The development of *Audouinia tentaculata* (Montagu) *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **20**: 567-580.

LE COMPORTEMENT DES SELS DE PLOMB DANS UN MODÈLE BIOLOGIQUE LINÉAIRE : ALGUES - ANCYLES (PULMONÉS)

*Comportment of lead salts in a biological linear pattern :
alga-mollusc (Ancylus-Pulmonata)*

Claude CHAISEMARTIN

Laboratoire de Biologie Expérimentale
(Hydrobiologie)

U.E.R. des Sciences 87060 Limoges
Equipe Parasitose et Milieu du CNRS 040 138

CHAÎNE TROPHIQUE
PLOMB
BIOAMPLIFICATION
MOLLUSQUES PULMONÉS
ALGUES

RÉSUMÉ. - A partir des teneurs naturelles des eaux et expérimentales des bains, la bioaccumulation du plomb est discutée en fonction de l'origine écologique des populations et de leur impact dans la chaîne alimentaire : Algues - *Ancylus fluviatilis* (*Gastropoda Basommatophora*). Les concentrations du plomb sont significativement plus élevées chez les populations du Mollusque vivant dans les eaux des milieux oligocalciques. Elles varient en fonction de la saison (taille et/ou âge des animaux). Le plomb introduit n'est pas significativement bio-amplifié d'un maillon à l'autre de la chaîne alimentaire. Les effets de différentes concentrations en plomb sur le transfert de la nourriture et du plomb vers l'Ancyle sont analysés à partir d'expériences de nourrissage de 10 jours. Les deux populations sont comparées sur le plan de leur capacité à assimiler le plomb. Il est montré que cette aptitude reste élevée aussi longtemps que l'ingestion de nourriture (en poids sec) n'excède pas approximativement 30 % du poids corporel frais par semaine.

FOOD CHAIN
LEAD
BIOMAGNIFICATION
MOLLUSC PULMONATA
ALGA

ABSTRACT. - The bioaccumulation of lead from low and experimental levels is discussed in relation to life history strategies in the food chain : benthic algae-*Ancylus* (*Pulmonata*). Lead concentrations in the snail were found to be significantly greater in oligo-calcic water populations and affected by season (size and/or age of animals). Lead entering aquatic community is not magnified along the food chain in such a straightforward manner. Effect of different concentrations of lead on the flow of food and lead through snails was determined in feeding experiments lasting 10 days. Two populations are compared with regard to efficiency of their assimilation of lead. It can be shown that this remains high as long as the ingestion of food (dry weight) does not exceed approximately 30 % of fresh body weight per week.

INTRODUCTION

Les phénomènes de concentration des sels de plomb sont envisagés entre les deux premiers niveaux trophiques et leur environnement hydrique : les Diatomées *Synedra* et *Melosira* de la couverture biologique et le Gastéropode Pulmoné *Ancylus fluviatilis*. Dans les cours

d'eau ruraux, non industriellement contaminés, les Ancyles des milieux granitiques concentrent plus de plomb ($4,3 \pm 0,9 \mu\text{g/g}$ sec de masses molles) que ceux des milieux calcaires ($2,8 \pm 0,7 \mu\text{g/g}$). Les teneurs en plomb total des eaux, dans les milieux, sont voisines de $1 \mu\text{g/l}$.

Dans le cadre des études entreprises sur le fonctionnement de chaînes alimentaires aquatiques expérimenta-

les (Parouty *et al.*, 1974; Mouzat, 1977 et 1980), nous comparons les réponses des deux populations face à la récupération hydrique et trophique du métal. Seront envisagés successivement :

1. Les variations naturelles du plomb total dans la couverture biologique et les Ancytes inféodés au même biotope;

2. Les charges métalliques expérimentales des échantillons d'Algues et des Ancytes exposés à leur tour à ces mêmes concentrations : 10, 100 ou 1 000 μg Plomb/l.

3. Le budget métallique des Ancytes placés dans leur milieu d'origine et recevant une nourriture supplémentée par le plomb.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Matériel, cible biologique et protocole expérimental

Largement répandu dans l'environnement, en particulier par l'utilisation des énergies fossiles, le plomb ne passe pas pour être un élément trace essentiel dans la nutrition des Mollusques (Bowen, 1966). Son économie est différente de celle d'un oligoélément régulé (Dickson *et al.*, 1979). Poison cumulatif (Chaisemartin *et al.*, 1978), le plomb est toxique pour les Algues d'eau douce (Malanchuk *et al.*, 1973). Certaines espèces d'Invertébrés aquatiques sont particulièrement sensibles aux composés solubles du plomb (Warnick *et al.*, 1969; Enk *et al.*, 1977); d'autres se révèlent très résistantes. Chez *A. fluviatilis*, la DL_{50} sur 7 jours se situe dans l'intervalle de 14 mg/l pour les populations des eaux granitiques et de 38 mg/l pour les populations des eaux calcaires, ceci en ce qui concerne le plomb dissous.

Conservés dans des bouteilles en polythène, les échantillons, eau et prélèvements biologiques digérés par le mélange acide nitrique/acide perchlorique (v/v) sont filtrés sur Millipore 0,45 μm et, pour l'eau, acidifiés à pH 2 avec HCl ultra-pur. Le plomb dissous dans la fraction filtrée est chélaté par l'ammonium pyrrolidinedithiocarbamate (APDC), puis extrait à la méthyl-isobutyl-cétone.

Le dosage du plomb est réalisé sur les extraits par absorption atomique sans flamme, à l'aide d'un spectrophotomètre Perkin-Elmer 503, un four graphite 210 et une lampe « correctrice » au deutérium. Les solutions étalons sont préparées à l'aide de HCl à 0,1 N. Les dosages sont effectués par référence à des ajouts dosés. Les concentrations du plomb dans les prélèvements d'origine sont calculés par le rapport :

$$\frac{\text{concentration SAA lue}}{\text{efficacité Xf. de concentration}}$$

La fiabilité de la méthode s'exprime, après triple analyse, par une fluctuation inférieure à 2 %.

Sur la bordure ouest du Massif Central, la durée du cycle biologique d'*A. fluviatilis* (un an), la ponte en mai, une mortalité élevée de la génération précédente en juin, ont limité la période des prélèvements simultanés dans les deux populations, de juin à octobre inclus.

L'étude expérimentale du potentiel de bioaccumulation est réalisée simultanément pour chacun des deux habitats à partir des prélèvements d'eau, de couverture biologique et de la population d'Ancytes correspondante. L'eau naturelle filtrée est enrichie en sel de plomb introduit, au début de la période d'incubation, sous forme de $\text{Pb}(\text{NO}_3)_2$.

Dans les bains de 11, la température, le pH et l' O_2 dissous sont respectivement de 17° C, 7,1 et 9,2 mg/l.

500 mg d'échantillon, Algues ou Ancytes, en poids frais, sont soumis à des milieux contenant 10, 100 ou 1 000 μg Pb^{2+} /l. Chaque concentration est distribuée dans 5 bacs de polyéthylène : 2 répliqués avec les Algues, 2 avec les Ancytes et 1 témoin sans matériel biologique.

L'accumulation du plomb, en fonction de la concentration externe, est mesurée directement sur la biomasse après 48 h d'un barbotage d'air (air CO_2 pour les Algues), sous une intensité lumineuse de 3000 lux. Le plomb est dosé dans le matériel biologique par voie directe.

Dans l'expérience de nutrition, les Ancytes, maintenus émergés, sont introduits en chambre humide avec les petits galets auxquels ils adhèrent fortement et mis en présence de 3 sources de nourriture, plus ou moins riches en plomb.

Le budget de nutrition est calculé grâce à la récolte quantitative de la nourriture non utilisée, des fèces et du mucus déposés à la surface des blocs.

Le plomb organiquement lié est considéré comme la différence entre le plomb total dosé après minéralisation de l'échantillon global, et le plomb soluble récupéré dans 0,1 M HCl.

RÉSULTATS

1. Résultats d'études in situ

La capacité d'accumulation du plomb, au niveau des 2 premiers maillons d'une chaîne trophique dulçaquicole, est illustrée par la fig. 1 et le tableau I. La comparaison entre les teneurs en plomb dans les habitats hydriques d'une part, les Algues et les Ancytes de l'autre, amène évidemment à la notion de facteurs d'accumulation.

L'écart-type (Tabl. I) illustre bien le fait que les dosages dans les eaux permettent difficilement de déterminer la fraction du plomb réellement disponible pour les organismes qui y vivent.

Tabl. I. - Valeurs des facteurs d'accumulation $\mu\text{g Pb/g}$ frais org./ $\mu\text{g Pb/ml}$ d'eau et leurs variations en fonction de l'habitat et du niveau dans la chaîne alimentaire. L'eau naturelle des biotopes granitiques et calcaires présente la même teneur en plomb, soit $1 \mu\text{g/l}$ (Videaud *et al.*, 1972; Videaud, 1972).

Values of the storage factors $\mu\text{g Pb/g}$ fresh org./ $\mu\text{g Pb/ml}$ water and variations with habitat and with the level in trophic chain. The natural water of granitics and hard biotops offers a same amount of lead : $1 \mu\text{g/l}$.

Biotopes «n» = 76	granitiques		calcaires	
	Algues	Ancyles	Algues	Ancyles
Moyenne	13900	4200	10800	2200
Ecart-type	12100	2100	4200	1200
Minimum	2200	1100	3300	630
Maximum	23300	8100	15800	4800

La fig. 1 a traduit des possibilités d'accumulation du plomb, différentes, selon les espèces et pour une même espèce selon le milieu de vie, granitique ou calcaire. Parmi les nombreux facteurs de l'habitat, le statut calcique de l'eau et des organismes « cibles » joue vraisemblablement un rôle déterminant (Boutet *et al.*, 1973; Chaisemartin, 1973).

Les Algues de la couverture biologique ont un pouvoir de concentration du métal largement supérieur à celui des Ancyles (variation d'un facteur de 3 chez les populations granitiques, de 5 chez les populations calcaires).

La réponse algale dans les deux biotopes paraît toutefois à peu près équivalente. Les variations les plus importantes observées chez les Algues de la couverture biologique sont liées à l'amplitude écologique de celle-ci, vis-à-vis notamment de la fréquence d'émersion.

A l'opposé, l'Ancyle « sous-estime » le plomb disponible dans son milieu. La grande variabilité dans le temps témoigne de l'instabilité de la réponse de cet organisme.

Pendant les mois chauds de l'été, les populations d'Ancyles se déplacent sur les supports recouverts par la couverture biologique et pâturent activement. L'élévation des concentrations corporelles (masses molles) du plomb intervient lorsque l'activité locomotrice et trophique des Ancyles augmente notablement : les teneurs passent de $97,4 \pm 14$ à $168,6 \pm 19 \mu\text{g Pb/g}$ sec.

