

ISSN 0240-8759

Vie et Milieu

Life and Environment

Vol. 38 n° 1 - Mars 1988

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. PERES (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

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

LES FACTEURS LIMITANTS DES PEUPELEMENTS SESSILES SUBLITTORAUX * EN BAIE DE CONCARNEAU (SUD-FINISTERE)

*Sublittoral rocky bottom communities in the Concarneau area,
and their limiting ecological factors*

Annie CASTRIC-FEY

Laboratoire d'Océanographie biologique (UA 711 du CNRS),
Université de Bretagne Occidentale, 29287 Brest cédex
Laboratoire de Biologie marine, 29110 Concarneau

PEUPELEMENTS
SUBLITTORAUX
EPIFAUNE SESSILE
FONDS ROCHEUX
PLONGÉE

RÉSUMÉ. — L'étude, réalisée en plongée sur une vingtaine de sites de la Baie de Concarneau, décrit les peuplements échelonnés selon un double gradient agitation-présence d'éléments fins, peuplements profondément influencés par la présence d'une vasière occupant l'axe de la baie, en continuité au sud-est avec la Grande Vasière. Cette vasière centrale entretient des eaux turbides entraînant d'une part, une réduction de la luminosité, facteur limitant pour la flore, d'autre part le dépôt de particules fines, facteur limitant pour la faune. L'influence de cette vasière s'atténue progressivement dans les peuplements du N.E. des Glénan, toujours soumis à des eaux turbides; elle disparaît dans les stations très battues, en eau claire, à l'ouest et au sud-est de l'Archipel. En milieu abrité, les peuplements sont à dominance de suspensivores actifs (Spongiaires, Ascidies, Bryozoaires, Polychètes sédentaires) faisant place, en milieu exposé, aux carnivores (Anémones) et suspensivores passifs (Hydraires, Alcyonaires, Gorgonaires). Ces derniers prédominent également dans le faciès pélophile. Ces peuplements sont enfin comparés aux communautés sublittorales décrites en Irlande et Grande Bretagne.

SUBLITTORAL COMMUNITIES
ROCKY BOTTOM
SESSILE EPIFAUNA
DIVING

ABSTRACT. — A series of diving surveys in 21 sites of the Concarneau bay has been performed in order to describe the sublittoral communities of sessile fauna and flora. These communities are distributed according to two main ecological factors, namely exposure to the waves and presence of fine deposits. They are greatly influenced by muddy bottoms present at the centre of the bay, in connection with the Grande Vasière. This central muddy ground maintains permanent turbid waters which influence the flora by reducing the sunlight intensity and the fauna by sedimentation. The influence of this muddy ground decreases progressively in the NE Glénan communities surrounded too by turbid water, whose limiting action is not so severe as in the bay. It disappears in the very exposed sites, in clear water, of the W and SE of the archipelago. In sheltered sites, communities dominated by active suspensivores, such as Sponges, Ascidians, Bryozoans, sedentary Polychaetes, are replaced in exposed sites by passive suspensivores (Hydroids, Alcyonarians, Gorgonarians) dominated communities. These communities are compared with the Irish and British sublittoral communities in order to detect recurrent communities.

INTRODUCTION

Durant ces dix dernières années, la connaissance des fonds durs sublittoraux nord-est européens a considérablement progressé, avec de nombreux travaux nordiques, britanniques et irlandais. L'ouvrage d'Earll et Erwin (1983) en donne une bibliographie exhaustive et fait le point des connaissances sur ce

milieu. Il convient d'y ajouter les études récentes de Erwin *et al.* (1984), Hughes et Moore (1984) et de Hiscock (1985). Devant la grande complexité de ce milieu, Erwin (1983) préconise un classement hiérarchique des divers facteurs physiques mis en jeu pour obtenir une définition rigoureuse et logique des communautés : Hiscock (1983) mettant l'accent sur l'influence de l'hydrodynamisme, ordonne les diverses communautés observées en Grande Bretagne,

Irlande et Norvège selon les gradients profondeur et exposition et propose un schéma directeur général. Selon cet auteur : « More descriptive survey and sampling from sites of widely different and, as far as possible, well defined water movement regimes, are needed to record the distribution of species and communities ».

