

ISSN 0240-8759

Vie et Milieu

Life and Environment

Vol. 37 n° 1 - Mars 1987

Périodique d'écologie - Publication trimestrielle

VIE ET MILIEU

Life and Environment

PÉRIODIQUE D'ÉCOLOGIE GÉNÉRALE
JOURNAL OF GENERAL ECOLOGY

LABORATOIRE ARAGO — UNIVERSITÉ P. et M. CURIE

Vie et Milieu 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 M^{me} N. COINEAU, Secrétaire de Rédaction (Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer, France). Ils ne seront acceptés qu'après avoir été soumis à l'approbation scientifique de deux lecteurs dont les commentaires restent anonymes.

Vie et Milieu publishes contributions in the fields of Ecology, Biology and Systematics with emphasis on marine, lagoonal and terrestrial milieus. All topics of Oceanography are considered including geological and physical aspects.

The journal is quarterly. Each volume (four fascicles) of ca 400 pages presents original articles, reviews and short papers, in french or english.

Manuscripts are received by Professor Dr. J. SOYER, Editor in Chief, or by Dr. N. COINEAU, Associate Editor (Laboratoire Arago, F. 66650 Banyuls-sur-Mer). Papers are only accepted after review by two anonymous referees.

Membres du Comité scientifique international — *International advisory board*

A. ANGELIER (Toulouse), M. BACESCU (Bucarest), B. BATTAGLIA (Padoue), M. BLANC (Paris), F. BLANC (Marseille), A. BIANCHI (Marseille), J. BLONDEL (Montpellier), C.F. BOUDOURESQUE (Marseille), P. BOUGIS (Paris), P. CHARDY (Nouméa), C. COMBES (Perpignan), C. DELAMARE DEBOUTTEVILLE (Paris), P. DRACH (Paris), C. DUBOUL-RAZAVET (Perpignan), J. FOREST (Paris), L. FOULQUIER (Cadarach), R.N. GIBSON (Oban-Argyll), C. HEIP (Gent), R. HESSLER (La Jolla), A. IVANOFF (Paris), G. JACQUES (Banyuls-sur-Mer), W. KÜHNELT (Vienne), M. KUNST (Prague), R. LABAT (Toulouse), M. LAMOTTE (Paris), L. LAUBIER (Paris), P. LUBET (Caen), R. MARGALEF (Barcelone), R.C. NEWELL (Plymouth), M. PAVANS DE CECATTY (Lyon), J.M. PERÈS (Marseille), J. POCHON (Paris), S. POULET (Roscoff), P. REY (Toulouse), H. SAINT-GIRONS (Paris), M. VACHON (Paris).

Publié avec le concours financier du Conseil Général des Pyrénées-Orientales
et de l'Institut Français de Recherches pour l'Exploitation de la Mer (IFREMER)

ABONNEMENTS/SUBSCRIPTIONS 1987

	FRANCE	AUTRES PAYS
Un an (4 numéros) / <i>Annual subscription (4 issues)</i>	540 F	692 F

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

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

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

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

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

APPLICATION D'INDICES DE QUALITÉ ÉCOLOGIQUE DES ESTUAIRES EN MANCHE CENTRALE ET ORIENTALE Comparaison de la Seine et de la Somme

Application of two estuary quality indices to the central and western channel : status of the Somme and Seine estuaries (France)

J.G. WILSON⁽¹⁾, J.P. DUCROTOY⁽²⁾, M. DESPREZ⁽²⁾, B. ELKAIM⁽³⁾

(1) Environmental Sciences Unit, Trinity College Dublin 2, Republic of Ireland,
Groupe d'Étude des Milieux Estuariens et Littoraux

(2) Station d'Études en Baie de Somme, 115 quai Jeanne d'Arc, 80230 Saint Valery-sur-Somme, France,
Groupe d'Étude des Milieux Estuariens et Littoraux

(3) Laboratoire d'Hydrobiologie, Université Curie, 12 rue Cuvier, 75005 Paris, France

ESTUAIRES
QUALITÉ DE L'ENVIRONNEMENT
ZOOBENTHOS
POLLUANTS CHIMIQUES

RÉSUMÉ. — Deux indices de qualité des estuaires ont été mis au point en Irlande pour permettre de comparer et de classer divers écosystèmes estuariens : l'Indice de Qualité Biologique (I.Q.B) se calcule d'après la proportion de zone intertidale de chaque embouchure, considérée comme abiotique, opportuniste ou stable; l'Indice de Charge Polluante (I.C.P) s'obtient à partir des résultats d'analyses de polluants trouvés dans les sédiments. Pour chaque substance chimique, les valeurs sont classées par rapport à un seuil reconnu comme correspondant à une absence de pollution ou au-dessus duquel il est admis que des effets biologiques irréversibles se produisent. L'I.Q.B. et l'I.C.P. ont été testés dans le nord-ouest de la France sur un estuaire non industrialisé (la Somme) et un autre bordé d'importants complexes industrialoportuaires (la Seine). L'état de qualité de chacun des estuaires français est interprété par référence aux données antérieures acquises en Irlande. Les résultats cadrent bien avec les conclusions obtenues précédemment sur la Somme et sur la Seine mais l'application ponctuelle des deux indices ne peut refléter certains déséquilibres apparus récemment dans chacun des écosystèmes : effondrement de la pêche à pied des Coques en Baie de Somme, perturbations hydrodynamiques dans la Seine. Cette méthode doit donc être associée à des études complémentaires telles que la méthode biosédimentologique classique, dans le cas d'un suivi, dont l'exploitation multivariée des données numériques aboutit à une cartographie évolutive.

ESTUARIES
QUALITY ASSESSMENT
BENTHIC FAUNA
CHEMICAL POLLUTANTS

ABSTRACT. — Two indices of estuarine quality have been developed in Ireland to facilitate intercomparison of diverse estuarine ecosystems : — the Biological Quality Index (B.Q.I.) is based on the proportions of the estuarine intertidal zone classified abiotic, opportunistic or stable; — the Pollution Load Index (P.L.I.) is obtained from analysis of the intertidal sediments for pollutants which are then scored according to baseline (i.e. unpolluted) and threshold (i.e. which adverse biological effects occur) values. The B.Q.I. and P.L.I. were tested in North West France in a non industrialized estuary (Somme) and a fully industrialized one (Seine). Pollution status of the two French estuaries is discussed against worked examples from Irish estuaries. The results agree with previous works done on the Somme and Seine estuaries but the indices do not reflect recent changes in their environments : — collapse of the cockle fisheries in the Somme, — hydrodynamic perturbations in the Seine. Together with the indices, complementary studies must be carried on if a long-term survey is wanted. Such is the classical biosedimentary method which, after multivariate analysis, leads to the mapping of the changes.

INTRODUCTION

De récentes études biologiques et hydrosédimentologiques ont été menées par le Groupe d'Étude des Milieux Estuariens et Littoraux et il en résulte une bonne connaissance de la faune des sédiments meubles des zones intertidales des estuaires du nord-ouest de la France, en particulier ceux de la Somme et de la Seine.

La Somme se jette en Manche dans une vaste baie macrotidale où les activités de pêche sont encore très vivaces et où d'intéressantes expériences aquacoles se développent (Ducrotoy, 1984). Cette baie est surtout connue pour sa vocation de réserve ornithologique, notamment en hiver, bien que la chasse attire encore de nombreux amateurs.

La Seine débouche par un estuaire très chenalisé qui est le siège d'un trafic commercial considérable, et abrite le port du Havre, deuxième port français après Marseille.

Pour favoriser la navigation des embarcations vouées à la pêche artisanale en Somme et des cargos en Seine, les deux estuaires ont été aménagés grâce à des digues submersibles, complétant la poldérisation entreprise à une époque reculée; Ducrotoy & coll. (1985) ont montré l'impact d'ouvrages récents sur l'évolution de la communauté macrozoobenthique à *Macoma balthica*. Néanmoins, malgré la chenalisation, les deux estuaires, considérés chacun dans leur globalité, conservent dans les estrans et les slikkes une assez bonne variété d'invertébrés qui, en première analyse, reflète mal l'existence d'une véritable pollution. Cependant, dans certains secteurs de l'estuaire de la Seine, une faible diversité en relation certaine avec une pollution a été mise en évidence, tant en subtidal (Proniewski & Elkaim 1980) qu'en intertidal (Desprez & coll. 1983). C'est un résultat intéressant qui sera repris à partir de ceux exposés dans cette étude. Quant à la Baie de Somme, ses caractères biologiques (diversité spécifique, distribution générale des peuplements) rappellent ceux de certains estuaires irlandais peu industrialisés (Wilson 1980), considérés par Tomlinson (1980) comme types d'estuaires peu pollués. L'appréciation de cette pollution a fait l'objet de recherches d'indices basés sur la composition des catégories de peuplement (indice biologique) et sur la qualité du sédiment à partir de la concentration en principaux polluants (indice chimique) (Jeffrey & coll. 1985). C'est ce type d'investigations qui a été mené en France sur la Somme et sur la Seine dans le but de tester la fiabilité de ces indices de qualité et de confronter la méthodologie à d'autres estuaires, mais également de vérifier l'état de santé des embouchures des deux cours d'eau en associant les points de vue biologique et chimique.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

La méthode suivie est celle de Jeffrey & Coll (1985) : les estuaires sont cartographiés selon leur composition faunistique et le type de sédiments (Desprez et Coll, 1983; Dupont, 1983; Simon & Coll, 1981). Dans chacune des zones prédéfinies et le long de radiales sélectionnées dans ce but en 1983-84 (Fig. 1 & 2), la faune a été prélevée à 30 cm de profondeur avec un carotteur cylindrique de 1/50 m², tamisée sur place, formolée et colorée à la phloxine B puis triée et dénombrée (Desprez, 1981, Ducrotoy, 1984).

Les échantillons de sédiments, prélevés en surface et à 10 cm de profondeur environ, en juillet 1982 et décembre 1983 dans la Somme et en décembre 1983 dans la Seine, ont été analysés au Trinity College de Dublin, Environmental Sciences Unit.

— un premier sous-échantillon, destiné à l'analyse des hydrocarbures a été séché à 40°C puis l'extraction réalisée à l'hexane et la concentration déterminée par spectrophotométrie à 228 nm et 256 nm suivant le protocole de Levy (1972);

— un autre sous-échantillon a été séché à 100°C puis tamisé à sec. Les analyses portent, alors, sur le sédiment total et sur la fraction standard correspondant aux pélites (particules inférieures à 63 µm) de façon à mieux comparer les stations :

- la teneur en matière organique a été calculée après perte au feu (500°C), l'azote total et le phosphore total par spectrophotométrie après attaque par l'acide sulfurique en présence de potassium et de sélénium, dans l'acide nitrique, sulfurique et perchlorique successivement, puis filtration;
- les métaux lourds ont été mis en évidence par spectrophotométrie d'absorption atomique après attaque par l'acide nitrique puis filtration.

Nous avons adopté, pour caractériser la qualité écologique des estuaires vis-à-vis des pollutions, les indices proposés par Jeffrey & coll (1985) :

— un indice de qualité biologique (I.Q.B.) rend compte de l'impact des perturbations éventuelles qui se répercutent sur le macrozoobenthos intertidal des écosystèmes étudiés,

— un indice de charge de pollution (I.C.P.) résulte de l'analyse des sédiments et traduit la teneur en substances toxiques du substrat.

Chaque calcul aboutit à une notation sur 10, très maniable par les non-spécialistes.

* L'I.Q.B. se calcule après évaluation de la proportion de l'estuaire occupée par des peuplements en équilibre dynamique plus ou moins stable avec l'environnement.

En effet, reprenant les travaux de Leppakowski (1975, 1977) sur la faune des estuaires pollués et la revue bibliographique de Pearson & Rosenberg

(1978) qui fait apparaître la possibilité de considérer certaines espèces benthiques comme indicatrices d'un type de pollution déterminé, nous avons classé chaque faciès (voir Dupont, 1981, pour cette notion) dans l'une des 3 catégories suivantes, s'étendant sur des zones repérables abritant un ou plusieurs faciès :

— *Zone abiotique* : dans le cadre du calcul qui va suivre, ne sera considérée que l'absence ou la rareté extrême de toute faune macro-benthique intertidale;

— *Peuplement opportuniste* : dominé par une ou quelques espèces de petite taille à cycle de développement bref, et présentes en grandes densités;

— *Peuplement stable* : la diversité spécifique rend compte de conditions non-changeantes à moyen ou à long terme; des Bivalves tels que *Macoma balthica* constituent des populations où la plupart des classes d'âge sont représentées.

On évalue les pourcentages des surfaces occupées par ces 3 types de peuplements symbolisés par :

- A = proportion des zones abiotiques,
 B = proportion des zones peuplées d'animaux opportunistes,
 C = proportion des zones stables (ou « normales »).

Seules les zones de slikke et les estrans sableux intertidaux sont pris en compte, ce qui exclut aussi bien le schorre et le pré-schorre que les chenaux et les ports toujours en eau, ainsi que les hauts de plage fréquentés par les véhicules à moteur.

L'I.Q.B. est alors calculé grâce à la formule $I.Q.B. = \text{antilog}_{10}(C - A)$, sachant que $A + B + C = 1$.

* L'I.C.P., considéré comme une approximation de la charge en polluants de l'écosystème estuarien à partir de l'analyse du sédiment, est obtenu pour

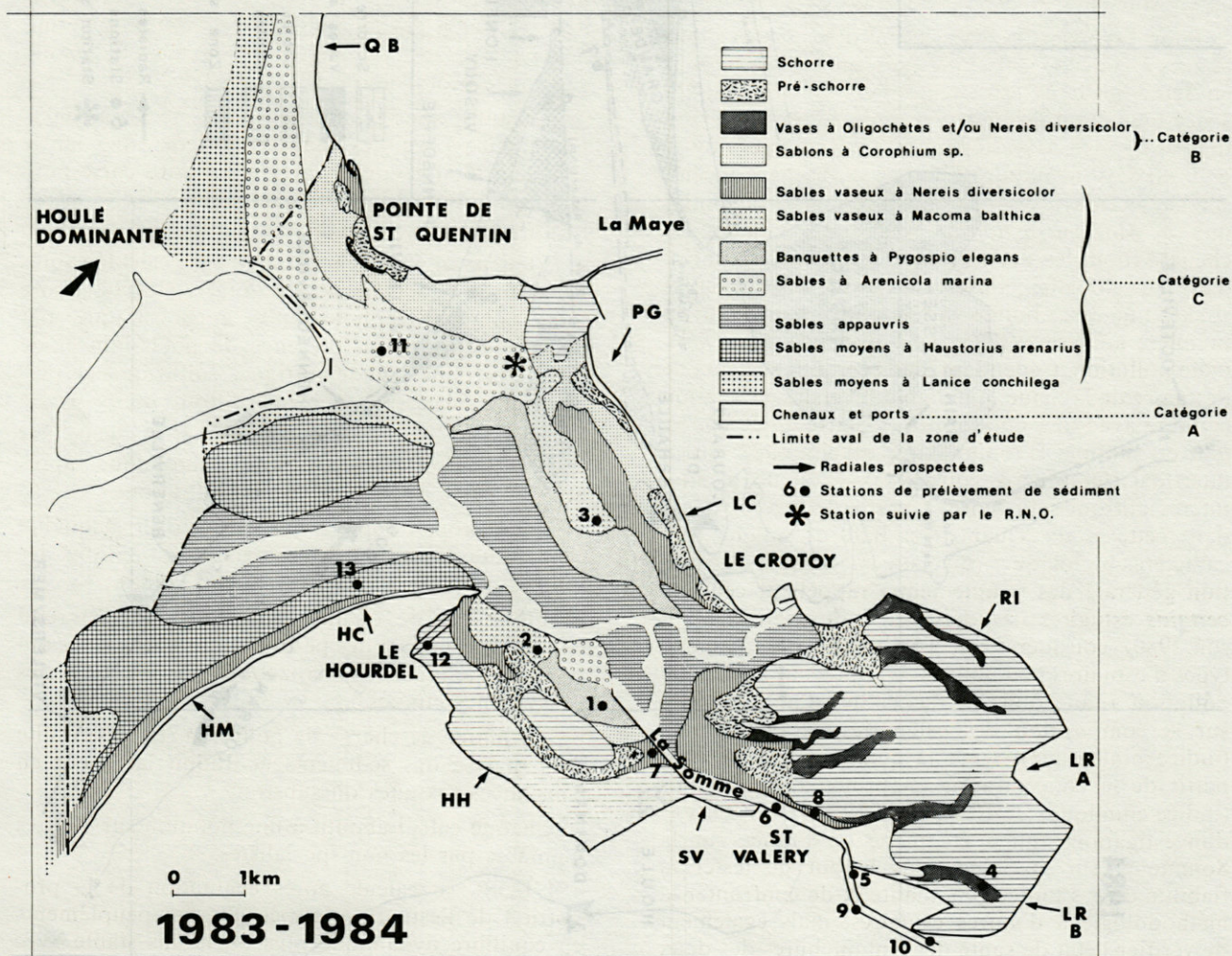
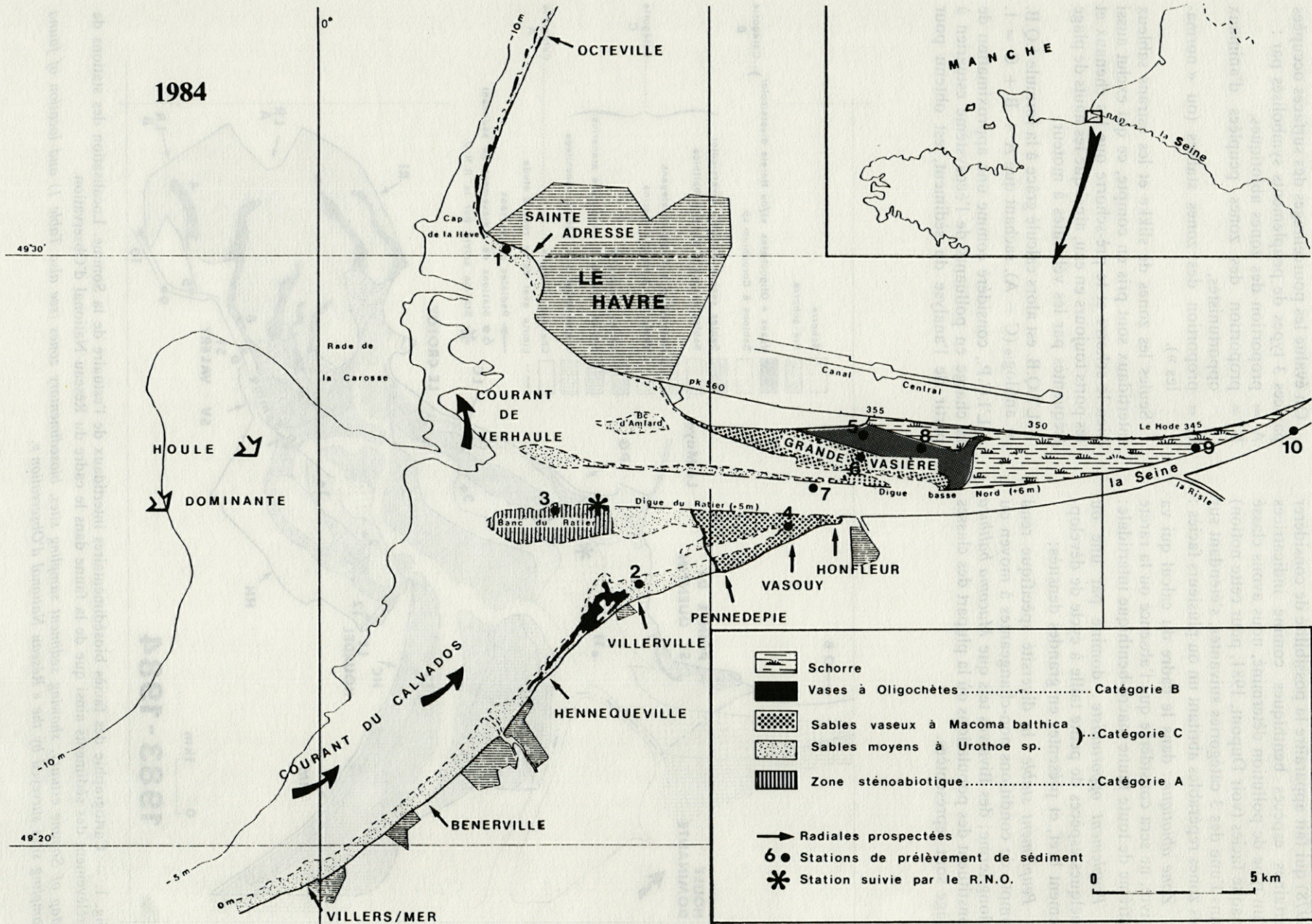


Fig. 1. — Cartographie des faciès biosédimentaires intertidaux de l'estuaire de la Somme. Localisation des stations de prélèvement des sédiments ainsi que de la faune dans le cadre du Réseau National d'Observation.

Map of Somme estuary, showing sediment sampling sites, biosedimentary zones (see also Table 1) and location of fauna sampling sites surveyed by the « Réseau National d'Observation ».



chaque substance chimique en utilisant la différence entre le seuil S, au-dessous duquel le polluant est réputé sans effet sur les systèmes biologiques, et le seuil I où une atteinte irréversible est portée aux organismes vivants. La charge polluante en une substance déterminée CP pour l'estuaire considéré est alors introduite dans la formule :

$$I.C.P. \text{ polluant} = I.C.P._n \\ = \text{antilog}_{10} \left(1 - \frac{CP - S}{I - S} \right);$$

pour chaque station, on a :

$$I.C.P. \text{ station} = I.C.P._j \\ = (I.C.P._1 \times I.C.P._2 \times \dots \times I.C.P._n)^{1/n}$$

pour n polluants;

pour l'estuaire entier, la somme des valeurs pour toutes les stations donne :

$$I.C.P. \text{ estuaire} = (I.C.P._1 \times I.C.P._2 \times \dots \times I.C.P._j)^{1/j}$$

pour j stations.

Au contraire de l'I.Q.B., l'I.C.P. tient compte des sédiments toujours immergés comme ceux du fond des chenaux et des ports.

En complément d'information, les 5 polluants atteignant les valeurs relatives les plus élevées par site ont servi à préciser chaque *I.C.P. estuaire* sous la forme d'un indice dénommé : *I.C.P. 5*.

Qu'il s'agisse de l'un ou l'autre indice, une note élevée traduit un bon état de l'estuaire tandis qu'une note tendant vers zéro laisse supposer l'existence de perturbations graves.

RÉSULTATS

Les peuplements benthiques des 2 estuaires étudiés appartiennent à la « *Macoma community* » telle qu'elle a été définie par Thorson en 1957; leur distribution, mise en évidence par une étude biocénotique classique, a été confirmée par une analyse factorielle des correspondances qui a démontré le rôle primordial joué par les conditions hydrodynamiques locales et justifié les regroupements des espèces dans les différents faciès (Desprez, 1985; Ducrottoy et coll, 1986).

Les radiales prospectées en Somme ont permis d'établir une nouvelle cartographie des peuplements de l'estuaire (Fig. 1) depuis l'inventaire réalisé en 1978 par Simon et coll. (1981). Ce nouveau document a permis de classer les différents faciès dans

les 3 catégories définies antérieurement et d'établir le pourcentage occupé spatialement par chacune d'elle, puis de calculer l'I.Q.B. et localiser les stations de prélèvements de sédiments pour le calcul de l'I.C.P. (Tabl. I).

Tabl. I. — Faciès biosédimentaires et stations de prélèvements de sédiments échantillonnés dans les estuaires de la Somme et de la Seine. Se reporter également aux fig. 1 et 2 respectivement, ainsi qu'au texte.

Biosedimentary zones and sediment sampling sites assigned in Somme and Seine estuaries. See also fig. 1 and 2 respectively and text.

Site	Faciès biosédimentaires	Stations de prélèvement de sédiments
SOMME	Chenal principal	6
	Vases à Oligochètes	12,4
	Canal maritime	10
	Port	5,9
	Sables à Spionidés	1
	Sables peu envasés à <i>Macoma balthica</i>	2
	Sables peu envasés à <i>Cerastoderma edule</i>	3
	Sables vaseux à <i>Nereis diversicolor</i>	7,8
	Sables à <i>Arenicola marina</i>	11
	Sables propres à <i>Haustorius arenarius</i>	13
SEINE	Chenaux du schorre	9
	Chenal principal	10
	Sables instables	3,7
	Vases à Tubificidés	6,8
	Sables vaseux à <i>Macoma balthica</i>	4,5
	Sables propres à <i>Urothoe sp.</i>	1,2

Dans l'estuaire de la Seine (Fig. 2), la même démarche a été effectuée à partir de la cartographie dressée en 1980 (Desprez et coll. 1983) et réactualisée en 1984 (Desprez & Dupont, 1985) à l'occasion d'importants travaux d'aménagement sur les digues de calibrage du chenal.

Les résultats concernant les 2 I.Q.B. sont les suivants :

$$I.Q.B. \text{ (Somme)} = \text{antilog}_{10} (0,796-0,073) = 5,29 \\ I.Q.B. \text{ (Seine)} = \text{antilog}_{10} (0,724-0,137) = 3,87$$

Les résultats concernant l'I.C.P. sur le sédiment total apparaissent dans le tableau II. Pour chaque station, les 5 polluants les plus perturbants figurent en italiques; ainsi, 2 versions de l'I.C.P. ont été calculées entre lesquelles il existe une bonne concordance.

Pour la Somme, les maxima et minima atteignent respectivement :

$$ICP \text{ 5 maxi} = 6,67 \quad ICP \text{ 5 mini} = 0,012 \\ ICP \text{ estuaire maxi} = 7,76 \quad ICP \text{ estuaire mini} = 0,18$$

Fig. 2. — Cartographie des faciès biosédimentaires intertidaux de l'estuaire de la Seine. Localisation des stations de prélèvement des sédiments ainsi que de la faune dans le cadre du Réseau National d'Observation.

Map of Seine estuary, showing sediment sampling sites, biosedimentary zones (see also Table 1) and location of fauna sampling sites surveyed by the « Réseau National d'Observation ».

Tabl. II. — Concentrations (conc.) des substances polluantes dans le sédiment ($\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$ poids sec, sauf indication contraire) et valeur de l'Indice de Charge de Pollution (ICP) dans les estuaires de la Somme (SO) et de la Seine (SE). Les 2 dernières colonnes donnent les valeurs de l'I.C.P. pour chaque station pour les 5 plus mauvais résultats (ICP5) et pour l'ensemble des données (ICP estuaire). Enfin, le classement des stations est donné suivant la valeur de chaque I.C.P. ND = non détecté; — = non analysé.

Pollutant concentrations (conc.) ($\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$ dry weight unless stated) and pollution load index values (ICP) in the Somme (SO) and Seine (SE) estuaries. The final two columns show the calculated ICP values for the worst five pollutants (ICP 5) and for all analyses (ICP estuaire), and the rank of the site according to ICP score. ND = not detected; — = not analysed.

	Org (%)		N		P		Cd		Cr		Zn		Cu		Pb		Fe (%)		Mn		Ni		HC ICP	Note sur 10 ICP 5 ICP estuaire		Rang ICP 5 ICP estuaire		
	CONC.	ICP	CONC.	ICP	CONC.	ICP	CONC.	ICP	CONC.	ICP	CONC.	ICP	CONC.	ICP	CONC.	ICP	CONC.	ICP	CONC.	ICP	CONC.	ICP						
SOMME																												
SO 1	0.87	10	567	8.33	227	6.03	0.01	10	—	—	73.31	2.16	1.56	10	2.61	10	1.55	1.78	—	—	—	—	—	—	4.54	6.11	3	5
SO 2	4.23	3.18	1638	2.57	588	0.56	0.33	10	—	—	53.25	3.84	6.65	9.19	9.51	10	2.13	0.85	—	—	—	—	—	1.72	3.29	9	9	
SO 3	1.17	9.42	351	10	222	6.23	0.06	10	—	—	8.83	10	2.35	10	3.12	10	1.52	1.85	—	—	—	—	—	6.41	7.57	2	2	
SO 4	0.65	10	257	10	199	7.24	0.02	10	—	—	6.82	10	2.28	10	3.69	10	1.53	1.82	—	—	—	—	—	6.67	7.76	1	1	
SO 5	2.33	6.24	1022	5.06	7240.23	0.73	5.89	—	83.33	1.62	11.44	7.19	14.68	8.87	1.96	1.05	—	—	—	—	—	—	1.63	2.87	10	10		
SO 6	3.51	4.11	1019	5.07	408	1.83	0.47	10	—	—	58.27	3.32	7.32	8.88	12.20	9.45	2.17	0.80	—	—	—	—	—	2.52	4.13	6	8	
SO 7	2.73	5.42	793	6.50	300	3.73	1.00	5.62	19.71	4.71	29.56	7.59	1.99	10	9.97	10	—	—	108.39	10	19.71	1.05	851.80	0.35	2.04	4.32	8	6
SO 8	2.76	5.36	896	5.81	333	3.00	0.99	5.69	19.72	4.71	39.44	5.71	2.98	10	9.94	10	—	—	138.05	10	19.72	1.04	747.10	0.54	2.12	4.24	7	7
SO 9	4.29	3.12	793	6.50	323	3.20	0.98	5.75	19.43	4.78	87.45	1.44	10.75	7.45	19.54	7.83	—	—	145.74	10	19.43	1.09	2283.23	.00087	0.42	2.39	11	11
SO 10	8.64	0.67	3463	0.35	1070	0.024	1.98	1.82	79.12	0.23	257.14	0.011	47.64	1.13	69.47	2.18	—	—	346.14	2.75	29.67	0.23	3179.43	.000020	0.012	0.18	13	13
SO 11	0.81	10	195	10	174	8.54	ND	10	9.91	7.78	39.63	5.68	ND	10	ND	10	—	—	59.45	10	9.91	4.71	674.17	0.73	4.19	6.74	4	3
SO 12	8.17	0.79	2664	0.84	675	0.32	0.98	5.75	39.33	1.73	78.67	1.85	7.88	8.63	29.54	6.07	—	—	226.17	6.07	29.50	0.23	977.82	0.21	0.40	1.45	12	12
SO 13	3.07	4.80	98	10	89	10	ND	10	ND	10	9.82	10	ND	10	ND	10	—	—	39.27	10	ND	10	942.81	0.24	4.10	6.66	5	4
Moyennes géométriques :																							1.55	3.37				
SEINE																												
SE 1	1.00	10	392	10	199	7.24	ND	10	19.80	4.69	29.71	7.56	ND	10	19.83	7.78	—	—	89.12	10	9.90	4.71	257.15	4.20	5.51	7.45	1	1
SE 2	1.46	8.50	393	10	278	4.31	0.99	5.69	19.93	4.66	29.90	7.52	0.99	10	9.88	10	—	—	119.59	10	9.97	4.66	686.00	0.70	3.27	5.78	3	3
SE 4	2.31	6.29	587	8.15	528	0.83	0.99	5.69	29.48	2.86	68.79	2.46	5.96	9.52	19.85	7.77	—	—	206.36	6.90	19.65	1.06	387.61	2.33	1.71	3.76	4	4
SE 5	8.96	0.60	2882	0.66	1847	.00014	1.98	1.82	139.23	0.010	218.79	0.033	44.56	1.32	79.22	1.70	—	—	596.69	0.53	29.83	0.22	1640.47	0.013	0.011	0.125	7	7
SE 6	0.71	10	297	10	297	3.80	ND	10	9.88	7.79	29.64	7.58	ND	10	9.56	10	—	—	98.79	10	9.88	4.73	568.36	1.14	4.14	6.69	2	2
SE 8	6.80	1.28	2377	1.14	1693	.00039	1.97	1.84	117.77	0.031	196.28	0.063	36.46	2.00	59.13	2.85	—	—	520.14	0.88	29.44	0.23	1575.74	0.017	0.020	0.213	5	5
SE 9	6.33	1.51	2660	0.84	1738	.00029	2.93	0.61	118.60	0.030	237.20	0.019	40.95	1.59	58.50	2.89	—	—	563.35	0.66	39.53	0.050	4161.85	3.3×10^{-7}	0.0012	0.051	8	8
SE 10	6.85	1.26	2822	0.70	1725	.00032	2.98	0.58	109.08	0.049	208.25	0.044	47.76	1.12	69.64	2.17	—	—	505.74	0.96	39.67	0.049	1282.66	0.057	0.018	0.164	6	6
Moyennes géométriques :																							0.17	0.84				

et les moyennes géométriques :

ICP 5 = 1,55

ICP estuaire = 3,37

Les plus mauvais résultats se manifestent dans les sédiments du canal maritime d'Abbeville, du port de Saint-Valery-sur-Somme et du canal à Poissons qui se jette au Hourdel (stations 9, 10 et 12). Au contraire, le fond d'estuaire (station 4) parvient au premier rang des I.C.P. par station; la note maximale attribuée à la station 4 est cependant inférieure à 8 (ICP estuaire = 7,76) du fait de teneurs élevées en fer qui dépendent vraisemblablement du piégeage des eaux douces en fond de baie à marée haute. Ainsi, le réseau hydrographique joue un rôle évident dans la pollution chimique des sédiments qui se trouvent sous son influence directe.

Pour la Seine, les maxima et minima atteignent respectivement :

ICP 5 maxi = 5,51 ICP 5 mini = 0,0012

ICP estuaire maxi = 7,45 ICP estuaire mini = 0,051

et les moyennes géométriques :

ICP 5 = 0,17

ICP estuaire = 0,84

Les concentrations en polluants de cet estuaire s'avèrent globalement plus élevées que dans la Somme (seul le nickel fait exception), les valeurs de l'I.C.P. indiquant une charge polluante environ 2 fois supérieure. Les sédiments les plus pollués de l'estuaire se situent en amont : vases du bord du chenal principal (stations 9 et 10), sables vaseux de la grande vaseière nord (stations 8 et 5). Les sédiments présentant les plus faibles charges en polluants sont au contraire situés à l'embouchure (stations 1 et 2) et dans la fosse sud (sables vaseux de la station 4). Ce classement des stations fait ressortir une dissymétrie nord-sud de l'estuaire qui est vraisemblablement le reflet de celle due aux conditions hydrodynamiques (Desprez et coll. 1983).

La comparaison des niveaux de pollution standardisés dans la fraction fine, qui apparaît dans le tableau III, fait là encore ressortir des niveaux plus élevés en Seine. Parmi les polluants recherchés, le phosphore, le cadmium, le zinc, le cuivre, le plomb et le manganèse sont significativement supérieurs dans cet estuaire; seul le nickel présente une teneur moindre, mais de façon non significative.