La question de la disponibilité du plomb alimentaire se pose; elle motive le suivi expérimental de ce travail, cette disponibilité étant plus élevée sur les substrats granitiques.

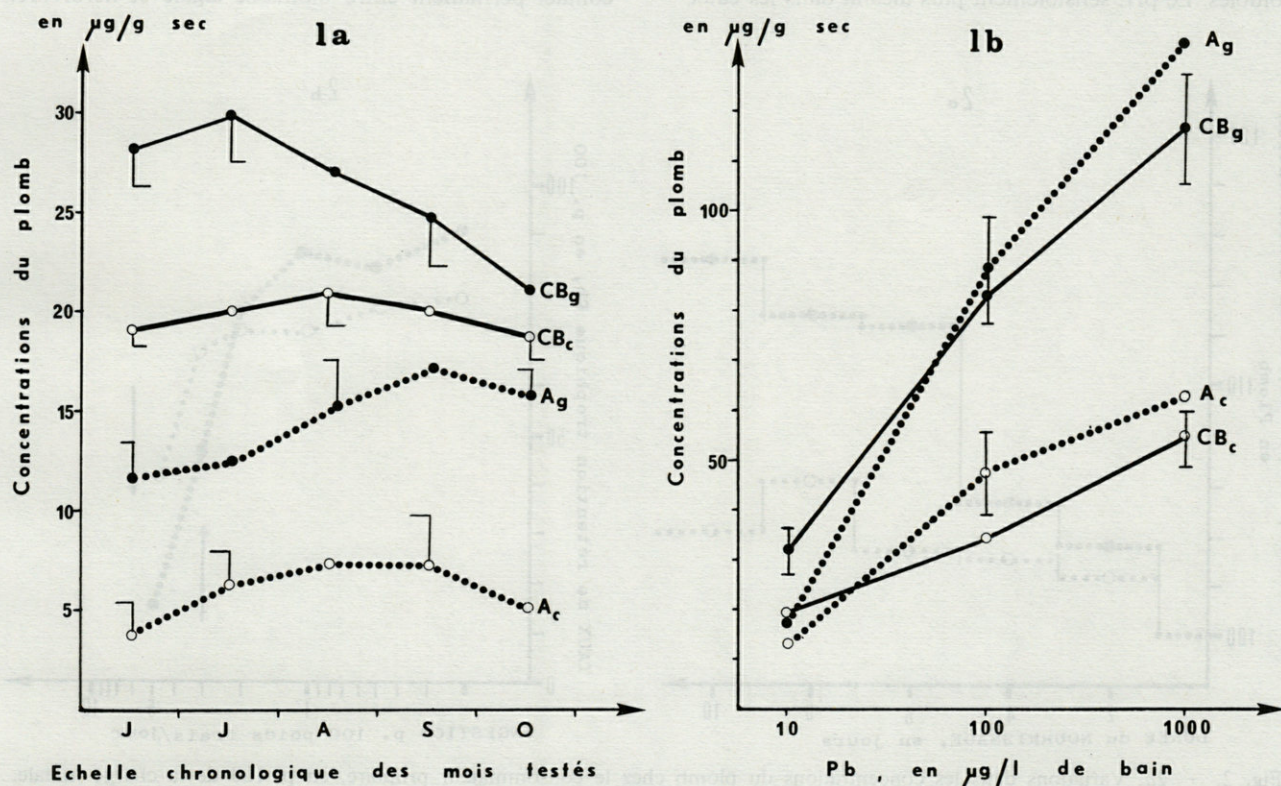


Fig. 1. - 1a, Variations saisonnières du plomb total, en $\mu\text{g/g}$ sec. Sont figurés pour quelques moyennes n (taille de l'échantillon) = 76, l'écart-type. CB_g = couverture biologique granitique, CB_c = couverture biologique calcaire, A_g = Ancyles granitiques, A_c = Ancyles des eaux calcaires. 1b, Charge en plomb de la couverture biologique algale après 48 h de séjour dans 3 bains différemment enrichis en plomb. L'incertitude absolue est figurée pour quelques points. Algues = traits pleins, Ancyles = pointillés.

1a. Seasonal variations of the total lead, in $\mu\text{m/g}$ dry; 1b. Charge in lead of the algal biological surface after 48 hours in three baths with different weighting with lead.

L'étude comparative *in situ* souligne le caractère aléatoire des interprétations diverses dont peuvent être l'objet les résultats obtenus. Cela est le cas lorsque les travaux ne concernent qu'un petit nombre d'individus et ne tiennent compte, ni de l'évolution des résultats, dans le temps, ni de l'état physiologique des organismes étudiés.

2. Expériences in vitro

Etape eau-Algue et eau-Ancyle

En accumulation directe, l'addition de 10, 100 et 1 000 $\mu\text{g/l}$ de plomb à des teneurs naturelles provoque une charge rapide des Algues et des Ancyles, charge non proportionnelle à la teneur dans le milieu (Fig. 1 b).

La tendance asymptotique dans l'évolution de l'accumulation du métal, en fonction de la concentration testée, indique un ralentissement de l'accumulation pour les fortes teneurs externes.

Dans les bains calcaires, Algues et Ancyles freinent considérablement la rétention du plomb en excès. Cette rétention est deux fois supérieure chez les organismes expérimentés en milieu granitique. Cet effet protecteur est sans doute dû au fait que le $\text{Pb}(\text{NO}_3)_2$ peut passer, en eau dure sous forme de combinaisons chimiques peu solubles. Le pH, sensiblement plus alcalin dans les eaux

calcaires, peut aussi agir sur la solubilité et par conséquent, la bio-disponibilité du plomb. Enfin, au niveau de la paroi de l'organisme, le calcium joue le rôle d'un ion imperméant et protecteur. Pour les mêmes concentrations, une eau riche en calcium (plus de 100 mg/l) se révèle, en présence des mêmes concentrations métalliques, moins toxique qu'une eau peu minéralisée (1° F de dureté) - Kirkade *et al.*, 1975; Lloyd, 1965).

Etape Algue-Ancyle

Les remarques faites pour l'accumulation directe s'appliquent aussi à l'accumulation intestinale. L'Ancyle freine, dès le jour 2 (milieu calcaire) ou le jour 6 (milieu granitique), la rétention de plomb en excès, ce qui peut conduire à l'apparence d'une régulation.

Sur la base des valeurs de charge directe et intestinale (tableau II), reportées au dernier jour de l'essai, nous concluons à une prépondérance nette de la rétention directe sur la rétention intestinale, avec une légère diminution de la contribution de l'absorption directe dans l'eau calcaire.

Quantité de nourriture ingérée et transfert trophique du plomb.

Dans notre dispositif expérimental, impliquant le contact permanent entre biomasse algale et herbivore,

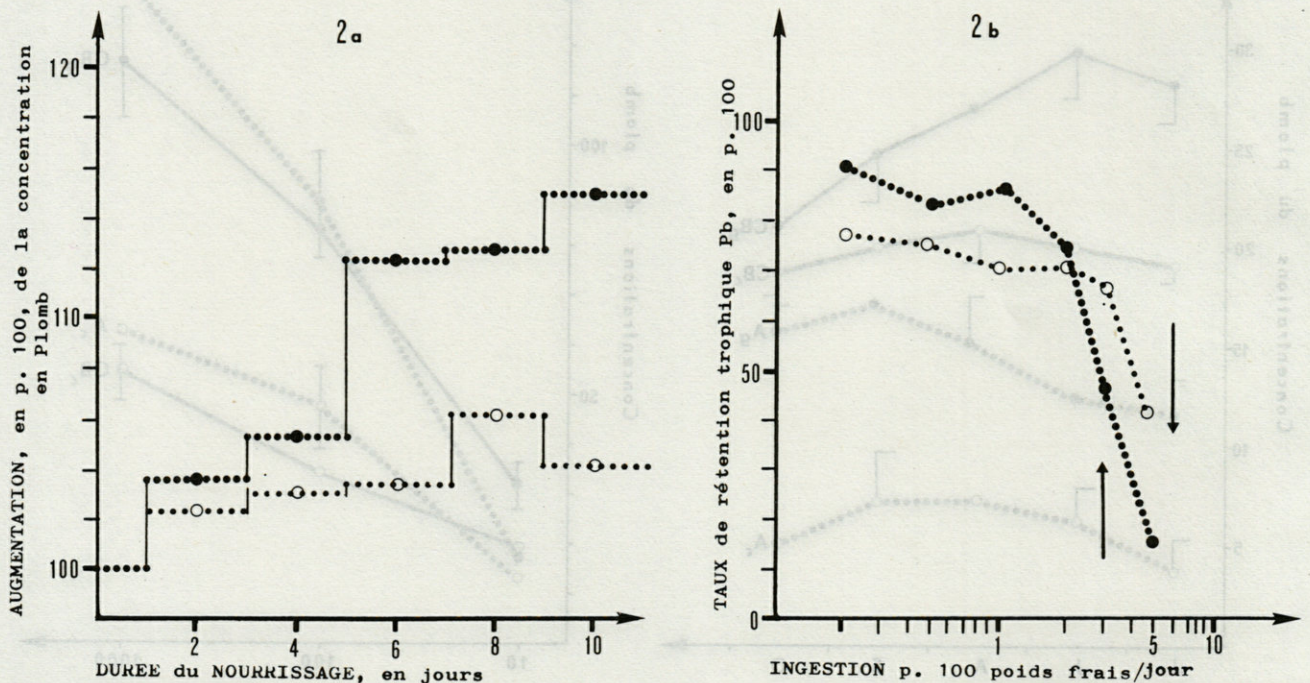


Fig. 2. - 2a, Variations dans les concentrations du plomb chez le consommateur primaire, en p. 100 de la charge initiale, pendant une expérience de 10 jours de nourrissage où les ancyles reçoivent de la couverture algale enrichie en plomb. L'intervalle de confiance est figuré $n = 10$, au seuil de probabilité de 0,05 et pour $n-1$ degré de liberté. 2b. Capacité de l'assimilation du plomb trophique en fonction du taux d'ingestion de la nourriture chez *Ancyclus* des eaux granitiques (A_c, cercles évidés). Toutes les expériences sont conduites à 17 °C.

2a. Variations in concentrations of lead, for a primary consumer, percent of the initial charge, during 10 days of a feeding experimental and where the Ancyles receive an algal surface weighting with lead. 2b. Ability to assimilate the trophic lead in function of the feed ingest rate by *Ancyclus* for granitic waters (A_c = filled circles) and for hard waters (A_g = hollowed circles).

l'Ancyle maintient son taux de nourrissage à partir de la couverture biologique moyennement enrichie en plomb. Pour les fortes charges soit de 55 à 112 $\mu\text{m Pb/g sec}$ selon les milieux, la prise de nourriture est réduite de moitié.