Le présent travail a pour but d'étudier les communautés en milieu moyennement exposé à abrité, en complément de l'étude des milieux exposés du large, aux Glénan (Castric-Fey *et al.*, 1973-78), afin de suivre leur évolution le long du gradient agitation et de la comparer à celle décrite dans le canal de Bristol (Hiscock 1981-1985). Ainsi peut être ébauchée la comparaison avec les résultats britanniques et irlandais pour la définition éventuelle de communautés parallèles (« recurrent communities », Erwin 1983).

Cette étude s'appuie sur des données hydrologiques et sédimentologiques (Delanoe et Pinot, 1979), planctonologiques (Le Fevre et Quiniou, 1979) et bactériologiques (Plusquellec, 1979) acquises lors de travaux menés dans le cadre de l'assainissement de la baie de Concarneau.

MATERIEL ET METHODES

La présente étude est intégralement réalisée en plongée en scaphandre autonome, durant 2 saisons estivales (juin à octobre) consécutives. Les 21 stations de la baie (fig. 1) consistent en sites rocheux aisément repérables (pointes, balises) ou têtes de roche toujours immergées (« basses ») localisables par alignement et au sondeur. A chaque station, 2 ou 3 radiales (W, SW, S) sont explorées, en partant du point le plus haut jusqu'au point le plus bas, en général la jonction avec le fond sédimentaire avoisinant.

Au cours de ces trajets, la présence et l'abondance de 80 espèces (ou groupes d'espèces) animales et 10 espèces végétales d'une liste-clé est notée. Cette technique préconisée par les auteurs britanniques et irlandais s'avère indispensable car l'absence d'une espèce, ou sa rareté, est aussi significative que sa présence. Deux plongées au minimum sont nécessaires pour remplir cette liste-clé, la 2ème pour vérifier si la case vide est un oubli ou une véritable absence (ou raréfaction) de l'espèce. A chaque station 2 à 3 plongées sont effectuées. Si dans quelques cas la notation qualitative suffit (Earll, 1977) dans le cas présent des notations quantitatives sont indispensables. Nous avons choisi le système des cotes d'abondance à 5 valeurs de Hiscock (1981) pour 2 raisons : ce système est assez simple pour être utilisé par une seule personne recensant les 90 espèces de la liste-clé, l'adoption d'une même méthodologie rendra possible les comparaisons avec les résultats de Hiscock (1981).

Les transects sont complétés par des relevés sur les différents types d'inclinaisons, des prélèvements pour diagnose ou vérification d'espèces difficilement déterminables *in situ*, et des photos.

A partir des cotes d'abondance des espèces, un tableau de diagonalisation est dressé, et une analyse factorielle des correspondances (AFC) est appliquée à l'aide du programme informatique mis au point par H. Le Bris (UA 711, UBO). Seules sont prises en compte les espèces significatives : celles recherchées systématiquement, de la liste-clé, augmentées de celles figurant dans un échantillonnage, en éliminant les espèces épiphytes.

Le tableau de diagonalisation inclut les stations les plus représentatives des Glénan (22-23-24-25), cet archipel matérialisant le terme ultime du gradient agitation dans le secteur considéré.

Caractères de la région étudiée

Les données ci-dessus proviennent pour l'essentiel de la synthèse de Delanoe et Pinot (1979).

A. Salinité et température

La salinité varie légèrement en fonction de la pénétration des diverses masses d'eau (eau du large, eau de Manche, eau d'Aquitaine, eaux de Loire) dans la baie. Elle est comprise entre 34,1 et 34,7 ‰ en hiver-printemps et avoisine 35 ‰ en été. Cette légère dessalure a pour conséquence une stratification des eaux (Le Fevre et Quiniou, 1979) accentuée par l'établissement d'une thermocline estivale entre 8 et 10 m sous la surface de l'eau (4-5 m sous le zéro des cartes). Au large des Glénan, cette thermocline se situe vers 30 m.

La température des eaux de surface, généralement comprise entre 10 et 20°, s'abaisse parfois aux environs de 8° et peut dépasser 20° par petit fond et calme plat estival. Les eaux du fond montrent un écart thermique annuel de 6° (9°2 à 15°3), mais seulement de 2° sur la Grande Vasière. La baie de Concarneau et l'archipel des Glénan, dont les profondeurs respectives ne dépassent pas 30 et 40 m, subissent des variations cyclothermiques journalières pour les eaux de surface, et saisonnières pour les plus profondes. Leurs peuplements appartiennent aux étages infralittoral et circalittoral côtier selon Glémarec (1973) alors que la Grande Vasière, avec ses conditions acyclothermiques fait partie de l'étage circalittoral du large.