Tabl. III. — Même type de données que Tabl. II pour la fraction du sédiment inférieure à 63 μm avec, pour chaque estuaire, moyennes (x) et écarts standards (sd) et, pour comparer les 2 estuaires, le test de Student (t) et la probabilité liée à ce test (p).
As Table II for < 63 μm fraction with means (x) and standard deviations (sd) for each estuary and comparison of the two estuaries by t test showing t value (t) and probability (p).

SOMME	N	P	Cd	Cr	Zn	Cu	Pb	Fe (%)	Mn	Ni
SO 1	—	—	0.45	—	51.44	7.55	12.00	2.62	—	—
2	—	—	0.45	—	56.74	7.68	10.46	2.17	—	—
3	—	—	0.45	—	84.20	6.97	9.93	2.30	—	—
4	—	—	0.77	—	93.09	17.56	29.83	2.31	—	—
5	—	—	1.02	—	110.94	16.43	17.68	2.03	—	—
6	—	—	0.59	—	86.89	10.48	13.40	2.36	—	—
7	1 691	558	0.99	29.21	69.15	5.96	19.88	—	185.0	29.21
8	1 187	439	0.98	19.88	49.70	6.89	9.85	—	188.9	29.82
9	994	363	0.98	29.66	98.86	13.78	19.69	—	168.1	19.77
10	3 079	1 144	1.96	79.72	241.1	46.12	68.69	—	338.8	29.90
11	—	—	—	181.5	72.61	—	—	—	181.5	72.61
12	2 486	703	0.99	39.43	78.87	8.95	29.82	—	256.3	29.58
13	—	—	—	45.77	45.77	—	—	—	183.1	45.77
x	1 887.4	641.4	0.88	60.68	88.18	13.49	21.96	2.30	214.5	36.67
(sd)	(881.1)	(309.0)	(0.43)	(56.68)	(52.37)	(11.54)	(17.10)	(0.20)	61.86)	(17.60)
SEINE										
1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2	—	—	—	48.22	77.15	—	—	—	202.5	28.93
4	1 278	528	0.98	59.66	119.3	16.64	29.36	—	318.2	19.89
5	2 960	1 969	1.97	138.7	247.8	45.20	78.61	—	654.1	39.64
6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
8	2 189	1 661	1.98	107.7	195.8	31.61	49.39	—	489.5	39.16
9	2 193	1 613	2.99	88.70	177.4	36.87	49.82	—	502.7	29.57
10	2 289	1 438	2.98	109.4	199.0	40.77	59.66	—	517.4	39.80
x	2 181.8	1 441.8	2.18	92.06	169.4	34.22	53.37	—	447.4	32.83
(sd)	(598.8)	(545.5)	(0.84)	(33.77)	(61.32)	(11.03)	(17.90)	—	(160.7)	(8.10)
t	0.618	3.028	4.174	1.182	2.984	3.373	3.360	—	4.029	0.489
p	0.28	0.008	0.0005	0.13	0.004	0.002	0.00	—	0.001	0.32

DISCUSSION

La faune des deux estuaires étudiés (Somme et Seine) correspond aux peuplements typiques européens de la zone tempérée et les bio-faciès mis en évidence intègrent parfaitement les facteurs physico-chimiques du milieu. Si certains problèmes concernant la pollution ont progressé (pollution chimique — polychlorobiphényles, métaux lourds, hydrocarbures —, pollutions bactérienne et organique), il est important de considérer également les conditions hydrodynamiques dans ces écosystèmes. Ainsi, l'évolution de certaines communautés animales de ces deux sites a pu être corrélée à des modifications locales de cet hydrodynamisme (Ducrotoy et coll. 1985; Desprez & Dupont, 1985).

Depuis les dernières cartographies biosédimentaires datant de 1978 en Somme (Simon & coll. 1981) et de 1980 en Seine (Desprez & coll. 1983), les faits les plus marquants concernant l'évolution des biocénoses sont les suivants :

Dans l'estuaire de la Somme, la migration des faciès vers l'aval se concrétise par une avancée spectaculaire du schorre et une conquête de la frange sud du delta externe par des peuplements estuariens. Les effectifs de Bivalves évoluent globalement de façon régressive (Ducrotoy & Desprez, 1986) : disparition de *Scrobicularia plana*, effondrement de *Mya arenaria* et *Cerastoderma edule*, seule *Macoma balthica* semble profiter de la niche écologique laissée vacante à certains endroits. Au contraire, certaines Polychètes apparaissent (*Scolelepis fuliginosa*, *Scoloplos armiger*) ou se développent de façon spectaculaire (*Arenicola marina*, *Pygospio elegans*).

Dans l'estuaire de la Seine, le comblement naturel, accéléré par de nombreux aménagements, se traduit également par une migration vers l'aval des faciès et des aires de décantation des particules fines (Desprez, 1986); de plus, on assiste à une régression spectaculaire des vasières de l'amont (peuplement à Tubificidés) liée à l'extension du schorre. Depuis 1980, les biocénoses ont été perturbées par la réalisation de déversoirs dans les digues de calibrage du chenal de navigation (Desprez & Dupont, 1985). Ces aménagements, en provoquant un désenvasement des fosses de flot, ont permis la remontée d'espèces marines comme *Spio filicornis*, *Capitomastus minimus*, *Bathyporeia sarsi*, *Arenicola marina*... et entraîné la régression d'espèces caractéristiques du peuplement estuarien inférieur comme *Scrobicularia plana*, *Corophium volutator*, *Nereis diversicolor* et *Cerastoderma edule*.

Les deux estuaires ont donc subi une évolution biologique qui traduit un déséquilibre du milieu dû à la dynamique propre du système mais accentué par des facteurs anthropiques (Desprez et coll. 1986).

Le calcul de l'indice, tel qu'il est pratiqué, ne permet pas de mettre en évidence les migrations des peuplements observées récemment en Baie de Somme; ainsi, l'I.Q.B. ne rend pas compte de la nouvelle prépondérance des Polychètes qui n'altère cependant en rien la richesse du milieu en matière de productivité (Reise, 1984) mais qui traduit le basculement rapide du domaine paralique vers le domaine terrestre.

Dans l'estuaire de la Seine, la diversité spécifique reste globalement bonne en dehors des zones sténobiotiques; ce sont ces dernières qui font chuter l'I.Q.B. de l'estuaire normand. L'extrême rareté de la macrofaune aux stations 3, 7, 9 et 10 s'explique par la mauvaise qualité de l'eau (salinité, teneur en polluants, turbidité...) qui les submerge mais également par l'intensité des conditions hydrodynamiques pour deux d'entre elles (puissance du courant fluvial en 7, importance des courants de marée et des houles qui remettent en suspension les sédiments superficiels en 3). La dissymétrie nord-sud observée avec l'I.C.P. se retrouve pour la faune benthique et résulte de l'action de facteurs naturels (dessalure, granulométrie, hydrodynamisme...) à laquelle s'ajoute celle de la pollution chimique dont la distribution est en étroite relation avec les facteurs précédents.

Dans les estuaires irlandais où l'I.Q.B. a été testé puis appliqué (Jeffrey et coll. 1985), les valeurs s'étendent de 0 à 9,94; la Somme présente donc une qualité biologique moyenne, alors que la Seine apparaît en mauvaise condition.

Il faut souligner l'absence de prise en considération de la pollution bactériologique par cet indice, alors qu'en Baie de Somme elle a attiré l'attention de quelques scientifiques (Dupont & Lafite, 1984). Le seul document officiel s'y rapportant est celui de la Direction Départementale des Affaires Sanitaires et Sociales concernant l'état sanitaire des zones de baignade en mer, qui classe depuis 1978 en catégorie D (eau de mauvaise qualité) les eaux des stations de la Baie de Somme.

Les valeurs de l'I.C.P. pour les estuaires irlandais sont comprises entre 0 et 2,56; de ce point de vue, la Somme possède donc une moindre charge en polluants alors que la Seine présente une pollution assez élevée, ce qui rejoint les conclusions de Proniewski & Elkaim (1980) sur les zones subtidales de cet estuaire. Nous avons précédemment expliqué que l'apparente contradiction entre la diversité globale du peuplement intertidal et la valeur de l'indice biologique de la Seine, tenait à la dissymétrie, d'origine hydrodynamique, des peuplements et des pollutions de cet estuaire. Cependant, on pourrait également suggérer que les espèces intertidales (sans doute plus robustes) pourraient, grâce à l'exondation régulière, être moins soumises aux effets de la pollution que ne le sont les espèces subtidales.

• Les substances polluantes persistantes qui ont la faculté de s'accumuler le long des chaînes alimentaires, comme les métaux lourds, n'atteignent jamais des concentrations extrêmes dans les sédiments des estuaires français étudiés ici. Cependant, en Somme, les teneurs en fer, en nickel, en chrome et en zinc posent, d'ores et déjà, certains problèmes. Cette pollution, qui devra être combattue, trouve probablement son origine dans la petite industrie métallurgique du Vimeu voisin dont les effluents restent mal contrôlés. Dans la Seine, les plus fortes teneurs en métaux enregistrées dans les sédiments sont le fait du nickel, du chrome et du zinc (le fer n'a pas été analysé) qui proviennent vraisemblablement des nombreuses industries qui jalonnent cet estuaire (pétrochimie, constructions mécaniques...). On n'écartera pas, bien sûr, la possibilité d'une contamination provenant de l'amont des fleuves ou du milieu marin. Dupont et coll. (1985) ont d'ailleurs montré le rôle du courant côtier qui relie la Seine à la Somme le long du littoral cauchois.

On remarquera que les valeurs des concentrations en substances polluantes (les métaux en l'occurrence), présentées dans le présent article, s'avèrent quelquefois plus faibles dans la partie fine du sédiment (particules de diamètre inférieur à 63 µm) que dans le sédiment total. Cela serait dû au fait que les formes métalliques se lieraient à des particules organiques de grande taille, retenues par les tamis supérieurs (feuilles, tiges de végétaux, débris organiques divers) ou resteraient intégrées à des agrégats organominéraux non dissociés par la séparation mécanique du tamisage à sec.

A titre comparatif, sont présentés dans le tableau IV les résultats du Réseau National d'Observation (R.N.O.) obtenus après analyse de la matière vivante en 1981-1982. Il n'a pas été possible d'utiliser les données plus récentes et concernant le sédiment puisqu'elles ne sont pas disponibles au moins pour la Somme. Afin de mieux situer ces valeurs, sont ajoutées celles provenant des estuaires de la Loire et de la Gironde. De cette comparaison, il apparaît que les métaux lourds préoccupants trouvés dans la matière vivante en Somme s'avèrent une fois encore le fer (bien que non toxique) puis le zinc (le nickel ne figure pas dans la liste des métaux dosés dans le cadre du R.N.O.). En Seine, on retrouve le zinc, et, à un degré moindre, le fer, le cuivre, le plomb et le cadmium; c'est cependant ce dernier métal qui est le plus inquiétant à l'échelle du littoral français si on reprend les conclusions du R.N.O. sur la pollution dans la matière vivante pour la période 1972-1982.

Il faut remarquer que les niveaux de concentration des métaux dans la chair des animaux s'avèrent très variables dans le temps. D'autre part, le facteur de concentration depuis l'eau ou le sédiment semble extrêmement difficile à appréhender. Comme le signale Phillips (1980), les teneurs mesurées dans la matière vivante dépendent de l'espèce considérée, de

Tabl. IV. — Concentrations des métaux lourds dans la matière vivante, exprimées en p.p.m. de matière sèche. Somme : station n° 1, *Cerastoderma edule* (animal entier sans coquille). Seine : station n° 3, *Mytilus edulis* (animal entier sans coquille). Loire : station n° 1, *Mytilus edulis* (animal entier sans coquille). Données du Bulletin du Réseau National d'Observation de la Qualité du milieu marin.

Concentrations of heavy metals in living matter (as p.p.m. of dry matter). Somme : station n° 1, C. edule (whole animal without shell). Seine : station n° 3, M. edulis (whole animal without shell). Loire : station n° 1, M. edulis (whole animal without shell). Data from Bulletin du Réseau National d'Observation de la Qualité du milieu marin.

			Cd	Zn	Cu	Pb	Fe
SOMME	1981	Janv.	0,89	93,0	5,3	3,3	1 364
		Juin	0,70	70,0	5,4	2,2	1 187
		Sept.	0,24	61,0	4,7	1,4	538
		Déc.	0,31	79,0	3,5	2,0	773
	1982	Avril	—	—	—	—	—
		Juin	0,25	68,0	5,4	2,2	89,8
SEINE	1981	Janv.	6,11	182,0	11,9	8,1	62,4
		Juin	—	—	—	—	—
		Sept.	3,31	99,0	6,7	2,4	301,0
		Déc.	2,24	90,0	7,1	2,4	377,0
	1982	Avril	5,79	198,0	13,5	10,9	122,2
		Juin	3,28	107,0	8,4	5,9	41,9
LOIRE	1981	Janv.	—	—	—	—	—
		Mars	2,31	103,0	8,1	8,1	1 393
		Juin	—	—	—	—	—
		Sept.	2,15	78,0	9,5	5,8	826
		Nov.	1,28	65,0	7,5	3,8	556
	1982	—	—	—	—	—	

la taille, du sexe, de l'état physiologique des individus et de la période de prélèvement liée aux conditions marégraphiques. Ces restrictions rendent difficiles l'exploitation de ce type de résultats et leur comparaison avec ceux obtenus dans le sédiment. Il est encore difficile de mesurer l'ampleur de l'impact de teneurs élevées en métaux lourds sur la faune estuarienne. Wilson (1983) a montré expérimentalement qu'il n'existait pas, à court terme, d'accroissement significatif de la mortalité ni de détérioration de l'état physiologique de l'individu de *Cerastoderma edule* en liaison avec d'importantes teneurs en nickel.

• La charge en hydrocarbures est la donnée la plus préoccupante dans les deux écosystèmes considérés. Leur teneur moyenne dans les sédiments (R de Levy, 1972) pour la Seine atteint 2,85 et pour la Somme 2,78. Elle indique une concentration élevée en huiles de lubrification pour moteurs d'automobiles plutôt que par fuel-oil domestique ou par marée noire et serait due à un ruissellement en provenance des routes.

• La teneur des sédiments en phosphore total apparaît constamment parmi les 5 valeurs les plus inquiétantes. Dans les estuaires irlandais, c'est le

lessivage des engrais agricoles qui est responsable de l'enrichissement des sédiments en nutriments. C'est très probablement le cas en Picardie et en Normandie où les pollutions les plus graves pourraient provenir de sources diffuses depuis les champs cultivés et le long des axes de circulation. En Baie de Somme, la teneur élevée en phosphates laisse penser qu'il s'ajoute, à l'origine agricole de ce polluant, une origine domestique à partir des détergents. En Baie de Seine, les déversements de phosphogypses effectués au large du Havre participent probablement à la concentration anormale en phosphore dans les sédiments intertidaux.

CONCLUSION

Jeffrey et coll. (1985) ont déjà montré l'intérêt du calcul d'indices de qualité des estuaires et bien que la note sur 10 soit discutable en elle-même, il n'en demeure pas moins qu'elle reflète parfaitement l'état de santé de l'écosystème étudié, au moins à titre comparatif avec d'autres sites connus. Les résultats des analyses chimiques montrent, en outre, le sens des efforts à entreprendre : dans les estuaires de la Somme et de la Seine, faire chuter la charge en hydrocarbures, en phosphates et en nickel. En Picardie, il conviendrait de faire diminuer aussi la teneur en fer, alors qu'en Normandie ce sont les concentrations en zinc et en chrome qui sont inquiétantes.

Les indices constituent donc un précieux outil d'appréciation et d'aménagement éventuel. Dans ce type de démarche, Frisoni & Guelorget (1986) ont proposé, à partir de la notion de « confinement », une zonation biologique des milieux lagunaires méditerranéens (plancton-benthos) qui intègre les diverses variables du milieu. Cette approche aboutit à une évaluation possible des potentialités biologiques des milieux lagunaires en fonction de leur appartenance à une catégorie de la zonation; elle peut aussi apporter une appréciation sur le milieu étudié et proposer une solution d'aménagement; par exemple, un « déconfinement » d'une zone entraînerait une augmentation des potentialités aquacoles notamment conchylicoles. Un essai d'application de cette notion sera tenté dans l'estuaire macrotidal de la Somme (Ducrottoy et coll. 1986).

Avec les indices de qualité, la note sur 20 mise à la disposition des décideurs représente donc un élément complémentaire à la méthode de Guelorget et coll. (1983) pour aider à globaliser les problèmes de pollution. Leur application, proposée ici, a montré comment les utiliser et permettre leur extension à d'autres estuaires français et européens en vue de nouvelles comparaisons, tant pour améliorer nos connaissances scientifiques sur ces écosystèmes que pour éviter toute spéculation relative à la réalité des pollutions les perturbant.

REMERCIEMENTS — Les auteurs tiennent à remercier le Professeur L. Cabioch et J.-P. Dupont qui ont relu le texte et proposé des améliorations fondamentales de l'article. Leur gratitude va aussi aux collègues de l'ENVIRONMENTAL SCIENCES UNIT du Trinity College de Dublin (Irlande) et du GROUPE D'ÉTUDE DES MILIEUX ESTUARIENS ET LITTORAUX qui les ont aidés tant sur le terrain qu'au laboratoire. L'Université de Picardie a largement favorisé leurs travaux et J. Wilson a pu effectuer ses déplacements en France, notamment à la Station d'Études en Baie de Somme, grâce à une bourse attribuée par le National Board of Science and Technology de Dublin et le Centre National de la Recherche Scientifique, Paris. Que ces organismes en soient remerciés. Enfin, leur reconnaissance va à F. Couegnat qui a réalisé les cartes et à C. Patoux qui a dactylographié le manuscrit.

BIBLIOGRAPHIE

- DESPREZ M. 1981. Etude du macrozoobenthos intertidal de l'estuaire de la Seine. Thèse 3^e Cycle, Univers. Haute-Normandie, 186 p.
- DESPREZ M. 1985. Etude du macrozoobenthos intertidal de l'estuaire de la Seine : relations avec le substrat. *Actes du Muséum de Rouen*, 3 : 37-79.
- DESPREZ M. 1986. Conséquences biologiques de l'atterrissement de l'estuaire de la Seine : l'importance des vasières et leur évolution récente. Actes du Colloque « L'estuaire de la Seine », GEMEL, Mont Saint Aignan : 79-88.
- DESPREZ M. BRULARD J.F. DUPONT J.P. SIMON S. SYLVAND B. DUVAL P., 1983. Etude des biofaciès intertidaux de l'estuaire de la Seine C.R. Hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris, 296, série III : 531-526.
- DESPREZ M. & DUPONT J.P. 1985. Impact biosédimentologique d'aménagements portuaires en estuaire de Seine. Actes du Colloque « La Baie de Seine », CNRS, Caen, vol. 2 : 273-280.
- DESPREZ M. DUCROTOY J.P. SYLVAND B. 1986. Fluctuations naturelles et évolution artificielle des biocénoses macrozoobenthiques intertidales de trois estuaires des côtes françaises de la Manche. *Hydrobiologia*, 142 : 249-270.
- DUCROTOY J.P. 1984. L'exploitation des ressources naturelles de l'estuaire de la Somme : étude biosédimentologique. Rapport Université de Picardie, Amiens, 253 p.
- DUCROTOY J.P. DESPREZ M. DUPONT J.P. 1985. Short - and long-term biosedimentary evolution of two *Macoma balthica* communities. in : Estuarine Management and Quality Assessment, Wilson J.G. & Halcrow W. Plenum Press, London, 105-130.
- DUCROTOY J.P. DESPREZ M. 1986. Evolution spatio-temporelle de populations estuariennes de bivalves, liée à des perturbations naturelles ou artificielles. *Halitotus*, 15 : 283-299.

- DUCROTOY J.P. LAFITE R. ELKAIM B. DUPONT J.P. 1986. Application des notions de confinement à la Baie de Somme. *Jl. Rech. Océanogr.* 11 (1), sous-presse.
- DUPONT J.P. 1981. Relations entre bios et phénomènes sédimentaires intertidaux : le modèle de la Baie de Somme. Thèse 3^e Cycle, Univers. Haute-Normandie : 310 p.
- DUPONT J.P. 1983. Les séquences biosédimentaires de la Baie de Somme. *Actes du Muséum de Rouen*, 3 : 62-102.
- DUPONT J.P. & LAFITE R. 1984. Principales caractéristiques hydrobiosédimentaires de la Baie de Somme. Actes du Colloque « L'Environnement en Picardie », AMBE, Amiens : 141-144.
- DUPONT J.P. LAFITE R. LAMBOY M. 1985. Contribution de l'étude des suspensions à la compréhension des mécanismes hydrosédimentaires estuariens et littoraux en Manche Centrale et Orientale. Actes du Colloque « La Baie de Seine », CNRS, Caen : 85-92.
- GUELORGET O. FRISONI G. PERTHUISOT J.P. 1983. La zonation biologique des milieux lagunaires : définition d'une échelle de confinement dans le domaine paraliq-ue méditerranéen. *Jl. Rech. Océanogr.*, 13 (1) : 15-35.
- FRISONI G. GUELORGET O. 1986. De l'écologie lagunaire à l'aquaculture. *Pour la Science*, mai 1986 : 58-69.
- JEFFREY D.W. WILSON J.G. HARRIS C.R. TOMLINSON D.L. 1985. The application of two simple indices to irish estuary pollution status. in : Estuarine Management and Quality Assessment, Wilson J.G. & Halcrow W. Plenum Press, London : 147-161.
- LEPPAKOWSKI E. 1975. Assessment of degree of pollution on the basis of macrozoobenthos in marine and brackish water environments. *Acta Academia Aboensis*, B, 35 : 1-89.
- LEPPAKOWSKI E. 1977. Monitoring the benthic environment of organically polluted river mouths. in : Biological Monitoring of Inland Fisheries, Alabaster J.S. Applied Science Publishers, Barking : 125-132.
- LEVY E.M. 1972. The identification of petroleum products in the marine environment by absorption spectrophotometry. *Water Research*, 6 : 57-69.
- PEARSON T. ROSENBERG R. 1978. Macrobenthic succession in relation to organic enrichment and pollution of the marine environment. *Oceanogr. Mar. Biol. Annual Rev.* 16 : 229-311.
- PHILLIPS D.J.H. 1980. Quantitative aquatic biological indicators. Applied Science Publishers Ltd., London, 488 p.
- PRONIEWSKI F. ELKAIM B. 1980. Benthos subtidal de l'estuaire de la Seine : résultats préliminaires. *C. R. Hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris*, 291, série D : 545-547.
- REISE K. 1984. — Long-term changes in the macrobenthic invertebrate fauna of the Wadden Sea : are Polychaetes about to take over ? *Netherl. Jl. Sea Res.* 16 : 29-36.
- SIMON S. DESPREZ M. DUPONT J.P. PELTIER J.C. DUPONT W. 1981. Distribution du macrozoobenthos intertidal de la Baie de Somme. *C. R. Hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris*, 292, série III : 1013-1016.
- THORSON G. 1957. Bottom communities (sublittoral or shallow shelf). *Geol. Soc. Amer., Memoir*, 67 (1) : 461-534.
- TOMLINSON D.L. WILSON J.G. HARRIS C.R. JEFFREY D.W. 1980. Problems in the assessment of heavy-metal levels in estuaries and the formation of a pollution index. *Helgol. Meeresuntersuch*, 33 : 566-575.
- WILSON J.G. 1980. Heavy metals in the estuarine macrofauna of the east coast of Ireland. *Jl. Life Sci. Royal Dublin Soc.*, 1 : 183-189.
- WILSON J.G. 1983. The uptake and accumulation of Ni by *Cerastoderma edule* and its effect on mortality, body condition and respiration rate. *Mar. Environm. Res.*, 8 : 129-148.

Reçu le 15 janvier 1986; received January 15, 1986
Accepté le 24 avril 1986; accepted April 24, 1986

FEEDING ECOLOGY OF SOME COMMON INTERTIDAL NEOGASTROPODS AT DJERBA, TUNISIA

John D. TAYLOR

Department of Zoology
British Museum (Natural History)
Cromwell Road, London SW7 5BD
United Kingdom

PRÉDATEUR
GASTÉROPODE
ÉCOLOGIE DE
L'ALIMENTATION
MÉDITERRANÉE

RÉSUMÉ. — L'alimentation de certains Gastéropodes prédateurs communs de l'étage littoral de Djerba (Tunisie) est étudiée par l'analyse du contenu de l'appareil digestif. *Conus ventricosus* mange 14 espèces de Polychètes et 1 de Gastéropode, des espèces de Nereididae étant sa nourriture la plus courante. Le Buccin *Buccinulum corneum* se nourrit principalement de Polychètes euniciens et sabelliens, mais mange quelques Gastéropodes, particulièrement *Cerithium vulgatum*. *Cantharus dorbignyana* et *Engina bicolor* se nourrissent tous deux de Gastéropodes et de Polychètes, alors que *Mitrella scripta* se nourrit de Gastéropodes et de leurs œufs. *Columbella rustica* semble être herbivore. Une comparaison faite avec d'autres études menées en différents endroits suggère que les espèces de *Conus* venant de localités ayant une température hivernale de l'eau de mer plus basse, tendent à avoir une alimentation plus variée et étendue.

PREDATORY
GASTROPOD
FEEDING ECOLOGY
MEDITERRANEAN

ABSTRACT. — The diets of some common predatory gastropods from intertidal habitats at Djerba, Tunisia, were investigated by gut content analysis. *Conus ventricosus* eats fourteen species of polychaete and a gastropod, with species of Nereididae the most common food items. The whelk *Buccinulum corneum* feeds mainly upon sabellid and eunicid polychaetes, but eats some gastropods. *Pisania striata* and *Phyllonotus trunculus* both eat gastropods, particularly the abundant *Cerithium vulgatum*. *Cantharus dorbignyana* and *Engina bicolor* both eat polychaetes and gastropods, whilst *Mitrella scripta* eats gastropods and their eggs. *Columbella rustica* appears to be herbivorous. A comparison with studies elsewhere suggests that *Conus* species from localities with cooler winter seawater temperatures tend to have broader diets.

INTRODUCTION

Recent empirical and theoretical models concerning the response of organisms to seasonal environments (Boyce, 1979, Valentine, 1983, 1984) suggest that one of the trophic responses is for animals to increase the *per capita* resources available by feeding upon a wider range of food items. Another response is to feed at lower trophic levels, thereby shortening the food chain and increasing efficiency. These

responses result in a tendency for animals in seasonal environments to be trophic generalists.

Amongst predatory gastropods there is some evidence of broad latitudinal patterns in the degree of food specialisation (Taylor & Taylor, 1978). At high latitudes, species of a number of gastropod genera are known to have catholic diets, including as prey several animal phyla. These broad diets are often coupled with scavenging habits. Particular examples are members of the family Buccinidae including *Buccinum*, *Neptunea* (Pearce & Thorson,

Table I. — Common intertidal and shallow sublittoral Neogastropods at Djerba, Tunisia. Size expressed as mean shell length (mm), with standard deviation.

Gastropods	Habitat	Size
Muricidae		
<i>Phyllonotus trunculus</i> (Linnaeus, 1758)	sublittoral, thin sand on rock; rock	43.5 (5.8), n = 49
<i>Muricopsis cristatus</i> (Brocchi, 1814)	low intertidal and sublittoral rock and boulders.	19.9 (5.6), n = 51
Columbellidae		
<i>Mitrella scripta</i> (Linnaeus 1758)	sublittoral fringe, beneath boulders	13.6 (3.3), n = 17
<i>Columbella rustica</i> (Linnaeus, 1758)	sublittoral fringe, beneath boulders	16.1 (1.9) n = 14
Nassariidae		
<i>Amyclina corniculum</i> (Olivi 1792)	intertidal silt on rock	14.8 (1.4), n 30
Buccinidae		
<i>Pisania striata</i> (Gmelin 1791)	intertidal rocks, boulders and crevices	19.5 (4.2), n = 37 (Tourgueness) 23.3 (2.1), n = 78 (Bordjili)
<i>Engina bicolor</i> (Contraire 1835)	sublittoral fringe, beneath blocks	7.9 (0.5), n = 6
<i>Cantharus dorbignyana</i> (Payraudeau 1826)	low intertidal boulders	15.4 (3.3), n = 38
<i>Buccinulum corneum</i> (Linnaeus 1758)	sublittoral silty-sand, on rock	32.6 (7.8), n = 60
Fascioliariidae		
<i>Fasciolaria lignaria</i> (Linnaeus 1758)	sublittoral fringe, beneath boulders	14.1 (2.6), n = 15
Colubrariidae		
<i>Colubraria reticulata</i> (Blainville 1826)	sublittoral fringe, beneath blocks	18.8 (2.7), n = 15
Mitridae		
<i>Mitra ebenus</i> (Lamarck, 1811)	intertidal and sublittoral rock crevices	14.3 (1.5), n = 5
Conidae		
<i>Conus ventricosus</i> Gmelin 1791	intertidal rocky shore, beneath boulders and silty sand on rock	18.8 (5.1), n = 128 Bordjili 22.2 (3.3), n = 98 Tourgueness

1967; Taylor, 1978; Shimek 1984) and *Searlesia* (Louda, 1979). In addition to their well-known scavenging activities upon dead and moribund prey, species of Nassariidae from temperate areas, for example, *Nassarius reticulatus* and *Ilyanassa obsoletus* are known to feed extensively upon organic detritus (Scheltema, 1964; Curtis & Hurd, 1979; Hurd, 1985; Tallmark, 1980).

By contrast, many tropical predatory gastropods have rather narrow diets usually including only a few species from a major prey class (Taylor, 1984). Good examples are the highly stenophagic species of *Conus* inhabiting coral reefs, which feed upon relatively few species of polychaetes (Kohn 1959, 1968, 1981, Kohn & Nybakken 1975). A further example of the specialised diets of tropical gastropods is amongst species of the family Mitridae, each of which feed upon just one or two species of sipunculans (Kohn, 1970; Fukuyama & Nybakken, 1983; Taylor, 1984, 1986).

One problem with latitudinal comparisons of diet is that the higher and lower latitude predators which have been studied to date, are taxonomically unrelated. As yet, there is little evidence of any intraspecific or intrageneric change in diet breadth with latitude. Although the data were collected for a different purpose, Kohn (1966) showed that *Conus californicus* from southern California feeds upon a much wider range of prey than its tropical congeners. At Hong Kong the muricid *Cronia margaritcola* appears to have a broader diet than in the more equatorial parts of its range (Taylor, 1980). Additionally, there is some evidence that the temperate

species in the largely tropical family Cymatidae, such as *Fusitriton oregonense* from the N.E. Pacific (Eaton in Kohn, 1983) and other species in Australia and New Zealand (Laxton, 1971) may have broader diets than their tropical relatives. However, despite these few examples there is very little quantitative data concerning this phenomenon.

The gastropod fauna of the Mediterranean Sea supports a number of common predatory gastropod species which belong to genera with largely tropical distributional ranges. Notable amongst these are *Conus ventricosus* (= *C. mediterraneus*), and species of *Mitra*, *Pisania*, *Cantharus*, *Engina*, *Colubraria*, *Mitrella*, *Columbella*, *Phyllonotus* and *Muricopsis*. Apart from the observations of Alpers (1932) of *Conus ventricosus* feeding upon the polychaete *Perinereis cultrifera*, the diets of these gastropods are unknown.

This study of intertidal predatory gastropods around Djerba, Tunisia was initiated with the objective of establishing the food of these common shore animals in order to compare them with congeners or close relatives elsewhere. These data might then be used to test the hypothesis that diets tend to be broader in seasonal environments.

STUDY SITES

Collections were made in September 1984 from sites on the island of Djerba, situated at the southern

end of the Gulf of Gabes, Tunisia (Lat. 34° N, 10° 40' E). The Gulf of Gabes is unusual in the Mediterranean in having a large tidal range of around 2.2 m at Gabes and around 1 m at Djerba. Mean winter temperatures in the gulf are 14.6°C and in the summer 25.4°C (Ktari-Chakroun & Abderrazak, 1971).

Collections were made at two main sites :

1. Ras Tourgueness; this site consists of low rocky sandstone outcrops about 1 km west of the headland of Ras Tourgueness. The intertidal rock is eroded into irregular gullies and pools with the lower portions covered by a turf of red and green algae. The gastropod fauna includes *Conus ventricosus*, *Pisania striatus*, *Gibbula umbilicaris*, and *Monodonta turbinata*.

2. Bordjili : this site is situated about 200 m south of the Lighthouse at Bordjili at the NW tip of Djerba and consists of a ramp-shaped, low, cliff about 2 m high. The cliff is heavily dissected into pools and gullies with a step at the base on to a broad and shallow, sublittoral platform. Nearshore, this is covered by a variable thickness of sediment with patches of *Zostera* and *Posidonia*, with sponges embedded into the sediment. Loose boulders are common at the base of the cliff and sporadically scattered amongst the seagrasses. The intertidal gastropod fauna includes *Littorina neritoides* in the littoral fringe. Occurring lower on the shore are *Gibbula umbilicaris*, *Monodonta turbinata*, *Pisania striata* and *Conus ventricosus*, and in the tidal pools, *Cerithium vulgatum*. At the margins of the sublittoral platform *Cerithium vulgatum* is extremely abundant on open sandy substrates, along with *Phyllonotus trunculus*, *Buccinum corneum*, and *Conus ventricosus*. On the undersides of boulders there is a diverse gastropod fauna including *Pisania striatus*, *Conus ventricosus*, *Mitrella scripta*, *Columbella rustica*, *Colubraria reticulata*, *Muricopsis cristata* and *Haliotis lamellosa*.

Additional samples of the nassariid *Amyclina corniculum* were collected from a muddy-silt habitat about 1 km N of Adjim on the southwest corner of Djerba.

METHODS

The predatory gastropods for dietary analysis were, after cracking the shells, preserved in 8% formalin as soon as possible after collection. Food remains from the oesophagus, stomach and rectum were mounted on slides in Aquamount and identified by microscopic examination.

RESULTS

The prey identified from the gut content analysis and by field observation of predatory gastropods are shown in Table II. Polychaetes and gastropods are the main prey organisms eaten.

The diet of *Conus ventricosus* differed at the two localities sampled. At Bordjili the remains of 14 species of polychaete and a gastropod were recovered. Polychaete species from nine different families were eaten; 39% of the remains were of the family Nereididae, with the eunicid *Palola siciliensis* and the capitellid *Capitella capitata* also quite common. Additionally, a single individual contained the operculum of the gastropod *Cerithium vulgatum*. By contrast, in *Conus* specimens from the rocky shore near Ras Tourgueness only one species of polychaete *Perinereis cultrifera* was recorded. The differences between the two localities may be due to variations in prey availability between the two sites, but this was not investigated.