Le taux d'ingestion de la nourriture, reporté à l'assimilation trophique du plomb (Fig. 2), fait apparaître une rétention optimale du métal tant que la prise de matière sèche n'excède pas, approximativement, 3 % du poids frais corporel par jour. Il est prouvé, chez certains Isopodes et Pulmonés, qu'une diminution du taux d'ingestion a pour conséquence un rendement accru dans la fixation des métaux (Cu) (Dallinger *et al.*, 1977; Wieser, 1978).

L'Ancyle est capable de mobiliser le plomb à partir d'une source de nourriture, quelle qu'en soit la charge.

Dans le tractus digestif, 80 à 90 % du métal, même étroitement lié aux glyco-protéines algales, est libéré. Peu de métal est retenu chez l'Ancyle en situation calcaire. Au contraire chez la population granitique, alimentée naturellement ou à partir d'une nourriture enrichie en plomb, la majeure partie du métal est assimilée. Dans les fèces, les rapports plomb soluble/plomb total restent plus ou moins les mêmes, quelles que soient les teneurs en plomb soluble dans la nourriture.

DISCUSSIONS ET CONCLUSIONS

Les deux populations d'Ancyles, placées dans un milieu naturel et recevant une nourriture algale préalablement chargée en plomb, montrent une faible biomagnification. La bioaccumulation est prépondérante, les contributions de l'absorption directe et intestinale dans l'accumulation du plomb varient considérablement selon la teneur en calcium de l'eau.

Les données concernant les populations des milieux calcaires montrent à quel point les approches *in vitro* et *in situ* du problème de l'accumulation du plomb sont complémentaires. Le problème posé est celui des fractions biologiques disponibles et quelles peuvent être leurs variations au niveau écosystémique.

La variabilité des facteurs de concentration résiduelle dans une teneur en acides polyuroniques non estérifiés, jouant le rôle de sites d'échanges, plus élevée chez la population granitique (Knight *et al.*, 1961)? Résulte-t-elle de la sélection dans le développement d'un système de protection plus affine, de type métalloprotéine, capable de piéger le plomb ?

Dans le Tableau II, toutes les valeurs reportées sont des moyennes ($n = 32$), accompagnées de l'intervalle de confiance au seuil de probabilité de 0,05 et pour $n-1$ degrés de liberté. Les 32 expériences comportent chacune 20 Ancyles testés au jour 10.

II, 1. Charges directe et intestinale, en $\mu\text{ Pb/g sec}$. La contribution de l'absorption directe répond à la for-

mule :

$$\text{C.A.D. rétention directe/rétention totale}$$

Tabl. II

	Rétention directe	Rétention totale	C.A.D.
Population granitique	112,2 \pm 19	142,2 \pm 23	0,79
Population calcaire	55,3 \pm 11	77,5 \pm 14	0,71

II, 2. Quantités de nourriture ingérée, d'excréments émis et valeurs des transferts trophiques du plomb en fonction de la charge, naturelle ou expérimentale, de la couverture algale. Les taux de la matière transférée sont exprimés en mg de nourriture ou de fèces et en μg de plomb/g d'ancyles frais, pendant 48 h.

	Teneur en plomb de la nourriture	Nourriture ingérée	Plomb ingéré	Fèces recueillies	Plomb rejeté
gra.	28,2 \pm 7,7	8,6 \pm 3,2	242 \pm 90	3,8 \pm 2,1	56 \pm 19
cal.	19,4 \pm 4,4	6,5 \pm 1,7	126 \pm 33	2,3 \pm 1,2	91 \pm 10
gra.	83,2 \pm 9,6	7,4 \pm 2,7	616 \pm 244	2,4 \pm 1,4	484 \pm 128
cal.	34,2 \pm 4,4	5,4 \pm 1,3	184 \pm 44	1,9 \pm 0,7	142 \pm 36
gra.	112 \pm 19	2,8 \pm 0,6	313 \pm 72	0,8 \pm 0,6	77 \pm 29
cal.	55 \pm 12	1,4 \pm 0,5	77 \pm 19	0,5 \pm 0,3	66 \pm 13

II, 3. Disponibilité du plomb dans la couverture algale (nourriture) et les fèces, exprimées en % du plomb total. Le plomb soluble est considéré comme celui extrait par 0,1 M HCl.

	Plomb extrait par 0,1 M HCl	
	Nourriture	Excréments
Algues granitiques naturelles	42 \pm 13	84 \pm 9
Algues granitiques chargées	69 \pm 17	91 \pm 7
Algues calcaires naturelles	24 \pm 9	67 \pm 11
Algues calcaires chargées	46 \pm 16	77 \pm 19

BIBLIOGRAPHIE

- C. BOUTET, C. CHAISEMARTIN, 1973. Propriétés toxiques spécifiques des sels métalliques chez *Austropotamobius pallipes* et *Orconectes limosus*. *C. R. Soc. Biol.*, **12**: 1933-1938.
- BOWEN, H.J., 1966. Trace elements in biochemistry. Academic Press, London and New York, 241 p.
- CHAISEMARTIN, C., 1973. Analyse comparée de la toxicité de Cu^{2+} chez *Astacus leptodactylus* et *Orconectes limosus*: dépression des fonctions ionorégulatrices et de l'activité de l'ATPase Na - K Dépendante du système branchial. *C. R. Soc. Biol.*, **167**: 324-329.

CHAISEMARTIN C., R.-A. CHAISEMARTIN et J.-C. BRETON, 1978. Aspect de la détresse métabolique chez *Macropodia* : bioconcentration du plomb et activité de l'aspartate aminotransférase. *C. R. Soc. Biol.*, **172** : 1188-1193.

DALLINGER R. et W. WIESER, 1977. Tolerance to lead in the freshwater isopod *Asellus aquaticus*. *Oecologia*, **30** : 253-264.

DICKSON G.W., L.A. BRIESE et J.P. GIESY. Regulatory mechanisms of trace heavy metals. *Oecologia*, **44** : 8-12.

ENK M.D. et B.J. MATHIS, 1977. Toxicity of heavy metals to chlorophyte from flowing waters. *Hydrobiologia*, **52** : 153-158.

KINKADE M.L. et H.E. ERDMAN, 1975. Adaptation of fungi to metal toxixants. *Environmental research*, **10** : 1-4.

KNIGHT A.K., W.M. CROOKE et R.H.E. INKSON. Copper accumulation in Crayfish (*Orconectes rusticus*). *Nature*, **192** : 142-143.

LLOYD, R., 1965. Biological problems in water pollution. 3rd Seminar U. S. Dept. of Health, Education and Welfare.

MALANCHUK J.L. et G.K. GRUENDLING, 1973. Observations on the tolerance of the freshwater algae to lead. *Water, Air and Soil Pollution*, **1** : 181-190.

MOUZAT, L., 1977-1978. Bioaccumulation du cuivre exogène et critères de son impact au niveau du métabolisme et de la reproduction. Université de Poitiers, **690** : 111 p.

MOUZAT, L., 1980. Contribution à l'étude écotoxico-cinétique des micropolluants minéraux (Cu et Fe) chez *Lymnaea limosa* (L.). Thèse Doct. Et. Sci. Nat. Limoges, **80** (13), 428 p.

PAROUTY G. et C. CHAISEMARTIN, 1974. Analyse expérimentale des transferts d'un micropolluant (⁶⁵Zn) au consommateur terminal dans un écosystème dulçaquicole. *C. R. Soc. Biol.*, **168** : 78-82.

VIDEAUD A. et C. CHAISEMARTIN, 1971. Seuils calciques de l'eau et économie du calcium chez *Ancylastrum fluviatilis*. *C. R. Soc. Biol.*, **165** : 2401-2404.

VIDEAUD A., 1972. La régulation calcique chez *Ancylus fluviatilis* et ses variations écophénotypiques. Thèse de Spécialité, Université de Limoges, 169 p.

WARNICK S.L. et H.L. BELL, 1969. Behavioural effects of lead and other heavy metals pollutants. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, **137** : 71-87.

WIESER, W., 1978. Toxicity of metals components to aquatic animals. *Oecologia*, **36** : 191-202.

Concentration en Pb (ppm)	Concentration en Pb (ppm)	Concentration en Pb (ppm)	Concentration en Pb (ppm)	Concentration en Pb (ppm)
0.1	0.1	0.1	0.1	0.1
0.2	0.2	0.2	0.2	0.2
0.5	0.5	0.5	0.5	0.5
1.0	1.0	1.0	1.0	1.0
2.0	2.0	2.0	2.0	2.0
5.0	5.0	5.0	5.0	5.0
10.0	10.0	10.0	10.0	10.0

II. 1. Disponibilité du plomb dans la couverture algale (moultures) et les lécules exprimées en % du plomb total. Le plomb soluble est considéré comme celui extrait par 0.1 M HCl.

Concentration en Pb (ppm)	Concentration en Pb (ppm)	Concentration en Pb (ppm)	Concentration en Pb (ppm)
0.1	0.1	0.1	0.1
0.2	0.2	0.2	0.2
0.5	0.5	0.5	0.5
1.0	1.0	1.0	1.0
2.0	2.0	2.0	2.0
5.0	5.0	5.0	5.0
10.0	10.0	10.0	10.0

BIBLIOGRAPHIE

C. BOUTIER, C. CHAISEMARTIN, 1971. Propriétés toxicologiques des sels métalliques chez *Macropodia*. *Ann. Inst. Océanogr. Limoges*, **C. R. Soc. Biol.**, **171** : 1933-1938.

BOUTIER, H. 1966. Toxicité des métaux en biochimie. *Académie des Sciences, Paris*, **241** p.

CHAISEMARTIN, C., 1973. Analyse comparative de la toxicité du Cu²⁺ chez *Macropodia* et *Orconectes*. *Ann. Inst. Océanogr. Limoges*, **C. R. Soc. Biol.**, **173** : 1188-1193.

CHAISEMARTIN, C., 1978. K. Dépendance du système de régulation des fonctions ionorégulatrices et de l'activité de l'ATPase Na⁺ - K⁺ dépendante du système branchial. *C. R. Soc. Biol.*, **167** : 324-329.

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Les deux populations d'Anchys placées dans un milieu naturel et recevant une nourriture algale précisée, chargée en plomb, montrent une faible bioaccumulation. La bioaccumulation est proportionnelle à la concentration de l'absorption directe et intestinale dans l'accumulation du plomb venant considérablement selon le type de régime de l'eau.

Les données concernant les populations de milieu captives montrent à quel point les approches in vivo et in vitro du problème de l'accumulation du plomb sont complémentaires. Le problème posé est celui des interactions biologiques disponibles et quelle peuvent être leurs variations au niveau écosystémique.