B. Courants

Les courants sont relativement faibles dans l'ensemble de la baie. Leur vitesse est le plus souvent de 0,5 à 1 km/h, avec des pointes de 2 km/h en grande vive eau.

Les résultantes des courants de marée sont très faibles au centre de la baie, ainsi qu'en baie de la Forêt jusque devant Pouldohan. Ceci indique que les

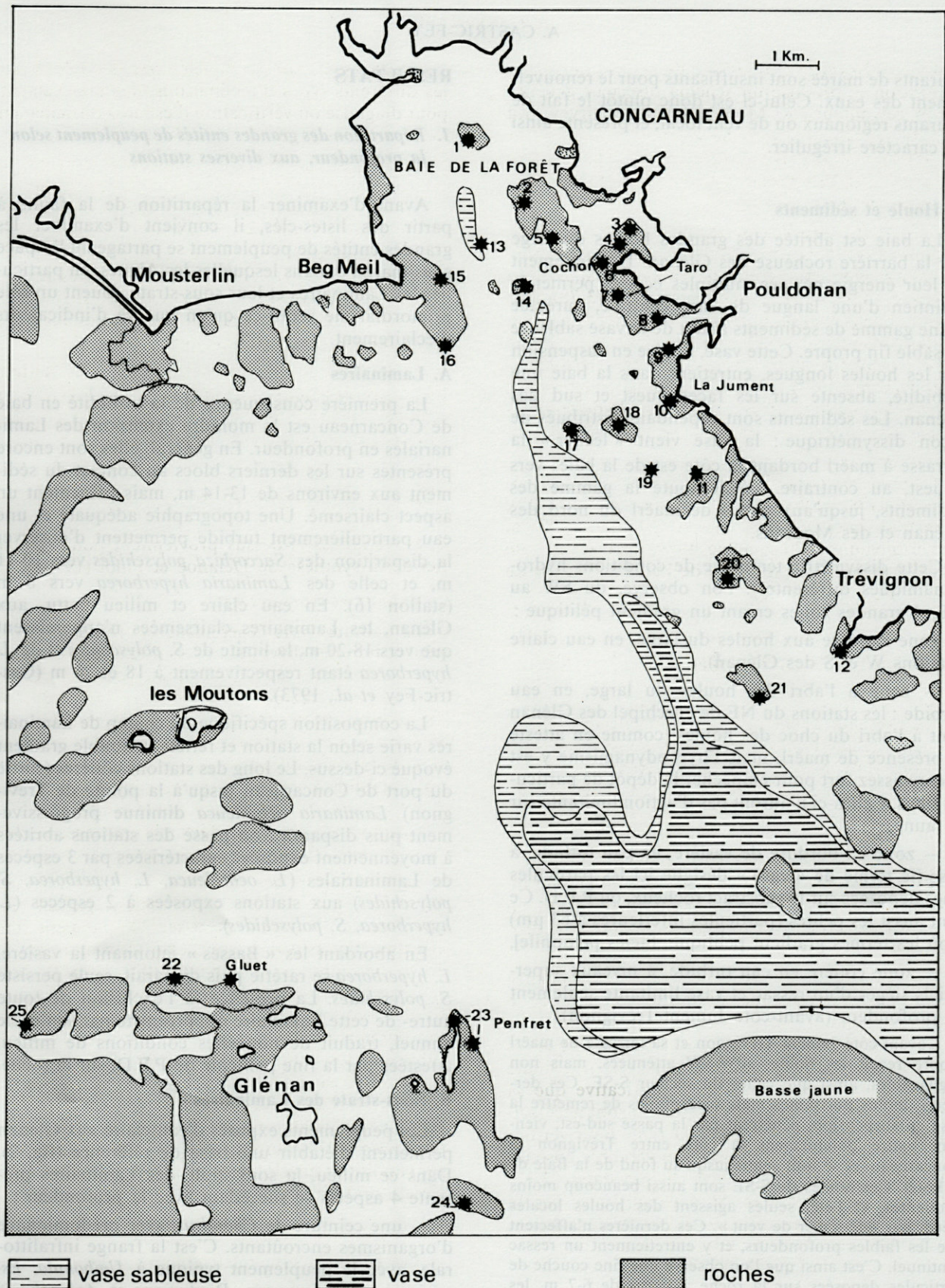


Fig. 1. — Localisation des stations de plongée en Baie de Concarneau et extension des vases selon Delanoe et Pinot (1979).
 1 : Scoré, 2 : Pladen, 3 : Kersos, 4 : Men Fall, 5 : Pen ar Vas hir, 6 : Cochon, 7 : Taro, 8 : Pouldohan, 9 : Tudy, 10, Pte de la Jument, 11 : Sclauc, 12 : Pte de Trévignon, 13 : Brierou, 14 : Basse Diyen, 15 : Laouen pod, 16 : Linnuen, 17 : Corven Jument, 18 : Nouarnou, 19 : Corvic, 20 : Soldats, 21 : Corven Trévignon, 22 : Run, 23 : Penfret, 24 : Laon egen hir, 25 : Bluiniers 15-30 m.

Location of the diving stations in the Bay of Concarneau, and extent of the muddy grounds (according to Delanoe and Pinot, 1979).

courants de marée sont insuffisants pour le renouvellement des eaux. Celui-ci est donc plutôt le fait de courants régionaux ou de vent local, et présente ainsi un caractère irrégulier.

C. Houle et sédiments

La baie est abritée des grandes houles du large par la barrière rocheuse des Glénan. L'émission de leur énergie par ses multiples écueils permet le maintien d'une langue de vase centrale, auréolée d'une gamme de sédiments allant de la vase sableuse au sable fin propre. Cette vase, remise en suspension par les houles longues, entretient dans la baie une turbidité, absente sur les faces ouest et sud des Glénan. Les sédiments sont cependant distribués de façon dissymétrique : la vase vient « lécher » la terrasse à maërl bordant la côte est de la baie; vers l'ouest, au contraire, s'étale toute la gamme des sédiments, jusqu'aux bancs de maërl du nord des Glénan et des Moutons.