Eighty-six per cent for of the food items from the sublittoral whelk *Buccinum corneum* consisted of polychaetes and 12% of gastropods. The sabellid *Branchiomma lucullana* forms 67% of the polychaete remains with *Palola siciliensis* also important. The gastropods eaten include *Cerithium vulgatum* and *Columbella rustica*.

Although the results are based upon rather small samples the other buccinids *Cantharus dorbignyana* and *Engina bicolor* both feed mainly upon polychaetes. *Cantharus* eats *Palola siciliensis* and *Sabellaria spinulosa* and species of Maldanidae. The remains of the polychaetes *Dodecaceria* and *Vermilia* and gastropod radulae from juvenile *Cerithium vulgatum* were recovered from *Engina bicolor*.

The nassariid *Amyclina corniculum* has a diet which includes polychaetes and Crustacea. Most of the polychaete remains were of the dorvilleine, *Ophyrotrocha puerilis* and 26 separate jaws were recovered from one gastropod. The variety of crustacean remains recovered probably result from the scavenging activities of this snail upon dead and moribund material. In addition to the animal remains, quantities of blue-green algal filaments were found in the stomach of *A. corniculum*.

Only one specimen of *Fasciolaria lignaria* contained food remains; these consisted of setae from the capitellid polychaete *Notomastus*.

The common intertidal whelk *Pisania striata* feeds mainly upon gastropods. In particular, *Cerithium vulgatum* but also *Gibbula* and *Monodonta* have been recognised from radula and jaw remains. The prey are held in the foot and the proboscis inserted through the aperture. Three individuals of *Pisania* also contained fragments of barnacles and two others the setae of the polychaete *Polydora antennata*.

Table II. — Food items recovered from Djerba neogastropods. Polychaete classification after Fauchald (1977).

Prey items	<i>Conus ventricosus</i>	<i>Pisania striata</i>	<i>Buccinum corneum</i>	<i>Cantharus dorbignyana</i>	<i>Engina bicolor</i>	<i>Mitrella scripta</i>	<i>Phyllonotus trunculus</i>	<i>Amyclina corniculum</i>
POLYCHAETA	a	b						
Spionidae								
<i>Polydora antennata</i> Clapérade	1	2						9
<i>Polydora</i> sp.								3
Cirratulidae								
<i>Cirratula cirratus</i> (Müller)	4				2			
<i>Dodecaria concharum</i> Oersted								
Capitellidae								
<i>Capitella capitata</i> (Fabricius)	5							
Maldanidae								
<i>Chlymene lumbricoides</i> (Quatrefages)	1			2				
<i>Johnstonia clymenoides</i> (Quatrefages)	2			1				
Maldanid sp. A								
Maldanid sp. B								
Maldanid sp. C								
Syllidae						1		
<i>Syllis amica</i> Quatrefages	3							
Nereididae								
<i>Perinereis cultrifera</i> (Grube)	8	63						
<i>Perinereis</i> sp.	1	1						
<i>Nereis caudata</i> (Delle Chiaje)	8							
<i>Nereis</i> sp.		1						1
Eunicidae								
<i>Palola siciliensis</i> (Grube)	5		13	5	1			
Lumbrineridae								
<i>Lumbrineris coccinea</i> Renieri	2		13	5	1			
<i>Lumbrineris</i> sp.	1							
Dorvilleidae								
<i>Ophyrotrocha puerilis</i> Clap. & Mecz.								14
Sabellariidae								
<i>Sabellaria spinulosa</i> Leuckart				3				
Terebellidae								
<i>Terebella lapidaria</i> Kahler	3			2				
Sabellidae								
<i>Branchiomma lucullana</i> (Delle Chiaje)		1	29					
Serpulidae								
<i>Vermilia multicristata</i> Philippi					2			
Polychaete setae indeterminate			1	3				3
GASTROPODA								
<i>Monodonta</i> sp.		2						
<i>Gibbula</i> sp.		3				2		
<i>Cerithium vulgatum</i> Bruguière	1	40	2		3		47	
<i>Columbella rustica</i> (Linnaeus)			1					
gastropod tissue undet.			7	1		7		
gastropod eggs			3			6		
BIVALVIA								
<i>Modiolus barbatus</i> (Linnaeus)							2	
CIRRIPIEDIA		3						
CRUSTACEA				1				10
Number examined	94	85	103	82	22	30	*	53
Number of identified prey	46	64	58	51	13	16	49	41
% food items = polychaetes	98.8	100	3.5	86.3	92.3	72.7	6.3	75.6
% food items = molluscs	2.2		89.7	11.8	7.8	27.3	93.7	

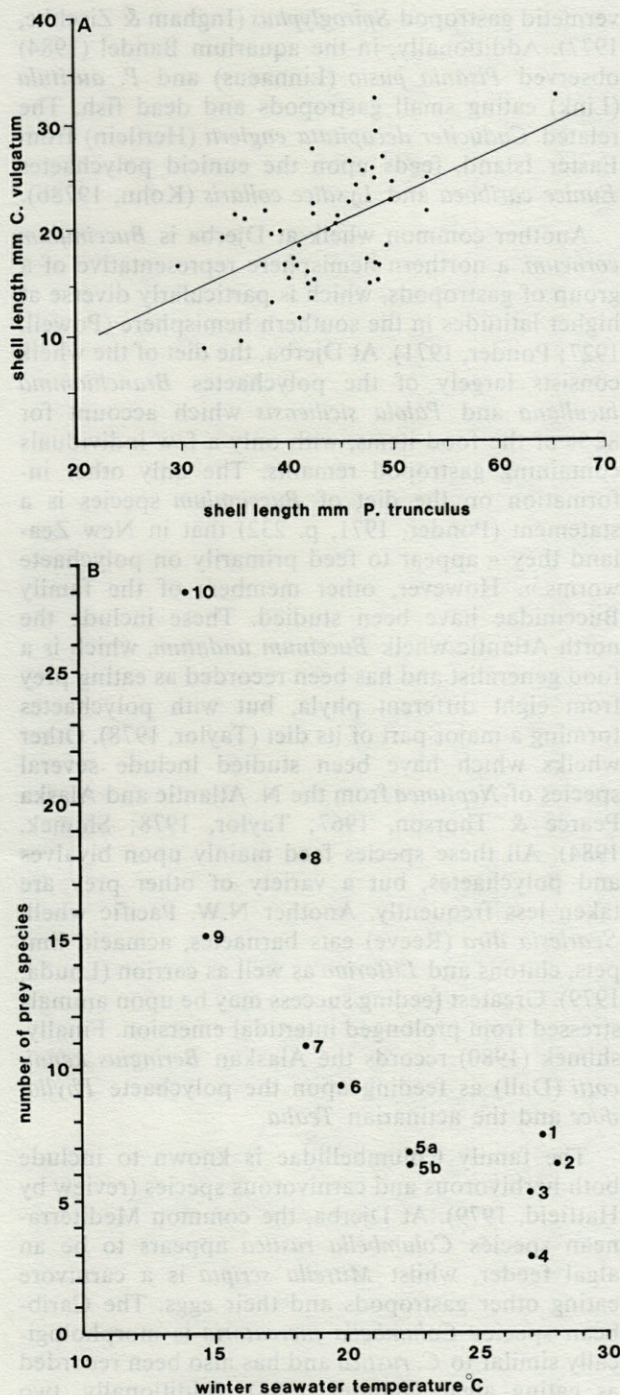


Fig. 1. — A, Relationship between the sizes of *Cerithium vulgatum* prey and the predator *Phyllonotus truncatus* at Bordjili, Djerba; B, Relationship between the number of prey species in the diet and winter seawater temperature for *Conus* species at various localities. Points for localities 1-7 represent means for several *Conus* species. Localities 8-10 are for single species. Except for Djerba, the data are from Kohn 1959, 1966, 1968, 1978, 1981; Kohn and Nybakken 1975; and Nybakken 1978, 1979. Key to localities : 1. Indonesia 2. Maldives 3. Chagos 4. Enwetak 5. Hawaii 6. Gulf of California and W. Mexico 7. Galapagos Islands 8. Easter Island 9. Djerba 10. San Diego.

The sublittoral muricid *Phyllonotus truncatus* also feeds mainly upon *Cerithium vulgatum*, which are not drilled, as is the habit of most other muricids, but held in the foot and attacked through the aperture. Additionally, two individuals were observed eating small individuals of the bivalve *Modiolus barbatus*. Figure 1,A shows the relationship between the sizes of predator and prey for *P. truncatus* feeding upon *Cerithium vulgatum*. It is apparent that the mean prey size increases with predator size, as do both the largest and smallest prey taken. These data are consistent with the results that would be expected if the predators were conforming to optimal prey selection models (Leviten, 1976). However, as Hughes (1980) has pointed out, similar predictions would be expected for purely mechanical reasons, if the power and dexterity in handling prey are functions of predator size.

Out of the two species of Columbellidae examined, *Mitrella scripta* is a carnivore. Nine individuals contained gastropod tissue and in two cases, the remains of the radula identified this as a *Gibbula* species. The stomach remains from a further six individuals consisted of eggs, probably from an opisthobranch gastropod. One further specimen contained setae of a maldanid polychaete.

Six specimens of the other columbellid *Columbella rustica* all contained abundant algal filaments, diatoms and sediment. This species is apparently herbivorous.

No identifiable food remains were recovered from the 20 specimens examined of *Colubraria reticulata*. Faecal material in the rectum consisted solely of small brown granules. These are similar to brown granules seen in the digestive gland. The lack of material in the stomach, supports the suggestion of Ponder (1971) that some *Colubraria* species may feed suctorially.

No food remains were recovered or feeding observations were made upon *Muricopsis cristatus* and *Mitra ebenus*.

DISCUSSION AND CONCLUSIONS

The diets of *Conus* species have been intensively studied in other parts of the world by Kohn and his associates (Kohn, 1959, 1966, 1968, 1971, 1978a, 1981; Kohn & Nybakken 1975; Nybakken 1978, 1979) and these studies provide much the best data for latitudinal comparisons of diet.

Conus species in the tropical Indo-Pacific are known for their relatively specialized diets and in general amongst those taxa from coral-reef habitats, relatively few species of prey (largely polychaetes) are eaten. However, *Conus* inhabiting the Galapagos

Islands and the Gulf of California eat more prey species (Nybakken, 1978, 1979) and *Conus miliaris*, the single species on Easter Island, consumes eighteen prey species (Kohn, 1978a). Additionally, *Conus californicus* the single species inhabiting the Californian coast, has been recorded at San Diego as eating 28 different prey items from 4 phyla, including bivalves, gastropods, cephalopods, polychaetes, crustacea and fish (Kohn, 1966).

The broad diets of the solitary *Conus* species at Easter Island and southern California have been interpreted as perhaps resulting from ecological release in the absence of other potentially competing *Conus* species (Kohn, 1966, 1978). However, if the view is taken that increased diet breadth is an adaptational response to seasonal environments, then the higher latitude *Conus* species would be expected to have broader diets than their tropical congeners. There is a broad correlation of diet breadth with latitude, but certain faunas like the *Conus* species from the Galapagos Islands, have broader diets than might be expected from their equatorial location. However, the Galapagos are washed by cool upwelling currents, with for the latitude, a large seasonal range in sea surface temperatures (Abbott, 1966). If the diet breadth of *Conus* as measured by the number of prey species eaten, is plotted against seasonal temperature variation, then *Conus* species at localities experiencing 5° C or more seasonal temperature variation have broader diets. However, a much better correlation is obtained if diet breadth is plotted against mean winter sea surface temperature (Fig. 1,B). A clear trend in diet breadth shows that those species from localities experiencing cooler winter temperatures have considerably broader diets than those species from warmer waters. A similar relationship is seen by plotting the number of polychaete families eaten; this gives an indication of the morphological diversity of the prey taken. The correlation of water temperatures and food diversity affords an alternative explanation to the ecological release hypothesis.

Out of the other gastropod species at Djerba, the buccinids *Cantharus dorbigynana* and *Engina bicolor* are both northerly species of genera with otherwise, largely tropical distributions. Species in these genera which have been examined elsewhere include *Cantharus undosus* and *C. fumosus* which are both food generalists eating a variety of polychaetes as well as other gastropods (Taylor 1984). The tropical *Engina* species which have been examined (*E. mendicaria*, *E. alveolata*, *E. lineata*, *E. zonalis*), apparently feed entirely upon polychaetes, and gastropod remains have not been found in any of these tropical species (Taylor, unpub). *Pisania striata*, the common intertidal buccinid at Djerba, feeds mainly upon gastropods, particularly *Cerithium vulgatum*, with only a few polychaetes and barnacles in the diet. Other *Pisania* studied for diet include *Pisania tinctoria* (Conrad) from Florida, which feeds mainly upon the

vermetid gastropod *Spiroglyphus* (Ingham & Zischke, 1977). Additionally, in the aquarium Bandel (1984) observed *Pisania pusio* (Linnaeus) and *P. auritula* (Link) eating small gastropods and dead fish. The related *Caducifer decapitata engleri* (Hertlein) from Easter Island, feeds upon the eunicid polychaetes *Eunice cariboea* and *Lysdice collaris* (Kohn, 1978b).

Another common whelk at Djerba is *Buccinulum corneum*, a northern hemisphere representative of a group of gastropods, which is particularly diverse at higher latitudes in the southern hemisphere (Powell, 1927; Ponder, 1971). At Djerba, the diet of the whelk consists largely of the polychaetes *Branchiommata lucullana* and *Palola siciliensis* which account for 82% of the food items, with only a few individuals containing gastropod remains. The only other information on the diet of *Buccinulum* species is a statement (Ponder, 1971, p. 232) that in New Zealand they « appear to feed primarily on polychaete worms ». However, other members of the family Buccinidae have been studied. These include the north Atlantic whelk *Buccinum undatum*, which is a food generalist and has been recorded as eating prey from eight different phyla, but with polychaetes forming a major part of its diet (Taylor, 1978). Other whelks which have been studied include several species of *Neptunea* from the N. Atlantic and Alaska Pearce & Thorson, 1967; Taylor, 1978; Shimek, 1984). All these species feed mainly upon bivalves and polychaetes, but a variety of other prey are taken less frequently. Another N.W. Pacific whelk *Searlesia dira* (Reeve) eats barnacles, acmaeid limpets, chitons and *Littorina* as well as carrion (Louda, 1979). Greatest feeding success may be upon animals stressed from prolonged intertidal emersion. Finally, Shimek (1980) records the Alaskan *Beringius kennicotti* (Dall) as feeding upon the polychaete *Phyllodoce* and the actinarian *Tealia*.

The family Columbellidae is known to include both herbivorous and carnivorous species (review by Hatfield, 1979). At Djerba, the common Mediterranean species *Columbella rustica* appears to be an algal feeder, whilst *Mitrella scripta* is a carnivore eating other gastropods and their eggs. The Caribbean species *Columbella mercatoria* is morphologically similar to *C. rustica* and has also been recorded as eating algae (Bandel, 1984). Additionally, two species of Caribbean *Mitrella* feed on hydroids (Bandel, 1984).

This study has provided new data on the diets of some common Mediterranean predatory gastropods. This information should help in determining the role of these gastropods in the trophic organisation of intertidal and shallow-water communities of which they are such an abundant component.

In conclusion, there is good evidence amongst *Conus* species that the diversity of prey eaten is correlated with the mainly latitudinal variations in minimum seawater temperatures. However, for other

predatory gastropods there are insufficient data from different localities, for any possible broad-scale patterns in dietary diversity to be determined.

REFERENCES

- ABBOTT D.P., 1966. Factors influencing the zoogeographic affinities of Galapagos inshore fauna. In *The Galapagos*. Edited by R.I. Bowman, University of California Press, Berkeley and Los Angeles, 108-122.
- ALPERS F., 1932. Über die nahrungsaufnahme von *Conus mediterraneus* Brug. eines toxoglossa prosobranchier. *Pubb. Staz. zool. Napoli*, **11** : 426-445.
- BANDEL K., 1984. The radulae of Caribbean and other Mesogastropoda and Neogastropoda. *Zool. Verh. Leiden*, **214** : 1-188.
- BOYCE M.S., 1979. Seasonality and patterns of natural selection for life histories. *Am. Nat.*, **114** : 569-583.
- CURTIS L.A., and L.E. HURD, 1979. On the broad nutritional requirements of the mud snail, *Ilyanassa (Nassarius) obsoletus* (Say) and its polytrophic role in the food web. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, **41** : 289-297.
- FAUCHALD K., 1977. The polychaete worms. definitions and keys to the orders, families and genera. *Sci. Ser. nat. Hist. Mus. Los Ang. Cty*, **28** : 1-190.
- FUKUYAMA A., and J. NYBAKKEN, 1983. Specialized feeding in mitrid gastropods : evidence from a temperate species *Mitra idae* Melvill. *Veliger*, **26** : 96-100.
- HATFIELD E.B., 1979. Food sources for *Anachis avara* (Columbellidae) and a discussion of feeding in the family. *Nautilus, Philad.*, **93** : 40-43.
- HUGHES R.N., 1980. Optimal foraging theory in the marine context. *Oceanogr. mar. Biol.*, **18** : 423-481.
- HURD L.E., 1985. On the importance of carrion to reproduction in an omnivorous estuarine neogastropod, *Ilyanassa obsoleta* (Say). *Oecologia*, **64** : 513-515.
- INGHAM R.E., and J.H. ZISCHKE, 1977. Prey preferences of carnivorous intertidal snails in the Florida Keys. *Veliger*, **20** : 49-51.
- KOHN A.J., 1959. The ecology of *Conus* in Hawaii. *Ecol. Monogr.*, **29** : 47-90.
- KOHN A.J., 1966. Food specialization in *Conus* in Hawaii and California. *Ecology*, **47** : 1041-1043.
- KOHN A.J., 1968. Microhabitats, abundance and food of *Conus* on atoll reefs in the Maldives and Chagos islands. *Ecology*, **49** : 1046-1062.
- KOHN A.J., 1970. Food habits of the gastropod *Mitra litterata* Lamarck : relation to trophic structure of intertidal marine bench community in Hawaii. *Pacif. Sci.*, **24** : 483-486.
- KOHN A.J., 1978a. Ecological shift and release in an isolated population : *Conus miliaris* at Easter Island. *Ecol. Monogr.*, **48** : 323-336.
- KOHN A.J., 1978b. Gastropods as predators and prey at Easter island. *Pacif. Sci.*, **32** : 35-37.
- KOHN A.J., 1981. Abundance, diversity and resource use in an assemblage of *Conus* species in Enewetak lagoon. *Pacif. Sci.*, **34** : 359-369.
- KOHN A.J., 1983. Feeding biology of gastropods. In *The Mollusca*, Edited by A.S.M. Saleuddin and K.M. Wilbur, Academic Press, New York and London, **5** (2) : 1-63.
- KOHN A.J., and J.W. NYBAKKEN, 1975. Ecology of *Conus* on Eastern Indian Ocean fringing reefs : diversity of species and resource utilization. *Mar. Biol.*, **29** : 211-234.
- KTARI-CHAKROUN F., and A. ABDERRAZAK, 1971. Les fonds chabutables de la région sud-est de la Tunisie (Golfe de Gabès). *Bull. Inst. nat. Scient. Tech. Océogr. Pêche, Salammbô*, **2** : 5-47.
- LAXTON J.H., 1971. Feeding in some Australasian Cymatiidae (Gastropoda : Prosobranchia). *Zool. J. Linn. Soc.*, **50** : 1-9.
- LEVITEN P.J., 1976. The foraging strategy of vermivorous conid gastropods. *Ecol. Monogr.*, **46** : 157-178.
- LOUDA S.M., 1979. Distribution, movement and diet of the snail *Searlesia dira* in the intertidal community of San Juan Island, Puget Sound. *Mar. Biol.*, **51** : 119-131.
- NYBAKKEN J., 1978. Population and food utilization of *Conus* in the Galapagos Islands. *Pacif. Sci.*, **32** : 271-280.
- NYBAKKEN J., 1979. Population characteristics and food resource utilization of *Conus* in the Sea of Cortez and West Mexico. *J. moll. Stud.*, **45** : 82-97.
- PEARCE J.B., and G. THORSON, 1967. The feeding and reproductive biology of the red whelk *Neptunea antiqua* (L.) (Gastropoda, Prosobranchia). *Ophelia*, **4** : 227-314.
- PONDER W.F., 1968. Anatomical notes on two species of Colubariidae (Mollusca, Prosobranchia). *Trans. R. Soc. N.Z.*, **10** : 217-223.
- PONDER W.F., 1971. A review of the New Zealand Recent and fossil species of *Buccinum* Deshayes (Mollusca : Neogastropoda : Buccinidae). *J. R. Soc. N.Z.*, **1** : 231-283.
- POWELL A.W.B., 1927. The Recent and Tertiary species of the genus *Buccinum* in New Zealand with a review of related genera and families. *Trans. Proc. N.Z. Inst.*, **60** : 57-98.
- SHELTEMA R.S., 1964. Feeding habits and growth in the mud snail *Nassarius obsoletus*. *Chesapeake Sci.*, **5** : 161-166.
- SHIMEK R.L., 1980. A note on the diet of *Beringius kennicotti* (Dall 1871). *Veliger*, **23** : 153-154.
- SHIMEK R.L., 1984. The diets of Alaskan *Neptunea*. *Veliger*, **26** : 274-281.
- TALLMARK B., 1980. Population dynamics of *Nassarius reticulatus* (Gastropoda, Prosobranchia) in Gullmar Fjord, Sweden. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **3** : 51-62.
- TAYLOR J.D., 1978. The diet of *Buccinum undatum* and *Neptunea antiqua*. *J. Conch. Lond.*, **29** : 309-318.
- TAYLOR J.D., 1980. Diets and habitats of shallow water predatory gastropods around Tolo channel, Hong Kong. In *Proceedings of the first International Workshop on the Malacofauna of Hong Kong and Southern China, Hong Kong 1977*. Edited by B.S. Morton, Hong Kong University Press, Hong Kong, 163-180.
- TAYLOR J.D., 1984. A partial food web involving predatory gastropods on a Pacific fringing reef. *J. exp. Mar. Biol. Ecol.*, **74** : 273-280.

SAISIE SEMI AUTOMATISÉE DE PARAMÈTRES BIOMÉTRIQUES

Automated processing of biometrical data

F. de BOVÉE

Université P. et M. Curie, U.A. C.N.R.S. 117
Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer (France)

MÉIOBENTHOS
CHROMOSOMES
BIOMÉTRIE
MICROORDINATEUR

RÉSUMÉ. — L'auteur présente deux approches simples et peu coûteuses d'acquisition de données biométriques à l'aide d'un microordinateur.

MEIOFAUNA
CHROMOSOMS
BIOMETRY
MICROCOMPUTER

ABSTRACT. — This paper describes two simple and few expensive ways to process biometrical data with a computerized system.

De nombreux paramètres écologiques (dynamique des populations, biomasses...) sont fondés sur la mesure, souvent longue et fastidieuse, de données biométriques. Le développement de la microinformatique est susceptible d'apporter une amélioration tant au niveau du confort que de la rapidité de l'obtention des valeurs.

Nous présentons deux approches dans l'acquisition informatique des mesures.

1 *Logiciel Digital et Digital 2.* L'image à étudier (cliché, chambre claire, tracé, organisme...) est projetée sur le plateau d'une table à digitaliser (Bit Pad de Summagraphics). Selon la version du programme, les mesures sont effectuées à l'aide d'un stylet (Digital) ou d'une loupe à touches (Digital 2) en mode point ou en continu. Les données sont codées sous la forme d'un triplet ASCII : coordonnées X et Y du point et sa validation. Le programme dépouille ce triplet, teste le point, puis calcule les longueurs successives selon une métrique euclidienne. Une mesure peut comprendre jusqu'à 1 000 points. La fin d'une mesure entraîne le stockage de sa valeur. Le code de la fin des opérations déclenche la sauvegarde des mesures dans un fichier préalablement déclaré par l'opérateur. Le nombre de mesures possibles est théoriquement seulement limité par la

place disponible sur une disquette ou un disque dur. L'entrée d'un coefficient correcteur permet de convertir automatiquement les valeurs lues selon une échelle particulière (grossissement de microscope...) à une échelle standard (métrique...). Ces programmes tournent sur micro-ordinateurs Sirius ou Victor S1 et sur compatibles IBM (Victor V286) sous MSDOS en GWBasic et Basica; 256 K de RAM sont largement suffisants. En mode continu la vitesse d'acquisition des données est limitée à celle du micro-ordinateur. Toutefois, dans la pratique, il s'avère que le mode point fournit une précision toujours suffisante et une sécurité plus grande.

2 *Logiciel Arago.* L'image à étudier est captée à l'aide d'une caméra vidéo NB (Philips LDH 0402/10) sous contrôle d'un moniteur (Philips). Elle est récupérée sur l'écran d'un micro-ordinateur (Victor S1, 256 K de RAM) doté d'une carte de digitalisation (DGS2 de MID). Elle comprend un système d'analyse d'images vidéo, une zone de stockage de l'image, une logique d'adressage de la carte. Cette carte est livrée avec un programme DGS qui permet de saisir, traiter et sauver les images. Le logiciel Arago (Rynne, 1986), écrit en MS-Pascal, permet de les étudier sous Grafix. Les mesures (longueurs, surfaces) sont effectuées sur l'écran par

déplacement d'une « souris » et après correction automatique des déformations liées à une très faible compression de l'image en largeur. Les résultats sont, là aussi, stockés dans un fichier.

Selon les 2 modes de travail les fichiers de sortie (ASCII) sont aisément récupérables pour leur exploitation ultérieure (statistiques des distributions, calculs complémentaires...), soit à l'aide de tableurs (type Lotus 123...) ou de programmes « ad hoc ».

Le programme Arago s'adresse plutôt à des observations où le fond est très homogène et surtout tranché en comparaison du matériel à étudier. Son intérêt est certain pour des études comparatives morphologiques et biométriques réalisées à de forts grossissements. Dans sa version actuelle il est plus limité pour les travaux d'écologie générale, et notamment en méiobenthologie en raison de l'impossibilité d'éliminer des échantillons les fibres organiques ou la totalité du sédiment. Toutefois, l'adoption d'une technologie vidéo couleur couplée à la coloration des organismes devrait permettre une amélioration considérable des résultats.

D'ores et déjà, la méthodologie fondée sur l'acquisition des données biométriques à l'aide d'une table à digitaliser constitue une approche peu coûteuse, facile à mettre en œuvre et fiable. Les programmes sont transportables sur de très nombreux micro-ordinateurs et s'adaptent aux cas de chacun. De plus, les caractéristiques des fichiers de sortie font leur exploitation facile. Leurs applications

touchent à des domaines très divers : études quantitatives de caryotypes (Thiriote-Quievreux, 1984); distribution de Myriapodes (Briard, 1986) en Ecologie terrestre; Ecologie des Nématodes libres marins (de Bovée, 1987) en Océanographie benthique.

AUTEURS CITÉS

- de BOVÉE, F. 1987. Biomasse et équivalents énergétiques des Nématodes libres marins. *Cah. Biol. Mar.*, 4 : sous presse.
- BRIARD, J. 1986. Influence des incendies de forêt sur les peuplements de Myriapodes édaphiques d'une subéraie des Albères (Pyrénées-Orientales). Suivi à moyen terme. Rapp. I.U.T. Génie de l'Environnement, Tours, 1-38.
- RYNNE, F. 1986. Saisie de données biométriques par ordinateur. Rapp. I.U.T. Informatique, Montpellier : 1-35.
- THIRIOT-QUIEVREUX, C., 1984. Analyse comparée des caryotypes d'Ostreidae (Bivalvia). *Cah. Biol. Mar.*, 25 : 407-418.
- N.B. Les divers programmes (listing et notice) sont disponibles auprès de l'auteur. Ce travail a été réalisé dans le cadre des recherches de l'U.A. 117 et à l'aide d'une dotation spécifique du PIROcéan.

L'ESTIVO-HIBERNATION ET LE CONTRÔLE DE LA DYNAMIQUE DU CYCLE ÉVOLUTIF DANS LE GENRE *CULICOIDES* (DIPTÈRES, CÉRATOPOGONIDÉS)

*Aestivo-hibernation and control of life cycle dynamics
in the genus Culicoides (Diptera, Ceratopogonidae)*

Jean-Pierre RIEB

Musée zoologique de l'Université et de la Ville de Strasbourg,
29 bld de la Victoire, 67000 Strasbourg

DIPTÈRES CÉRATOPOGONIDÉS
CYCLE ÉVOLUTIF
ESTIVO-HIBERNATION
PHOTOPÉRIODE

RÉSUMÉ. — Chez des Cératopogonidés à larves limicoles du genre *Culicoides*, il existe une estivo-hibernation larvaire dont l'induction semble être d'origine maternelle, et dont la levée est — selon les individus — soit spontanée, soit obtenue par l'action conjuguée d'une photopériode courte et du froid. Le cycle évolutif complet est décrit, avec la localisation temporelle de l'estivo-hibernation, de la diapause hivernale, et des facteurs abiotiques entrant en jeu.

DIPTERA CERATOPOGONIDAE
LIFE CYCLE
AESTIVO-HIBERNATION
PHOTOPERIOD
LOW TEMPERATURE

ABSTRACT. — Among Ceratopogonids with limicolous larvae of the genus *Culicoides*, there is a larval aestivo-hibernation, which seems to be induced by maternal factors. Depending on individuals, this aestivo-hibernation is terminated either spontaneously, or by the joint action of short photoperiod and low temperature. The complete life cycle is described, with the temporal localization of the aestivo-hibernation, of the winter diapause, and of the abiotic factors involved.

1. INTRODUCTION

Les Diptères Cératopogonidés du genre *Culicoides*, Mouchérons vulnérants de 1 à 4 mm de longueur, sont répandus dans la plupart des régions du globe, pour peu qu'il y existe des substrats humides constituant les gîtes larvaires. Les larves vermiformes vivent dans la couche superficielle (1 à 6 cm) de vases organiques semi-émergées en bordure de rivières ou de mares, dans les sols marécageux, les tourbières, les débris végétaux en décomposition, le terreau humide de cavités d'arbres, etc.

Le cycle évolutif de ces Diptères a été peu étudié, et les travaux consacrés à ce sujet n'avaient pas abouti à des résultats concordants.

Hill (1947), après récolte et mise en élevage de nymphes près de Liverpool, conclut à l'existence

d'une seule génération par an chez *Culicoides odibilis* et *C. cubitalis*. Par contre, Kitaoka et Morii (1963) étudiant les populations larvaires au Japon, trouvent deux générations par an pour *C. odibilis* et *C. arakawae*. En climat plus froid, en Russie près de Ivanovo, *C. odibilis* ne développe qu'une seule génération, mais en années chaudes apparaît une deuxième génération de faible importance (Isaev, 1977).

Par la technique des piégeages lumineux, Albu (1971) obtient en Roumanie deux pics de vol des imagos de Cératopogonidés pris dans leur ensemble : l'un en mai, l'autre en juillet. Cependant des piégeages à comptages spécifiques confondent en une courbe unimodale deux générations successives qui se chevauchent. Cette impression monocyclique apparaît ainsi chez *C. arakawae* au Japon (Kitaoka et Morii, 1963), et chez *C. odibilis* et *C. cubitalis* en Angleterre (Service, 1974).

Nous avons étudié différents aspects de la biologie des *Culicoides* (Travail effectué, dans le cadre du Doctorat d'Etat en Sciences, au Laboratoire de Parasitologie et de Pathologie tropicale de la Faculté de Médecine de Strasbourg) sur le peuplement d'un banc de vase en bordure de rivière dans l'Est de la France. Ce peuplement est constitué de 34 espèces de Cératopogonidés appartenant à 14 genres. Le genre *Culicoides* est largement dominant dans ce gîte larvaire : il est représenté par 11 espèces totalisant 90,6 % des effectifs. Les espèces les plus abondantes sont : *Culicoides clastrieri*, *C. odibilis*, *C. cubitalis*, *C. musilator* et *C. subfascipennis*. Nous avons clairement établi (Rieb et Kremer, 1981) que ces 5 espèces possèdent toutes en notre région, le même cycle évolutif à 2 générations par an : une génération de printemps issue de larves ayant passé l'hiver, et une génération d'été. La population de cette deuxième génération est complexe, car une partie des larves évolue à rythme normal en donnant émergence à des imagos pendant une période allant jusqu'à 2 ou 3 mois de la date de prélèvement, alors que d'autres larves se développent lentement et présentent une émergence différée, pouvant avoir au laboratoire un retard de 18 mois par rapport à la génération d'été normale. Ces émergences différées surviennent donc de 3 à 21 mois après la date de prélèvement. Nous interprétons ce retard de développement par l'existence d'une *diapause du type estivo-hibernation*.

La découverte de cette diapause dans la famille des Cératopogonidés, ainsi que l'existence d'une diapause hivernale au déterminisme toujours mal défini, nous ont amené à étudier les facteurs qui agissent sur l'induction et la levée de l'estivo-hibernation et de la diapause hivernale, et à préciser le contrôle de la dynamique du cycle évolutif dans son ensemble.

2. MATÉRIEL ET MÉTHODES

L'étude a été réalisée sur un banc de vase semi-émergé de 7 m de large, à pente très faible (2,5 %), situé sur la rive convexe d'une difflue de la rivière Ill en forêt d'Ichtratzheim, à 15 km au Sud de Strasbourg (Coordonnées : 48°28'30" Nord, 7°41'20" Est de Greenwich. Altitude 150 mètres). Un transect a été établi perpendiculairement à la rive, comportant 9 stations de prélèvement équidistantes, qui sont de la berge vers la rivière : α , A, B, C, D, E, F, G, H (Rieb et Kremer, 1980).

La fréquence d'émergence des imagos sur les gîtes est estimée à l'aide de pièges d'émergence placés aux différentes stations. De plus, des prélèvements de 750 ml de boue sont effectués hebdomadairement en ces stations, pendant plus de 2 ans. Ces échantillons sont maintenus au laboratoire dans des bocaux en verre de 3 l, et les imagos qui en émergent sont capturés tous les 2 ou 3 j.

Pour chaque série de prélèvements, les émergences des imagos au laboratoire sont représentées sous forme d'histogramme, en fonction du temps écoulé à partir de la date de prélèvement. Le temps de latence, c'est-à-dire le temps écoulé entre la date de prélèvement et la date d'émergence de l'imago est fonction de l'âge ou de l'état physiologique de la larve au moment du prélèvement. S'il est de 24 à 48 h, l'individu prélevé était à l'état de nymphe ou de larve au stade IV prête à se nymphoser. Plus ce temps est long, plus la larve était jeune. *Si le temps de latence est plus long que la durée de développement normale maximale des individus les plus jeunes d'une génération (environ 90 j), la larve était en état de diapause.*

Pour chaque espèce, l'histogramme d'une série de prélèvements est donc l'image de la composition de la population larvaire présente dans la boue au jour du prélèvement, en nombre, en âge et en état physiologique.