La variabilité des facteurs de concentration tend à être dans une certaine mesure polynomiale non élastique, jouant le rôle de sites d'échange plus élevés chez la population granitique (Knight et al. 1961). Résume-t-elle de la sélection dans le développement d'un système de protection plus efficace de type métallophore, capable de piéger le plomb ?

Dans le Tableau II toutes les valeurs reportées sont des moyennes (n = 33) accompagnées de l'intervalle de confiance au seuil de probabilité de 0.05 et pour n-1 degrés de liberté. Les 33 expériences comportent chacune 20 Anchys testés au jour 10.

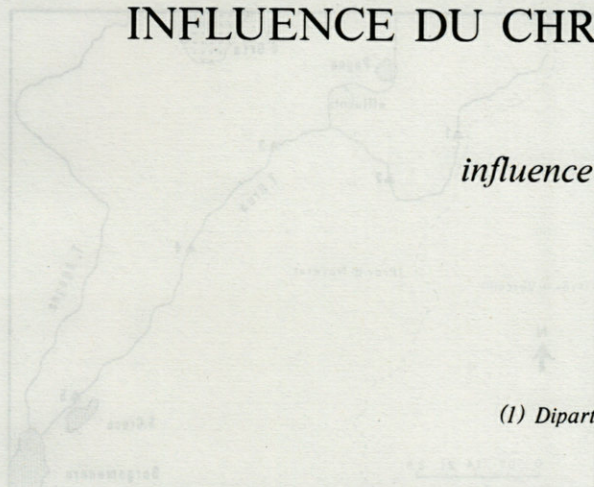
II. 1. Charges directes et intestinales en Pb²⁺ sec. La contribution de l'absorption directe répond à la loi

RECHERCHES SUR LE TORRENT GRUA : INFLUENCE DU CHROME SUR LES PEUPELEMENTS D'INSECTES AQUATIQUES

*Research on the Grua river :
influence of Chromium on aquatic insects populations*

Mario COTTA RAMUSINO⁽¹⁾,
Bruno ROSSARO⁽¹⁾
et Ettore BIELLI⁽²⁾

(1) Dipartimento di Biologia, Sezione di Ecologia, Università Statale di Milano
(2) Laboratorio Provinciale di Igiene e Profilassi di Novara



BENTHOS
INSECTES AQUATIQUES
TORRENT
CHROME

RÉSUMÉ. – Le torrent Grua est un affluent du torrent Agogna (province de Novare), et a une longueur d'environ 13 km. Au milieu de son parcours il reçoit les décharges d'importantes installations industrielles qui sont pour la plupart des industries galvaniques spécialisées dans le chromage de groupes de robinetterie. On a fixé 5 stations dont 2 en amont et 3 en aval des déversements contenant essentiellement du chrome sous sa forme la plus soluble et stable (Cr⁶⁺). Les auteurs ont entrepris l'étude quantitative et qualitative des communautés macrobenthiques le long du cours du torrent. Le groupe zoologique le plus représenté est celui des Insectes : Plécoptères, Ephéméroptères, Diptères, Coléoptères, Trichoptères. On peut partager le cours du torrent en deux portions : l'une supérieure (stations 1 et 2) pratiquement non contaminée, où la communauté benthique se compose essentiellement de Plécoptères, Ephéméroptères, Diptères et Coléoptères avec de nombreuses espèces parmi les plus exigeantes en ce qui concerne la qualité des eaux, et l'autre inférieure (stations 3, 4, et 5) en aval des déversements et où on observe progressivement la disparition des populations stables. Ces conclusions sont confirmées par les résultats d'une analyse des groupements hiérarchiques des stations durant les 11 mois, conduite à partir des variables physico-chimiques de l'eau et de la densité des différents taxa, après standardisation des données. Pendant les périodes favorables on assiste, à la station 3, et moins encore à la station 4, à des tentatives d'installation d'espèces moins exigeantes (*Baëtis rhodani* et *Limnius volkmari*, par ex.). Cette recherche sur le Grua pourra fournir des données utiles pour une comparaison, puisqu'elle a eu lieu antérieurement à l'entrée en vigueur de la loi 319 pour la sauvegarde du patrimoine hydrique.

BENTHOS
ACQUATIC INSECTS
STREAM
CHROMIUM

ABSTRACT. – The Grua river (13 km long) is one of the tributaries of the Agogna stream (Novara, Italy). Halfway down its course it receives waste waters coming from a big industrial center, chiefly composed of galvanic industries specialized in Chromium plating. Five stations were selected : two above and three below the outflow site which mainly contain Chromium in its most stable and soluble form (Cr⁶⁺). The authors studied the macrobenthic communities along the stream both from the quantitative and qualitative point of view. The mostly represented zoological group is Insects : Plecoptera, Ephemeroptera, Trichoptera, Diptera and Coleoptera. It is possible to divide the river course into two parts : the upper one (station 1 and 2), virtually unpolluted, whose benthonic community is essentially composed of Plecoptera, Ephemeroptera, Diptera and Coleoptera with numerous species even among those which demand a good water quality; and the lower part (station

3, 4 and 5), downstream of the sewers where a progressive disappearance of stable populations can be noticed. A cluster analysis carried out on physical, chemical and biological variables gives support to this statement. More tolerant species attempt to colonise station 3 and, to a lesser extent, station 4 also, in favourable situations. The research on Grua will be able to provide useful data for a comparison, since it was carried out before the Law 319 (freshwater communities protection) came into effect.

1. INTRODUCTION

Le torrent Grua prend naissance sous le nom de rio de la Grova sur les pentes du mont Zuccaro, à environ 850 m d'altitude, et se jette dans l'Agogna près de Borgomanero (prov. Novare) à 308 m au-dessus du niveau de la mer après un parcours d'environ 13 km, avec une pente moyenne de 4 %.

La figure 1 indique la position du Grua par rapport aux centres habités de la zone, le lac d'Orta, le torrent Agogna et les stations de prélèvement.

La source et le premier tronçon se trouvent dans une zone caractérisée, du point de vue géologique, par des micaschistes à muscovites et biotites qui deviennent des gneiss de différentes variétés plus en aval. Sur une bonne partie de son parcours le torrent marque la limite entre les moraines du lac d'Orta et des zones à gneiss; plus en aval il traverse des terrains alluviaux jusqu'à l'agglomération de Borgomanero.

De nombreuses industries de galvanoplastie sont implantées à l'extrême périphérie de Pugno; on y effectue le chromage de groupes de robinetterie.

La pollution du torrent est provoquée par les décharges de ces petites et moyennes industries contenant surtout du chrome et qui ont lieu périodiquement. Etant donné le nombre important des installations industrielles concentrées dans une zone très limitée, ces apports sont parfois perceptibles à l'œil en raison de rapides variations de couleur de l'eau.

Cette recherche a pour but d'étudier les variations de la biocénose en fonction de ces déversements. Elle a été effectuée avant l'entrée en vigueur de la Loi n° 319 du 10 mai 1976 qui régleme les versements industriels, et les prélèvements ont été exécutés en vue d'établir une comparaison entre la situation telle qu'elle se présentait avant l'intervention de la législation et les éventuels résultats positifs constatés à la suite de la mise en place d'installations d'épuration appropriées par les industries de galvanoplastie.

2. STATIONS DE PRÉLÈVEMENT, MATÉRIEL ET MÉTHODES

Afin de pouvoir évaluer les variations des populations benthiques, on a fixé 5 stations sur tout le parcours du torrent (Fig. 1).

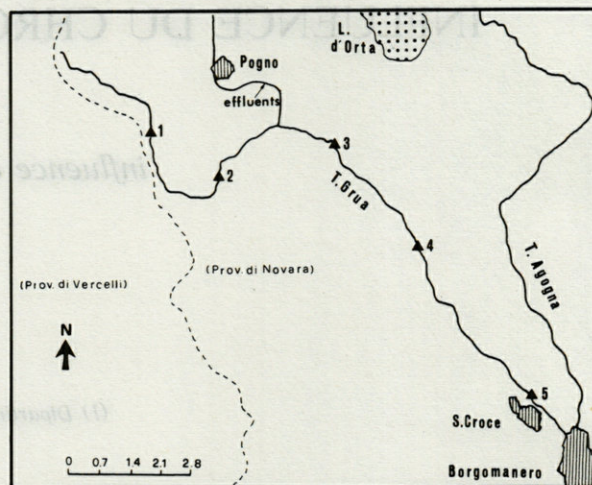


Fig. 1. - Situation géographique du torrent Grua.
Geographic location of Grua stream.

Les mesures de la vitesse du courant, de la largeur du lit et de la profondeur maximum se rapportent à la période d'étiage de l'hiver.

Station 1 : environ à 2 km de la source; le cours d'eau a l'aspect d'un ruisseau qui coule encaissé entre une paroi abrupte couverte d'une abondante végétation d'arbres et d'arbustes et un pré légèrement en pente, avec des arbres éparpillés et de nombreuses fougères. La vitesse du courant n'est pas élevée (environ 0,5 m/s), la largeur du lit est de 2,5 m et sa profondeur maximum 21 cm. Le fond, toujours riche en débris végétaux est très varié : grosses pierres, cailloux, peu de sable.

Station 2 : environ à 3,5 km de la source; aspect typique d'un torrent préalpin, roche nue d'un côté et pré à forte pente de l'autre. Vitesse du courant : 0,7 m/s; largeur du lit : 4,5 m, profondeur maximum : 45 cm. Le fond est formé de gros cailloux et de roches qui émergent en formant de petits rapides.

Station 3 : environ à 1 km après le centre habité de Pugno; le torrent coule encaissé dans la vallée parmi une abondante végétation. Vitesse du courant, 1,2 m/s, largeur du lit : 6 m, profondeur maximum : 45 cm. Sur le fond on trouve de gros cailloux et des pierres.

Station 4 : environ à la moitié du cours du torrent, en amont d'une petite digue formée par de gros blocs de pierres. Il coule lentement en terrain plat; une végétation de *Robinia pseudacacia* pousse sur ses bords; largeur de son lit : 6,2 m, profondeur maximum : 40 cm. Fond de sable mélangé à de petites pierres.

Station 5 : aux environs de l'agglomération de S. Croce à presque 1 km de distance du point où le Grua se jette dans l'Agogna à Borgomanero. Le cours d'eau est canalisé dans un lit artificiel étroit (4,5 m) avec de hautes berges. Il coule à travers des champs cultivés de céréales et où se trouvent quelques habitations éparses. Vitesse du courant : 0,8 m/s, profondeur maximum : 35 cm.