Cette dissymétrie témoigne de conditions hydrodynamiques différentes : l'on observe, du SW au NE, 4 grandes zones créant un gradient pélitique :

— zone exposée aux houles du large, en eau claire (stations W et S des Glénan),

— zone à l'abri des houles du large, en eau turbide : les stations du NE de l'archipel des Glénan sont à l'abri du choc des houles, comme en atteste la présence de maërl, mais l'hydrodynamisme y est encore assez fort pour empêcher le dépôt de particules fines. Celles-ci n'auront pas d'action limitante sur la faune,

— zone en bordure de vasière, en eau turbide, à vase [le terme de « vase » désigne ici les particules fines déposées sur le substrat rocheux, ou P.F.D. Ce sont aussi les pélites (particules inférieures à 63 µm) d'où les termes gradient pélitique, faciès pélophile],

— zone côtière en eau turbide, à niveaux superficiels sièges d'un ressac et vase limitante seulement en profondeur (avant-côte Jument-Trévignon).

L'avant-côte Jument-Trévignon et sa terrasse de maërl propre reçoit les houles d'W-SW atténuées, mais non négligeables, ainsi que celles du secteur S-SE. Ces dernières, moins puissantes mais susceptibles de remettre la vase en suspension, pénètrent par la passe sud-est, viennent battre obliquement la côte entre Trévignon et Concarneau, et se font sentir jusqu'au fond de la Baie de la Forêt. Ces houles de S-SE sont aussi beaucoup moins fréquentes, et l'été, seules agissent des houles locales créées par une « mer de vent ». Ces dernières n'affectent que les faibles profondeurs, et y entretiennent un ressac continu. C'est ainsi que l'on observe une fine couche de particules déposées sur la roche à partir de 6-7 m, les niveaux superficiels en étant dépourvus.

A ce gradient pélitique se superpose un gradient agitation se développant selon l'axe de la baie, du mode très abrité (fond de la Baie de la Forêt) aux modes plus exposés (Trévignon puis Glénan).