La succession de ces histogrammes selon la chronologie des prélèvements hebdomadaires, permet de visualiser le nombre et la durée des générations, et de définir avec précision le cycle évolutif. Les tableaux d'histogrammes de chacune des 5 espèces étudiées ont été publiés précédemment (Rieb et Kremer, 1981).

Deux difficultés interviennent dans les expériences décrites : 1) la grande majorité des espèces de *Culicoides*, dont celles étudiées ici, n'effectuent pas de cycle complet en conditions d'élevage, l'accouplement et la ponte n'ayant pas lieu en captivité.

2) les larves présentant sur le gîte une distribution en agrégats (Rieb, 1982), il s'en suit des différences numériques d'échantillonnage d'un prélèvement à l'autre. L'interprétation des résultats expérimentaux devra moins reposer sur les valeurs quantitatives des effectifs, que sur les valeurs qualitatives et temporelles (présence ou absence d'émergences différées, distribution des émergences en fonction du temps).

3. L'ESTIVO-HIBERNATION

Le cycle évolutif de *Culicoides clastrieri* a été représenté graphiquement d'après les résultats des histogrammes hebdomadaires successifs de cette espèce (Fig. 1).

On reconnaît le cycle évolutif annuel bivoltin (émergences immédiates), formé d'une génération de printemps suivie par une génération d'été. Les émergences sur le gîte des imagos de printemps, correspondent bien à la diminution corrélative des effectifs de larves. A la fin de l'été apparaît la génération de larves de printemps de l'année suivante; ces larves passent l'hiver.

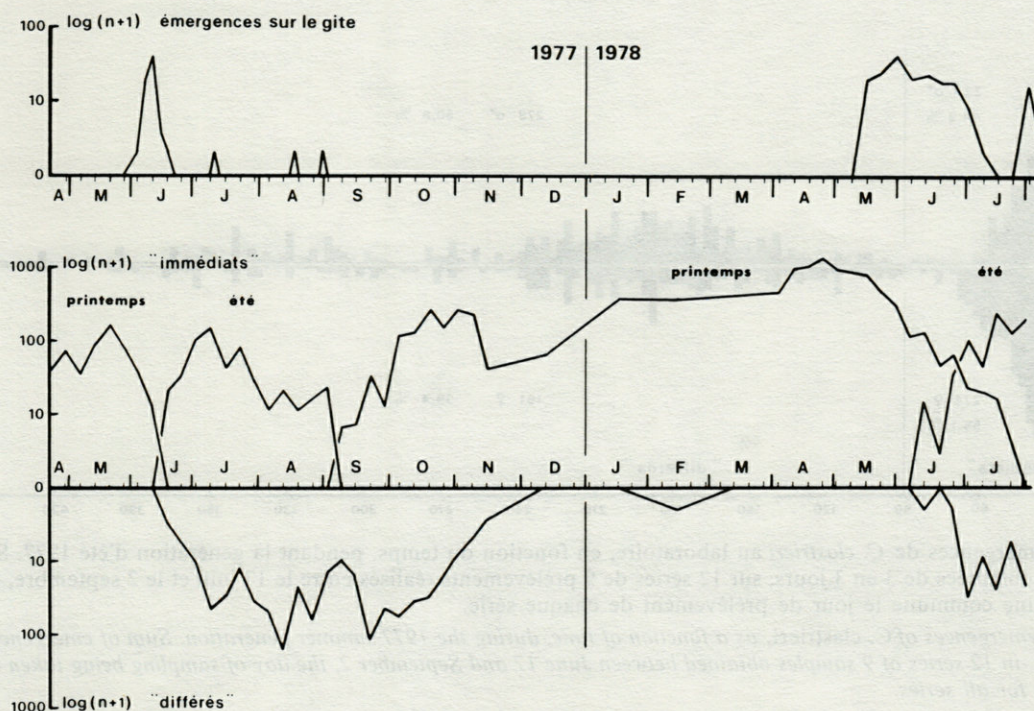


Fig. 1. — Cycle évolutif bivoltin de *Culicoides clastrieri*. En haut : émergence des imagos sur le gîte. En-dessous : générations de larves, révélées par l'émergence des imagos au laboratoire (individus à émergence immédiate et individus à émergence différée).

Bivoltine life cycle of Culicoides clastrieri. Top : emergence of adults on the breeding site. Below : larval generations as shown by the emergence of adults in the laboratory (immediate emergence individuals and delayed emergence individuals).

Les larves à émergence différée apparaissent dès le début de la génération d'été. Ces larves en estivo-hibernation diminuent au cours de l'hiver. Les prélèvements de printemps (mars, avril, mai) n'en contiennent pas.

L'estivo-hibernation est une diapause correspondant au type B décrit par Masaki (1980). Elle est induite au début de l'été, et levée au courant de l'hiver. Nous avons démontré l'existence de cette estivo-hibernation chez les espèces de Cératopogonidés suivantes (les chiffres indiquent le nombre de jours séparant la date de prélèvement et la date de l'émergence différée la plus tardive) :

<i>Culicoides clastrieri</i> : 537	
<i>Culicoides odibilis</i> : 471	<i>Kolenohoelea</i>
<i>Culicoides cubitalis</i> : 652	<i>calcarata</i> : 330
<i>Culicoides musilator</i> : 423	<i>Palpomyia flavipes</i> : 540
<i>Culicoides subfascipennis</i> : 344	<i>Palpomyia serripes</i> : 563
<i>Culicoides pumilus</i> : 517	<i>Palpomyia grossipes</i> : 372
<i>Dasyhelea stellata</i> : 298	<i>Palpomyia armipes</i> : 352
<i>Monohelea tessellata</i> : 238	<i>Bezzia pygmaea</i> : 370
<i>Neostilobezzia ochracea</i> : 309	<i>Bezzia flavicornis</i> : 388
	<i>Mallochohelea remota</i> : 493

Chez les 5 espèces du genre *Culicoides* étudiées en détail, les premiers exemplaires à émergence différée présents dans l'année, apparaissent dans les prélèvements qui révèlent aussi les premiers individus de

la génération d'été. Les exemplaires à émergence différée sont par conséquent des descendants des imagos de la génération de printemps. Ils sont présents dans les prélèvements pendant l'été et l'automne. Leur nombre diminue en novembre et décembre, et ils disparaissent en février et mars. Les prélèvements du printemps n'en contiennent jamais.

Il apparaît ainsi que les conditions hivernales (froid ou photopériode) lèvent cette diapause, puisque les prélèvements effectués à la fin de l'hiver ne contiennent pas de larves à émergence différée. Il est probable que dans la nature, les individus en estivo-hibernation voient leur diapause levée par les conditions hivernales, et émergent au printemps suivant, après la quiescence hivernale, en même temps que la génération de printemps normale.

Au laboratoire, les prélèvements d'été et d'automne ne subissent pas les conditions hivernales, et les individus en estivo-hibernation restent en diapause pendant un temps plus ou moins long. Cette diapause est cependant d'une durée variable d'un individu à l'autre, et elle semble se lever spontanément après un certain temps. On obtient ainsi des émergences échelonnées dans le temps jusqu'à 21 mois après la date de prélèvement.

L'estivo-hibernation correspondrait à un mécanisme de sécurité assurant la survie de l'espèce en cas de défaillance de la génération imaginale d'été,

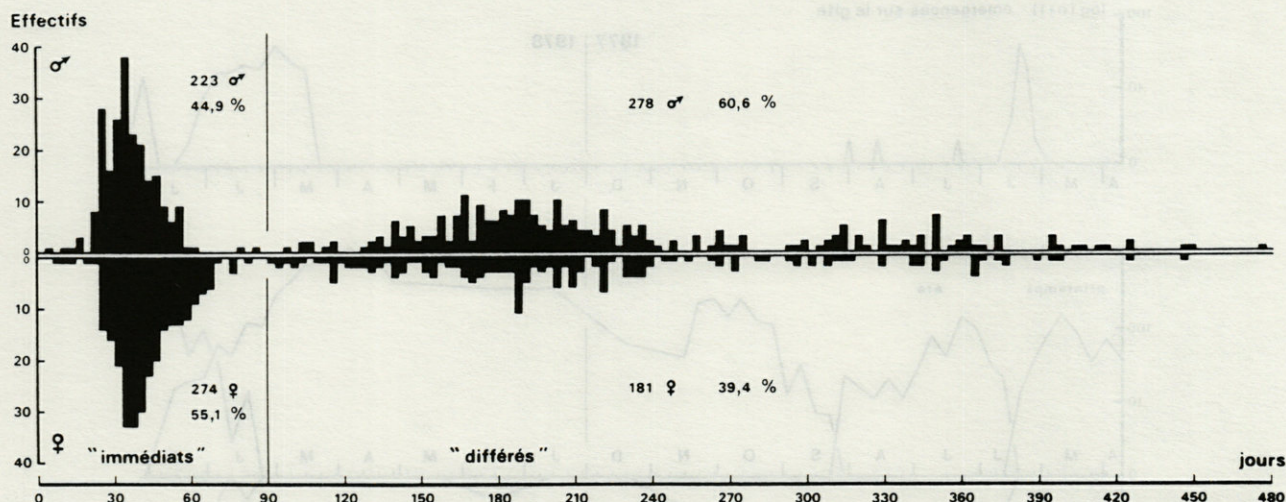


Fig. 2. — Emergences de *C. clastrieri* au laboratoire, en fonction du temps, pendant la génération d'été 1977. Somme des émergences comptées de 3 en 3 jours, sur 12 séries de 9 prélèvements réalisés entre le 17 juin et le 2 septembre, en prenant comme origine commune le jour de prélèvement de chaque série.

Laboratory emergences of *C. clastrieri*, as a fonction of time, during the 1977 summer generation. Sum of emergences recorded every 3 days, in 12 series of 9 samples obtained between June 17 and September 2, the day of sampling being taken as common time origine for all series.

cette dernière pouvant être aléatoire (Rieb et Kramer, 1981), très réduite ou même inexistante en climat plus continental (Isaev, 1977). Les individus de la génération d'été de l'année n qui entrent en diapause, sont mis en réserve et à l'abri de l'évolution hasardeuse de cette génération d'été. Ils n'émergent qu'au printemps de l'année $n + 1$, en même temps que la génération de printemps $n + 1$.

Une image synthétique de la composition d'une génération d'été, autant en effectifs et en sex-ratio, qu'en distribution temporelle des émergences différées a été réalisée pour *C. clastrieri* (Fig. 2).

Les effectifs de cette génération d'été sont les suivants :

mâles : 501 (52,4 %)
femelles : 455 (47,6 %)

L'ensemble des « différés » (mâles + femelles) représente 459 individus, soit 48 % de la population totale. Dans la cohorte des « immédiats » on observe une légère prédominance du nombre de femelles, alors que dans celle des « différés », ce sont les mâles qui prédominent.

Malgré la distortion du sex-ratio en faveur des mâles dans la cohorte des « différés », on constate que les 2 sexes sont bien répartis le long de l'axe du temps, et qu'ils sont presque toujours présents simultanément quel que soit le délai d'émergence. Les émergences différées se succèdent et sont « saupoudrées » le long de l'axe du temps jusqu'à 477 j après la date de prélèvement. A partir de l'été d'une année n , cette période recouvre très largement le printemps de l'année $n + 1$, les individus les plus

tardifs pouvant virtuellement atteindre la fin de l'été $n + 1$.

On constate que la majorité des émergences différées forme un premier pic étalé entre 5 et 8 mois après la date de prélèvement. Cette période de temps suivant la génération d'été, correspond aux mois de décembre à mars. Or, ceci correspond à l'époque de la disparition de la majorité des individus « différés » dans les prélèvements (Fig. 1). La levée de diapause, vers la fin de l'hiver, chez une grande partie des individus en estivo-hibernation, pourrait donc être de nature génétique.

Il existe cependant des exemplaires à émergence beaucoup plus longuement différée, formant un deuxième pic, moins riche en effectifs, et étalé approximativement entre 10 et 13 mois après la date de prélèvement. Cette période de temps correspondrait aux mois de mai à août de l'année suivante. Or, les individus à émergence différée n'existent plus dans les prélèvements après le mois de mars. L'estivo-hibernation de ces individus, possédant éventuellement un autre génotype que les précédents, est donc obligatoirement levée par les facteurs climatiques de l'hiver. (Il est peu plausible que la disparition des émergences différées dans les prélèvements de printemps corresponde à une mortalité sélective des larves diapausantes en hiver, dans la mesure où dans toutes les générations hivernantes étudiées, le rendement des prélèvements printaniers est supérieur à celui des prélèvements hivernaux. Les conclusions de certaines expériences décrites plus loin confirment la résistance des larves en estivo-hibernation aux facteurs climatiques de l'hiver).

3.1. L'induction de l'estivo-hibernation

Deux hypothèses peuvent expliquer l'induction de l'estivo-hibernation à partir du début de la génération d'été.

— Hypothèse 1 :

L'intensité de la diapause, c'est-à-dire son expressivité, et donc sa durée, est variable d'un individu à l'autre. Ce phénomène laisserait supposer un mécanisme génétique à manifestation variable.

Une fraction de la population larvaire estivale serait génétiquement programmée pour entrer en estivo-hibernation. La diapause dépendrait d'un ou de plusieurs gènes à manifestation variable, ce qui entraînerait une durée variable de la dormance d'un individu à l'autre. Au laboratoire, dans les conditions moyennes de température et d'éclairage, donc en l'absence de levée de diapause par des facteurs abiotiques, la diapause serait levée spontanément selon une « horloge interne » propre à chaque individu, provoquant les émergences échelonnées dans le temps.

— Hypothèse 2 :

L'estivo-hibernation serait induite par la photopériode longue. En effet, les individus de la génération d'été sont pondus entre fin mai et mi juillet; leur développement a lieu aux alentours du solstice d'été, pendant les jours à éclairage long (Jour/Nuit = 16/8). Seules les larves qui viennent assez souvent à la surface de la boue et qui absorbent suffisamment de rayonnement lumineux, entreraient en diapause. L'intensité de la diapause serait proportionnelle à la quantité de rayonnement absorbé. Ceci expliquerait que seule une fraction de la population entre en diapause, et que l'intensité variable de cette dernière aboutit à des émergences échelonnées dans le temps.

L'action de l'augmentation de la température à cette période de l'année est peu probable dans la mesure où la température maximale moyenne de 15°C atteinte par la boue (à 1 cm sous la surface) au mois de juin, ne semble pas exceptionnellement élevée pour être déterminante. En effet, elle est peu supérieure à la température moyenne de 12°C permettant les premières émergences d'imagos dans la nature, après la quiescence hivernale. Si on supposait cependant une action inductrice de la température, on révélerait une prédétermination génétique de certains individus à entrer en diapause, dans la mesure où, toutes les larves étant sensible-ment à la même température, seules certaines entrent en diapause.

L'étude expérimentale de cet aspect est difficilement réalisable, car l'élevage à une température inférieure à la température minimale de nymphose dans la nature, provoque une inhibition ou un retard de développement aboutissant à des émergences

retardées non différenciables des émergences différées dues à la diapause.

— Expérimentation :

Supposons l'hypothèse 2 juste et essayons de supprimer les émergences différées en empêchant l'induction de la diapause.

Des séries de prélèvements échelonnées dans le temps, sont effectuées avant et pendant toute la période où l'induction de l'estivo-hibernation est susceptible de se réaliser, c'est-à-dire à l'époque présumée de la ponte et du développement larvaire de la génération d'été. A chaque date, 2 séries identiques de prélèvements sont effectuées :

1) une série témoin est placée dans les conditions normales du laboratoire. La photopériode est égale ou supérieure à 12 h par 24 h. En été, elle est proche de la photopériode longue de la nature, puisque la clarté pénètre par les fenêtres : $16/8 \geq J/N \geq 12/12$.

Cette série donnera des émergences différées à partir du moment où elle contiendra des larves dont la diapause a été induite sur le terrain ou lors du séjour au laboratoire.

2) une série expérimentale est placée au laboratoire immédiatement en photopériode courte permanente : $J/N = 6/18$.

Le début le plus précoce de la génération larvaire d'été est le 30 mai (*C. odibilis*, 1978). C'est le début potentiel de l'apparition d'individus à émergence différée. Les paires de séries témoin et expérimentale, sont prélevées en 1981 aux dates suivantes : 26 mai — 2 juin — 9 juin — 16 juin — 23 juin — 30 juin — 7 juillet — 14 juillet — 21 juillet — 4 août — 18 août — 1^{er} septembre.

— Résultats (Fig. 3) :

Les effectifs correspondent à l'ensemble des espèces de *Culicoides* du gîte. En effet, ces espèces ayant le même cycle évolutif, il est possible de les étudier globalement et d'augmenter ainsi le nombre d'observations.

L'expérience montre que, à partir du 2 juin (début de la génération larvaire d'été) les séries expérimentales et témoins présentent des émergences différées. *L'éclairage court des séries expérimentales n'a donc pas empêché l'induction de la diapause.*

Vers la fin de la génération d'été, les effectifs des émergences immédiates et différées diminuent dans les séries expérimentales. Ces dernières ne donnent pas d'émergences différées aux dates suivantes : 14 juillet, 4 août et 1^{er} septembre. Cette diminution des rendements est à mettre en relation avec l'éclairage expérimental court qui possède un effet inhibiteur sur la nymphose ou sur l'émergence. Les larves y sont plus sensibles en fin de génération d'été qu'au début. Cette fragilité des larves de la fin de l'été pourrait être liée au début de l'induction sur

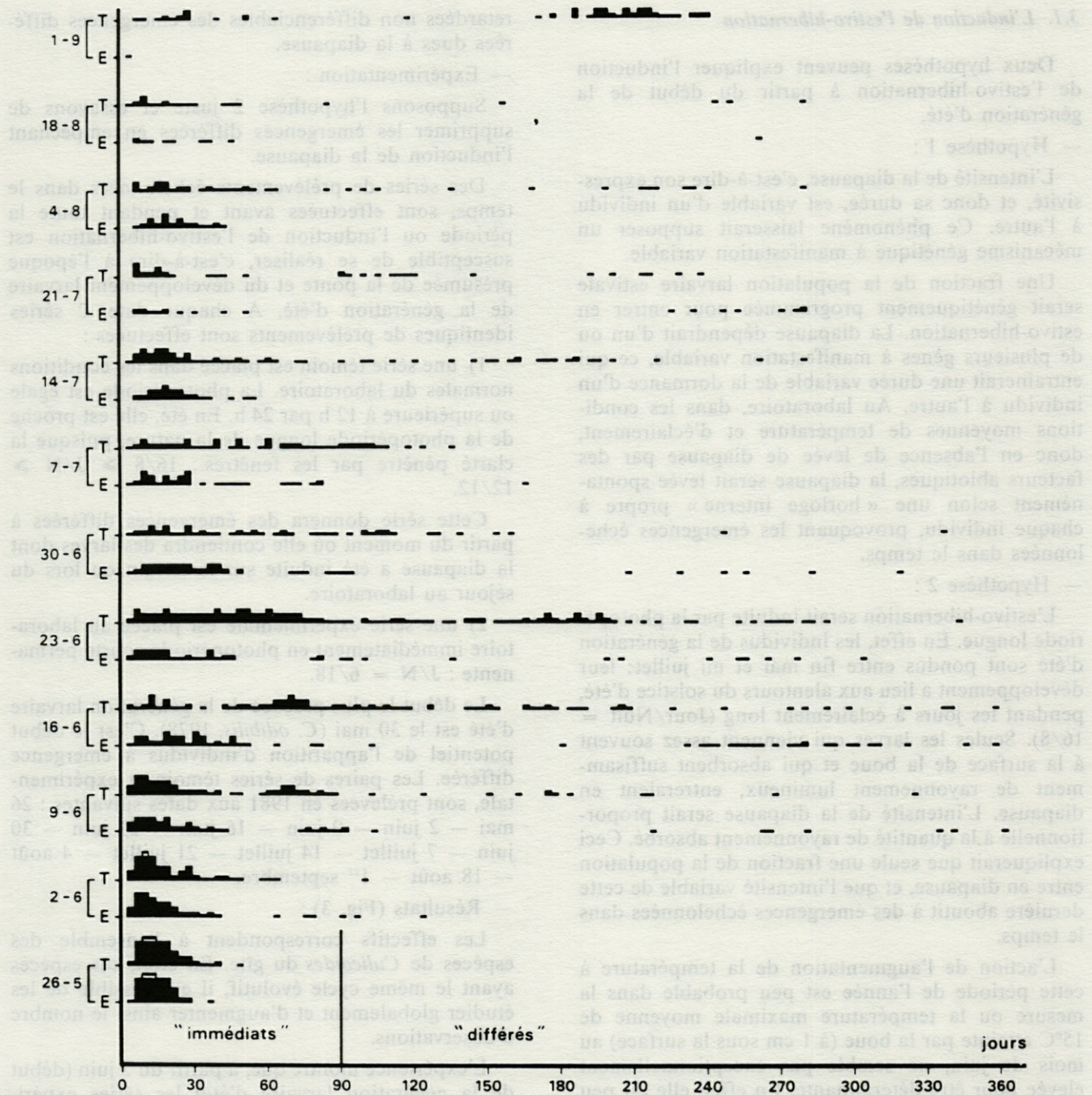


Fig. 3. — Emergences des *Culicoides* au laboratoire de 3 jours en 3 jours. E = photopériode courte, T = photopériode longue = témoin. A gauche, dates des prélèvements. Ordonnées des histogrammes = $\log_2 y$.
 Laboratory emergences of *Culicoides* in 3 day periods. E = short photoperiod, T = long photoperiod = control. On the left : dates of samplings. Ordinates of the histograms = $\log_2 y$.

le terrain, d'une diapause hivernale (Rieb et Kremer, 1981).

Les émergences différées n'ayant pas été supprimées au début de la génération d'été, nous en concluons que la photopériode — dans les conditions de l'expérience — n'a pas d'action sur l'induction de l'estivo-hibernation. L'hypothèse de l'induction d'origine génétique est à retenir. Elle est confortée par les observations suivantes.

Considérons la chronologie des émergences des mâles et des femelles de *Culicoides clastrieri* (Fig. 4A) dans les 2 séries Ich 12 (8-7-1977) et Ich 17 (12-8-1977), et par stations. Ces séries appartiennent à la même génération d'été, et ont été choisies pour leur richesse en émergences différées, au moins en l'une de leurs stations.

La comparaison de ces 2 séries montre une forte hétérogénéité des prélèvements. Certains ne donnent

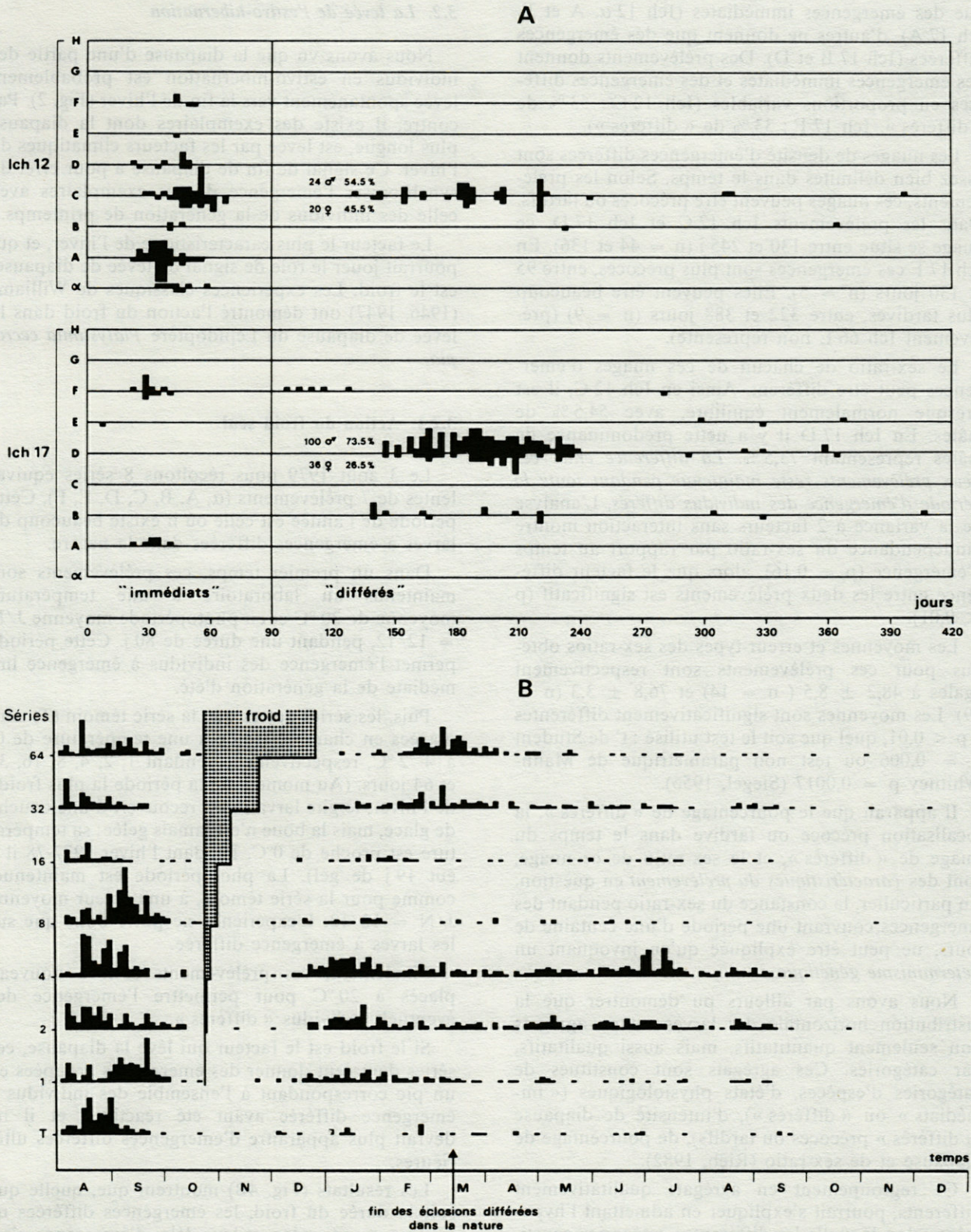


Fig. 4. — A, Emergences au laboratoire de *C. clastrieri* en fonction du temps (de 3 jours en 3 jours) et par stations (α à H), dans les séries Ich 12 et Ich 17. Les mâles sont représentés au-dessus des lignes et les femelles en-dessous. Coordonnées arithmétiques : les plus petites taches correspondent chacune à un individu. B, Emergences des *Culicoides* en fonction du temps, dans la série témoin (T) et dans les séries expérimentales (1 à 64 j de froid). Echelles arithmétiques. A, Laboratory emergences of *C. clastrieri* as a function of time (3 day periods) for every station (α to H), in the series Ich 12 and Ich 17. Males are represented above, and females below the corresponding line. Arithmetical co-ordinates : each of the smallest spots corresponds to one animal. B, Emergences of *Culicoides* as a function of time, in the control (T) and experimental series (1 to 64 days of cold). Arithmetical scales.

que des émergences immédiates (Ich 12 α , A et F, Ich 17 A), d'autres ne donnent que des émergences différées (Ich 17 B et D). Des prélèvements donnent des émergences immédiates et des émergences différées en proportions variables (Ich 12 C : 53 % de « différés », Ich 17 F : 33 % de « différés »).

Les nuages de densité d'émergences différées sont assez bien délimités dans le temps. Selon les prélèvements, ces nuages peuvent être précoces ou tardifs. Dans les prélèvements Ich 12 C et Ich 17 D, ce nuage se situe entre 130 et 245 j ($n = 44$ et 136). En Ich 17 F ces émergences sont plus précoces, entre 95 et 130 jours ($n = 5$). Elles peuvent être beaucoup plus tardives, entre 322 et 388 jours ($n = 9$) (prélèvement Ich 66 E non représenté).

Le sex-ratio de chacun de ces nuages d'émergences peut être différent. Ainsi en Ich 12 C, il est presque normalement équilibré, avec 54,5 % de mâles. En Ich 17 D il y a nette prédominance de mâles représentant 73,5 %. *La différence entre ces deux prélèvements reste maintenue pendant toute la période d'émergence des individus différés.* L'analyse de la variance à 2 facteurs sans interaction montre l'indépendance du sex-ratio par rapport au temps d'émergence ($p = 0,16$), alors que le facteur différence entre les deux prélèvements est significatif ($p < 0,01$).

Les moyennes et erreur-types des sex-ratios obtenus pour ces prélèvements sont respectivement égales à $48,2 \pm 8,5$ ($n = 14$) et $76,8 \pm 3,3$ ($n = 29$). Les moyennes sont significativement différentes à $p < 0,01$, quel que soit le test utilisé : t de Student $p = 0,006$ ou test non paramétrique de Mann-Whitney $p = 0,0017$ (Siegel, 1956).

Il apparaît que le pourcentage de « différés », la localisation précoce ou tardive dans le temps du nuage de « différés », et le sex-ratio de ce nuage, sont des *caractéristiques du prélèvement* en question. En particulier, la constance du sex-ratio pendant des émergences couvrant une période d'une centaine de jours, ne peut être expliquée qu'en invoquant un *déterminisme génétique*.

Nous avons par ailleurs pu démontrer que la distribution horizontale des larves est en agrégats non seulement quantitatifs, mais aussi qualitatifs, par catégories. Ces agrégats sont constitués de catégories d'espèces, d'états physiologiques (« immédiats » ou « différés »), d'intensité de diapause (« différés » précoces ou tardifs), de pourcentage de diapause et de sex-ratio (Rieb, 1982).

Ce regroupement en agrégats qualitativement différents, pourrait s'expliquer en admettant l'hypothèse selon laquelle les différentes catégories constituant les agrégats correspondent chaque fois à une ponte, chaque ponte étant génétiquement différente.

Il reste à expliquer la pérennité de ces agrégats, maintenue malgré la mobilité appréciable des larves (existence d'une phéromone d'agrégation ?), ainsi que la signification adaptative de telles agrégations.

3.2. La levée de l'estivo-hibernation

Nous avons vu que la diapause d'une partie des individus en estivo-hibernation est probablement levée spontanément vers la fin de l'hiver (Fig. 2). Par contre, il existe des exemplaires dont la diapause plus longue, est levée par les facteurs climatiques de l'hiver. Ce signal de fin de diapause a pour effet de synchroniser l'émergence de ces exemplaires avec celle des individus de la génération de printemps.

Le facteur le plus caractéristique de l'hiver, et qui pourrait jouer le rôle de signal de levée de diapause, est le froid. Les expériences classiques de Williams (1946, 1947) ont démontré l'action du froid dans la levée de diapause du Lépidoptère *Platysamia cecropia*.

3.2.1. Action du froid seul

Le 3 août 1979 nous récoltons 8 séries équivalentes de 7 prélèvements (α , A, B, C, D, E, F). Cette période de l'année est celle où il existe beaucoup de larves à émergences différées dans la nature.

Dans un premier temps, ces prélèvements sont maintenus au laboratoire à une température moyenne de 20 °C et en photopériode moyenne J/N = 12/12, pendant une durée de 80 j. Cette période permet l'émergence des individus à émergence immédiate de la génération d'été.

Puis, les séries autres que la série témoin (T) sont placées en chambre froide à une température de 0° à + 2 °C, respectivement pendant 1, 2, 4, 8, 16, 32 et 64 jours. (Au moment de la période la plus froide de l'hiver, le gîte larvaire est recouvert d'une couche de glace, mais la boue n'est jamais gelée; sa température est proche de 0°C. Pendant l'hiver 1977-78 il y eut 19 j de gel). La photopériode est maintenue, comme pour la série témoin, à une valeur moyenne J/N = 12/12. L'expérience ne porte donc que sur les larves à émergence différée.

Finalement, ces prélèvements sont à nouveau placés à 20 °C pour permettre l'émergence des éventuels individus « différés ».

Si le froid est le facteur qui lève la diapause, ces séries devraient donner des émergences groupées en un pic correspondant à l'ensemble des individus à émergence différée ayant été réactivés, et il ne devrait plus apparaître d'émergences différées ultérieures.

Les résultats (Fig. 4B) montrent que, quelle que soit la durée du froid, les émergences différées ne sont pas supprimées, et leur délai d'émergence n'est pas modifié. Dans toutes les séries il existe des émergences différées jusqu'à 300 à 350 j après la fin de l'action du froid.

Nous en concluons que :

- 1) le froid seul ne lève pas l'estivo-hibernation;

2) le froid ne tue pas les individus à émergence différée. Leur disparition dans les prélèvements de printemps ne correspond pas à leur mort, mais à une levée de diapause due à un ou plusieurs autres facteurs.

3.2.2. Action de la lumière et du froid

Le deuxième facteur caractérisant l'hiver est la diminution de l'éclairement quotidien, en durée et en intensité.

Plusieurs expériences vont tester l'action de différentes possibilités d'éclairement, ainsi que de l'association de l'éclairement court et du froid, sur la levée de diapause.

Le 1^{er} août 1980 nous prélevons, comme précédemment, 8 séries équivalentes de boue. Dans un premier temps ces séries sont maintenues dans les conditions moyennes du laboratoire (température voisine de 20 °C, éclairement modéré de 200 à 300 lux, photopériode J/N = 12/12). Ce premier séjour permet l'émergence immédiate des individus non « différés » de la génération d'été.

Après 80 j, les bocaux ne contiennent plus que des individus à émergence différée, et les séries autres que la série témoin (T) vont être soumises à l'expérimentation selon les hypothèses présentées ci-dessous.

La diapause pourrait être levée par :

1) une diminution de la photopériode : série *c* (= court) (Tableau I)

Tabl. I. — Facteurs testés dans les essais de levée de l'estivo-hibernation par les conditions hivernales.
Factors tested in various attempts to interrupt estivo-hibernation by application of winter conditions.