Les échantillonnages, commencés en février 1977, ont été effectués périodiquement tous les mois jusqu'en janvier 1978 (prélèvement de septembre annulé à cause des mauvaises conditions atmosphériques). On a relevé les caractéristiques suivantes de l'eau : température, O₂

dissous et degré de saturation, pH, conductivité, dureté, alcalinité et D.C.O., selon les techniques préconisées par « Metodi Analitici per le acque » (I.R.S.A., 1972). Le chrome hexavalent dissous a été déterminé au moyen de la spectrophotométrie par la méthode au diphenylcarbazide (A.P.H.A., 1976).

Les valeurs du tableau I se rapportent à la forme hexavalente du chrome, celle que l'on considère généralement comme la plus toxique et qui est de beaucoup la plus abondante dans les émissions qui concernent le torrent. Le benthos a été prélevé, avec un filet modèle Surber (14 mailles par cm) qui permettait de couvrir une surface de prélèvement de 1 m².

Tabl. I. - Caractéristiques de l'eau aux 5 stations.
Water characteristics at the five stations.

Mois	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	J	
Température Eau °C	1	4	10	9	11	11	12	13	-	11	9	4	1
	2	4	10	10	11	12	14	13	-	10	9	2	0
	3	6	10	10	12	13	14	14	-	11	9	2	0
	4	5	11	11	13	11	16	14	-	11	10	4	1
	5	5	11	11	15	14	19	15	-	12	10	4	2
O ₂ dissous mg/l	1	12	11	11	11	11	10,7	10	-	10	11	13	13
	2	13	12	11	11	11	10,8	11	-	11	11	13	14
	3	11	12	11	11	11	10,3	10	-	11	11	13	14
	4	12	13	11	11	11	6,3	10	-	10	10	11	13
	5	12	13	11	10	10,1	9,3	9	-	10	7	12	12
% de saturation	1	95	101	99	101	97	100	96	-	96	94	100	92
	2	97	107	100	103	99	105	101	-	96	97	98	97
	3	88	104	100	102	98	99	98	-	102	94	91	98
	4	94	105	99	101	98	64	93	-	91	94	84	95
	5	98	114	100	105	98	102	95	-	93	67	92	88
pH	1	7,0	6,9	7,0	6,9	6,7	7,2	7,1	-	7,7	7,6	7,5	7,5
	2	7,3	7,1	6,7	7,0	7,0	7,1	7,2	-	7,8	7,9	7,9	7,4
	3	7,2	6,0	6,8	7,4	7,0	7,2	7,2	-	7,8	7,7	7,1	7,3
	4	5,6	6,8	6,5	6,8	6,5	5,6	6,9	-	6,8	7,3	7,2	7,2
	5	6,0	7,0	6,7	6,8	7,0	7,3	7,0	-	7,2	7,2	7,5	7,2
Conductivité µS/cm (20°C)	1	16	30	43	17	14	14	14	-	10	15	12	11
	2	23	23	54	20	20	20	16	-	16	18	16	16
	3	29	60	63	24	23	40	20	-	27	40	23	25
	4	33	43	82	30	30	165	27	-	34	43	40	24
	5	43	43	105	83	67	100	74	-	57	190	49	74
Dureté Mg/l CaCO ₃	1	8	8	5	7	9	6	5	-	5	7	6	5
	2	8	9	6	8	10	9	7	-	7	7	8	8
	3	21	14	7	8	12	18	9	-	10	8	9	10
	4	10	16	11	11	15	40	13	-	11	11	11	12
	5	14	17	14	18	19	22	25	-	18	29	15	20
Alcalinité mg/m CaCO ₃	1	7	8	5	6	7	6	5	-	4	6	6	4
	2	8	9	6	7	9	8	7	-	6	7	7	7
	3	13	7	6	7	10	15	8	-	8	8	7	7
	4	9	8	9	9	12	30	9	-	8	9	7	8
	5	12	12	10	17	15	17	15	-	13	29	13	20
D.C.O. mg/l O ₂	1	0	0	4	0	0	8	2	-	0	0	0	0
	2	0	0	2	0	0	8	2	-	0	0	0	0
	3	0	4	4	0	0	4	2	-	0	0	4	0
	4	0	4	4	0	4	16	2	-	0	4	8	8
	5	0	4	4	0	10	16	10	-	4	20	8	40
Cr ⁶⁺ dissous µg/l	1	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0
	2	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0
	3	480	2095	83	165	197	66	98	-	60	396	102	77
	4	135	740	67	127	215	84	86	-	45	85	60	95
	5	194	964	75	382	98	45	70	-	25	95	94	60

3. CONSIDÉRATIONS SUR LES RÉSULTATS

3.1. Analyses physico-chimiques (Tabl. I)

Température : les valeurs enregistrées (généralement plus basses aux stations 1 et 2, plus élevées à la 5) sont normales pour un cours d'eau préalpin et ne dénotent pas de variations éventuellement dues aux déversements.

Oxygène dissous et degré de saturation : les valeurs des taux de saturation sont celles qui caractérisent un torrent subalpin et atteignent souvent presque 100 %. Les valeurs, relativement plus basses, enregistrées aux stations 4 en juillet (64 %) et 5 en novembre (67 %) sont dues au ralentissement considérable du courant qui coïncide avec les périodes de l'étiage estival et hivernal.

pH : selon les valeurs enregistrées (presque toujours autour de la neutralité), il semble que les déversements ne provoquent aucune modification du pH du Grua; ceci est dû probablement à leur fréquence irrégulière qui permet une bonne action-tampon de la part des eaux qui proviennent des zones non contaminées.

Conductivité : aux stations 1 et 2, elle reste constamment à des niveaux très bas, caractéristiques des torrents qui coulent dans des substrats non calcaires. Les valeurs enregistrées en aval sont plus élevées, mais normales en raison de la nature de la zone considérée.

Dureté et alcalinité : les valeurs toujours très basses des stations 1 et 2 tendent progressivement à augmenter, à cause des modifications du substrat géologique traversé. Les maximums de 40 et 30 mg/l de CaCO₃, enregistrés en juillet à la station 4, pourraient être la conséquence d'un facteur ayant modifié certaines caractéristiques des eaux, qui n'a pas été relevé.

D.C.O. : les mesures effectuées ont toujours permis d'enregistrer des valeurs très basses aux stations 1, 2, 3 : de 0 à 8 mg/l de O₂ consommé.

Des valeurs plus élevées en juillet, novembre et janvier, aux stations 4 et 5, peuvent s'expliquer par le ralentissement du courant, qui durant les basses eaux d'été et d'hiver, provoque une accumulation de matière organique dans le peu d'eau qui reste. A ce propos il faut tenir compte du fait que la portion de terrain plat, traversée par le torrent le long de son cours moyen et terminal (stations 4 et 5), est cultivée intensément et que dans ces zones, on ne peut exclure l'éventualité de décharges irrégulières de résidus organiques d'origine agricole.

Chrome hexavalent et total dissous : aux stations 3, 4 et 5 le chrome est toujours présent en quantité dosable, tandis que dans les eaux non contaminées, on ne devrait pas en trouver selon la méthode adoptée. La forme hexavalente est prise en considération parce qu'elle est la plus stable en solution aqueuse, la plus nocive pour les

organismes vivants, et de beaucoup la plus abondante par rapport aux autres formes contenues dans les eaux du Grua (Tabl. II).

Tabl. II. - Cr⁶⁺ et Cr total à la station 3.
Cr⁶⁺ and total Cr at station 3.

Mois	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	J
Cr tot. µg/l	600	2350	165	190	300	140	155	-	110	500	215	100
Cr ⁶⁺ µg/l	480	2095	83	165	197	66	98	-	60	396	102	77

La concentration maximum de ce métal a été relevée en mars, station 3, avec 2,090 mg/l de Cr⁶⁺ et 2,350 mg/l de Cr total. Ces valeurs se détachent nettement de celles des autres mois et doivent être attribuées à une émission massive en cours au moment du prélèvement. Les résultats obtenus mettent nettement en évidence l'irrégularité des émissions de chrome; la pollution atteint les valeurs plus élevées en mars dans toutes les stations intéressées par ces déversements, en mai-juin, et en novembre, à la station 3. De toutes façons, les concentrations relevées atteignent toujours un niveau tel qu'il modifie le milieu ambiant considéré. Pour la comparaison des données concernant la concentration du chrome, dans les 3 stations en aval des industries, il faut tenir compte du fait que, par la nature des décharges et par la méthodologie des prélèvements, il arrive parfois qu'un déversement soit mis en évidence dans une station et non dans les autres : on a une correspondance exacte des pics de concentration uniquement en mars.

Puisque les émissions polluées ne proviennent que de Pogno, l'augmentation de la concentration de Cr⁶⁺ d'amont en aval peut s'expliquer par une dérive d'une bouffée de pollution provenant de cette région.

3.2. Analyse biologique

Les Insectes ont une abondance prééminente dans le macrobenthos du Grua, aussi bien par le nombre d'espèces que par le nombre d'individus; c'est pourquoi nous ne considérons que ce groupe.

Les Insectes sont représentés par des Plécoptères, Ephéméroptères, Diptères à l'état larvaire, et par des larves et des adultes de Coléoptères. Certains groupes biologiques y sont régulièrement présents : les Turbellariés et les Annélides Oligochètes, tandis qu'on y a trouvé occasionnellement des exemplaires d'Acariens et de Mollusques Gastéropodes, et de temps en temps, des larves de Névroptères et d'Odonates.

Plécoptères

Si d'une part le groupe dans son ensemble est considéré comme étant le plus exigeant parmi les Insectes aquatiques, tout au moins en ce qui concerne l'oxygène dissous (Aubert, 1959; Marchetti, Melone et Cotta Ramusino, 1967; Hynes, 1970; etc.), d'autre part, les

besoins de chaque espèce en particulier sont encore peu connus : ceci est dû en partie aux difficultés de classification des larves.

Aubert (1959) lui-même admet cette difficulté spécialement pour les genres *Nemoura*, *Amphinemura* et *Leuctra*.

Les espèces suivantes ont été récoltées dans le Grua :

Protonemura sp.
Amphinemura sp.
Nemoura mortoni Ris
Nemoura sp.
Leuctra sp.
Isoperla rivulorum Pictet
Dictyogenus fontium Ris
Perla marginata Panzer
Chloroperla tripunctata Scopoli

Le tableau IIIA indique le nombre total d'individus capturés par m² dans les 5 stations et en cours d'année. Ces résultats mettent clairement en évidence que dans les stations 3, 4 et 5, les conditions du milieu ne permettent pas la vie de ces larves d'Insectes.

L'observation des données quantitatives résumées ci-dessus, fait apparaître, pour presque toutes les espèces un plus grand épanouissement de la population à la station 1 ou 2 (probablement à cause de la préférence d'un genre de substrat par rapport à l'autre, ou encore parce que le courant est plus ou moins rapide), mais, aucune espèce n'a pu coloniser de façon stable les portions de torrent polluées. Le nombre total des larves de Plécoptères trouvé en cours d'année à la station 1 est presque le même que celui de la station 2 (1330 contre 1453), tandis que la somme des totaux aux stations 3, 4 et 5 n'arrive même pas au 1/4 du nombre de larves recueillies dans une seule des deux premières stations.