RESULTATS

1. Répartition des grandes entités de peuplement selon la profondeur, aux diverses stations

Avant d'examiner la répartition de la faune à partir des listes-clés, il convient d'examiner les grandes entités de peuplement se partageant l'espace sous-marin, et dans lesquelles les Algues, en particulier les Laminaires et leur sous-strate, jouent un rôle primordial, ne serait-ce qu'en qualité d'indicateurs d'éclairement.

A. Laminaires

La première conséquence de la turbidité en baie de Concarneau est la moindre extension des Laminariales en profondeur. En général, elles sont encore présentes sur les derniers blocs au contact du sédiment aux environs de 13-14 m, mais présentent un aspect clairsemé. Une topographie adéquate et une eau particulièrement turbide permettent d'observer la disparition des *Saccorhiza polyschides* vers 10-11 m, et celle des *Laminaria hyperborea* vers 8 m (station 16). En eau claire et milieu battu, aux Glénan, les Laminaires clairsemées n'apparaissent que vers 18-20 m, la limite de *S. polyschides* et de *L. hyperborea* étant respectivement à 18 et 26 m (Castric-Fey *et al.*, 1973).

La composition spécifique du champ de Laminaires varie selon la station et reflète le double gradient évoqué ci-dessus. Le long des stations côtières (sortie du port de Concarneau jusqu'à la pointe de Trévignon) *Laminaria ochroleuca* diminue progressivement puis disparaît : on passe des stations abritées à moyennement exposées caractérisées par 3 espèces de Laminariales (*L. ochroleuca*, *L. hyperborea*, *S. polyschides*) aux stations exposées à 2 espèces (*L. hyperborea*, *S. polyschides*).

En abordant les « Basses » jalonnant la vasière, *L. hyperborea* se raréfie puis disparaît, seule persiste *S. polyschides*. La présence - à l'exclusion de toute autre - de cette Linaire opportuniste par son cycle annuel, traduit de nouvelles conditions de milieu, attestées par la fine pellicule de P.F.D. sur la roche.

B. Sous-strate des Laminaires

Les peuplements exposés d'eau claire aux Glénan permettent d'établir une base de référence (fig. 2). Dans ce milieu, la sous-strate des Laminaires présente 4 aspects se succédant avec la profondeur :

— une ceinture de *Chondrus*, avec prédominance d'organismes encroûtants. C'est la frange infralittorale, avec le peuplement typique à *Umbonula*, *Esperiopsis*, *Trididemnum*, *Diadumene* et *Aglaophenia octodonta* en sous-strate des *Laminaria digitata*, et, en surplomb, un peuplement à Balanes et Calcisponges.

— un peuplement à *Corallina* sp. en sous-strate des *Saccorhiza*. Les corallines, en peuplement pres-