Facteurs testés	Diminution photopériode à J/N = 6/18	Retour à photopériode J/N = 12/12 équinoxe printemps	Augmentation photopériode à J/N = 18/6	Diminution intensité d'éclairement à I = 0,5 lux	Froid + 2° à + 6°C 4 mois
Séries expérimentales					
<i>c</i>	+				
<i>f</i>				+	
<i>cf</i>	+			+	
<i>cn</i>	+	+			
<i>l</i>			+		
<i>bc</i>	+				+
<i>bcn</i>	+	+			+

2) une diminution de l'intensité de l'éclairement : série *f* (= faible)

3) l'action conjuguée de la diminution de la photopériode et de l'intensité de l'éclairement : série *cf* (= court — faible)

4) une diminution de la photopériode jusqu'au solstice d'hiver, suivie d'une augmentation jusqu'à l'équinoxe de printemps : série *cn* (= court — normal)

5) le seul fait de l'augmentation de la photopériode après le solstice d'hiver, indépendamment de la valeur absolue avant et après l'augmentation : série *l* (= long)

6) l'action conjuguée de la diminution de la photopériode, et de l'effet temporaire du froid : série *bc* (= température basse — court)

7) l'action conjuguée précédente, suivie d'une augmentation de la photopériode jusqu'à l'équinoxe de printemps : série *bcn* (= température basse — court — normal).

Pour toutes ces expériences — à partir du moment où le facteur considéré comme responsable de la levée de diapause est instauré — il s'écoule un certain temps de latence jusqu'à la première émer-

gence. Nous considérons que les émergences d'imagos qui se succèdent à partir de celle-ci, pendant une période d'environ 90 j, correspondent à des individus dont la diapause a été levée. Ce délai est celui des émergences immédiates de printemps.

Les émergences plus tardives sont considérées comme émergences différées dont la diapause n'a pas été levée par le facteur testé dans l'expérience.

Résultats (Fig. 5) :

— La série témoin *T* donne des émergences différées, régulièrement distribuées sur une période atteignant 15 mois après la date de prélèvement.

— Les séries ayant subi une photopériode courte *c* ou un éclairement faible *f* ou les deux à la fois *cf*, présentent les caractéristiques suivantes :

1) Les premières émergences n'apparaissent qu'après un temps de latence de 100 à 140 j à partir de l'instauration des conditions expérimentales. Ce délai reflète l'effet inhibiteur de la photopériode courte et de l'éclairement faible, sur la nymphe ou sur l'émergence des imagos.

2) Les émergences se succèdent ensuite pendant une période de 120 à 185 j. Cette durée est supérieure au délai maximum de 90 j des émergences

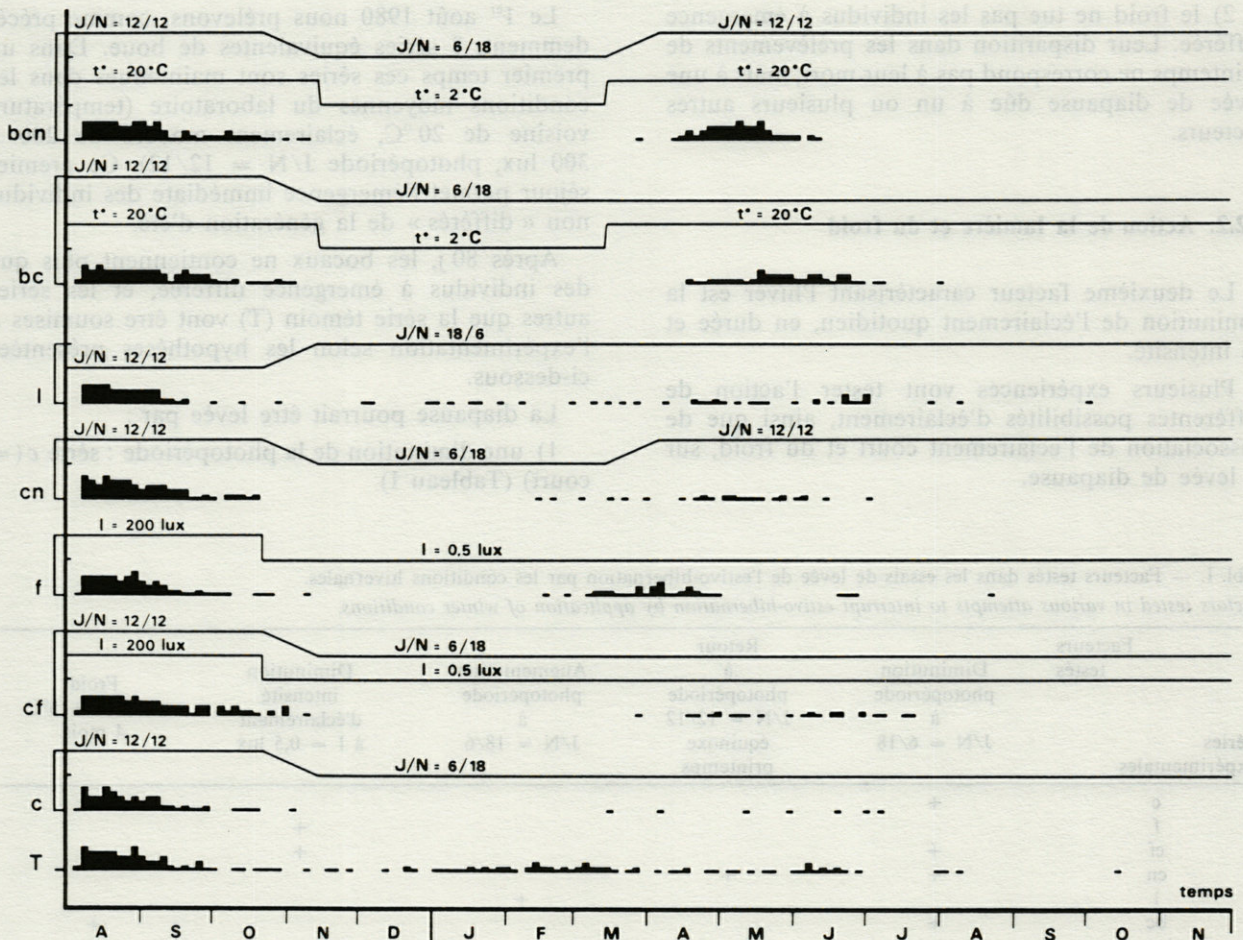


Fig. 5. — Emergences des *Culicoides* en fonction du temps, dans la série témoin (T) et dans les séries expérimentales (c, cf, f, cn, l, bc et bcn). Dans chaque série, ne sont représentées que les valeurs d'éclairage ou de température variant par rapport à celles de la série témoin. Ordonnées des histogrammes = $\log_2 y$.

Emergences of Culicoides as a function of time, in the control (T) and experimental series (c, cf, f, cn, l, bc and bcn). In each series, light or temperature conditions are represented only when they differ from control conditions. Ordinates of the histograms = $\log_2 y$.

immédiates. Nous en concluons qu'une partie au moins des émergences différées n'a pas été supprimée par la photopériode courte et l'éclairage faible.

— La diminution de la photopériode, suivie d'une augmentation de celle-ci (cn), donne les mêmes résultats que les séries précédentes : la diminution hivernale de la photopériode, suivie de l'augmentation vernale de la durée d'éclairage, ne sont pas responsables de la levée de l'estivo-hibernation.

— L'augmentation de la photopériode (l) n'entraîne aucune différence par rapport à la série témoin, les émergences se succédant pendant 14 mois. Par conséquent, l'augmentation de la photopériode n'a aucune influence sur la levée de diapause.

— Dans la série bc, la première émergence apparaît 34 j après la fin de l'action du froid. Les émergences se succèdent ensuite de façon groupée

pendant 84 j, à l'exception d'une émergence apparaissant au 104^e j. Les émergences sont groupées, et le pic d'émergence couvre une période inférieure à 90 j. Il semblerait donc que la photopériode courte associée au froid, lève la diapause.

— La série bcn diffère de la précédente par le retour à la photopériode moyenne au moment où cesse l'action du froid. Cette photopériode permet le développement normal des individus dont la diapause a été levée. La première émergence apparaît 15 j après la fin de l'action du froid, puis les émergences suivantes apparaissent fortement groupées et forment un pic d'émergence important entre les 28^e et 90^e j. Aucune émergence n'est observée après ce délai. Ce résultat correspond à l'hypothèse 7. Nous relevons 3 points importants :

1) le temps de latence de 15 à 28 j en début d'émergences, correspond à celui des émergences immédiates de la période homologue (février-mars) d'une génération de printemps (Rieb et Kremer, 1981).

Le temps de latence un peu plus long dans la série *bc* est expliqué par l'effet inhibiteur de la photopériode courte permanente.

2) Le pic d'émergence est important, et il est compris dans la période de 90 j caractérisant les émergences immédiates de printemps. Ce sont donc tous des individus dont la diapause a été levée.

3) Il n'existe aucune émergence différée au-delà de 90 j après la fin de l'action du froid. L'unique émergence un peu plus tardive observée dans la série *bc*, peut être expliquée par l'effet inhibiteur et retardateur de la photopériode courte permanente.

En conclusion, dans les conditions de nos expériences, *l'estivo-hibernation est levée sous l'effet conjugué d'une photopériode courte du type J/N = 6/18 et d'une température basse de 2 à 6 °C, agissant pendant une période de 4 mois.*

4. LE CYCLE ÉVOLUTIF ET LE CONTRÔLE DE SA DYNAMIQUE

4.1. Le problème de la diapause hivernale

L'instauration d'une diapause hivernale, au mois de septembre, a été évoquée (Isaev, 1977, Rieb et Kremer, 1981). Elle touche, à cette époque de l'année *n*, les larves hivernantes de la génération de printemps de l'année *n + 1*. Dans les conditions d'élevage au laboratoire, cette diapause se traduit par une forte mortalité, et par un temps de latence long chez les rares exemplaires arrivant à émerger. La diminution de la mortalité et du temps de latence au courant de l'hiver (de septembre à avril) serait l'image de la levée progressive de cette diapause.

L'induction de la diapause hivernale n'a pu être démontrée expérimentalement. En effet, lorsque fin août et début septembre, on récolte les toutes jeunes larves issues des imagos d'été, elles sont déjà en diapause, car elles subissent dès la ponte de l'œuf — et peut-être déjà dans l'organisme maternel — l'action de la diminution automnale des facteurs physiques tels l'éclairement et la température.

Nous avons essayé de déterminer les facteurs responsables de la levée de la diapause hivernale. Dans ce but, nous effectuons le 30 septembre 1981 (période à maximum de mortalité au laboratoire) plusieurs séries de prélèvements équivalents, et nous essayons d'obtenir, par l'action des facteurs éclairement et température, la levée de diapause, celle-ci se traduisant par un rendement en émergences équivalent à celui d'un prélèvement de printemps (Tabl. II).

La série (1), prélevée fin septembre 1981, et placée au laboratoire ($t^{\circ} = 20^{\circ}\text{C}$, photopériode J/N = 12/12) ne donne que 76 émergences. La forte mortalité traduit l'état de diapause hivernale incompatible avec les conditions imposées au laboratoire.

La série (8), prélevée le 25 avril 1982 *dans la même génération de larves hivernantes*, et placée au laboratoire dans les conditions précédentes, donne 864 émergences. Chez ces individus, la diapause hivernale a été levée sur le terrain.

Les séries (2) à (6), prélevées fin septembre 1981, et soumises à diverses combinaisons de facteurs hivernaux susceptibles de lever la diapause hivernale, ont toutes un rendement très inférieur à la série (8).

Isaev (1977) ayant obtenu une augmentation d'émergences en automne par une photopériode longue, ce facteur a été testé dans la série (7) : le rendement est également très faible.

Tabl. II. — Facteurs testés dans les essais de levée de la diapause hivernale.
Factors tested in various attempts to interrupt the winter diapause.

Séries expérimentales prélevées le :	Facteurs testés	Photopériode moyenne J/N = 12/12	Photopériode courte J/N = 6/18	Retour à photopériode J/N = 12/12 équinoxe printemps	Photopériode longue J/N = 18/6	Froid + 2° à + 5°C 5 mois	Nombre d'émergences
1) 30-9-1981 témoin de mortalité au laboratoire		+					76
2) 30-9-1981			+				1
3) 30-9-1981			+	+			8
4) 30-9-1981			+			+	7
5) 30-9-1981			+	+		+	61
6) 30-9-1981		+				+	165
7) 30-9-1981					+		23
8) 25-4-1982 témoin de rendement maximum		+					864

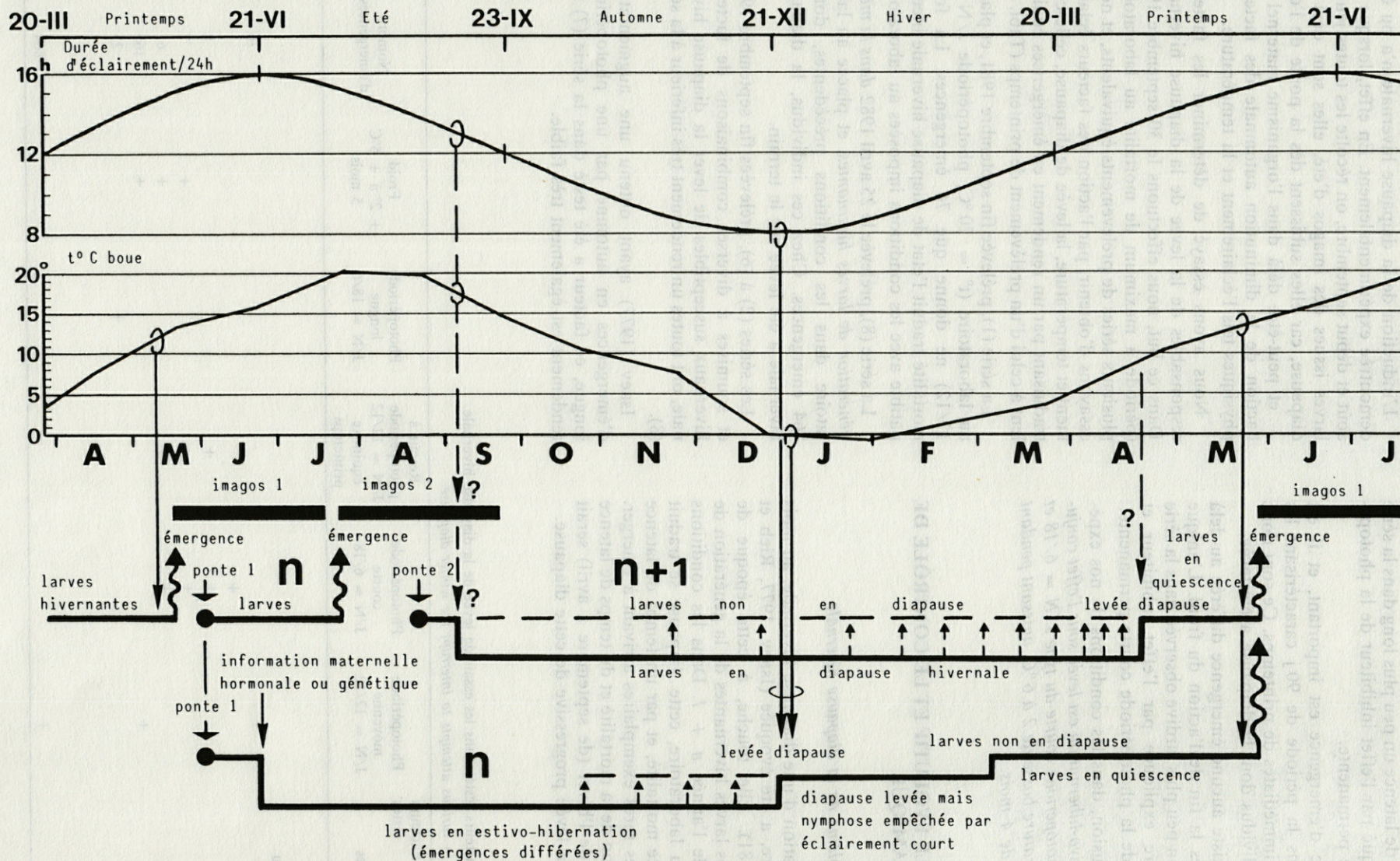


Fig. 6. — Cycle évolutif et contrôle de ses différents éléments, chez les *Culicoides* du gîte étudié. En haut : variations annuelles de la photopériode et de la température moyenne de la boue.

Life cycle and control of its different components, in the Culicoides of the studied breeding site. Top : annual variations of the photoperiod and of the mean temperature in the mud.

Dans les conditions de l'expérience, aucune des combinaisons testées ne lève la diapause hivernale.

4.2. Description synthétique du cycle évolutif

Les éléments du cycle évolutif ont été déterminés pour les 5 espèces dominantes de *Culicoides* du gîte étudié (Fig. 6).

Rappelons qu'il existe 2 générations par an et 2 types de diapauses larvaires : une estivo-hibernation et une diapause d'hiver. A ces diapauses se superpose la quiescence hivernale.

a) Les deux générations annuelles

— La génération larvaire de printemps, après la levée de la quiescence hivernale, donne émergence aux imagos 1, de mi-mai à mi-juillet.

— La ponte de ces imagos de printemps donne la génération d'été n , formée de deux catégories de larves; les unes à développement immédiat, les autres entrant en estivo-hibernation.

b) Evolution des larves à développement immédiat

— La génération larvaire d'été à développement immédiat donne des imagos 2 de mi-juillet à début septembre. Cette génération est souvent moins importante que celle de printemps, et elle est variable en fonction de la région géographique. En région continentale (Russie, Isaev, 1977) elle est très faible en années favorables, et, inexistante les autres années. Elle est donc aléatoire, d'où l'importance de l'existence d'une estivo-hibernation.

— La ponte des imagos d'été donne des larves qui constituent la génération de printemps de l'année suivante $n + 1$.

— Ces larves entrent en diapause hivernale dès le début de septembre. Celle-ci est levée chez quelques larves au courant de l'hiver, mais seulement à la mi-avril chez la majorité d'entre elles. Le contrôle de cette diapause est mal connu.

— Après la levée de la diapause hivernale, les larves restent en quiescence à cause de la température basse. Les imagos émergent mi-mai lorsque la température moyenne dépasse 12 °C.

c) Evolution des larves en estivo-hibernation

— Dans la génération larvaire d'été (année n) il apparaît chez certaines larves un mécanisme de sécurité assurant la pérennité de l'espèce : l'estivo-hibernation (diapause d'été qui n'est pas levée avant l'hiver). Cette diapause « shunt » la génération d'été qui est aléatoire, et dont les pontes destinées à l'année suivante peuvent être déficientes. Ces individus sont mis en « réserve » jusqu'à l'année suivante.

— Le facteur déclencheur de l'estivo-hibernation est probablement une information d'origine maternelle, soit hormonale, soit génétique.

— Les individus en estivo-hibernation donnent, dans les conditions moyennes du laboratoire, des émergences différées dont le délai peut atteindre 21 mois. Ces émergences différées correspondent à une levée spontanée de la diapause.

— L'intensité de l'estivo-hibernation est variable d'un individu à l'autre, ce qui laisse supposer l'existence d'un déterminisme génétique.

— Dans la nature, l'estivo-hibernation d'une grande partie des individus diapausants est levée spontanément vers la fin de l'hiver. Par contre, chez les individus à émergence longuement différée, elle est levée à la même époque sous l'action conjuguée d'une photopériode courte et du froid. Dans nos expériences, les conditions de levée d'estivo-hibernation sont : photopériode J/N = 6/18, température entre + 2 °C et + 6 °C pendant 4 mois.

— Après la levée de l'estivo-hibernation, les émergences n'ont pas encore lieu, pour deux raisons : d'une part la nymphose est inhibée par la photopériode courte, d'autre part les larves subissent la quiescence due aux températures basses.

— Les imagos issus de ces larves émergent au printemps de l'année $n + 1$ lorsque la température moyenne dépasse 12 °C. La température est le facteur synchroniseur qui fait correspondre les émergences d'individus d'origine différente, sortant soit de diapause hivernale soit d'estivo-hibernation.

— Les émergences d'imagos de printemps constituent par conséquent une cohorte formée d'individus de la génération de printemps $n + 1$ et d'individus de la génération d'été n .

5. DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Les espèces tropicales de *Culicoides* présentent tout au long de l'année une succession ininterrompue de générations. Par contre en région tempérée, les espèces que nous avons étudiées possèdent un cycle évolutif bivoltin qui est rythmé en grande partie par des facteurs climatiques et astronomiques. Les deux types de diapauses larvaires intervenant au cours du cycle constituent une adaptation à la survie aux mauvaises conditions climatiques cycliques.

Les mécanismes de contrôle de la diapause hivernale ne sont pas encore bien connus. Il est possible que l'induction de cette diapause ait déjà lieu dans l'organisme maternel à la fin de l'été, lorsque l'éclairement et la température diminuent. Sans préjuger du degré de sensibilité des individus aux variations des facteurs abiotiques, on observe qu'à la fin de l'été, la photopériode diminue plus fortement que la température : la courbe de tempéra-

ture est décalée dans le sens d'un retard par rapport à la courbe de durée d'éclairement (Fig. 6).

Début septembre, la diminution de ces facteurs en notre région est la suivante : la température moyenne est de 17,5 °C (maximum de juillet-août = 20 °C) : la diminution est de 12,5 %; la photopériode est J/N = 13/11 (maximum au solstice d'été : J/N = 16/8) : la diminution est de 37,5 %.

La diminution de ces facteurs pourrait agir sur les imagos femelles, ce qui induirait la diapause hivernale de la descendance. Ready et Croset (1980) ont montré chez *Phlebotomus perniciosus* et chez *Phlebotomus ariasi* du sud de la France, que les larves entrent en diapause hivernale lorsque la photopériode passe de J/N = 17/7 à 14/10 (diminution de 37,5 %) et lorsque la température descend de 28 °C à 24 °C (diminution de 14 %). Chez ces espèces, la descendance de femelles capturées en août présente un taux de diapause plus élevé que celle issue de femelles capturées en juin-juillet. Le même résultat est obtenu expérimentalement lorsque les femelles sont élevées respectivement à J/N = 14/10 et J/N = 17/7.

Les essais de levée de la diapause hivernale n'ont pas abouti à un résultat positif. La difficulté de ces expériences réside dans le fait qu'elles ne sont pas basées sur le principe du « tout ou rien » comme dans le cas de l'estivo-hibernation (présence ou absence d'émergences après une certaine date), mais sur un rendement quantitatif. Ce dernier peut, en particulier être affecté par des prélèvements non équivalents à cause de la distribution agrégative des larves. Pour résoudre ce problème, de nouvelles expériences devraient être réalisées sur d'importants lots de prélèvements.

L'estivo-hibernation se manifeste par des émergences différées échelonnées sur une longue période de temps (Fig. 2). Ce mécanisme est un bel exemple de stratégie à émergences polymodales, constituant un « pari de sauvegarde » ou « Bet-hedging » (Waldbauer, 1978) adapté aux risques imprévisibles des fluctuations de l'environnement. La distribution temporelle de la levée spontanée de diapause chez les différents individus est telle que les deux sexes sont présents tout au long de l'apparition des émergences différées. De plus, l'excédent de mâles assure une possibilité potentielle de fécondation des femelles à tout moment de la levée de diapause. Poitout et Bues (1977) constatent également une prédominance des mâles chez les individus de *Mamestra oleracea* (Lépidoptères, Noctuidae) en diapause estivale, et évoquent l'avantage d'un tel sex-ratio dans la fécondation des femelles lorsque les émergences sont très étalées dans le temps.

Nous avons vu que la levée de l'estivo-hibernation et la synchronisation des émergences sont sous la dépendance des facteurs abiotiques agissant sur les larves. Par contre, l'induction de l'estivo-hibernation n'est pas due à une action directe de ces facteurs

sur les larves, mais probablement le résultat d'une information maternelle qui leur serait transmise. On peut imaginer que la photopériode ou la température agissent sur les imagos femelles de la génération de printemps. Ces informations seraient transmises à la descendance à un taux variable, sous forme hormonale ou génétique, et seraient responsables de l'induction et des aspects divers de l'estivo-hibernation. Un cas d'induction hormonale de diapause par l'intermédiaire de l'organisme maternel, a été mis en évidence chez *Bombyx mori* par Fukuda et Takeuchi (1967).

Poitout et Bues (1977) ont montré que les Lépidoptères *Mamestra oleracea* et *M. brassicae* présentent en basse vallée du Rhône une diapause estivale directement induite chez les larves par un éclaircissement long et une température élevée. L'hétérogénéité de manifestation de cette diapause (en durée et en fréquence) est à déterminisme génétique de type polygénique.

Certains aspects des mécanismes commandant ces diapauses devront être précisés. En particulier, l'hypothèse de l'induction des deux types de diapauses par les facteurs abiotiques agissant par l'intermédiaire de l'organisme maternel, devrait être soumise à l'expérimentation; celle-ci ne pourra toutefois être réalisée chez ces espèces de *Culicoides*, que lorsqu'il sera possible d'obtenir leur cycle complet en laboratoire. Il serait intéressant ensuite, d'aborder l'étude des mécanismes neuro-endocriniens d'induction et de levée des diapauses chez ces Insectes.

BIBLIOGRAPHIE

- ALBU P., 1971. On the Chironomids (Diptera, Chironomidae) captured in a light trap in Sinaia (Rumania). *Limnologica* (Berlin), 8 : 157-172.
- FUKUDA S., TAKEUCHI S., 1967. Studies on the diapause factor producing cells in the suboesophageal ganglion of the silkworm *Bombyx mori* L; *Embryologia*, 9 : 333-353.
- HILL M.A., 1947. The life-cycle and habits of *Culicoides impunctatus* Goetghebuer and *Culicoides obsoletus* Meigen, together with some observations on the life-cycle of *Culicoides odibilis* Austen, *Culicoides pallidicornis* Kieffer, *Culicoides cubitalis* Edwards and *Culicoides chiopterus* Meigen. *Ann. trop. Med. Parasit.*, 41 : 55-115.
- ISAEV V.A., 1977. The influence of the environmental factors on the formation and overcoming of diapause in *Culicoides odibilis* Austen larvae (Diptera, Ceratopogonidae). *Med. Parazit.*, Moskva, 46 : 209-214.
- KITAOKA S., MORII T., 1963. Observations on the breeding habitats of some biting midges and seasonal population dynamics in the life cycle of *Culicoides arakawae* in Tokyo and its vicinity. *Nat. Inst. Anim. Hlth. Quart.*, 3 : 198-208.
- MASAKI S., 1980. Summer diapause. *Ann. Rev. Entomol.*, 25 : 1-25.

- POITOUT S., BUES R., 1977. Caractéristiques du développement de *Mamestra oleracea* L. (Noctuidae, Hadeninae) en fonction des conditions (température, temps d'éclairissement) d'exposition des chenilles. Mise en évidence d'une diapause de type « estival » dans la population de la basse vallée du Rhône. *Ann. Zool. Ecol. Anim.*, **9** : 211-223.
- POITOUT S., BUES R., 1977. Etudes comparées des diapauses nymphales estivales existant dans les populations de basse vallée du Rhône de deux Noctuidae Hadeninae (*Mamestra brassicae* L., *Mamestra oleracea* L.). *Ann. Zool. Ecol. Anim.*, **9** : 225-234.
- POITOUT S., BUES R., 1977. Quelques aspects génétiques de l'hétérogénéité de manifestation de la diapause estivale dans les populations européennes de deux Lépidoptères Noctuidae Hadeninae (*Mamestra oleracea* L. et *Mamestra brassicae* L.). *Ann. Zool. Ecol. Anim.*, **9** : 235-259.
- READY P.D., CROSET H., 1980. Diapause and laboratory breeding of *Phlebotomus perniciosus* Newstead and *Phlebotomus ariasi* Tonnoir (Diptera : Psychodidae) from southern France. *Bull. Ent. Res.*, **70** : 511-523.
- RIEB J-P., KREMER M., 1980. Ecologie des Cératopogonidés de la plaine d'Alsace. II. Répartition spatiale des larves de *Culicoides* d'un gîte fluviatile. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, **55** : 591-603.
- RIEB J-P., KREMER M., 1981. Ecologie des Cératopogonidés de la plaine d'Alsace. III. Cycle évolutif des *Culicoides* (Diptères, Cératopogonidés) d'un gîte fluviatile. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, **56** : 423-439.
- RIEB J-P., 1982. Contribution à la connaissance de l'écologie et de la biologie des Cératopogonidés (Diptères, Nématocères). Thèse d'Etat en Sciences, Strasbourg, 395 p.
- SERVICE M.W., 1974. Further results of catches of *Culicoides* (Diptera : Ceratopogonidae) and Mosquitoes from suction traps. *J. Med. Ent.*, **11** : 471-479.
- SIEGEL S., 1956. Non parametric statistics for the behavioral sciences. Mac Graw-Hill.
- WALDBAUER G-P., 1978. Phenological adaptation and the polymodal emergence patterns of insects. In : Evolution of Insect Migration and Diapause. ed. H. Dingle : 127-144. New-York — Heidelberg — Berlin : Springer 284 p.
- WILLIAMS C., 1946. Physiology of Insect diapause : The role of the brain in the production and termination of pupal dormancy in the giant silkworm, *Platysamia cecropia*. *Biol. Bull.*, **90** : 234-243.
- WILLIAMS C., 1947. Integration between the pupal brain and prothoracic glands in the metamorphosis of the giant silkworm *Platysamia cecropia*. *Biol. Bull.*, **93** : 89-98.

Reçu le 23 juillet 1985; received July 23, 1985

Accepté le 19 septembre 1985; accepted September 19, 1985

MODALITÉS DE LA CICATRISATION DES ÉCOSYSTÈMES MÉDITERRANÉENS APRÈS INCENDIE : CAS DE CERTAINS ARTHROPODES DU SOL 3. LES ACARIENS UROPODIDES

*Regeneration pattern of Mediterranean ecosystems after fire :
the case of some soil arthropods. 3. Uropodid mites*

Françoise ATHIAS-BINCHE

Université P. et M. Curie, C.N.R.S., UA 117
Laboratoire Arago — 66650 Banyuls-sur-mer

ACARIENS UROPODIDES
ABONDANCE
BIOMASSES
DIVERSITÉ SPÉCIFIQUE
DÉMOGRAPHIE
IMPACT DU FEU

RÉSUMÉ. — Comparé aux yeuseraies et aux subéraies adultes, le peuplement de la subéraie témoin de Valmy est relativement pauvre car la station a sans doute subi un incendie ancien. Un an après l'incendie, les effectifs et les biomasses sont 13 fois moins élevés dans la parcelle brûlée. La mortalité immédiate est faible car le feu est survenu en juin en période d'estivation des Uropodides, la mortalité différée est par contre importante par déficit trophique et perturbation du microclimat édaphique. Le peuplement de la parcelle brûlée est plus profond qu'en parcelle témoin du fait de la disparition de la litière. Comme chez les Myriapodes, ce maintien en profondeur compromet la fertilité future des sols par défaut de fragmentation de la litière. La diversité spécifique diminue fortement après le feu du fait de la disparition des espèces sensibles et de la surdominance d'*Olodiscus minimus*, espèce r-stratège. La recolonisation est très lente et dépend de la reconstitution de la litière; elle serait toutefois plus rapide que chez les Myriapodes qui ont un cycle vital plus long que chez les Acariens et qui sont de plus grande taille. Chez les Uropodides, la recolonisation s'effectue par migration vers la surface en saison humide, par voie horizontale à partir des zones refuges et occasionnellement par phorésie. Les modèles de cicatrisation sont très variables et dépendent de la saison et de l'intensité de l'incendie, de la structure originelle de la végétation, et de la phase démographique des populations.

UROPODID MITES
ABUNDANCES
BIOMASSES
SPECIFIC DIVERSITY
DEMOGRAPHY
FIRE EFFECTS

ABSTRACT. — Compared with green-oak and mature cork-oak forest populations, the uropodid community of the control unburnt plot of the Valmy cork-oak wood is relatively poor because this locality might have suffered an old fire. One year after fire, abundances and biomasses are 13 times less in the burnt plot. Immediate mortality due to fire is weak because the fire occurred in June during the estivation period of Uropodina. On the contrary, delayed mortality is strong because of lack of trophic resources and perturbation of the soil microclimate. The community stays deeper in burnt soil because of litter layer disappearance and amplitude of surface temperature. As for Myriapoda, this fact compromises the further fertility of the soil by lack of litter fragmentation. Specific diversity decreases strongly after fire because of the mortality of the most sensitive species and over-dominance of *Olodiscus minimus*, a r-selected species. Recolonization is very slow, depending on the litter layer regeneration; it may be faster than for Myriapoda which have a longer life-cycle and are larger than mites. Uropodid recolonization occurred by migration to soil surface during wet seasons, by horizontal movement from refuge-areas and occasionally by phoresy. Regeneration models after fire are diverse, depending on the season and the intensity of fire, original vegetation structure and demographic events of the mite populations.

1. INTRODUCTION, INTÉRÊT DE L'ÉTUDE DES UROPODIDES ÉDAPHIQUES

La présente contribution constitue la 3^e partie d'un travail consacré à l'étude des conséquences des incendies de forêt sur les Arthropodes du sol en région méditerranéenne.

La 1^{re} partie du travail décrit la subéraie de Valmy (Pyrénées-Orientales) où ont eu lieu les relevés et analyses, les facteurs du milieu (Athias-Binche & Saulnier, 1986). La seconde partie est consacrée au suivi diachronique du devenir du peuplement en Myriapodes édaphiques pendant l'année qui a suivi l'incendie (Saulnier & Athias-Binche, 1986). La 3^e partie traite de l'effet de l'incendie sur le peuplement en Acariens Uropodides.

Les peuplements d'Acariens Uropodides ont été étudiés de façon approfondie dans la hêtraie de la Massane, située à environ 5 km à vol d'oiseau des stations de Valmy (Athias-Binche, 1981 a). Il s'agit d'une hêtraie méditerranéenne au sens de Thiebaut (1982) qui s'est maintenue en climat méditerranéen perhumide frais (selon la classification d'Emberger *in* Daget, 1977), alors que la subéraie étudiée appartient aux climats méditerranéens humides tempérés comme à Banyuls-sur-Mer.

Les études effectuées à la Massane, une station riche en espèces, mais pauvre en individus (Athias-Binche, 1982 a), ont permis non seulement de bien connaître la faune de la région et les principales caractéristiques écologiques des espèces qui la composent, mais aussi de montrer de façon précise que les Uropodides sont un marqueur de l'activité biologique des sols (Athias-Binche, 1981 a). L'une des principales conséquences du feu étant de perturber les phénomènes de pédogenèse de surface, l'étude quantitative des Uropodides devrait permettre d'estimer l'étendue de ces dégradations.