Par ailleurs, le nombre d'individus des zones polluées diminue d'amont en aval et dépend étroitement de l'importance de la population qui se trouve dans les hautes zones non contaminées.

Ephéméroptères (Tabl. III B)

Les espèces recueillies dans les échantillons de benthos sont :

Epeorus torrentium Eaton
Rhitrogena semicolorata Curtis
Ecdyonurus helveticus Eaton
Heptagenia sp.
Habrophlebia umbratilis Eaton
Baetis rhodani Pictet
Baetis gemellus Eaton

Les larves d'Ephéméroptères, très fréquentes dans le Grua aux stations 1 et 2 ne sont représentées que par quelques espèces en aval des déversements.

Dans la zone polluée on remarque l'absence totale d'*Epeorus torrentium* et de *Rhitrogena semicolorata*, espèces très exigeantes pour la qualité des eaux (Marchetti, Melone et Cotta Ramusino, 1967; Balduzzi et coll., 1976). La présence, dans des eaux qui reçoivent des

déversements, d'*Habrophlebia umbratilis* et *Ecdyonurus helveticus* se limite à peu d'exemplaires retrouvés de temps à autres. A ce propos nous devons signaler qu'on trouve sur tout le parcours des torrents de cette même zone (mais non pollués et présentant les mêmes caractéristiques hydrologiques et géomorphologiques) de nombreuses populations de Plécoptères et d'Ephéméroptères plates (Bielli et Fornara, 1983).

Coléoptères (Tabl. III C)

On trouve les espèces suivantes :

Elmis maugetii Latr.
Esolus angustatus Ph. Müller
Oulimnius tuberculatus Ph. Müller
Limnius opacus Ph. Müller
Limnius volckmari Panzer
Riolus cupreus Ph. Müller
Hydraena (Haenydra) heterogyna
 Bedel (var. *italica*)
Hydraena sp.
Scirtes hemisphaericus L.
Helodes sp.
Dytiscus sp.

Pour ce groupe on peut affirmer que certaines espèces telles que *Hydraena heterogyna*, *Esolus angustatus*, *Limnius opacus* et *Limnius volckmari* sont bien représentées dans ces eaux, tandis que les autres espèces recueillies doivent être considérées comme rares dans le Grua.

Toutefois, tandis qu'*Hydraena heterogyna* et *Limnius opacus* ne peuvent pas survivre dans la zone polluée, *Esolus angustatus*, et encore plus *Limnius volckmari*, font preuve d'une certaine résistance, car on peut les trouver aussi dans les stations à l'aval des déversements.

Il faut cependant rappeler que les Elmidae sont particulièrement liés à l'oxygène dissous (Olimi, 1976) présent en bonne quantité dans le Grua, même dans la zone polluée par le chrome, et que dans les populations d'adultes il existe des individus « macroptères » qui ont la capacité, dans certains cas, de sortir de l'eau et de voler vers des biotopes plus favorables.

Diptères

Les échantillons biologiques ont permis de mettre en évidence une quantité considérable de larves de Diptères appartenant aux familles des Rhagionidae, Simuliidae, Tipulidae et Chironomidae.

La famille représentée par le plus grand nombre d'individus et d'espèces est celle des Chironomidae (Tabl. III D). Les Chironomides sont la seule famille ayant une présence significative même dans les trois stations aval polluées par le chrome. Voici la liste des espèces trouvées :

Diamesa permacer (Wakl.)
Diamesa thienemanni K.
Brillia modesta (Mg.)
Brillia longifurca K.

Tabl. III. - Distribution : A, des Plécoptères, B, des Ephéméroptères, C, des Coléoptères, D, des Chironomides, dans le temps et dans l'espace : valeurs totales par mois et par station. La dernière colonne indique le total général.

Time and space distribution of : A, Plecoptera, B, Ephemeroptera, C, Coleoptera, D, Chironomidae : total values per month and station. The last column shows the overall totals.

	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	J	1	2	3	4	5	S
A																		
<i>Protonemura</i> sp.	3	9	8	223	218	338	84	-	5	18	13	9	222	659	46	1	0	928
<i>Amphinemura</i> sp.	10	18	2	0	0	0	0	-	0	4	3	25	34	26	2	0	0	62
<i>Nemoura mortoni</i>	2	0	0	0	0	0	0	-	5	20	12	21	33	24	2	1	0	60
<i>Nemoura</i> sp.	0	0	1	5	3	5	4	-	0	0	4	6	15	7	3	3	0	28
<i>Leuctra</i> sp.	23	9	20	222	156	285	198	-	101	103	212	186	960	529	14	12	0	1515
<i>Isoptera rivulorum</i>	78	20	0	8	0	0	1	-	7	21	39	40	152	61	-	1	0	214
<i>Perla marginata</i>	6	7	4	10	0	1	2	-	1	0	4	4	4	34	1	-	0	39
<i>Chloroperla tripunctata</i>	10	5	2	5	0	0	0	-	0	0	0	0	10	11	1	-	0	22
<i>Dicytogenus fontium</i>	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	2	-	2	-	-	0	2
B																		
<i>Epeorus torrentium</i>	3	8	1	0	1	0	1	-	39	29	40	45	75	92	0	0	0	167
<i>Rhitrogena semicolorata</i>	11	13	2	4	0	0	1	-	16	52	38	37	115	59	0	0	0	172
<i>Ecdyonurus helveticus</i>	14	6	0	13	5	6	25	-	55	91	76	137	326	59	11	2	0	398
<i>Heptagenia</i> sp.	0	3	0	0	0	0	0	-	0	2	3	0	8	0	0	0	0	8
<i>Habrophlebia umbratilis</i>	31	13	1	0	0	0	8	-	22	41	47	72	163	70	2	0	0	235
<i>Baëtis rhodani</i>	27	10	3	49	1007	74	87	-	15	39	75	105	219	876	311	63	22	1491
<i>Baëtis gemellus</i>	0	19	0	199	366	450	230	-	109	98	121	314	778	1037	66	16	10	1907
C																		
<i>Elmis maugetii</i> L	2	5	0	0	2	0	3	-	1	4	1	0	6	9	2	1	0	18
A	0	2	0	0	1	1	0	-	1	0	0	0	4	1	-	-	-	5
<i>Esolus angustatus</i> L	52	40	12	97	12	1	1	-	11	24	26	16	58	216	6	12	1	293
A	3	20	7	53	35	1	3	-	6	5	2	1	17	109	5	4	1	136
<i>Limnius opacus</i> L	11	0	2	8	1	2	1	-	9	11	11	5	22	37	1	1	0	63
A	2	4	0	3	5	6	1	-	5	6	6	0	15	21	1	1	0	38
<i>Linnius volckmari</i> L	204	97	15	51	27	37	13	-	54	128	126	143	386	405	39	51	14	895
A	43	41	10	35	39	65	26	-	57	64	26	26	216	178	21	12	5	432
<i>Riohus cupreus</i> A	0	0	1	1	1	0	0	-	0	2	0	0	1	3	1	0	0	5
<i>Hydraena heterogyna</i> A	1	21	3	12	13	26	19	-	14	23	9	3	66	75	0	3	2	146
<i>Hydraena</i> sp. A	0	6	0	0	6	14	3	-	0	5	1	0	5	29	1	0	0	35
<i>Helodes</i> sp. L	1	0	0	4	1	0	0	-	1	1	4	3	12	3	0	0	0	15
<i>Scirtes hemisphaerius</i> L	0	0	0	5	0	0	0	-	0	0	0	0	5	0	0	0	0	5
D																		
<i>Diamesa permacer</i>	0	7	0	4	1	0	0	-	0	0	4	4	0	5	7	8	0	20
<i>Diamesa thienemanni</i>	0	79	19	76	2	0	0	-	0	0	0	0	11	131	13	19	2	176
<i>Brillia modesta</i>	0	0	2	54	81	190	79	-	17	45	56	50	170	209	46	91	58	574
<i>Brillia longifurca</i>	0	0	0	0	3	0	0	-	1	0	1	1	10	1	0	2	3	16
<i>Chaetocladius</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	4	2	1	2	1	2	0	6
<i>Paratrissocladius</i> sp.	0	0	0	0	0	0	5	-	0	0	0	0	5	0	0	0	0	5
<i>Tvetenia calvescens</i>	0	0	1	0	11	64	37	-	40	224	156	24	118	413	13	5	8	557
<i>Euorthocladius rivicola</i>	0	18	7	9	20	0	0	-	0	1	2	5	20	11	9	16	6	62
<i>Euorthocladius frigidus</i>	0	0	8	3	8	0	0	-	0	0	0	6	4	5	8	8	0	25
<i>Orthocladius excavatus</i>	0	44	20	2	3	0	0	-	0	0	0	1	0	44	11	5	10	70
<i>Orthocladius saxicola</i>	0	0	4	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	2	2	4
<i>Cricotopus bicinctus</i>	0	0	0	0	8	0	0	-	2	0	0	0	0	0	0	2	8	10
<i>Isocladius sylvestris</i>	0	0	0	2	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2
<i>Psectrocladius</i> sp.	0	0	0	2	0	0	1	-	0	0	0	0	0	0	0	0	3	3
<i>Rheocricotopus effusus</i>	0	1	0	2	1	3	2	-	9	12	0	0	0	2	5	9	14	30
<i>Polypedilum laetum</i>	1	0	3	0	0	1	7	-	0	0	1	0	3	0	0	3	7	13
<i>Micropsectra atrofasciata</i>	0	0	5	0	0	0	0	-	0	0	2	0	2	2	0	3	0	7
<i>Conchapelopia</i> sp.	0	0	4	33	47	67	27	-	2	2	9	24	41	83	28	50	13	215

Chaetocladius sp.
Paratrissocladius sp.
Tvetenia calvescens (Edw.)
Euorthocladius rivicola (K.)
Euorthocladius frigidus (Zett.)
Orthocladius excavatus Brund.
Orthocladius saxicola (K.)

Cricotopus bicinctus (Mg.)
Isocladius sylvestris (Fabr.)
Psectrocladius sp.
Rheocricotopus effusus (Walk.)
Polypedilum laetum (Mg.)
Micropsectra atrofasciata K.
Conchapelopia sp.

4. ANALYSE DES DONNEES ET RÉSULTATS

Les 9 variables physico-chimiques (température, oxygène dissous, % de saturation d'oxygène, pH, conductivité, alcalinité, dureté, D.C.O., Cr⁶⁺) et les variables biologiques (taxa) pour lesquelles on disposait de l'abondance/m², c'est-à-dire 7 espèces de Plécoptères, 7 d'Ephéméroptères, 7 de Coléoptères et 18 de Chrironomides, ont été utilisées ensemble dans une analyse des groupements hiérarchiques, dans le but de mettre en évidence des groupes de prélèvement homogènes.