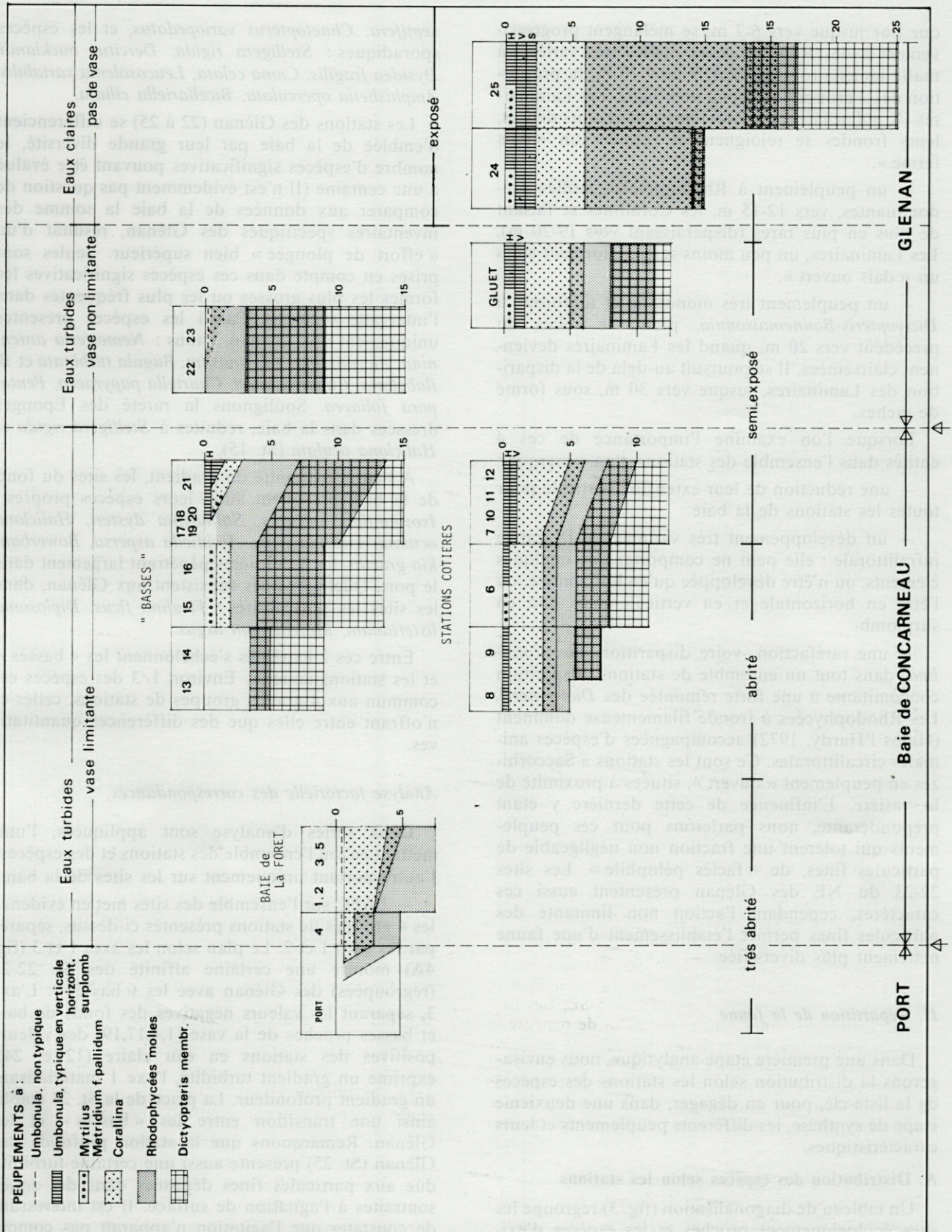


Fig. 2. — Distribution des grandes entités de peuplement dans le secteur Concarneau-Glenan. Les stations sont regroupées selon le gradient de l'exposition croissante de la côte vers le large, et selon le gradient turbidité. A chaque station, les peuplements s'organisent selon la profondeur; parfois l'inclinaison de la paroi est précisée : H : Horizontale, V : Verticale, S : Surplomb.

Distribution of the major components of the communities in the Concarneau-Glenan area. The stations are arranged according to a gradient of increasing exposure from the coast to the open sea, and according to the turbidity gradient. In each station, the communities change with the depth. In some cases, the rock slope is mentioned : H : horizontal, V : vertical, S : overhanging.

que pur jusque vers 6-7 m, se mélangent progressivement à des Rhodophycées molles très variées, à thalle lamellaire dominant. Vers 9-10 m, la proportion des 2 groupes est à peu près égale. Les Laminaires (*S. polyschides* et *L. hyperborea*) sont alors denses, leurs frondes se rejoignent et forment un « dais fermé ».

— un peuplement à Rhodophycées molles prédominantes, vers 12-15 m, les Corallines se faisant de plus en plus rares (disparaissant vers 19-20 m). Les Laminaires, un peu moins serrées, forment alors un « dais ouvert ».

— un peuplement très monotone et uniforme, à *Dictyopteris-Bonnemaissonnia*, prend le relais du précédent vers 20 m, quand les Laminaires deviennent clairsemées. Il se poursuit au-delà de la disparition des Laminaires, jusque vers 30 m, sous forme de taches.

Lorsque l'on examine l'importance de ces 4 entités dans l'ensemble des stations, l'on remarque :

— une réduction de leur extension verticale pour toutes les stations de la baie

— un développement très variable de la frange infralittorale : elle peut ne comporter que quelques éléments, ou n'être développée qu'en horizontale, ou l'être en horizontale et en verticale mais non en surplomb.