2. LES UROPODIDES

Les Acariens constituent l'une des sous-classes du groupe des Arachnides. Ce sont de petits animaux d'une longueur rarement supérieure au mm et qui sont très nombreux dans le sol, leur habitat d'origine. On les compte par centaines de mille au m² dans les sols forestiers tempérés. Beaucoup d'entre eux sont des détritiphages qui participent à la fragmentation de la matière organique morte d'origine végétale (litière). Les Acariens se divisent en 2 grands groupes, les Actinotriches et les Anactinotriches; les Uropodides appartiennent aux seconds en compagnie des Gamasides, qui sont des prédateurs.

Les Uropodides sont relativement peu abondants dans les sols (rarement plus de 5 000 individus/m² en sol forestier tempéré, 1 500 au maximum à la

Massane), justement parce que se sont des animaux plutôt sténoèces et qu'ils se situent en fin de chaîne trophique dans le sous-système sol. Ce sont en effet des consommateurs de substances organiques vivantes, d'origine animale ou végétale, consommées le plus souvent sous forme liquide (Athias-Binche, 1981 c). Comme la vie dans les sols dépend surtout des apports énergétiques de la litière, les Uropodides sont tributaires du bon fonctionnement des suites de chaînes trophiques allant de la matière organique morte aux organismes édaphiques végétaux et animaux. C'est à cause de cette dépendance que les Uropodides sont de bons indicateurs du fonctionnement de ces réseaux d'échanges dans le sol.

La taille des Uropodides varie de 500 à 800 µm environ, les espèces supérieures au mm sont rares dans le biotope édaphique.

3. STATIONS ET MÉTHODES D'ÉTUDE

Une étude quantitative a été effectuée à Valmy selon le même protocole que pour les Myriapodes et le même plan d'échantillonnage.

D'autres relevés ponctuels ont été réalisés dans diverses formations des Pyrénées-Orientales. Les résultats sont encore préliminaires, on ne citera ici que les stations comportant plus de 5 relevés.

Liste des stations :

- 1 — Hêtraie de versant, catena sur schiste allant des rankers aux mulls acides. La Massane N = 585 échantillons sur 2 ans.
- 2 — id. sur ranker de pente à faible activité biologique, N = 197.
- 3 — Yeuseraie témoin, commune de Banyuls-sur-Mer, N = 12.
- 4 — Subéraie adulte sur sol profond, commune de Banyuls-sur-Mer, N = 20.
- 5 — Parcelle de subéraie adulte sur sol profond de talweg, à 50 au sud de la parcelle témoin de Valmy, N = 7.
- 6 — Subéraie témoin de Valmy, N = 84 sur un an.
- 7 — Subéraie brûlée de Valmy, N = 147.
- 8 — Subéraie ayant subi un feu intense il y a 4 ans, aspect actuel de maquis bas à Chênes-liège épars, commune de Banyuls-sur-Mer, N = 17.
- 9 — Maquis brûlés depuis 4 à 5 ans, commune de Port-Vendres, N = 6.
- 10 — Maquis brûlés depuis 1 à 2 ans, commune de Port-Vendres, N = 6.
- 11 — Pelouse à *Brachypodium ramosum* régulièrement incendiée, commune de Port-Vendres, N = 6.

Sauf pour la Massane (Athias-Binche, 1981 a), les prélèvements ont la même taille et sont traités de la même façon qu'à Valmy.

En ce qui concerne les biomasses, les poids frais de toutes les espèces présentes à la Massane ont été relevés lors d'une étude précédente (Athias-Binche, 1982 b). On s'est basé sur la relation de Berthet (1971) pour estimer le poids de *Neodiscopoma aff. franzi*, une espèce absente de la Massane, en prenant comme poids standard celui de *Neodiscopoma catalonica*, une espèce très voisine.

4. RÉSULTATS

4.1. Liste des espèces récoltées et commentaires

Anactinotrichida
Gamasida
Uropodina

● Super Fam. Polyaspididoidea sensu Athias-Binche & Evans 1981

Fam. Trachytidae

Trachytes aegrota (Koch, 1841), espèce paléarctique très commune en Europe tempérée, la Massane, yeuseraies. Forme litiéricole stricte et peu abondante à la Massane, où elle semble atteindre sa limite méridionale.

Tr. lamda Berlese 1908, Europe méridionale. La Massane, forme litiéricole.

Tr. sp. aff. tr. baloghi Hirsch. & Z. Nicol 1969, La Massane, où elle est humicole, yeuseraies, subéraies.

Fam. Polyaspinidae

Polyaspinus quadrangularis Athias-Binche, 1981
La Massane, où elle est plutôt humicole.

Fam. Discourellidae

Discourella modesta (Leonardi 1899), paléarctique, la Massane, subéraie.

Espèce essentiellement localisée dans les terreaux et les entassements de feuilles mortes dans les milieux forestiers des Pyrénées-Orientales.

● Super Fam. Uropodoidea sensu Athias-Binche & Evans, 1981

Fam. Cillibidae

Cilliba erlangensis (Hirschmann & Z. Nicol, 1969)
Europe tempérée, Europe de l'Est, Pyrénées ariégeoises, la Massane, assez rare en formation méso-méditerranéenne. Parthénogénétique, phorétique facultative, tendances humicoles.

Clodiscus minimus (Berlese, 1920), paléarctique, la Massane, yeuseraies, subéraies, maquis. Espèce à large distribution, très opportuniste à large spectre écologique, l'un des rares Uropodides à pouvoir

vivre en sol dégradé, tendances humicoles, mais pas d'exigences strictes.

Fam. Trachyuropodidae (?)

Neodiscopoma catalonica Athias-Binche 1981

La Massane, yeuseraies, subéraies. Espèce relativement peu exigeante, qui entre en concurrence avec *O. minimus* en milieu forestier méditerranéen.

Neodiscopoma sp. aff. N. franzi (Hirschmann & Z. Nicol, 1969). Subéraie. Espèce très voisine de *N. catalonica*, mais de petites dimensions.

Fam. Urodinychidae

Urodinychus carinatus (Berlese 1888). Les populations des Pyrénées-Orientales constituent sans doute une variété de l'espèce-type décrite d'Italie. La Massane, yeuseraies. Espèce de grande taille, plutôt litiéricole.

Oodinychus alveolus Athias-Binche 1981. La Massane, où c'est une espèce litiéricole stricte, peu abondante.

Armaturopoda coriacea Athias-Binche, 1981. La Massane où cette petite forme est humicole.

4.2. Densités et biomasses moyennes (Tabl. I)

Si la hêtraie de la Massane est la plus riche en espèces, l'abondance y est relativement faible parce que la litière est emportée par le vent en beaucoup d'endroits de la station (Athias-Binche, 1981 a). Les peuplements sont beaucoup plus abondants dans les yeuseraies adultes au sous-bois pauvre et où la litière peut s'accumuler. Les subéraies sont moins densément peuplées que les yeuseraies. La différence est très nette sur sol profond de banquette sur talweg et les subéraies sur sol peu profond, comme à Valmy.

Dans le département des Pyrénées-Orientales, les yeuseraies ont été relativement peu exploitées et laissées sur terrains non cultivables. En situation favorable, la litière peut s'accumuler et les sols évoluer librement. Les sols des yeuseraies étudiées sont relativement peu profonds, mais ils sont brun foncé, ce qui démontre une bonne humidification et une bonne réserve en matière organique. Ces phénomènes sont favorables aux Uropodides et expliquent la densité de la faune en yeuseraie.

Parmi les milieux les plus pauvres, on note respectivement les subéraies brûlées et les maquis. Les pelouses sèches à *Brachypodium ramosum* sont complètement désertées par les Uropodides.

Les yeuseraies se signalent aussi par des biomasses très élevées lorsqu'on les compare aux autres stations (Tabl. II), ce qui démontre l'abondance des ressources utilisables par les Uropodides, où des espèces de taille relativement élevée peuvent prospérer. Dans les sols les plus pauvres, *O. minimus* est l'espèce dominante (Tabl. I). C'est une petite espèce qui mesure 442 µm et dont le poids individuel de

Tabl. I. — Effectifs (N/m^2) et fréquence relative des différentes espèces d'Uropodides édaphiques de quelques stations des Albères (pour la signification des stations, voir la liste § 3).

Abundance (N/m^2) and percentage (%) of the Uropodid species in several plots in the Albères mountain (see § 3 the list of the plots).

	Massane		Yeuseraies				Suberaies				Maquis								
	1		2		3		4		5		6		7		8		9		
	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	
<i>T. aegrota</i>	3	0.5			20	0.5													
<i>Tr. lamda</i>	25	4.2	0.3	0.6															
<i>Tr. cf. baloghi</i>	1.	0.1	0.3	0.6	33	0.8	28	6.1	28	6.1	28	6.1	78	4.1					
<i>P. quadrangul.</i>	33	5.5																	
<i>D. modesta</i>	+	+							386	20.2	88	19.4							
<i>C. massanae</i>	20	3.3	1	2.0	36	0.9													
<i>O. minimus</i>	227	38.2	46	92.0	33	0.8	69	15.0	1 421	74.5	363	80.3	32	94.1				31	50
<i>N. catalonica</i>	190	31.9	1	2.0	3 683	94.7	305	66.6	3	0.1					20	100		31	50
<i>N. cf. franzi</i>							56	12.2	19	1.0	1	0.2	2	5.8					
<i>U. carinatus</i>	28	4.7	0.3	0.6	83	2.1													
<i>Oo. alveolus</i>	0.5	+																	
<i>A. coriacea</i>	67	11.2	1	2.0															
Total uropodides	594		50		3 888		458		1 907		452		34		20			62	

Tabl. II. — Biomasses (B en mg/m^2) et biomasse relative (B %) des Uropodides de quelques stations des Albères. Biomasses (B, mg/m^2) and percentages of the Uropodid biomasses in several localities of the Albères mountain.

Espèces	Massane		Yeuseraies				Suberaies				Maquis								
	1		2		3		4		5		6		7		8		9		
	B	%	B	%	B	%	B	%	B	%	B	%	B	%	B	%	B	%	
<i>Tr. aegrota</i>	0.04	0.4			0.4	0.5													
<i>Tr. lamda</i>	0.4	4.4	+	1.3															
<i>Tr. cf. baloghi</i>	0.01	0.1	+	1.3	0.4	0.5													
<i>P. quadrangularis</i>	0.6	6.6																	
<i>D. modesta</i>	+	(°)							3.9	18.6	0.9	20.4							
<i>C. massanae</i>	0.4	4.4	0.01	2.2	0.3	0.3													
<i>O. minimus</i>	1.9	20.8	0.4	88.8	0.3	0.3	0.9	7.9	16.1	77.0	3.5	79.5	0.4	95.2				0.2	22.2
<i>N. catalonica</i>	3.3	36.2	0.01	2.2	73.8	90.7	8.3	73.4	0.6	2.8					0.4	100		0.7	77.8
<i>N. cf. franzi</i>							1.5	13.2	0.3	1.4	0.04	0.9	0.02	4.8					
<i>U. carinatus</i>	1.5	16.4	+	1.5	5.8	7.1													
<i>Oo. alveolus</i>	0.03	0.3	+	1.5															
<i>A. coriacea</i>	0.7	7.7	0.01	2.2															
Total uropodides	9.1		0.45		81		11.3		20.9		4.4		0.42		0.4			0.9	

l'adulte est de 12 μm . Au fur et à mesure que le sol évolue et s'enrichit en matière organique, cette espèce est progressivement remplacée par *N. catalonica*, une espèce qui mesure 580 μm pour un poids individuel de 24 μg chez l'adulte. De ce fait, pour un effectif comparable, la biomasse tend à augmenter rapidement (Tabl. II).

4.3. Diversité spécifique

En ce qui concerne la richesse spécifique, c'est-à-dire le nombre d'espèces par station, la hêtraie de la Massane est nettement la station la plus riche avec 11 espèces répertoriées. On y constate

toutefois l'absence de *N. franzi*, qui n'a été observée qu'en subéraie. Cette espèce pourrait être vicariante de *N. catalonica* dans les milieux les plus xériques. On a compté au mieux 6 espèces différentes en yeuseraie; les subéraies sont plus pauvres en espèces, avec un maximum de 5 espèces (Tabl. I).

La diversité spécifique est un indice global qui reflète la variété faunistique d'un peuplement. Cet indice est d'autant plus élevé que la fréquence des espèces présentes est voisine (= équirépartition); il diminue lorsque 1 ou 2 espèces tendent à dominer le peuplement. En théorie, un indice de diversité élevé signale des milieux aux ressources et aux niches écologiques abondantes et variées, mais la

relation diversité/richeesse du milieu n'est pas linéaire (Athias-Binche, 1981 b). L'indice de diversité doit être considéré comme un paramètre complétant d'autres données sur le peuplement et le milieu.

On a utilisé ici l'indice de diversité de Shannon qui a l'avantage de ne pas dépendre de la taille de l'échantillon (Daget, 1976). Cet indice a la forme

$$I_{\text{bits}} = - \sum q_i/Q \cdot \log_2 q_i/Q,$$

avec q_i/Q , la fréquence relative (ou probabilité de capture) des i espèces de la stations. Pour comparer différentes communautés, on utilise généralement la régularité, ou équitabilité, ou encore diversité relative : $E\% = I_{\text{obs}}/I_{\text{max}}$, avec $I_{\text{max}} = \log_2 i$, la diversité théorique maximale pour laquelle les espèces ont la même probabilité de capture (Legendre & Legendre, 1979).

La diversité est la plus élevée à la Massane, avec une équitabilité de 71 % (Tabl. III); le ranker est bien plus pauvre. Dans les milieux méditerranéens,

l'équitabilité est la plus élevée dans les subéraies sur sol profond (en se basant sur une équitabilité maximale de 6 espèces). Cette proportion augmente si l'on calcule I_{max} sur le nombre d'espèces récoltées dans chaque station (on considère que ces stations abritent effectivement le maximum d'espèces permis par leurs potentialités). On remarque que les yeuseraies ont une diversité spécifique très faible, bien que les densités y soient très élevées et que les espèces y soient plus nombreuses qu'en subéraie. Cette faible diversité est due à la prédominance de *N. catalonica* qui y représente 94 % des effectifs et 89 % des biomasses (Tabl. I et II). Ces résultats doivent être encore considérés comme préliminaires et devraient être précisés par des échantillonnages ultérieurs.

Les équitabilités sont généralement légèrement supérieures lorsqu'on utilise les biomasses au lieu des effectifs (Tabl. III), car *O. minimus* étant souvent dominant, mais de faible taille, sa biomasse a une contribution et une dominance moindre.

Tabl. III. — Diversité spécifique des peuplements d'Uropodides de quelques stations des Albères. IN : diversité spécifique calculée sur les effectifs, I_{max_1} : diversité maximale en prenant comme base 10 espèces à la Massane et 6 espèces au maximum dans les formations méditerranéennes, $E\% 1$: équitabilité calculée sur les bases de I_{max_1} , I_{max_2} : diversité maximale théorique de chaque station, $E\% 2$: équitabilité calculée sur I_{max_2} , IB : indice de diversité calculée sur les biomasses, $E\% B1$ et $E\% B2$: même signification que $E\% 1$ et $E\% 2$ calculés sur les biomasses.

Specific diversity of several Uropodid communities in some localities of the Albères mountain. IN : specific diversity of the Uropodid abundance, I_{max_1} : maximum diversity for 10 species in the Massane beech-wood forest and 6 species in the other localities, $E\% 1$: evenness (equitability) for I_{max_1} , I_{max_2} : maximum diversity of each locality, $E\% 2$: evenness for I_{max_2} , IB specific diversity of the biomasses, $E\% B1$, $E\% B2$: same meaning as $E\% 1$ and $E\% 2$ for the biomasses.

Stations	Massane		Yeuseraies		Suberaies			Maquis		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	
I	N	2.372	0.756	0.411	1.419	1.052	0.733	0.322	0	(1)
I_{max_1}		3.322	"	2.585	"	"	"	"	"	"
$E\% 1$	N	71.4	23.0	15.9	54.8	40.7	28.3	12.4	0	(38.6)
I_{max_2}		3.322	3.006	2.585	2.000	2.322	1.585	1.000	—	1.000
$E\% 2$	N	71.4	25.2	15.9	70.9	45.3	46.2	32.2	—	(100)
I	B	2.481	0.969	0.496	1.229	1.184	0.798	0.276	—	0.764
$E\% B1$		74.7	29.1	19.2	47.5	45.8	30.5	10.6	—	29.6
$E\% B2$		74.7	32.3	19.2	61.4	59.9	50.3	27.6	—	76.4

4.4. Distribution verticale

Lors de l'échantillonnage, la litière et le sol ont été séparés; le sol est prélevé sur une profondeur de 2 cm (cf. § 3.1). Les résultats indiquent que la faune tend à avoir une répartition relativement profonde en milieu méditerranéen. Pour différentes raisons d'ordre climatique, trophique et des dégradations d'origine anthropique, l'ensemble des Arthropodes édaphiques présente une distribution marquée en profondeur dans tous les milieux tropicaux ou xériques (Athias, 1975; Di Castri *et al.*, 1981). Dans les écosystèmes forestiers tempérés, la faune, et les Uropodides en particulier, a une répartition beaucoup plus superficielle (Athias-Binche, 1981 b). Si

l'actuel programme d'étude devait être poursuivi, les relevés de sol devraient être plus profonds. Ceci étant dit, on a pu montrer lors de travaux précédents, que la distribution verticale des Uropodides est d'autant plus superficielle que le sol est biologiquement actif, toutes choses égales par ailleurs; les sols les plus riches et recouverts d'une litière pérenne et pourvus d'une couche de fragmentation, sont colonisés par des espèces litiécoles strictes à faible valence écologique (Athias-Binche, 1982 b). Le cas est comparable chez les Myriapodes.

La distribution verticale est calculée par le pourcentage des effectifs ou des biomasses des animaux présents dans la litière (Tabl. IV). La proportion des

Tabl. IV. — Occurrence des Uropodides dans la litière en pourcentage des effectifs et des biomasses.
Percentages of the Uropodina in the litter layer for the abundances and the biomasses.

Stations	Massane		Yeus.		Suberaies			Maquis	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
% effectifs	55/35	40	80.9	85.2	60.4	43.3	4.8	9.1	16.6
% biomasses	—	—	80.5	89.1	58.6	41.5	5.1	0.6	29.0

animaux présents dans le sol est le complément à 100 des données obtenues dans la litière.

C'est dans les subéraies évoluées et dans les yeuseraies que la faune est la plus superficielle (Tabl. IV). Dans la hêtraie de la Massane, la litière est relativement moins colonisée; ce résultat s'explique par l'effet du vent (qui déplace la litière), la topographie de cette vallée et par la faible productivité de cette hêtraie qui est à la limite de son aire biologique. Dans les autres formations méditerranéennes étudiées, la proportion d'animaux dans la litière régresse de la subéraie témoin de Valmy, des subéraies brûlées aux maquis. Ce phénomène traduit une dégradation progressive du sol, accompagnée d'une diminution des quantités et de la qualité de la litière. Les maquis en particulier, sont souvent encombrés d'éléments végétaux morts, mais qui ne sont pas structurés en strates comme la litière de forêt, qui se composent d'éléments pauvres en feuilles et souvent desséchés, donc faiblement biodégradables. Ces biotopes sont particulièrement défavorables aux décomposeurs exigeants comme les Uropodides.

L'ensemble des résultats montrent que la subéraie témoin de Valmy est un milieu au sol pauvre, à la fois au vu des densités et de la diversité spécifique. Ces données confirment des remarques du § 1 (Athias-Binche & Saulnier, 1986) relatif à la description des stations de Valmy : la subéraie témoin est sur sol peu profond et elle est envahie par le maquis; elle a subi sans doute un incendie il y a une dizaine d'années. Les subéraies adultes sur sol profond (qui sont situées sur banquette, donc en parcelle anciennement cultivée) présentent des sols nettement plus évolués, et une faune plus riche.

Dans la suite de cette étude, on se restreindra aux subéraies, celles de Valmy ayant été étudiées de façon continue. On dispose dans cette formation de 3 stades évolutifs : des subéraies adultes se rapprochant du climax (s'il existe un climax du Chêne-liège actuellement), une subéraie anciennement dégradée sur sol profond, et une subéraie récemment incendiée.

4.5. Les subéraies de Valmy

4.5.1. Moyennes annuelles

Rappelons que la subéraie témoin a sans doute été anciennement incendiée et qu'elle se présente

actuellement comme une futaie médiocre envahie par un sous-bois dense d'essences de maquis. Cette parcelle a néanmoins été retenue parce qu'elle est très proche de la zone incendiée et que l'on est sûr qu'elle représente l'état de la station avant le passage du feu. La parcelle témoin ne représente donc pas le stade le plus évolué des subéraies que l'on peut rencontrer dans les Albères; c'est pourquoi on fera souvent référence à la subéraie adulte de Valmy (station n° 5).

Malgré un nombre élevé de prélèvements, 3 espèces seulement ont été récoltées dans la parcelle de subéraie témoin (Tabl. I), alors qu'en subéraie mature il a suffi de 7 relevés pour récolter 5 espèces (c'est-à-dire que l'on peut supposer que la richesse spécifique devrait être plus importante). En subéraie témoin, *O. minimus* est l'espèce dominante. Comme on l'a vu, c'est une espèce remarquablement tolérante pour un Uropodide; ce taxon représente 80 % du peuplement et cette dominance signale un sol à faible activité biologique : le tableau I montre en effet que *O. minimus* domine dans les sols les plus pauvres. Dans les rankers à faible activité minéralisatrice, cette espèce représente jusqu'à 90 % du peuplement. La seconde espèce, *D. modesta* représente 20 % du peuplement en subéraie témoin. Il s'agit d'une petite forme qui se récolte surtout dans les entassements de feuilles et de brindilles; on ne la trouve que rarement dans la couverture de litière structurée en strate. Sa distribution est donc très agrégative (c'est pourquoi on n'a pas figuré de donnée quantitative au tableau I en ce qui concerne la Massane, car cette espèce s'y limite à ces biotopes très dispersés). Le fait que *D. modesta* se rencontre surtout en Chêne-liège paraît lié à la faible vitesse de la composition des feuilles de cette essence comparée au Hêtre ou au Chêne vert, ce qui permet l'accumulation de matière organique d'origine végétale.

Enfin, la 3^e espèce, *N.cf franzi*, est sans doute une espèce nouvelle, et son écologie est donc encore mal connue. C'est une forme très proche de *N. catalonica*, mais qui se rencontre plutôt dans des milieux plus secs que cette dernière (Tabl. I). *N. catalonica* est surtout abondante en hêtraie ou en yeuseraie, milieux biologiquement plus actifs et plus protégés que les subéraies au couvert comparativement moins sombre. Des relevés complémentaires devraient compléter nos connaissances sur la biologie de cette espèce.

En subéraie brûlée, *D. modesta* disparaît complètement. C'est bien entendu parce que cette espèce est inféodée aux amas de feuilles et de branches mortes, matériaux complètement consommés pendant l'incendie, que cette espèce est éliminée. *N.cf franzi* subsiste en subéraie brûlée (Tabl. I), sa densité y est même légèrement supérieure à celle de la parcelle témoin. Ce résultat semble indiquer que cette espèce est effectivement adaptée aux sols secs. *O. minimus* se rencontre encore en subéraie brûlée, mais ses effectifs y sont 10 fois moindres qu'en subéraie témoin.

En ce qui concerne l'ensemble du peuplement, un an après le passage de l'incendie, la différence $\Delta F\%$ (Saulnier & Athias-Binche, 1986) atteint -86% ; les effectifs sont 13 fois moins élevés en sol brûlé. Pour les biomasses, la différence ΔF est de $-82,5\%$; la diminution des effectifs et des biomasses est donc comparable parce que les espèces de subérais sont toutes de petites tailles. Le cas serait différent pour des sols aux litières plus actives qui sont colonisées par des formes strictement litériocoles qui sont généralement de dimensions importantes (Athias-Binche, 1982 b).

Comparée à la subéraie adulte sur sol profond de Valmy, la subéraie témoin est pauvrement peuplée; les effectifs y sont 4 fois moins élevés (Tabl. I) et les biomasses 5 fois moindres (Tabl. II). Les 2 parcelles, subéraie adulte et subéraie témoin, ne sont pourtant pas très éloignées l'une de l'autre, mais les Uropodides étant très sensibles à la qualité du milieu, toute différence ou altération, même minime, a des conséquences importantes sur leurs peuplements.

4.5.2. Phénologie des peuplements

En subéraie témoin, les Uropodides sont surtout abondants en hiver et au début du printemps, c'est-à-dire pendant la saison humide (Fig.1A). Le pic d'abondance observé en octobre 1982 est exceptionnel; il s'agit d'un relevé effectué dans un amas de feuilles et de branches qui a été très riche en faune et où *D. modesta* était très abondante. Après l'hiver, les densités décroissent très rapidement à partir d'avril 1983; ce phénomène est dû à l'exceptionnelle sécheresse du printemps et de l'été 1983. Les animaux fuient en profondeur pour échapper à la sécheresse et à l'évaporation intense des strates superficielles du sol. C'est le phénomène d'estivation, connu chez de nombreux animaux et décrit par Di Castri *et al.* (1981). En ce qui concerne la faune du sol en milieu méditerranéen il est très probable que les animaux édaphiques, et les Uropodides en particulier, vivent en état de vie ralentie lorsqu'ils estivent en profondeur car les horizons profonds du sol sont très pauvres en ressources trophiques.

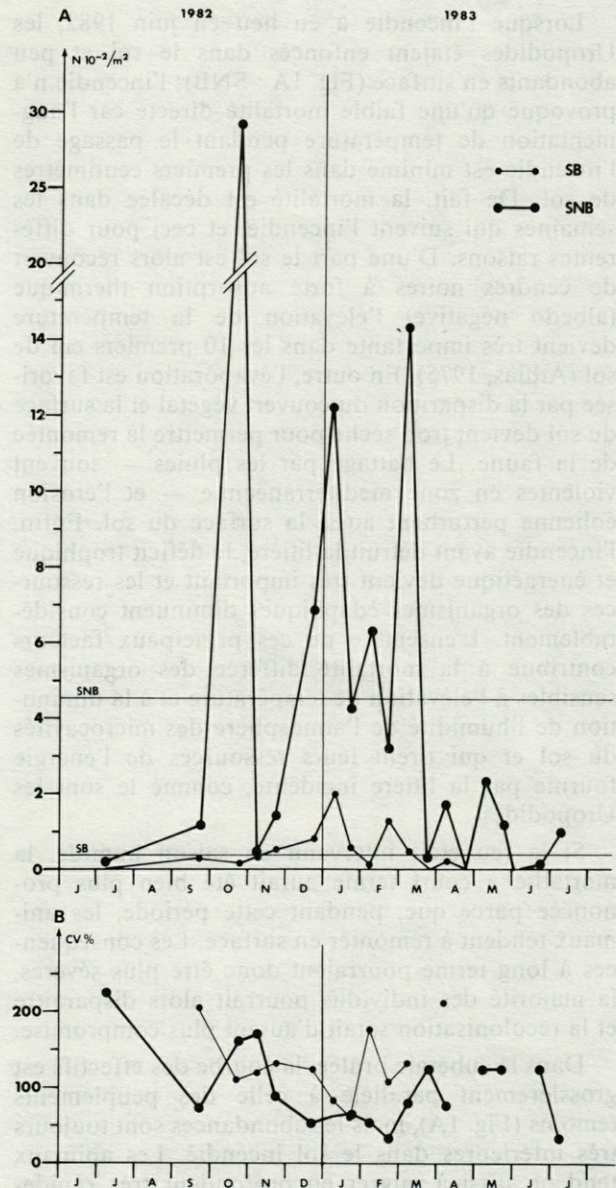


Fig. 1. — A, variations saisonnières de l'effectif des Uropodides ($N \cdot 10^{-2}/m^2$) en subéraie non brûlée (SNB) et en subéraie brûlée (SB). Les lignes horizontales marquent les moyennes annuelles en parcelle témoin (SNB) et en zone brûlée (SB); B, variations saisonnières du coefficient de variation ($CV\% = 100 \cdot s/\bar{x}$) en subéraie témoin (SNB) et en subéraie brûlée (SB).

A, seasonal variations of the uropodid abundance ($N \cdot 10^{-2}/m^2$) in the unburnt Valmy plot (SNB) and in the burnt plot (SB). Horizontal lines indicate annual mean in the control (SNB) and in the burnt plot (SN); B, seasonal curve of the variation coefficient ($CV\% = 100 \cdot s/\bar{x}$) in control (SNB) and in burnt Valmy plot. Same symbols as in A.

Dès les premières pluies de la saison humide, les animaux remontent en surface et se reproduisent. Le cas est légèrement différent chez les Myriapodes qui connaissent leur acmé en automne et au printemps.

Lorsque l'incendie a eu lieu en juin 1982, les Uropodides étaient enfoncés dans le sol et peu abondants en surface (Fig. 1A : SNB); l'incendie n'a provoqué qu'une faible mortalité directe car l'augmentation de température pendant le passage de l'incendie est minime dans les premiers centimètres de sol. De fait, la mortalité est décalée dans les semaines qui suivent l'incendie, et ceci pour différentes raisons. D'une part le sol est alors recouvert de cendres noires à forte adsorption thermique (albedo négative) l'élévation de la température devient très importante dans les 10 premiers cm de sol (Athias, 1975). En outre, l'évaporation est favorisée par la disparition du couvert végétal et la surface du sol devient trop sèche pour permettre la remontée de la faune. Le battage par les pluies — souvent violentes en zone méditerranéenne — et l'érosion éolienne perturbent aussi la surface du sol. Enfin, l'incendie ayant détruit la litière, le déficit trophique et énergétique devient très important et les ressources des organismes édaphiques diminuent considérablement. L'ensemble de ces principaux facteurs contribue à la mortalité différée des organismes sensibles à l'élévation de température et à la diminution de l'humidité de l'atmosphère des microcavités du sol et qui tirent leurs ressources de l'énergie fournie par la litière incidente, comme le sont les Uropodides.

Si le feu était intervenu en saison humide, la mortalité à court terme aurait été bien plus prononcée parce que, pendant cette période, les animaux tendent à remonter en surface. Les conséquences à long terme pourraient donc être plus sévères, la majorité des individus pourrait alors disparaître et la recolonisation serait d'autant plus compromise.

Dans la subéraie brûlée, la courbe des effectifs est grossièrement parallèle à celle des peuplements témoins (Fig. 1A), mais les abondances sont toujours très inférieures dans le sol incendié. Les animaux tendent aussi à migrer en profondeur très rapidement dès que les pluies se raréfient, notamment parce que l'évaporation et l'élévation de température sont plus intenses que dans la parcelle témoin qui est protégée par son couvert végétal.

L'humidité du sol et les variations saisonnières des facteurs climatiques n'ont pas seulement d'influence sur les abondances et la distribution verticale des animaux, mais aussi sur leur distribution horizontale. En parcelle témoin, le coefficient de variation (Athias-Binche & Saulnier, 1986, § 4.5.) augmente nettement pendant les périodes sèches (Fig. 1B); il diminue pendant les phases humides. C'est-à-dire que les animaux se concentrent dans les microbiotopes les plus favorables des horizons profonds pendant les périodes sèches; la distribution devient généralement d'autant plus hétérogène que les animaux occupent des horizons profonds pauvres en ressources trophiques (Athias, 1975). Pendant les périodes humides au contraire, les animaux recolo-

nisent les strates superficielles aux ressources plus abondantes et plus variées et la répartition des animaux tend alors à devenir plus homogène. Les phénomènes observés en parcelle témoin sont comparables en zone brûlée, mais la distribution des animaux reste généralement plus hétérogène qu'en parcelle témoin (Fig. 1B) parce que les ressources y sont plus rares.

En résumé, dans le cas d'un incendie survenant en été, la mortalité immédiate est faible, mais les pertes à moyen terme sont élevées et dépendent du matériel végétal et du couvert épargné par le feu, donc de l'intensité (ou de la répétition) de l'incendie. La recolonisation est très longue et dépend de la reconstitution de la litière et du type de formation végétale qui en résulte : si le couvert arboré est relativement épargné, la recolonisation sera relativement rapide; elle sera beaucoup plus lente si le milieu évolue vers des maquis ou des pelouses xérophiles.

4.5.3. Phénologie de la distribution verticale

Seuls sont présentés les résultats qui concernent la subéraie témoin (Fig. 2A); en zone brûlée, quelques animaux seulement ont été récoltés dans les rares placages de feuilles mortes de septembre à décembre 1982.

En sol témoin, la litière n'est pas habitée pendant l'été (juillet-août 82 et à partir de juin 1983). La colonisation de la litière débute en septembre. Exception faite du relevé d'octobre, qui est un peu particulier, on note que la colonisation de la litière s'effectue graduellement de novembre à janvier lorsque les réserves en eau du sol augmentent après les grosses pluies de novembre 1982. Après l'épisode aride de janvier 1983 (Athias-Binche & Saulnier, 1986, fig. 3B), les densités diminuent dans la litière, pour augmenter après les précipitations de février 1983. Ensuite, les effectifs diminuent au printemps, le peuplement demeurant litiériste, puis les strates profondes sont colonisées en juin et juillet pour une nouvelle estivation.

Dans la parcelle brûlée, l'émigration en surface est limitée par l'absence de litière et l'estivation est beaucoup plus précoce qu'en parcelle témoin (Fig. 1A).

On a vu plus haut que la répartition des Uropodides est d'autant plus superficielle que le sol est actif et riche en litière (Tabl. IV). En subéraie brûlée, moins de 5 % du peuplement total se récolte dans les placages de feuilles au sol alors que 43 % du peuplement de la subéraie témoin habite la litière (Tabl. IV).