55 prélèvements correspondent aux 5 stations durant les 11 mois d'échantillonnage.

Les données physico-chimiques ont été standardisées, ainsi que les données biologiques après transformation en log (x + 1). On a calculé les distances euclidiennes (Wishart, 1978) entre tous les couples de stations, puis pratiqué une analyse des groupements hiérarchiques selon la méthode de Ward (1963), qui donne des groupements par fusion de points isolés ou groupements précédents; la fusion se fait pour les groupements dont l'union détermine le plus petit accroissement de la somme des carrés de l'erreur (error sum of squares).

Les données ont été élaborées à l'aide de l'ordinateur UNIVAC 1100/80 du CILEA. On a utilisé la biblio-

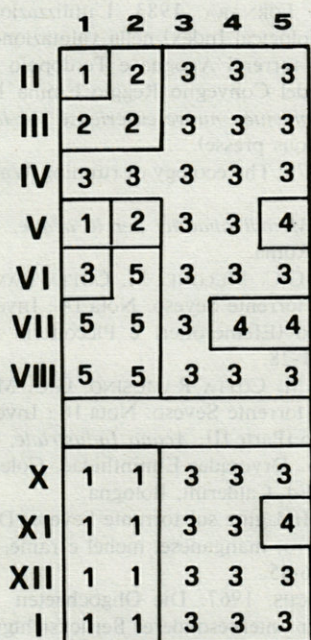


Fig. 2. - Résultats de l'analyse des groupements. Les numéros en haut indiquent les stations, les chiffres romains à gauche les mois; les nombres à l'intérieur du rectangle indiquent à quel groupement se rapporte un prélèvement.

Results of the cluster analysis. The numbers at the top show the stations, the Roman numerals on the left the months; the numbers within the rectangle show to what cluster a certain sample is referred.

Tabl. IV. - Valeurs moyennes des variables physico-chimiques et des logarithmes de l'abondance des principaux taxa dans les 5 groupements.

Average values of physico-chemical variables and average abundances after logarithmic transformation in the 5 clusters.

Groupement	1	2	5	4	3
Température °C	6	9	13	15	9
Conductivité µS/cm	15	24	17	135	43
D.C.O. mg/l O ₂	0	0	4	13	4
Chrome 6+ µg/l	0	0	0	151	162
Plecoptera					
<i>Isoperla</i> sp.	1.10	0.54	0.06	0.00	0.009
<i>Chloroperla</i> sp.	.11	.60	.0	.0	.03
<i>Nemoura</i> sp.	.80	.0	.34	.0	.08
<i>Protonemura</i> sp.	.83	.87	1.90	.0	.22
Ephemeroptera					
<i>E. helveticus</i>	1.40	.46	.68	.0	.10
<i>R. semicolorata</i>	1.10	.64	.06	.0	.015
<i>E. torrentium</i>	1.00	.31	.12	.0	.009
<i>H. umbratilis</i>	1.10	.75	.23	.0	.03
<i>B. gemellus</i>	1.60	.63	2.10	.07	.38
Coleoptera					
<i>E. tuberculatus</i>	.33	.0	.0	.0	.009
<i>E. maugetii</i>	.56	.40	.20	.0	.03
<i>E. angustatus</i>	.89	1.65	.60	.0	.29
<i>H. italica</i>	.11	.27	.50	.0	.009
Diptera					
<i>D. thienemanni</i>	.0	1.13	.0	.0	.20
<i>C. bicinctus</i>	.0	.0	.0	.24	.0
<i>C. sylvestris</i>	.0	.0	.0	.12	.0

thèque de programmes de la librairie Clustan, selon Wishart (1978). Le programme donne des groupes de stations homogènes; il indique aussi les taxa particulièrement homogènes à l'intérieur d'un groupement et ceux qui présentent une moyenne à l'intérieur du groupement significativement différent de celui de la population entière; par la suite nous considérerons « sur-représenté » un taxon avec une moyenne de groupement supérieure à celle de la population totale, « sous-représenté » un taxon avec une moyenne significativement inférieure.

Les résultats de l'analyse sont résumés dans le schéma de la figure 2: les 5 colonnes représentent les 5 stations, tandis que les 11 lignes correspondent aux 11 dates d'échantillonnage.

Pour une valeur de distance euclidienne de 5,342 il se forme 5 groupements, dont nous analysons ci-dessous la signification. Les groupements indiqués sur la figure avec les numéros 1-2-5 comprennent des observations provenant exclusivement des 2 stations amont (non polluées par le chrome). Les groupements 3 et 4 comprennent par contre toutes les observations des trois stations aval, ainsi que les 2 stations amont du mois d'avril.

Sur le tableau IV, on remarque que certaines espèces de Plécoptères et/ou d'Ephéméroptères et de Coléoptè-

res peuvent caractériser les groupements amont, tandis que seuls les Chironomides peuvent caractériser ceux d'aval.

Les 3 groupements 1-2-5 peuvent être respectivement considérés comme hivernal, de printemps et d'été. Le groupement 3 peut être interprété comme le regroupement de prélèvements caractérisés par une extrême pauvreté d'espèces; en général ceci est lié à la distribution de la faune probablement déterminée par les concentrations élevées de chrome, même si en avril et septembre la pauvreté des espèces est liée aux effets destructifs des crues du torrent.

Dans le groupement 4 la température, la DCO et la dureté plus élevée semblent au contraire permettre une prolifération de certaines espèces de Chironomides, malgré la présence de concentrations élevées de chrome.

5. CONCLUSIONS

Nous pouvons conclure d'après les résultats physico-chimiques que, parmi tous les paramètres examinés, il n'y a que le chrome qui influe d'une façon défavorable sur la qualité de l'eau; en effet la DCO et l'oxygène dissous permettent d'exclure une pollution organique, tandis que la conductivité, le pH, la dureté et l'alcalinité se maintiennent en général à des niveaux en rapport avec la géologie des terrains traversés et avec les variations des saisons (sauf le cas représenté par les stations du groupement 4).

Ce métal est toujours présent en quantité non compatible avec une situation naturelle et il compromet la possibilité d'utiliser ces eaux à de nombreuses fins (voir Tosi, 1965). En ce qui concerne l'analyse biologique, il faut signaler que les crues d'avril et de septembre ont eu un effet négatif sur le développement de toutes les populations benthiques (Tabl. III), même si, au cours des mois suivants, les densités enregistrées ont augmenté rapidement jusqu'à rejoindre des niveaux normaux.

Nous avons effectué une analyse des groupements hiérarchiques en introduisant des variables physico-chimiques avec les variables biologiques (abondance des taxa) pour mettre en évidence l'existence de taxa ayant une densité supérieure ou inférieure à la moyenne dans des groupements bien identifiables même pour les différentes concentrations de chrome.

L'examen des fluctuations des organismes benthiques dans l'ensemble des 5 stations révèle nettement une crise profonde des conditions de vie existant dans la zone qui subit les déversements (Tabl. IV): en effet les espèces les plus exigeantes d'Ephéméroptères comme *Epeorus torrentium* et *Rhitrogena semicolorata* et de Coléoptères comme *Limnius opacus* et *Hydraena heterogyna*, ainsi que les Plécoptères, disparaissent totalement.

Pour d'autres espèces d'Ephéméroptères (*Ecdyonurus helveticus* et *Habrophlebia umbratilis*) et de Coléoptères (*Esolus angustatus* et autres) la présence de très rares

individus aux stations 3, 4, 5 s'explique par le phénomène d'entraînement provoqué par le courant. Au contraire la présence presque constante d'individus appartenant aux espèces *Baetis gemellus* et *Baetis rhodani* parmi les Ephéméroptères, *Limnius volckmari* parmi les Coléoptères et de diverses espèces de Chironomides fait penser à une plus grande résistance de ces animaux benthiques aux conditions défavorables provoquées par le chrome.

La densité de population de ces dernières espèces subit de grandes oscillations en relation avec le régime hydrique du torrent et on a pu remarquer, en concomitance avec les périodes de crues, quelques tentatives d'implantations stables, ensuite annulées par la concentration excessive de l'élément de pollution pendant les périodes de sécheresse majeure.

BIBLIOGRAPHIE

- A.P.H.A. (American Public Health Association), 1976. Standard Methods for the Examination of Water and Wastewater. *Am. Publ. Health Ass. Inc.*, New York.
- AUBERT, J., 1959. Plecoptera Insecta Helvetica. *Pub. Soc. Entomol. Suisse*, Losanna.
- BALDUZZI A., E. GAINO, S. SPANO, 1976. Il sistema Arroscia-Centa (Liguria Occidentale) in relazione al suo popolamento zoobentonico, con maggiori dettagli su Efemerotteri e Plecotteri. *Boll. Mus. Ist. Biol. Univ. Genova*, 44: 25-54.
- BIELLI E. e G. FORNARA, 1983. L'utilizzazione del E.B.I. (Extended Biological Index) nella valutazione della qualità biologica dei torrenti Agogna e Terdoppio e dei loro affluenti. *Atti del Convegno Reggio Emilia 18/2/183: «I Biologi e l'ambiente: nuove esperienze per la sorveglianza ecologica»* (sous presse).
- HYNES, H.B., 1970. The ecology of running Waters. *Liverpool Univ. Press*.
- I.R.S.A., 1972. *Metodi analitici per le acque, vol. I e II. La Pergamena*, Roma.
- MARCHETTI R., G.C. MELONE, M. COTTA RAMUSINO, 1967. Indagine sul torrente Seveso. Nota 14: Inventario del carico biologico (Efemerotteri e Plecotteri). *Acqua Industriale*, 47: 11-28.
- MARCHETTI R., M. COTTA RAMUSINO, G.C. MELONE, 1968. Indagine sul torrente Seveso. Nota 16: Inventario del carico biologico (Parte II); *Acqua Industriale*, 57: 3-28.
- OLMI, M., 1976. Dryopidae-Elminthidae, Coleoptera. *Fauna d'Italia*, 12. Ed. Calderini, Bologna.
- TOSI, C., 1965. Indagine sul torrente Seveso. Determinazione di cromo, ferro, manganese, nichel e rame. *Acqua Industriale*, 40: 36-45.
- VON BODO WACHS, 1967. Die Oligochaeten - Fauna der Fließgewässer unter besonderer Berücksichtigung der Beziehungen zwischen der Tubificiden-Beubelung und dem Substrat. *Arc. Hydrobiol.*, 63 (3): 310-386. Stuttgart.
- WARD, E., 1963. Hierarchical grouping to optimize an objective function. *J. amer. statis. Ass.*, 58: 236-244.
- WISHART, D., 1978. Clustan User Manual. Cluster Analysis Package. Program Library Unit. Rep. n. 47. Edinburg Univ.