— une raréfaction -voire disparition- des *Coralina* dans tout un ensemble de stations, disparition concomitante à une forte remontée des *Dictyopteris*. Les Rhodophycées à fronde filamenteuse dominant (Halos l'Hardy, 1972) accompagnées d'espèces animales circalittorales. Ce sont les stations à Saccorhizes en peuplement « ouvert », situées à proximité de la vasière. L'influence de cette dernière y étant prépondérante, nous parlerons pour ces peuplements qui tolèrent une fraction non négligeable de particules fines, de « faciès pélophile ». Les sites 22-23 du NE des Glénan présentent aussi ces caractères, cependant l'action non limitante des particules fines permet l'établissement d'une faune nettement plus diversifiée.

II. Répartition de la faune

Dans une première étape analytique, nous envisagerons la distribution selon les stations des espèces de la liste-clé, pour en dégager, dans une deuxième étape de synthèse, les différents peuplements et leurs caractéristiques.

A. Distribution des espèces selon les stations

Un tableau de diagonalisation (fig. 3) regroupe les sites écologiquement proches et les espèces d'exigence écologique voisine. Un certain nombre d'espèces de la liste-clé ne figure pas sur ce tableau : les espèces ubiquistes : *Clavelina lepadiformis*, *Diplosoma cupuliferum*, *Sertularella ellisi*, *Aglaophenia*

septifera, *Chaetopterus variopedatus*, et les espèces sporadiques : *Stelligera rigida*, *Dercitus bucklandi*, *Dysidea fragilis*, *Ciona celata*, *Leucosolenia variabilis*, *Amphisbetia operculata*, *Bicelliariella ciliata*.

Les stations des Glénan (22 à 25) se différencient d'emblée de la baie par leur grande diversité, le nombre d'espèces significatives pouvant être évalué à une centaine (Il n'est évidemment pas question de comparer aux données de la baie la somme des inventaires spécifiques des Glénan, résultat d'un « effort de plongée » bien supérieur. Seules sont prises en compte dans ces espèces significatives les formes les plus grosses ou les plus fréquentes dans l'intervalle 0-20 m). Parmi les espèces présentes uniquement aux Glénan, citons : *Nemertesia antennina*, *Alcyonidium gelatinosum*, *Bugula turbinata* et *B. flabellata*, *Caberea boryi*, *Chartella papyracea*, *Pentapora foliacea*. Soulignons la rareté des Eponges dressées dans la baie, réduites à *Stelligera rigida* et *Haliclona oculata* (St. 15).

A l'autre extrémité du gradient, les sites du fond de la baie possèdent aussi leurs espèces propres : *Isozoanthus sulcatus*, *Salmacina dysteri*, *Haliclona oculata*, *Ficulina ficus*, *Asciidiella aspersa*, *Bowerbankia gracilis*, les 3 dernières pénétrant largement dans le port. Quelques-unes subsistent aux Glénan, dans les sites les plus abrités : *Ficulina ficus*, *Diplosoma listerianum*, *Morchellium argus*.

Entre ces 2 extrêmes s'échelonnent les « basses » et les stations côtières. Environ 1/3 des espèces est commun aux 4 grands groupes de stations, celles-ci n'offrant entre elles que des différences quantitatives.

Analyse factorielle des correspondances

Deux séries d'analyse sont appliquées, l'une mettant en jeu l'ensemble des stations et des espèces, l'autre portant uniquement sur les sites de la baie.

— l'AFC sur l'ensemble des sites met en évidence les 4 groupes de stations présentés ci-dessus, séparés par les axes 1 et 2. Le plan selon les axes 1 et 3 (fig. 4A) montre une certaine affinité des St. 22-23 (regroupées) des Glénan avec les « basses ». L'axe 3, séparant les valeurs négatives des fonds de baie et basses proches de la vase (1,4,17,19) des valeurs positives des stations en eau claire (12 et 24), exprime un gradient turbidité, l'axe 1 matérialisant un gradient profondeur. La place de la St. 23 établit ainsi une transition entre les « basses » et les Glénan. Remarquons que la station profonde des Glénan (St. 25) présente aussi une certaine turbidité due aux particules fines déposées dans des zones soustraites à l'agitation de surface. Il est intéressant de constater que l'agitation n'apparaît pas comme une axe propre, mais comme étant plus ou moins liée aux axes 1 et 3 : si l'on considère uniquement l'agitation, les stations s'ordonnent selon un axe oblique à 45° par rapport à l'axe 3.