Le passage du feu a donc pour conséquence le maintien de la faune en profondeur, c'est aussi le cas chez les Myriapodes. Ce phénomène est très préjudiciable aux potentiels de restauration des sols et

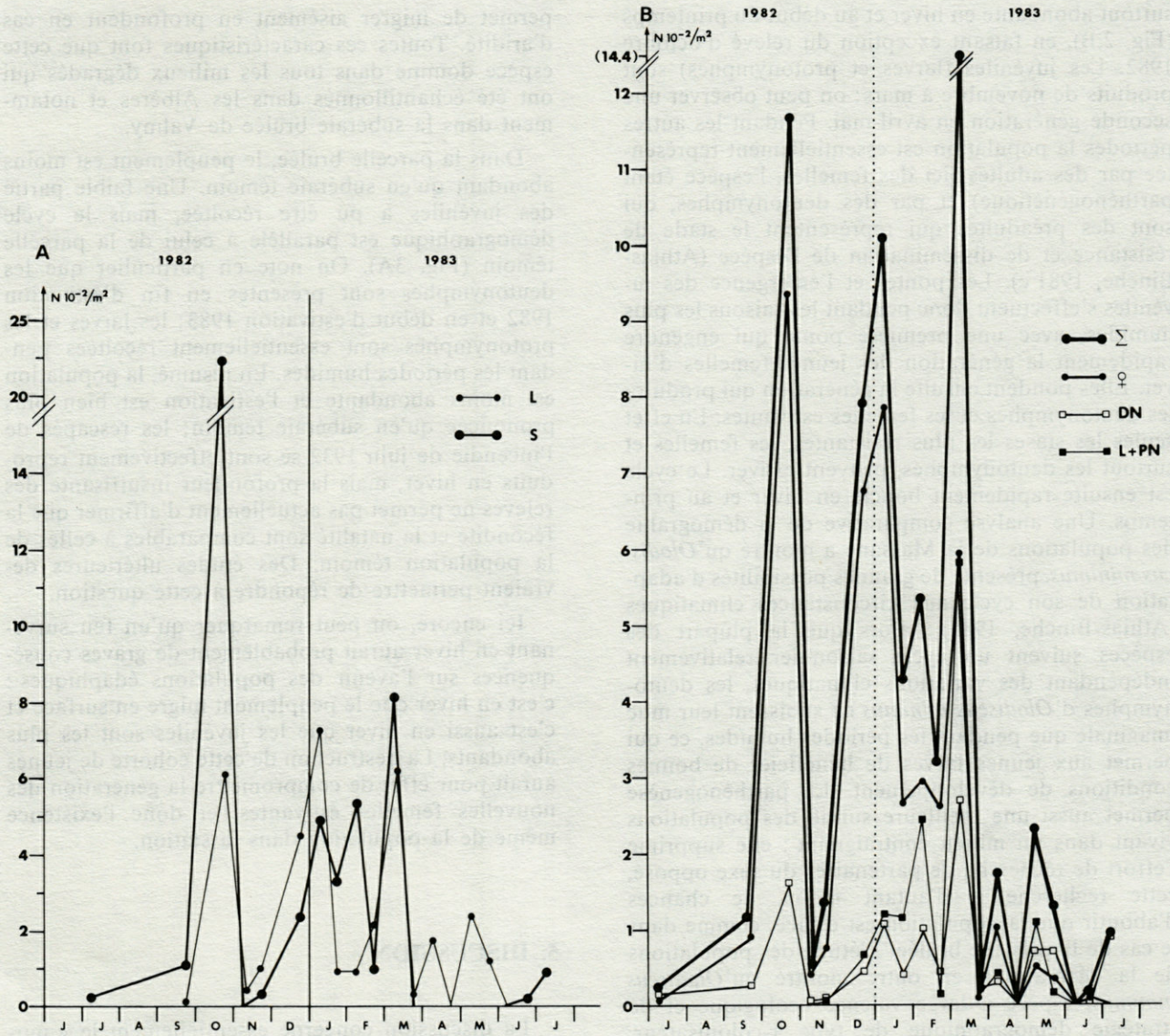


Fig. 2. — A, variations saisonnières de l'effectif des Uropodides ($N \cdot 10^{-2}/m^2$) dans la litière (L) et dans le sol (S) en subéraie témoin; B, phénologie saisonnière ($N \cdot 10^{-2}/m^2$) des différentes stases chez *O. minimus* en subéraie témoin : population totale, \varnothing : femelles, DN : deutonymphes, L + PN : ensemble des larves et des protonymphes.

A, seasonal variations of the Uropodid abundances ($N \cdot 10^{-2}/m^2$) in the litter layer (L) and in the soil in the control plot; B, phenology ($N \cdot 10^{-2}/m^2$) of *O. minimus* in the control plot : total population, \varnothing : females, DN : deutonymphs, L + PN : larvae and protonymphs.

notamment des processus de pédogenèse de surface. L'humidification débute à la surface du sol, et plus précisément à l'interface litière/sol où s'élaborent les échanges de matière et d'énergie entre la matière organique et le substrat minéral. Or, les animaux ont un rôle majeur dans ces processus en facilitant ces échanges par la fragmentation de la matière organique et une série de transformations biochimiques par digestion et rejection.

Les incendies ont donc un impact durable sur la dégradation des sols à la fois par destruction du couvert végétal, perte d'éléments biogènes, augmentation des facteurs d'érosion, mortalité à moyen

terme d'organismes édaphiques et raréfaction de la faune des décomposeurs à la surface du sol.

4.5.4. Démographie d'*Olodiscus minimus*

Dans le cadre de ce travail, on décrira simplement les variations saisonnières des différentes stases d'*O. minimus*, l'espèce la plus abondante à Valmy. Une étude plus fine des bilans démographiques et de leur signification écologique sera entreprise si ce programme de recherches doit être poursuivi.

En subéraie témoin, *O. minimus* est une espèce

surtout abondante en hiver et au début du printemps (Fig. 2,B), en faisant exception du relevé d'octobre 1982. Les juvéniles (larves et protonymphes) sont produits de novembre à mars; on peut observer une seconde génération en avril-mai. Pendant les autres périodes la population est essentiellement représentée par des adultes (ici des femelles, l'espèce étant parthénogénétique) et par des deutonymphes, qui sont des préadultes qui représentent le stade de résistance et de dissémination de l'espèce (Athias-Binche, 1981 c). Les pontes et l'émergence des juvéniles s'effectuent donc pendant les saisons les plus humides, avec une première ponte qui engendre rapidement la génération des jeunes femelles d'hiver. Elles pondent ensuite la génération qui produira les deutonymphes et les femelles estivantes. En effet seules les stases les plus résistantes, les femelles et surtout les deutonymphes, peuvent estiver. Le cycle est ensuite rapidement bouclé en hiver et au printemps. Une analyse comparative de la démographie des populations de la Massane a montré qu'*Olodiscus minimus*, présente de grandes possibilités d'adaptation de son cycle aux circonstances climatiques (Athias-Binche, 1985): alors que la plupart des espèces suivent un cycle saisonnier relativement indépendant des variations climatiques, les deutonymphes d'*Olodiscus minimus* ne subissent leur mue imaginaire que pendant les périodes humides, ce qui permet aux jeunes larves de bénéficier de bonnes conditions de développement. La parthénogenèse permet aussi une meilleure survie des populations vivant dans un milieu contraignant: elle supprime l'effort de recherche de partenaires du sexe opposé, cette recherche a d'autant moins de chances d'aboutir que la population est diluée, comme dans le cas de la parcelle brûlée. L'étude des populations de la Massane a en outre montré qu'*Olodiscus minimus*, espèce à large valence écologique et de stratégie démographique de type r-colonisateur, avait les meilleures chances de résister à des perturbations brutales du milieu (Athias-Binche, 1985): cette espèce parthénogénétique, phorétique facultative, est caractérisée par un cycle vital relativement court; elle affecte la plus grande part de sa production à la reproduction et sa petite taille lui

permet de migrer aisément en profondeur en cas d'aridité. Toutes ces caractéristiques font que cette espèce domine dans tous les milieux dégradés qui ont été échantillonnés dans les Albères et notamment dans la subéraie brûlée de Valmy.

Dans la parcelle brûlée, le peuplement est moins abondant qu'en subéraie témoin. Une faible partie des juvéniles a pu être récoltée, mais le cycle démographique est parallèle à celui de la parcelle témoin (Fig. 3A). On note en particulier que les deutonymphes sont présentes en fin d'estivation 1982 et en début d'estivation 1983; les larves et les protonymphes sont essentiellement récoltées pendant les périodes humides. En résumé, la population est moins abondante et l'estivation est bien plus prononcée qu'en subéraie témoin; les rescapés de l'incendie de juin 1932 se sont effectivement reproduits en hiver, mais la profondeur insuffisante des relevés ne permet pas actuellement d'affirmer que la fécondité et la natalité sont comparables à celles de la population témoin. Des études ultérieures devraient permettre de répondre à cette question.

Ici encore, on peut remarquer qu'un feu survenant en hiver aurait probablement de graves conséquences sur l'avenir des populations édaphiques: c'est en hiver que le peuplement migre en surface et c'est aussi en hiver que les juvéniles sont les plus abondants. La destruction de cette cohorte de jeunes aurait pour effet de compromettre la génération des nouvelles femelles estivantes, et donc l'existence même de la population dans la station.

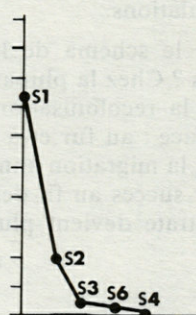
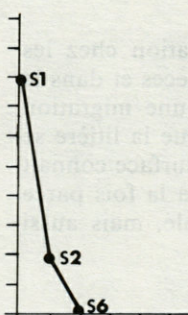
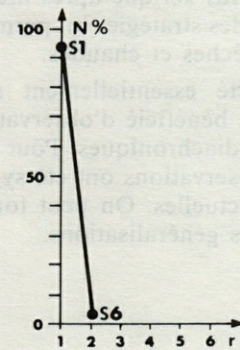
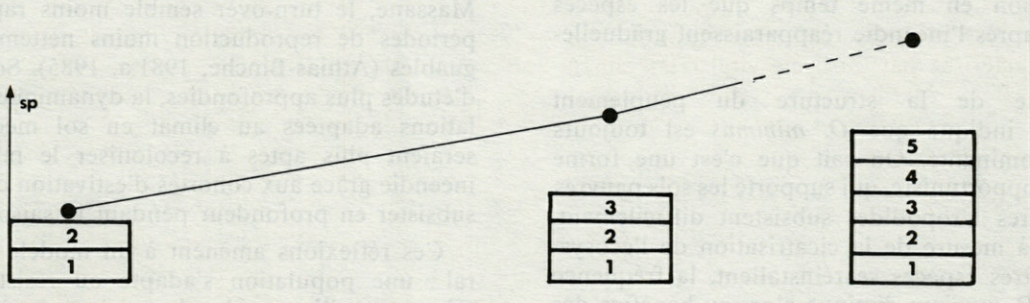
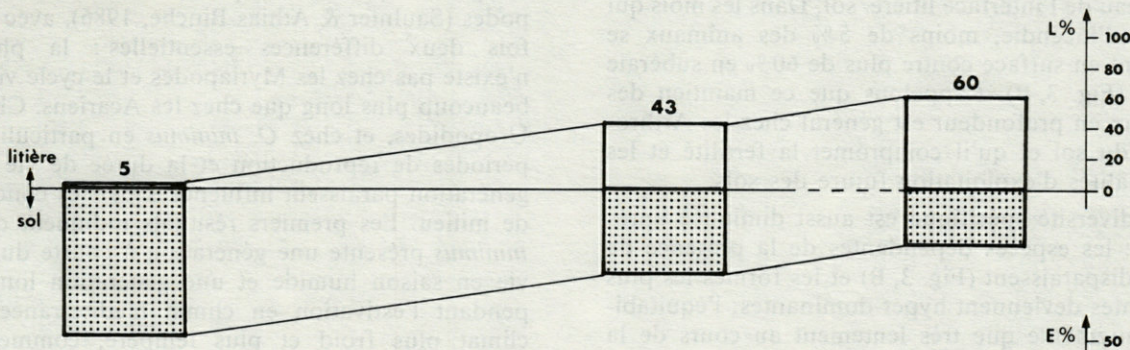
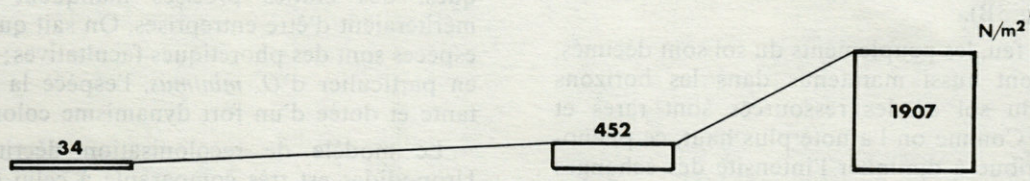
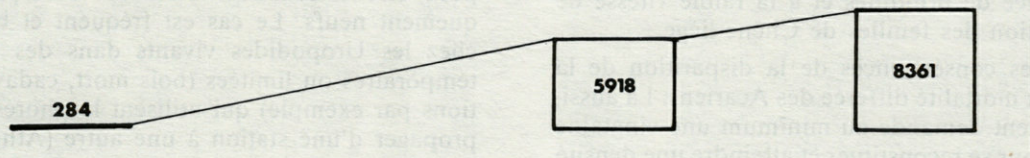
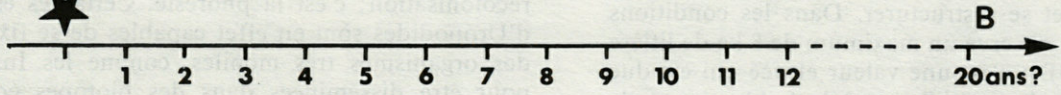
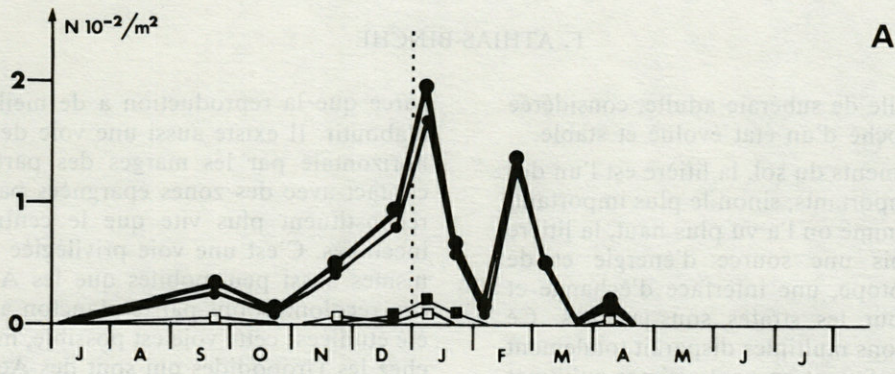
5. DISCUSSION

La discussion concerne essentiellement le « modèle subéraie », qui est le mieux connu dans l'état actuel du programme des recherches. On discutera ensuite de quelques possibilités de généralisation.

A Valmy, on dispose d'un exemple de succession progressive avec une parcelle brûlée depuis un an, la parcelle témoin, qui a été incendiée il y a environ

Fig. 3. — A, phénologie de la population d'*O. minimus* en sol brûlé (mêmes symboles que figure 2); B, représentation schématique d'une succession progressive dans la subéraie de Valmy; de haut en bas: estimation de la durée de cicatrisation: situation un an après le feu, 10 ans après et subéraie adulte (20 à 50 après le feu); quantité de litière (L) en poids sec (g/m^2); effectifs des Uropodides (N/m^2); pourcentage d'occurrence des Uropodides dans la litière (L) et dans le sol; nombre d'espèces (sp) rencontrées dans les parcelles et équitabilité de la diversité spécifique (E %); structure du peuplement: diagramme de la fréquence relative (N %) en fonction du rang (r) de chaque espèce. S1: *O. minimus*, S2: *D. modesta*, S3: *Tr. cf. baloghi*, S4: *N. catalonica*, S6: *N. cf. franzi*.

A, phenology of *O. minimus* in the burnt plot (same explanation as in fig. 2); B, schematic diagram of the ecological succession the cork-oak stand of Valmy. From the top: estimation of the restoration duration: stage one year after the fire, 10 years after and mature cork-oak stand (20 to 50 years after the fire); litter mass (L, g/m^2 , dry mass); uropodid mite abundance (N/m^2); percentage of the Uropodid numbers in the litter layer (L) and in the soil; number of Uropodid species in the three plots and equitability (= evenness) of the specific diversity; community structures: percentages (N %) and ranks of the species. S1: *O. minimus*, S2: *D. modesta*; S3: *Tr. cf. baloghi*; S4: *N. catalonica*, S6: *N. cf. franzi*.



10 ans, et la parcelle de subéraie adulte, considérée comme la plus proche d'un état évolué et stable.

Pour les peuplements du sol, la litière est l'un des facteurs les plus importants, sinon le plus important, de subsistance. Comme on l'a vu plus haut, la litière constitue à la fois une source d'énergie et de nutriments, un biotope, une interface d'échange et une protection pour les strates sous-jacentes. Ce substrat aux fonctions multiples disparaît totalement après le passage du feu, et on peut estimer qu'il met un minimum d'une vingtaine d'années pour se reconstituer et se restructurer. Dans les conditions de Valmy, on observe un maximum de 8 kg de litière au m² (Fig. 3B); c'est une valeur élevée qui est due à la présence de brindilles et à la faible vitesse de décomposition des feuilles de Chêne-liège.

L'une des conséquences de la disparition de la litière est la mortalité différée des Acariens. Là aussi, le peuplement demande au minimum une vingtaine d'années pour se reconstituer et atteindre une densité voisine de 2 000 individus au m² dans la subéraie de Valmy (Fig. 3B).

Après le feu, les peuplements du sol sont décimés, mais ils sont aussi maintenus dans les horizons profonds du sol où les ressources sont rares et dispersées. Comme on l'a noté plus haut, ce phénomène contribue à diminuer l'intensité des échanges au niveau de l'interface litière/sol. Dans les mois qui suivent l'incendie, moins de 5 % des animaux se récoltent en surface contre plus de 60 % en subéraie adulte (Fig. 3, B). Rappelons que ce maintien des animaux en profondeur est général chez les Arthropodes du sol et qu'il compromet la fertilité et les potentialités d'exploitation future des sols.

La diversité spécifique est aussi diminuée après le feu : les espèces dépendantes de la présence de litière disparaissent (Fig. 3, B) et les formes les plus résistantes deviennent hyper-dominantes; l'équitabilité n'augmente que très lentement au cours de la recolonisation en même temps que les espèces disparues après l'incendie réapparaissent graduellement.

L'analyse de la structure du peuplement (Fig. 3, B) indique que *O. minimus* est toujours l'espèce dominante. On sait que c'est une forme euryèce et opportuniste, qui supporte les sols pauvres où les autres Uropodides subsistent difficilement. Au fur et à mesure de la cicatrisation de l'écosystème, d'autres espèces se réinstallent, la fréquence relative d'*O. minimus* diminue alors au bénéfice des autres populations.

Quel est le schéma de la cicatrisation chez les Uropodides ? Chez la plupart des espèces et dans le cas étudié, la recolonisation vient d'une migration vers la surface : au fur et à mesure que la litière se reconstitue, la migration annuelle en surface connaît un meilleur succès au fil des années à la fois parce que cette strate devient plus favorable, mais aussi

parce que la reproduction a de meilleures chances d'aboutir. Il existe aussi une voie de recolonisation horizontale par les marges des parties brûlées en contact avec des zones épargnées par le feu qui se reconstituent plus vite que le centre des espaces incendiés. C'est une voie privilégiée pour des organismes aussi peu mobiles que les Acariens du sol. Les recolonisations par le plancton aérien n'ont pas été étudiées; cette voie est possible, mais semble rare chez les Uropodides qui sont des Acariens relativement lourds. Il existe enfin une dernière stratégie de recolonisation; c'est la phorésie. Certaines espèces d'Uropodides sont en effet capables de se fixer sur des organismes très mobiles, comme les Insectes, pour être disséminées dans des biotopes écologiquement neufs. Le cas est fréquent et bien connu chez les Uropodides vivants dans des biocénoses temporaires ou limitées (bois mort, cadavres, déjections par exemple) qui utilisent la phorésie pour se propager d'une station à une autre (Athias-Binche, 1984). En ce qui concerne les peuplements édaphiques, des études précises manquent encore et mériteraient d'être entreprises. On sait que certaines espèces sont des phorétiques facultatives; c'est le cas en particulier d'*O. minimus*, l'espèce la plus résistante et dotée d'un fort dynamisme colonisateur.

Le modèle de recolonisation décrit chez les Uropodides est très comparable à celui des Myriapodes (Saulnier & Athias-Binche, 1986), avec toutefois deux différences essentielles : la phorésie n'existe pas chez les Myriapodes et le cycle vital est beaucoup plus long que chez les Acariens. Chez les Uropodides, et chez *O. minimus* en particulier, les périodes de reproduction et la durée de vie d'une génération paraissent influencées par les conditions de milieu. Les premiers résultats indiquent que *O. minimus* présente une génération à courte durée de vie en saison humide et une génération longévive pendant l'estivation en climat méditerranéen. En climat plus froid et plus tempéré, comme à la Massane, le turn-over semble moins rapide et les périodes de reproduction moins nettement distinguables (Athias-Binche, 1981 a, 1985). Sous réserve d'études plus approfondies, la dynamique des populations adaptées au climat en sol méditerranéen seraient plus aptes à recoloniser le milieu après incendie grâce aux cohortes d'estivation capables de subsister en profondeur pendant la saison sèche.

Ces réflexions amènent à un modèle plus général : une population s'adapte ou résiste d'autant mieux en milieu rendu plus xérique après incendie, qu'elle a déjà développé des stratégies lui permettant de résister aux saisons sèches et chaudes.

La discussion a porté essentiellement sur la subéraie de Valmy, qui a bénéficié d'observations à la fois synchroniques et diachroniques. Pour toutes les autres stations, les observations ont été synchroniques, et donc très ponctuelles. On peut toutefois déjà discuter de certaines généralisations.

L'état terminal de la cicatrization, le stade le plus proche de ce que l'on peut considérer comme un climat (situation rare, voire inconnue dans le bassin méditerranéen) dépend de la station. Ainsi dans le cas des subéraies on voit que les situations de Valmy et des subéraies de Banyuls sont notablement différentes (Tabl. I). Dans ce cas précis, ces différences sont dues à deux principales raisons : les subéraies de Banyuls ne sont pas pures et certaines sont complantées de Châtaigniers, une essence dont les feuilles se décomposent rapidement (c'est une essence considérée comme améliorante), c'est-à-dire que l'activité biologique à l'interface litière/sol est plus intense qu'en subéraie pure; la colonisation de la litière par les Uropodides et la diversité spécifique sont donc plus élevées. D'autre part, les subéraies échantillonnées à Banyuls sont souvent en sols de talweg plus profonds qu'à Valmy. Une autre cause probable est due au fait que Banyuls est l'une des stations les plus arrosées de la partie mésoméditerranéenne des Albères, ce qui sous ce climat est un facteur favorable à une meilleure activité biologique des sols. La dynamique de recolonisation après incendie sera donc sans aucun doute différente de l'exemple de Valmy.

L'intensité du feu et l'état initial de la formation végétale et de son contexte climatique et édaphologique a aussi une grande importance sur les capacités et la rapidité de cicatrization du milieu. Ainsi par exemple, la subéraie n° 7 (commune de Banyuls-sur-Mer) a subi un feu très intense qui a provoqué une transformation durable de la structure de la végétation. Le peuplement édaphique a parallèlement régressé de façon très nette et reste très pauvre même plus de 5 ans après l'incendie. Bien entendu, ce sont dans les formations les plus dégradées et les plus régressives, comme le maquis bas et les pelouses, que les effets du feu sont les moins néfastes, car les peuplements initiaux sont à l'origine fortement régressifs (Tabl. I) et modelés par des dégradations d'origines diverses ou le passage fréquent des feux.

Le problème de la cicatrization des écosystèmes soumis aux incendies est donc complexe. Il demande des échantillonnages suivis, mais aussi une multiplication de relevés synchroniques plus ponctuels, mais dans des formations aussi variées que possible.

Une autre question mériterait d'être approfondie, à savoir l'effet de la saison à laquelle survient l'incendie. On a vu que les feux risquent d'être plus meurtriers que les organismes édaphiques s'ils surviennent pendant la saison humide, lorsque les animaux tendent à migrer en surface et que beaucoup d'entre eux sont en phase de reproduction. On peut penser aussi que, si les pluies persistaient après le passage de l'incendie, la dynamique de recolonisation pourrait être accélérée, surtout si, du fait de l'humidité, l'intensité de l'incendie est faible. Cette

hypothèse mériterait d'être vérifiée d'un point de vue fondamental en modélisation de schéma de cicatrization, quoique la fréquence des incendies soit relativement faible pendant les périodes humides.

REMERCIEMENTS. — Les recherches ayant fait l'objet des présents travaux ont bénéficié d'un contrat du Ministère de l'Environnement/Université Paris VI (convention n° 81376), puis d'un contrat CEE Recherche & Développement/CNRS (convention n° ENV-804-F-RS). Ces contributions entrent dans le cadre du programme du GRECO 43 « Forêts Méditerranéennes » du CNRS.

BIBLIOGRAPHIE

- ATHIAS F., 1975. Données complémentaires sur l'abondance et la distribution verticale des Microarthropodes de la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). *Bull. Mus. natn. hist. Nat. Paris*, 3^e sér., 303, *Eco. Gén.*, **24** : 1-28.
- ATHIAS-BINCHE F., 1981a. Contribution à la connaissance des Uropodides libres (Arachnides : Anactinotriches) de quelques écosystèmes forestiers européens. Thèse d'Etat, Univ. Paris VI, 308 pp.
- ATHIAS-BINCHE F., 1981b. Différents types de structures des peuplements d'Uropodides édaphiques de trois écosystèmes forestiers (Arachnides : Anactinotriches). *Acta Oecologica, Ecol. Gen.*, **2** (2) : 153-169.
- ATHIAS-BINCHE F., 1981c. Ecologie des Uropodides édaphiques (Arachnides : Parasitiformes) de trois écosystèmes forestiers. 1. Introduction, matériel, biologie. *Vie Milieu*, **31** (2) : 137-147.
- ATHIAS-BINCHE F., 1982a. Ecologie des Uropodides édaphiques (Arachnides : Parasitiformes) de trois écosystèmes forestiers. 3. Abondance et biomasse des microarthropodes du sol, facteurs du milieu, abondance et distribution spatiale des Uropodides. *Vie Milieu*, **32** (1) : 47-60.
- ATHIAS-BINCHE F., 1982b. Ecologie des Uropodides édaphiques (Arachnides : Parasitiformes) de trois écosystèmes forestiers. 4. Abondance, biomasse, distribution verticale, sténo- et eurytopie. *Vie Milieu*, **32** (3) : 159-170.
- ATHIAS-BINCHE F., 1984. La phorésie chez les Acariens Uropodides (Anactinotriches), une stratégie écologique originale. *Acta Oecologica, Oecol. Gen.*, **5** (2) : 119-133.
- ATHIAS-BINCHE F., 1985. Analyses démographiques des populations d'Uropodides (Arachnides : Anactinotriches) de la hêtraie de la Massane, France. 1. Méthodes, matériel, biologie des cohortes, longévité, croissance linéaire et pondérale. 2. Bilans démographiques, production, rapport P/B et stratégies démographiques. *Pedobiologia*, **28** : 225-253.
- ATHIAS-BINCHE F. & SAULNIER L., 1986. Modalités de cicatrization des écosystèmes méditerranéens après incendie : cas de certains Arthropodes du sol. 1. Introduction, stations d'étude. *Vie Milieu*, **36** (2) : 117-124.
- BERTHET P., 1971. Une nouvelle méthode pour l'estimation du bilan annuel de consommation d'oxygène de communautés édaphiques. *Ecol. Conserv.*, **4** : 479-482.

CASTRI F. DI & VITALI-DI CASTRI V., 1981. Soil fauna of mediterranean-climate regions. In: Ecosystem of the World. 11. Mediterranean-type shrublands. Di Castri, F. et al. (eds). Elsevier Sci. Publ. Comp. Amsterdam, 445-478.

DAJET J., 1976. Les modèles mathématiques en écologie. Masson, Paris, 172 pp.

DAJET P., 1977. Le bioclimat méditerranéen : analyse des formes climatiques par le système d'Emberger. *Vegetatio*, 34 (2) : 87-103.

LEGENDRE L. & LEGENDRE P., 1979. Ecologie numérique. Masson/presses Univ., Quebec, 2 vol., 197 et 427 pp.

SAULNIER L. & ATHIAS-BINCHE F., 1986. Modalités de cicatrisation des écosystèmes méditerranéens après incendie : cas de certains Arthropodes du sol. 2. Les Myriapodes édaphiques. *Vie Milieu*, 36 (3) : 191-204.

THIEBAUT B., 1982. Existe-t-il une hêtraie « méditerranéenne » distincte des autres forêts en Europe occidentale. *Vegetatio*, 50 (1) : 23-42.

Reçu le 15 juillet 1985; received July 15, 1985
 Accepted le 10 septembre 1985; accepted September 10, 1985

BIBLIOGRAPHIE

ATHIAS-BINCHE F., 1973. Données complémentaires sur l'abondance et la répartition verticale des microarthropodes du sol dans le massif de la Côte d'Ivoire. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. Paris*, 303, Eco. Géol., 24 : 1-28.

ATHIAS-BINCHE F., 1981a. Contribution à la connaissance des Libropodites libres (Arachnides : Arachniformes) de quelques écosystèmes forestiers européens. *Travaux de l'Institut National de la Recherche Scientifique*, 1981, 100 pp.

ATHIAS-BINCHE F., 1981b. Bilan des types de structures des peuplements d'arthropodes édaphiques de trois écosystèmes forestiers (Arachnides : Arachniformes). *Ann. Oecologia*, 10, 1 (2) : 123-130.

ATHIAS-BINCHE F., 1981c. Écologie des Libropodites édaphiques (Arachnides : Arachniformes) de trois écosystèmes forestiers. I. Introduction, matériel biologique. *Mémoires de l'Institut National de la Recherche Scientifique*, 1981, 31 (2) : 137-147.

ATHIAS-BINCHE F., 1982a. Écologie des Libropodites édaphiques (Arachnides : Arachniformes) de trois écosystèmes forestiers. II. Abondance et biomasse des microarthropodes du sol, facteurs du milieu, abondance et répartition spatiale des Libropodites. *Vie Milieu*, 32 (2) : 87-99.

ATHIAS-BINCHE F., 1982b. Écologie des Libropodites édaphiques (Arachnides : Arachniformes) de trois écosystèmes forestiers. III. Abondance, biomasse, répartition verticale, états et ontogénèse. *Vie Milieu*, 32 (3) : 129-170.

ATHIAS-BINCHE F., 1984. La phytologie des Arachnides (Arachniformes) : une stratégie écologique originale. *Ann. Oecologia*, 10, 2 (2) : 149-153.

ATHIAS-BINCHE F., 1985. Analyses démographiques des populations d'arthropodes (Arachnides : Arachniformes) de la réserve de la Massane, France. I. Méthodes, matériel biologique des cohortes, données démographiques et paramètres. II. Bilan démographique, production, rapport P/B et stratégies démographiques. *Écologie*, 16 : 223-232.

ATHIAS-BINCHE F. & SAULNIER L., 1986. Modalités de cicatrisation des écosystèmes méditerranéens après incendie : cas de certains Arthropodes du sol. I. Introduction, matériel biologique. *Vie Milieu*, 36 (2) : 117-124.

BARTLET P., 1971. Une nouvelle méthode pour l'estimation du bilan annuel de consommation d'oxygène de communautés édaphiques. *Ann. Conser.*, 4 : 479-482.

Les données complémentaires sur l'abondance et la répartition verticale des microarthropodes du sol dans le massif de la Côte d'Ivoire. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. Paris*, 303, Eco. Géol., 24 : 1-28.

Contribution à la connaissance des Libropodites libres (Arachnides : Arachniformes) de quelques écosystèmes forestiers européens. *Travaux de l'Institut National de la Recherche Scientifique*, 1981, 100 pp.

Bilan des types de structures des peuplements d'arthropodes édaphiques de trois écosystèmes forestiers (Arachnides : Arachniformes). *Ann. Oecologia*, 10, 1 (2) : 123-130.

Écologie des Libropodites édaphiques (Arachnides : Arachniformes) de trois écosystèmes forestiers. I. Introduction, matériel biologique. *Mémoires de l'Institut National de la Recherche Scientifique*, 1981, 31 (2) : 137-147.

Écologie des Libropodites édaphiques (Arachnides : Arachniformes) de trois écosystèmes forestiers. II. Abondance et biomasse des microarthropodes du sol, facteurs du milieu, abondance et répartition spatiale des Libropodites. *Vie Milieu*, 32 (2) : 87-99.

Écologie des Libropodites édaphiques (Arachnides : Arachniformes) de trois écosystèmes forestiers. III. Abondance, biomasse, répartition verticale, états et ontogénèse. *Vie Milieu*, 32 (3) : 129-170.

La phytologie des Arachnides (Arachniformes) : une stratégie écologique originale. *Ann. Oecologia*, 10, 2 (2) : 149-153.

Analyses démographiques des populations d'arthropodes (Arachnides : Arachniformes) de la réserve de la Massane, France. I. Méthodes, matériel biologique des cohortes, données démographiques et paramètres. II. Bilan démographique, production, rapport P/B et stratégies démographiques. *Écologie*, 16 : 223-232.

Modalités de cicatrisation des écosystèmes méditerranéens après incendie : cas de certains Arthropodes du sol. I. Introduction, matériel biologique. *Vie Milieu*, 36 (2) : 117-124.

Une nouvelle méthode pour l'estimation du bilan annuel de consommation d'oxygène de communautés édaphiques. *Ann. Conser.*, 4 : 479-482.

Ecologie numérique. Masson/presses Univ., Quebec, 2 vol., 197 et 427 pp.

Modalités de cicatrisation des écosystèmes méditerranéens après incendie : cas de certains Arthropodes du sol. 2. Les Myriapodes édaphiques. *Vie Milieu*, 36 (3) : 191-204.

Existe-t-il une hêtraie « méditerranéenne » distincte des autres forêts en Europe occidentale. *Vegetatio*, 50 (1) : 23-42.

Reçu le 15 juillet 1985; received July 15, 1985
 Accepted le 10 septembre 1985; accepted September 10, 1985

Le problème de la cicatrisation des écosystèmes après incendie est donc complexe. Il dépend de nombreux facteurs, mais aussi de la multiplication de reliefs synchroniques plus ou moins importants, mais dans des formations assez variées que possible.

Une autre question mériterait d'être approfondie : savoir l'effet de la saison à laquelle survient l'incendie. On a vu que les taux respectifs d'écoulement des organismes édaphiques s'ils survivaient pendant la saison humide, lorsque les animaux tendent à migrer en surface et que beaucoup d'entre eux sont en phase de reproduction. On peut penser aussi que si les plantes persistent après le passage de l'incendie, la dynamique de recolonisation pourrait être accélérée, surtout si du fait de l'humidité l'intensité de l'incendie est faible. Cette

UNE NOUVELLE ESPÈCE MARINE DE TUBIFICIDAE (OLIGOCHAETA) D'ESPAGNE : *TUBIFICOIDES GALICIENSIS* N. SP.