MAYR, E. (1978). - « Evolution und die Vielfalt des Lebens » (L'évolution et la multiplicité de la vie). Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York, 275 pp. 12 fig. Prix : 39,80 DM

Si la révolution de Darwin connaît encore une telle apogée de nos jours, c'est largement dû à l'œuvre de Ernst Mayr. Il peut être considéré comme un des grands maîtres de la biologie de l'évolution et comme le chef de file du darwinisme. Il expose et analyse dans ce recueil de publications - déjà parues séparément dans différentes revues - des idées et des concepts élaborés ces dernières décennies dans les domaines de la biologie des populations, de la définition de l'espèce biologique, de la téléonomie, de la programmation génétique et de la position particulière qu'occupe la biologie au sein des sciences naturelles. Elles comptent parmi les meilleures contributions de Mayr à ce sujet et font apparaître une grande faculté d'analyse théorique reposant sur des connaissances scientifiques très riches.

Table des matières : L'évolution des systèmes vivants. - Hasard ou plan : le paradoxe de l'évolution. - Concept typologique contre concept des populations. - Sélection et évolution orientée. - Sélection sexuelle et naturelle. - Différences entre l'évolution cosmique et l'évolution organique. - Modifications de l'environnement et spéciation. - L'essence de la révolution darwiniste. - Darwin et la sélection naturelle. - Cause et effet en biologie. - Téléologie et téléonomie : une nouvelle analyse. - La signification biologique de l'espèce. - Programmes comportementaux et stratégies évolutives.

Tous ces thèmes dépassent largement le cadre de la biologie proprement dite. C'est pourquoi ce livre peut être une source d'inspiration non seulement pour le biologiste et le philosophe, mais aussi pour les représentants de toute autre discipline.

Une traduction en français paraîtrait très souhaitable.

Armin HEYMER

ANALYSES D'OUVRAGES

WIESER, W. (1976). - « Konrad Lorenz und seine Kritiker - Zur Lage der Verhaltensforschung » (Konrad Lorenz et ses critiques - la situation actuelle de l'éthologie). Piper Verlag München, 128 pp. Prix : 10,-DM

Au nom de l'éthologie, on continue à assister à la propagation de théories sur la nature de l'Homme souvent mal fondées et reposant sur des idées préconçues ou des motivations sociologiques. A ces théories, les critiques de l'éthologie opposent des généralisations tout aussi injustifiées, basées encore sur d'autres préjugés. L'auteur se propose de sortir le lecteur de l'impasse de cette polémique stérile. Il essaie de démontrer que les multiples malentendus entre les éthologistes et les partisans de la théorie du milieu sont souvent dus à des catégories de pensées périmées ou des idéologies sclérosées.

Pour bien comprendre les lois du comportement animal et humain qui sont fondées sur l'interaction d'éléments innés et d'expérience acquise, la biologie moderne doit créer un nouveau schéma de pensée qui, selon l'auteur, serait un système cybernétique exprimant les corrélations entre structures dynamiques. Si, en plus, on tient compte du fait que les organismes sont des systèmes ouverts qui se trouvent en interaction constante avec leur milieu, on arrive à définir des modèles de comportement qui se rapprochent davantage de la réalité dans toute sa complexité que les modèles habituels des pulsions. En situant la discussion sur ce nouveau plan conceptuel, l'auteur réussit à casser la vieille dispute entre les éthologistes et leurs critiques. Il reste cependant à noter que le titre promet plus que le texte ne tient, car la discussion se limite pratiquement à l'exemple de l'agression.

Armin HEYMER

MEISSNER, K. (1976). – « Homologieforschung in der Ethologie » (Recherches sur l'homologie en éthologie). VEB Gustav Fischer Verlag Jena, 184 pp., 12 fig., 7 tabl. Prix : 27,90 DM

Etienne Geoffroy de Saint Hilaire et Johann Wolfgang von Goethe se sont déjà approchés, à leur époque, de très près de la définition du concept de l'homologie. La définition scientifique, cependant, est due à Richard Owen (1848) dans son travail sur l'anatomie comparée des Vertébrés, « On the Archetype and Homologies of Vertebrate Skeleton ». Depuis, ce sont surtout Remane (1952), Baerends (1958) et Wickler (1961, 1965) qui se sont penchés sur le problème de l'homologie dans le domaine des sciences naturelles.

L'auteur du présent fascicule expose les bases, les méthodes et les résultats des recherches sur l'homologie en éthologie. Après un aperçu historique visant à démontrer la continuité entre l'éthologie comparée, la théorie de la descendance, la taxonomie et la théorie de l'évolution, l'auteur traite en détail le système conceptuel de l'éthologie; les capacités et caractères distinctifs, y

compris la perception de la 'gestalt', l'éthologie et la génétique. La partie la plus importante est consacrée, bien sûr, aux critères de l'homologie et aux recherches menées à ce sujet dans le cadre des sciences naturelles comparées.

L'auteur s'efforce de traiter les problèmes et les différentes interprétations de façon strictement scientifique, c'est-à-dire sans étiquetage, sans mettre en doute le sérieux de telle ou telle hypothèse, ce qui, distinguant agréablement d'autres auteurs tels que Ranno (1970-1974; 5 publications) ou Löther (1966-1974; 19 publications) qui se sont beaucoup facilité le travail en donnant dans la polémique gratuite. En effet, Ranno (1974, p. 191), en faisant appel aux représentants classiques du marxisme-léninisme, tente de prouver que seul l'Homme possède un comportement tout en niant catégoriquement les résultats de l'éthologie alors que Löther (1970b, p. 743-744) qualifie l'éthologie humaine de pseudo-science.

Il est vrai que l'éthologie humaine telle qu'elle est pratiquée actuellement, est discutable. Encore faudrait-il des apports constructifs pour l'empêcher de s'engager dans une impasse.

Armin HEYMER

Au nom de l'éthologie, on continue à essayer à la propagation de théories sur la nature de l'homme qui sont mal fondées et reposent sur des idées préconçues ou des motivations sociologiques. A ces théories, les critiques de l'éthologie opposent des généralisations tout aussi injustifiées, basées encore sur d'autres préjugés. L'auteur se propose de sortir le lecteur de l'impasse de cette polémique stérile. Il essaie de démontrer que les multiples malentendus entre les éthologues et les partisans de la théorie du milieu sont souvent dus à des catégories de pensées héritées ou des idéologies sé-

Pour bien comprendre les lois du comportement animal et humain qui sont fondées sur l'interaction d'éléments internes et d'expériences acquises, la biologie moderne doit créer un nouveau schéma de pensée qui, selon l'auteur, serait un système cybernétique expliquant les corrélations entre structures dynamiques. Si, en plus, on peut compter du fait que les organismes sont des systèmes ouverts qui se trouvent en interaction constante avec leur milieu, on arrive à définir des modèles de comportement qui se rapprochent davantage de la réalité dans toute sa complexité que les modèles habituels des positions. En suivant la discussion sur ce nouveau plan conceptuel, l'auteur réussit à casser la vitre de glace entre les éthologues et leurs critiques. Il restera à poursuivre les discussions et les échanges de vues.

Si la révolution de Darwin connaît encore les mêmes succès de nos jours, c'est justement dû à l'œuvre de Ernst Mayr. Il peut être considéré comme un des grands auteurs de la biologie de l'évolution et comme le chef de file du darwinisme. Il expose et analyse dans ce recueil de publications – déjà parues séparément dans différents revues – des idées et des concepts élaborés ces dernières décennies dans les domaines de la biologie des populations, de la définition de l'espèce biologique, de la téléonomie, de la programmation génétique et de la position particulière qu'occupe la biologie au sein des sciences naturelles. Elles comptent parmi les meilleures contributions de Mayr à ce sujet et font apparaître une grande facilité d'analyse théorique reposant sur des connaissances scientifiques très riches.

Table des matières : L'évolution des systèmes vivants. – Hazard ou plan : le paradoxe de l'évolution. – Concept typologique contre concept des populations. – Sélection et évolution orientée. – Sélection sexuelle et naturelle. – Différences entre l'évolution humaine et l'évolution organique. – Modifications de l'environnement et spéciation. – L'essence de la révolution darwinienne. – Darwin et la sélection naturelle. – Cause et effet en biologie. – Téléologie et téléonomie : une nouvelle analyse. – La signification biologique de l'espèce. – Programmes comportementaux et stratégies évolutives.

Directeur gérant de la publication : J. SOYER

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

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

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

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, 1983, 33 (1)

SOMMAIRE – SUMMARY

Evolution des Ascidiés Didemnidae. I. Cas des espèces françaises. <i>Evolution of the Didemnid Ascidians. I. The species of the french coasts.</i>	Françoise LAFARGUE	1
Etude somatométrique de la composition corporelle du barbeau (<i>B. Barbus sclateri</i> Gthr.). Barrage de la Conception (Malaga). <i>A morpho- and biometrical study of barbel (B. barbus sclateri Gthr.) from the Concepcion reservoir (Malaga, Spain).</i>	J. LUCENA, M.C. FUENTES et J.M. RODRIGUEZ MUNOZ	17
Ecologie des Uropodides édaphiques (Arachnides : Parasitifformes) de trois écosystèmes forestiers. 5. Affinités interspécifiques, diversité, structure écologique et quantitative des peuplements. <i>Soil Uropodid mites ecology (Arachnides : Parasitifformes) in three forest ecosystems. 5. Interspecific relations, diversity, ecological and community structures.</i>	Françoise ATHIAS-BINCHE	25
<i>Hippolyte leptometrae</i> en mer Catalane (Crustacea, Caridea). <i>Occurrence of Hippolyte leptometrae (Crustacea, Caridea) in Catalan sea.</i>	Pierre NOËL	37
Premières observations de la larve planctonique récoltée en haute mer d'un représentant des Paraonidae (Annelide Polychète). <i>First observations on the planktonic larva, found in off-shore waters, of a representative of the Paraonidae (Annelida, Polychaeta).</i>	Michel BHAUD	41
Le comportement des sels de plomb dans un modèle biologique linéaire : algues – ancyles (Pulmonés). <i>Comportment of lead salts in a biological linear pattern : alga-mollusc (Ancyclus – Pulmonata).</i>	Claude CHAISEMARTIN	49
Recherches sur le torrent Grua : influence du chrome sur les peuplements d'insectes aquatiques. <i>Research on the Grua river : influence of chromium on aquatic insects populations.</i>	Mario COTTA RAMUSINO, Bruno ROSSARO et Ettore BIELLI	55
Analyses d'ouvrages. <i>Book-reviews</i>		63