*A new marine species of Tubificidae (Oligochaeta) from Spain :
Tubificoides galiciensis n. sp.*

E. MARTINEZ-ANSEMIL⁽¹⁾ et N. GIANI⁽²⁾

(1) Colegio Universitario de Orense
c. General Franco, Orense, Espana

(2) Laboratoire d'Hydrobiologie, Université
P. Sabatier, 31062 Toulouse cédex, France

TAXONOMIE
OLIGOCHAETA
TUBIFICIDAE
ESPÈCE NOUVELLE
HABITAT MARIN

RÉSUMÉ. — *Tubificoides galiciensis* n. sp. a été récoltée dans le port de La Corogne en Espagne. Cette espèce se caractérise par la présence de papilles cutanées, de soies capillaires dorsales, de crochets bifides ventralement et dorsalement et d'une gaine cuticulaire cylindrique et à ouverture distale entourant le pénis. Elle est proche de *T. apectinatus* (Brinkhurst).

TAXONOMY
OLIGOCHAETA
TUBIFICIDAE
NEW SPECIES
MARINE HABITAT

ABSTRACT. — *Tubificoides galiciensis* n. sp. has been collected from La Coruna harbour in Spain. The main characteristics of this species are : papillate body wall, presence of hair setae, bifid crochets in ventral and dorsal bundles, long and cylindrical cuticular penis sheath with distal opening. This species is closely related to *T. apectinatus* (Brinkhurst).

INTRODUCTION

Le genre *Tubificoides* Lastockin, 1937, reconsidéré par Holmquist (1978) vient de faire l'objet d'importantes révisions (Brinkhurst et Baker, 1979; Brinkhurst, 1985); une bonne partie des espèces qui le composent ont été récemment décrites (Brinkhurst et Baker, 1979; Shirley et Loden, 1982; Baker, 1983) et plusieurs autres sont en cours de description (Erseus, comm. pers.). Dans ce travail nous décrivons une nouvelle espèce de ce genre, que nous appelons *T. galiciensis* car elle a été récoltée près des côtes de la Galice dans l'Océan Atlantique (Espagne).

MATÉRIEL EXAMINÉ

— 8 individus dont 6 étaient matures. 2 individus matures ont été disséqués et montés au baume du

canada. Les 6 autres spécimens ont été montés « *in toto* » au baume du canada après traitement à la créosote du Hêtre.

— Les 6 individus matures constituent la série-type de cette espèce. Cette série-type est provisoirement conservée dans la collection des auteurs.

— Localité-type : Port de La Corogne (A. Coruña, Galice, Espagne). Espèce récoltée par le Dr. E. Lopez-Jamar de l'Institut Espagnol d'Océanographie (La Corogne) à environ 12 m de profondeur.

DESCRIPTION

DE *TUBIFICOIDES GALICIENSIS* n. sp.

1. Morphologie externe

Longueur (matériel fixé) : 12 mm; 62 segments (1 seul individu entier). Le diamètre du corps au niveau du segment VI varie entre 225 et 350 µm; le diamètre

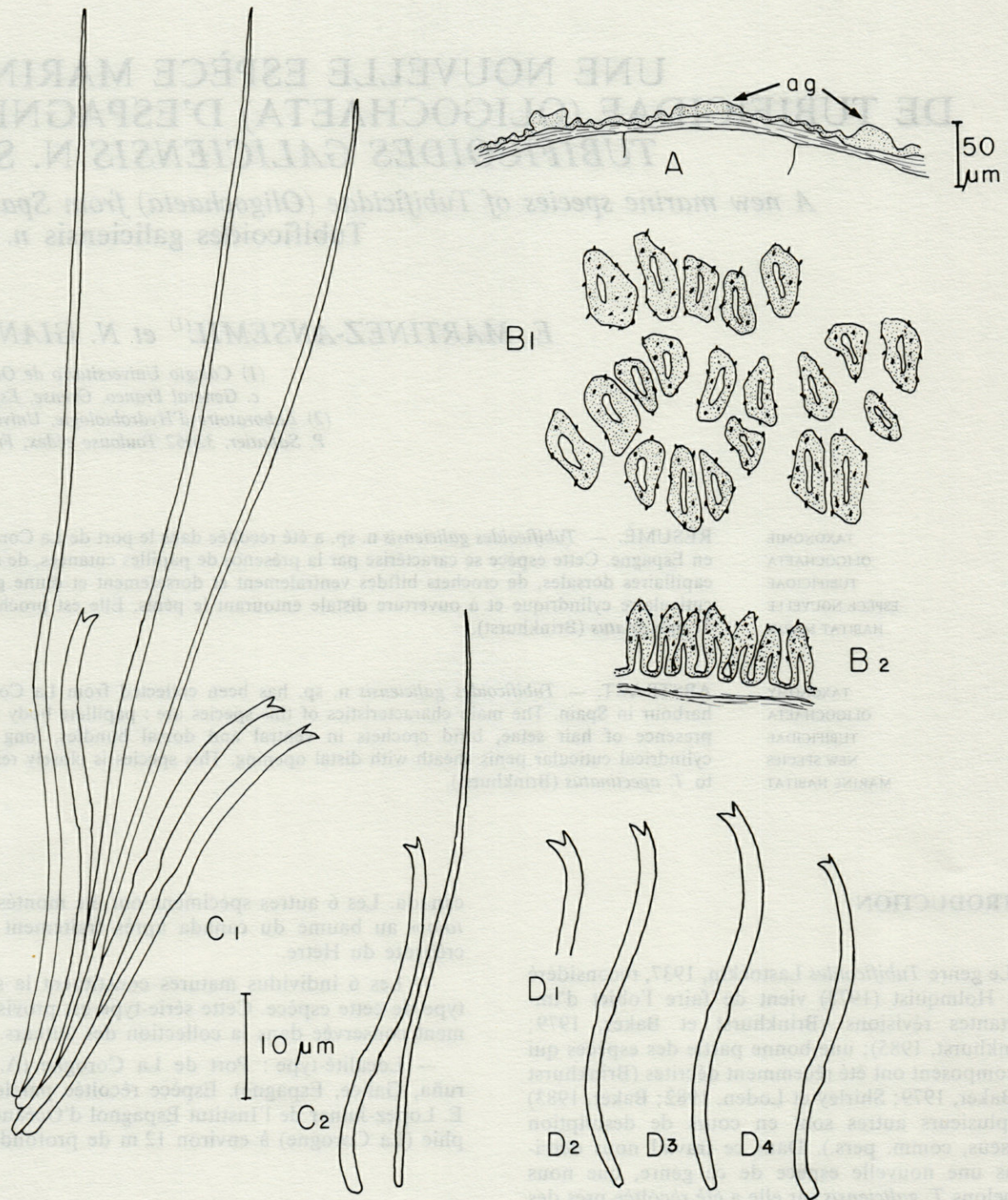


Fig. 1. — *Tubificoides galiciensis* n.sp. A, section optique du tégument dans la région préclitellienne montrant les aires glandulaires (ag). B, papilles de sécrétion; B1, vue apicale; B2, coupe optique. C, soies dorsales; C₁, en III; C₂, dans la région postérieure. D, soies ventrales; D₁, en III; D₂, en IV; D₃, dans la région moyenne; D₄, dans la région postérieure.

Tubificoides galiciensis n.sp. A, optical section through the tegument in the preclitellar region showing the glandular areas (ag). B, secretory papillae; B₁: apical view; B₂: optical section. C, dorsal setae; C₁, in segment III; C₂, in the posterior region. D, ventral setae; D₁, in segment III; D₂, in IV; D₃, in the median region; D₄, in the posterior region.

maximum (segment XI) est compris entre 375 et 500 μm .

Prostomium conique, aussi long que large (70 à 80 μm). Le clitellum débute au niveau du septum X/XI et s'achève un peu en avant du septum XII/XIII. L'épaisseur de l'épiderme au niveau du clitellum peut atteindre 25 μm mais elle est généralement comprise entre 10 et 20 μm ; dans les autres régions du corps, cette épaisseur varie entre 4 et 10 μm et la paroi du corps (épiderme plus muscles) ne dépasse pas 18 μm d'épaisseur.

La partie postérieure du corps est recouverte de nombreuses papilles foliacées qui débutent, chez les individus matures, juste en arrière du clitellum et sont de plus en plus denses vers l'arrière. Chez les 2 individus immatures que nous avons examinés, ces papilles étaient déjà présentes, bien que très éparses au début, à partir des segments VII ou VIII.

Au niveau des 7 premiers segments, l'épiderme présente une alternance de zones glandulaires (Fig. 1A) en bandes transversales situées à hauteur des soies et de zones non glandulaires.

Soies dorsales (Fig. 1C)

Présence de soies capillaires lisses et de crochets bifides. Les soies capillaires, légèrement courbées, sont au nombre de 2 à 4 (5) dans les faisceaux préclitelliens, de 1 à 3 dans la région clitellienne (parfois absentes en XI) et sur les premiers segments post-clitelliens et de 1 (rarement 2) dans la région postérieure de l'animal. La longueur de ces soies varie entre 100 et 180 μm .

Chaque faisceau dorsal comporte 3 ou 4 (rarement 2) crochets bifides dans la région préclitellienne (parfois 1 seul en X), 1 ou 2 dans la région clitellienne (parfois absents en XI) et les premiers segments post-clitelliens et 1, exceptionnellement 2, dans la région postérieure. La courbure de ces soies est peu marquée dans la région antérieure et elle devient très forte dans les régions moyenne et surtout postérieure de l'animal. La longueur de ces

soies est comprise entre 60 et 95 μm , exception faite des soies de II qui sont plus courtes (45 à 60 μm); leur diamètre varie normalement entre 2,5 et 4 μm , mais elles sont plus minces (1,5 μm) en II et souvent aussi en III. Dans la région préclitellienne la longueur des soies augmente progressivement jusqu'aux segments VI ou VII, puis elle diminue au-delà.

Les dents des crochets dorsaux sont relativement courtes et la distale est toujours plus fine et légèrement plus courte que la proximale; dans la région postérieure les 2 dents sont plus divergentes et leur différence d'épaisseur s'accroît. Le nodulus des premiers segments est légèrement distal puis il devient médian et il est nettement proximal dans les soies de la région postérieure de l'animal.

Soies ventrales (Fig. 1D)

Chaque faisceau de II à IX comporte 3 ou 4 soies bifides (rarement 2 ou 5); ceux de X comportent une seule soie non modifiée. Les soies ventrales sont absentes en XI chez les individus matures. Dans la région post-clitellienne il existe une seule soie (exceptionnellement 2) par faisceau. La longueur de ces soies est comprise entre 60 et 98 μm , exception faite de celles de II qui sont plus courtes (50 à 60 μm); leur diamètre varie normalement entre 3 et 5 μm ; mais elles sont plus minces (1,8 μm) en II et souvent en III également. Leur longueur augmente progressivement du segment II jusqu'aux segments VI ou VII puis elle diminue. Les dents de ces crochets sont relativement courtes et la distale est toujours plus fine et légèrement plus courte que la proximale; elles divergent de plus en plus vers la région postérieure de l'animal et leur différence d'épaisseur s'accroît. Comme pour les crochets dorsaux, la courbure des crochets ventraux est de plus en plus marquée vers les régions moyenne et surtout postérieure de l'animal. Le nodulus des soies des premiers segments est légèrement distal, puis il devient successivement médian et proximal vers la région postérieure de l'animal.

— Formule sétale :

	X	XI	
II,III,IV,(V)-(2),3,4	(I),II,(III)-1,2	0,I,(II)-0,1	I,(II),(III)-1,(2)
(2),3,4,(5)	1	0	1,(2)

2. Anatomie

Longueur du « cerveau » comprise entre 70 et 80 μm . Coelomocytes absents. Cellules chloragènes à partir du septum V/VI. Pharynx peu développé n'atteignant pas le dissépinement III/IV. Glandes pharyngiennes présentes en IV et V. Le système circulatoire comporte dans chacun des premiers segments une paire d'anses latérales fines et longues;

ces anses sont nettement dilatées en VII et elles forment des cœurs latéraux en VIII.

Appareil génital (Fig. 2)

Toutes les structures sont paires et en position normale pour les Tubificidae.

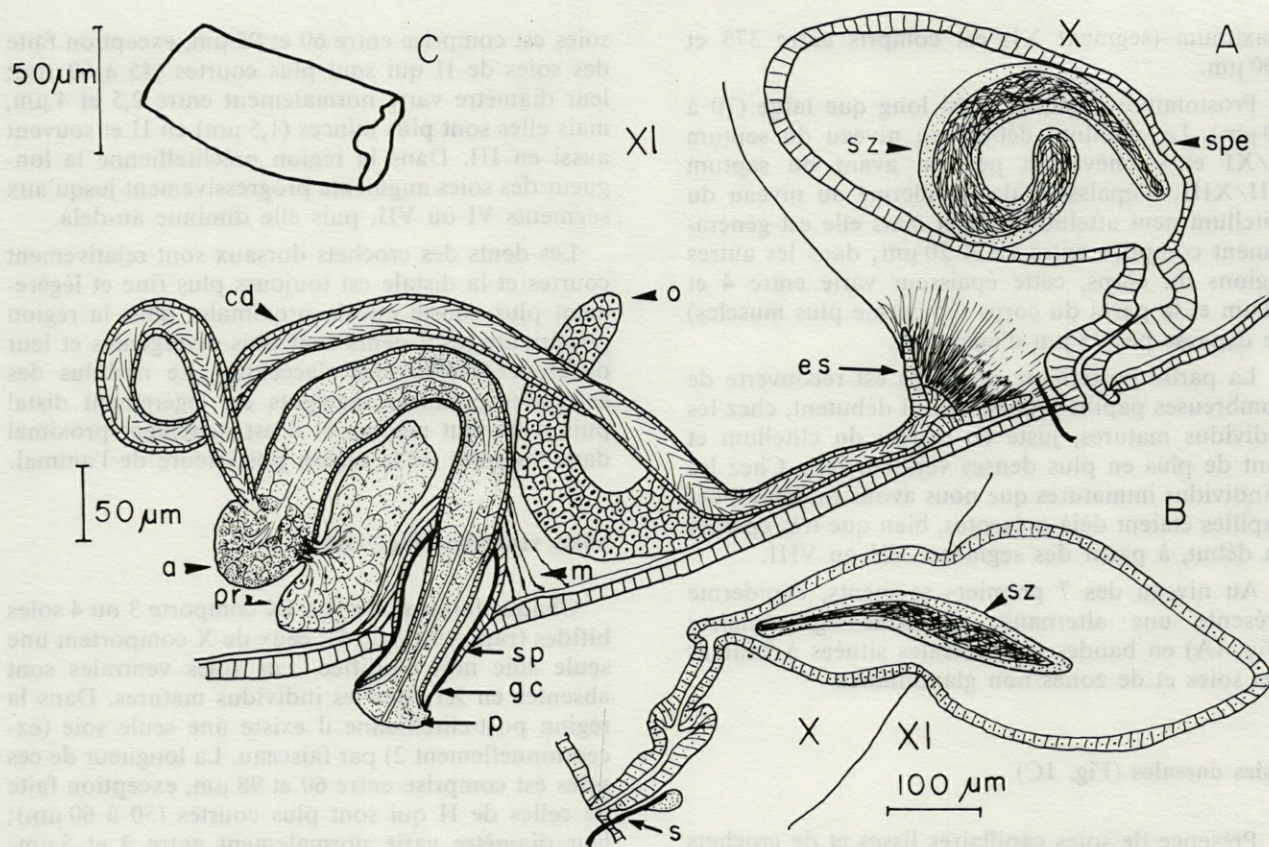


Fig. 2. — *Tubificoides galiciensis* n.sp. A, schéma de l'appareil génital (d'après dissection). B, spermathèque d'un autre individu. C, gaine cuticulaire du pénis montrant l'ouverture apicale. (a : atrium; cd : canal déférent; es : entonnoir spermatique; gc : gaine cuticulaire; m : muscles; o : ovaire; p : pénis; pr : prostate; s : soie; sp : sac pénien; spe : spermathèque; sz : spermatozeugmata).

Tubificoides galiciensis n.sp. A, lateral view of genital organs (from dissected specimen). B, spermatheca of another specimen. C, cuticular penis sheath with apical opening (a : atrium; cd : vas deferens; es : sperm funnel; gc : penis sheath; m : muscles; o : ovary; p : penis; pr : prostate gland; s : setae; sp : penial sac; spe : spermatheca; sz : spermatozeugmata).

Les testicules, situés dans le segment X, sont attachés au dissépiment IX/X. Il existe un sac spermatique antérieur qui atteint normalement le septum VIII/IX mais pénètre parfois loin dans le segment VIII et un sac spermatique postérieur qui atteint les dissépiments XII/XIII ou XIII/XIV. Les ovaires sont situés dans le segment XI et ils sont attachés au septum X/XI. Le sac ovocytaire atteint les dissépiments XII/XIII ou XIII/XIV.

Chaque tractus déférent mâle débute par un entonnoir spermatique de 90 à 140 µm de diamètre qui est situé à la partie inférieure du septum X/XI. Il se prolonge par un canal déférent de diamètre constant (20 à 25 µm) et de 700 à 850 µm de longueur, soit environ 3 fois la longueur de l'atrium. La paroi du canal est mince (lumière : 14 à 18 µm) et très densément ciliée. Les atria ont la forme typique du genre, avec un renflement distal de nature glandulaire (environ 70 µm de diamètre maximum) suivi d'un étranglement (35 µm de diamètre environ) qui donne passage à une partie tubulaire de 40 à 62 µm de diamètre. La paroi de cette dernière partie,

à proximité du pénis, est mince et sert de support à des muscles rétracteurs qui longent le sac pénien. La longueur totale des atria varie entre 240 et 300 µm. Chaque atrium se termine par un pénis long (95 à 115 µm), presque cylindrique (diamètre maximum : 35-58 µm, diamètre minimum : 25 à 48 µm) et pourvu d'une gaine cuticulaire complète à ouverture distale qui occupe toute la hauteur du sac pénien. Le diamètre maximum du sac pénien varie entre 70 et 80 µm. Les pores mâles s'ouvrent dans l'alignement des soies ventrales.

Le canal déférent débouche dorsalement dans la partie renflée de l'atrium, juste avant l'étranglement. Ventralement, en position diamétralement opposée, se déverse une prostate pédonculée et bien développée (diamètre maximum : 180 µm).

Il existe une paire de spermathèques dont les pores s'ouvrent dans l'alignement des soies ventrales, juste en avant des soies du segment X. Le canal de chaque spermathèque est long (150 à 250 µm); il présente, dans sa partie moyenne, une dilatation bien marquée (diamètre : 50 à 75 µm) suivie d'une

partie à nouveau plus étroite (30 à 35 μm) dont l'extrémité est légèrement dilatée d'un seul côté. L'ampoule oblongue peut être entièrement renfermée dans le segment X ou pénétrer dans les segments IX ou XI; dans ce dernier cas l'ampoule présente alors un étranglement net au point de passage dans le segment XI. L'ampoule est disposée à angle droit par rapport au canal; elle a une longueur maximale de 600 μm pour un diamètre maximum de 225 μm ; l'épaisseur de la paroi varie entre 6 et 15 μm .

Chaque ampoule renferme 3 ou 4 spermatozeugmata fusiformes, arrondis aux extrémités et dont la longueur et le diamètre sont respectivement de 400 et 50 μm environ.

DISCUSSION

T. galiciensis n. sp. se range parmi le groupe d'espèces caractérisé par la présence de soies capillaires et de crochets bifides et l'absence de crochets pectinés et de crochets à pointe simple dans les faisceaux dorsaux (voir Brinkhurst, 1985). Ce groupe est formé de *T. apectinatus* Brinkhurst, 1985, *Tubificoides* sp. « Beaufort » Brinkhurst, 1985, *T. bakeri* Brinkhurst, 1985, *T. brevicoleus* Baker, 1983, *T. denouxi* Shirley et Loden, 1982, *T. dukei* (Cook, 1970), *T. euxinicus* (Hrabe, 1966), *T. insularis* (Stephenson, 1922), *T. maritimus* (Hrabe, 1973) et *T. pseudoapectinatus* Brinkhurst, 1985.

Parmi les espèces de ce groupe dont le nombre de segments est connu, *T. galiciensis* occupe une position intermédiaire entre *T. insularis* et *T. brevicoleus* qui ont un nombre de segments nettement plus élevé et *T. pseudoapectinatus*, *T. euxinicus*, *T. denouxi*, *T. apectinatus* et *T. dukei* qui ont un plus petit nombre de segments; seule *T. bakeri* (jusqu'à 60 segments) se rapproche de ce point de vue de la nouvelle forme, mais il s'agit d'une espèce de plus petite taille (jusqu'à 7 mm de longueur contre 12 mm chez *T. galiciensis*).

Des différences assez remarquables apparaissent au niveau de l'appareil génital mâle entre *T. galiciensis* et notamment *T. brevicoleus*, *T. insularis*, *T. denouxi*, *T. dukei* et *T. maritimus*: alors que le rapport longueur du canal déférent/longueur de l'atrium est beaucoup plus élevé chez *T. brevicoleus* et *T. insularis*, il est sensiblement inférieur chez les 3 autres espèces. La forme de la gaine cuticulaire ainsi que sa longueur relative par rapport à l'atrium s'avèrent être aussi de nouveaux traits distinctifs entre la nouvelle forme et *T. brevicoleus*, *T. denouxi* et *T. pseudoapectinatus* — rapport longueur de la gaine/longueur de l'atrium nettement inférieure pour ces 3 espèces et gaine en forme d'anneau (plus large que longue) chez *T. brevicoleus*, irrégulièrement conique chez *T. denouxi* et en forme de dé à coudre

chez *T. pseudoapectinatus*, alors qu'elle est presque cylindrique et nettement plus longue que large chez *T. galiciensis*.

Quant à la forme et aux dimensions des spermathèques et notamment du canal déférent, il existe aussi des différences importantes entre la nouvelle forme et toutes les autres espèces du même groupe. Ainsi, *T. galiciensis* est la seule espèce du groupe qui présente un canal spermathécal à la fois long et avec une dilatation bien marquée dans sa partie moyenne, alors que *T. apectinatus* et *T. euxinicus* ont un canal volumineux d'aspect globuleux, *T. dukei* présente un canal court, large et simple et celui de *T. denouxi*, *T. brevicoleus* et *T. insularis* montre une dilatation à la base. Celui de *T. insularis* est, par ailleurs, visiblement musculeux.

Le nombre de soies est relativement élevé chez *T. galiciensis* par rapport à celui de l'ensemble des espèces de ce groupe; seule *T. bakeri* présente un nombre de soies par faisceau comparable, mais cette espèce est totalement dépourvue de soies capillaires dans la région postérieure. Rappelons ici que de petites différences en ce qui concerne le nombre de soies par faisceau sont considérées comme significatives par Brinkhurst (1985).

La présence de papilles cutanées denses et bien développées chez *T. galiciensis* est un caractère qui ne se manifeste que chez *T. dukei* et *T. insularis* parmi les espèces du groupe considéré.

Outre les différences que nous venons de signaler, il convient de noter également que *T. denouxi* présente des soies capillaires bifides et que celles de *T. dukei* sont fortement courbées et de petite taille. Au niveau des crochets, la dent distale est mince et toujours plus courte que la proximale chez *T. galiciensis*, alors qu'elle est de la même longueur que la proximale sur les crochets des segments antérieurs chez *T. bakeri* (faisceaux dorsaux et ventraux) et *T. euxinicus* (faisceaux dorsaux); ces dents sont subégales ou la distale est plus longue chez *T. denouxi* alors qu'elle est très petite et extrêmement fine dans les faisceaux ventraux postérieurs de *T. insularis*.

D'importantes différences en ce qui concerne la forme et la largeur des spermatozeugmata existent entre *T. galiciensis* (longs et fusiformes) et les espèces *T. pseudoapectinatus* (larges et en forme de feuilles) et *T. insularis* (courts et larges). L'absence de spermatozeugmata chez *T. euxinicus* est à souligner; ceci, joint au manque d'une description très précise de la forme des atria (voir Hrabe, 1966) nous fait douter de la véritable appartenance de cette espèce au genre *Tubificoides*; décrite par Hrabe (1966) comme *Pelocolex euxinicus* elle a été transférée dans le genre *Tubificoides* par Brinkhurst et Baker (1979).

Malgré le manque de données sur la diagnose de *Tubificoides* sp. « Beaufort » (voir Brinkhurst, 1985), le nombre de soies par faisceau, nettement inférieur à celui de notre forme, nous amène à penser qu'il s'agit bien de deux espèces distinctes.

T. galiciensis se différencie donc nettement de la majorité des espèces de son groupe (cf. ci-dessus). *T. apectinatus* s'avère être l'espèce la plus proche de notre forme. Mais outre les différences au niveau des spermathèques signalées plus haut, cette espèce se distingue de la notre par l'absence de papilles cutanées, sa taille nettement inférieure (5 mm de longueur, 40 segments), la forme volumineuse des canaux des spermathèques et son plus petit nombre de soies par faisceau. Des différences semblent exister aussi au niveau de l'appareil génital mâle. Bien que Brinkhurst (1985) ne donne pas les dimensions de l'atrium de *T. apectinatus*, il le qualifie de « relatively short and thick » et à en juger par les dessins de cet auteur (Fig. 2a), il présente en effet un aspect nettement plus trapu que celui de *T. galiciensis* n.sp. Toutes ces différences sont des caractères suffisants pour séparer *T. galiciensis* n.sp. de *T. apectinatus*.

ÉCOLOGIE ET BIOGÉOGRAPHIE

Cette espèce a été récoltée dans le port de La Corogne, en Espagne. Le substrat de la station de récolte, très polluée, est exclusivement formé par de la vase fine dont le diamètre moyen des grains est compris entre 20 et 30 μm . Cette vase est relativement riche en matière organique; la teneur en matière organique a été estimée à 10-15 % du poids sec par la méthode de la perte au feu. Cette vase présente de fortes teneurs en hydrocarbures et en métaux lourds.

A cette station, cette espèce présente des densités de l'ordre de 820 à 3 250 individus/m² et elle vit en compagnie de *Thyasira flexuosa*, *Chaetozone* sp., *Abra nitida* et *Mediomastus* sp. qui sont les espèces dominantes du peuplement (Luis Miguel Rodriguez, comm. pers.).

Selon Brinkhurst (1985), le genre *Tubificoides*, exclusivement marin, peuple préférentiellement les zones côtières et les estuaires où il semble bien représenté. Il est surtout connu des côtes atlantiques (Amérique et Europe) mais aussi des côtes pacifiques américaines, du Japon, d'Arabie Saoudite, de

la Mer Noire, de la Méditerranée et de la Mer Baltique.

Les représentants de ce genre ont une distribution généralement très étroite et les espèces à large répartition — *T. heterochaetus* (Michaelsen), *T. pseudogaster* (Dahl) — mériteraient d'être révisées selon Brinkhurst (1985).

T. galiciensis n.sp. n'est connue que de la localité-type; elle représente la première citation du genre *Tubificoides* sur les côtes ibériques.

REMERCIEMENTS. — Nous remercions notre collègue Luis Miguel Rodriguez (La Corogne) qui nous a transmis le matériel pour identification et communiqué les caractéristiques de la station de récolte. Nous remercions également le Dr. C. Erséus (Göteborg) qui a aimablement accepté de relire une première version du manuscrit de cet article et nous a fait de précieuses suggestions.

BIBLIOGRAPHIE

- BAKER J.H., 1983. New species of *Tubificoides* Lastockin (Oligochaeta; Tubificidae) from the Pacific Northeast and the Arctic. *Can. J. Zool.*, **61** (6) : 1270-1283.
- BRINKHURST R.O., 1985. A further contribution to the taxonomy of the genus *Tubificoides* Lastockin (Oligochaeta : Tubificidae). *Can. J. Zool.*, **63** : 400-410.
- BRINKHURST R.O. et H.R. BAKER, 1979. A review of the marine Tubificidae (Oligochaeta) of North America. *Can. J. Zool.*, **57** : 1553-1569.
- HOLMQUIST C., 1978. Revision of the genus *Peloscoclex* (Oligochaeta, Tubificidae). 1. Morphological and anatomical scrutiny; with discussion on the generic level. *Zool. Scr.*, **8** : 37-60.
- HRABE S., 1966. New or insufficiently known species of the family Tubificidae. *Spisy. prir. Fak. Univ. Brne*, **470** : 57-67.
- SHIRLEY T.C. et M.S. LODEN, 1982. The Tubificidae (Annelida, Oligochaeta) of a Louisiana estuary : ecology and systematics, with the description of a new species. *Estuaries*, **5** (1) : 47-56.

Reçu le 5 septembre 1985; received September 5, 1985
 Accepté le 15 avril 1986; accepted April 15, 1986

Directeur gérant de la publication : J. SOYER

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

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

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

Printed in France

Dépôt légal : 2^e trimestre 1987

Commission paritaire n° 22217

Imprimerie Louis-Jean, 05002 GAP cedex — Dépôt légal n° 297 — Mai 1987

INSTRUCTIONS AUX AUTEURS

TEXTE

Les manuscrits, dactylographiés en double interligne sur le recto seulement des feuilles numérotées (ne pas excéder 20 pages) sont présentés en trois jeux complets, sous leur forme définitive.

Le titre du manuscrit doit être le plus court possible; il est suivi du prénom et du nom de l'auteur (ou de chacun des auteurs) ainsi que de l'adresse (ou des adresses) du Laboratoire dans lequel a été effectué le travail.

Chaque manuscrit comportera :

- un résumé en français de 15 lignes maximum figurant en début d'article, suivi de sa traduction en anglais,
- des mots clés français et anglais (6 au maximum) permettant un traitement rapide par les revues analytiques,
- un titre abrégé pour haut de page (60 signes et espaces au plus),
- la traduction anglaise du titre de l'article,
- une liste hors-texte des légendes des illustrations et leur traduction en anglais,
- une liste hors-texte des légendes des tableaux numérotés en chiffres romains et traduites en anglais.

Les noms scientifiques (genres, espèces, sous-espèces) figurent en italiques ou soulignés d'un seul trait.

Les références bibliographiques des auteurs cités dans le texte sont regroupées à la fin du manuscrit dans l'ordre alphabétique des noms d'auteurs; elles doivent être conformes aux modèles suivants :

GRIFFITHS C.L. and J.A. KING, 1979. Some relationships between size, food availability and energy balance in the Ribbed Mussel *Aulacomya ater*. *Mar. Biol.*, **51** (2) : 141-150.

EAGLE R.A. and P.A. HARDIMAN, 1977. Some observations on the relative Abundance of species in a benthic community. *In* Biology of Benthic Organisms. Edited by B.F. Keegan, P.O. Ceidigh and P.J.S. Boaden, Pergamon Press, Oxford-New York, 197-208.

Le titre des périodiques doit être abrégé d'après les règles internationales (World list of Scientific Periodicals).

Les notes infrapaginales et les remerciements seront aussi brefs que possible.

ILLUSTRATIONS

Les figures au trait doivent être exécutées à l'encre de chine sur papier calque assez fort, bristol, carte à gratter, papier millimétré bleu. Il est exigé des lettres et chiffres « transfert » par caractères autocollants (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 $17 \times 24,35$ 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.

INSTRUCTIONS TO AUTHORS

TEXT

The manuscript should be typed double-spaced on one side of white paper, format A4, pages numbered (max, 20 pp), and sent in definitive form, in triplicate, to the editor.

The title of the paper should be as concise as possible; it is followed by the first and second name of the author(s) and address of the laboratory at which the work was done. Each manuscript should include :

- a french summary of 15 lines max., followed by the english translation,
- key words in french and english (6 max.) allowing treatment by abstracting journals,
- short version of title (60 signs and spaces max.),
- english translation of the full title,
- a separate list of figure legends in english and french,
- a separate list of numbered tables with their legends in english and scientific names (genera, species, sub-species) should be written in italics or underlined once.

References of papers cited in the text should be listed at the end of the manuscript in alphabetical order, according to the following models :

GRIFFITHS C.L. and J.A. KING, 1979. Some relationships between size, food availability and energy balance in the Ribbed Mussel *Aulacomya ater*. *Mar. Biol.*, **51** (2) : 141-150.

EAGLE R.A. and P.A. HARDIMAN, 1977. Some observations on the relative abundance of species in a benthic community. *In* Biology of Benthic Organisms. Edited by B.F. Keegan, P.O. Ceidigh and P.J.S. Boaden, Pergamon Press, Oxford-New York, 197-208.

The title of a journal must be abbreviated according to the rules set by the World list of Scientific Periodicals.

Footnotes and acknowledgments should be as brief as possible.

ILLUSTRATIONS

Line drawings should be prepared with India ink on heavy tracing paper, bristol board, white drawing-cardboard or graph paper (blue grid). Letters and numbers on figures should be large enough to be easily readable after reduction; use letter transfer equipment, preferably Futura characters. As far as possible, figures should be grouped in plates of $17 \times 24,35$ cm final size (generally the explanations are included in this frame); the width of a single column is 8.1 cm. Prepare figures using the "homologous rectangles" rule; indicate the number of the figure and the author's name with blue pencil on the back of the figure. Do not write explanations on the figure.

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

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

GALLEY-PROOFS AND REPRINTS

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

The journal provides 25 reprints free of charge. Additional reprints can be ordered by using the form enclosed with the galley-proofs.

VIE ET MILIEU, 1987, 37 (1)

Life and Environment

SOMMAIRE — SUMMARY

Application d'indices de qualité écologique des estuaires en Manche centrale et orientale. Comparaison de la Seine et de la Somme. <i>Application of two estuary quality indices to the central and western channel : status of the Somme and Seine estuaries (France).</i>	J.G. WILSON, J.P. DUCROTOY, M. DESPREZ, B. ELKAIM	1
Feeding ecology of some common intertidal Neogastropods at Djerba, Tunisia.	J.D. TAYLOR	13
Saisie semi automatisée de paramètres biométriques. <i>Automated processing of biometrical data.</i>	F. de BOVÉE	21
L'estivo-hibernation et le contrôle de la dynamique du cycle évolutif dans le genre <i>Culicoides</i> (Diptères, Cératopogonidés). <i>Aestivo-hibernation and control of life cycle dynamics in the genus Culicoides (Diptera, Ceratopogonidae).</i>	J.P. RIEB	23
Modalités de la cicatrisation des écosystèmes méditerranéens après incendie : cas de certains Arthropodes du sol. 3. Les Acariens Uropodides. <i>Regeneration pattern of Mediterranean ecosystems after fire : the case of some soil arthropods. 3. Uropodid mites.</i>	F. ATHIAS-BINCHE	39
Une nouvelle espèce marine de Tubificidae (Oligochaeta) d'Espagne : <i>Tubificoides galiciensis</i> n.sp. <i>A new marine species of Tubificidae (Oligochaeta) from Spain : Tubificoides galiciensis n.sp.</i>	E. MARTINEZ-ANSEMIL et N. GIANI	53