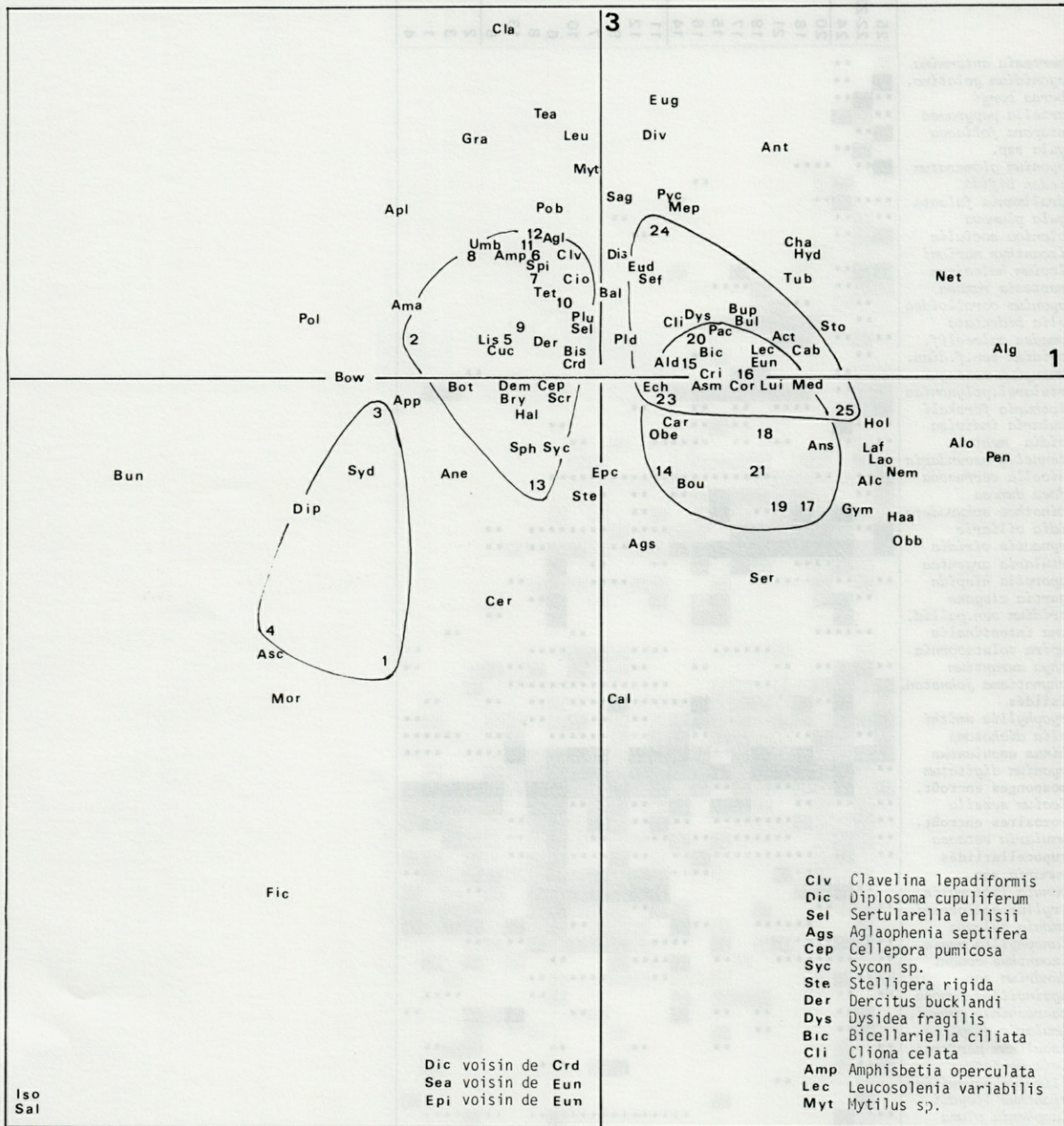


Fig. 4. — A, analyse factorielle des correspondances prenant en compte l'ensemble des stations (Concarneau et les Glénan) et l'ensemble des espèces. Les sites 22 et 23 des Glénan sont regroupés sous le n° 23. Pour les abréviations des espèces, se reporter à la fig. 3. B et C, analyse factorielle des correspondances, ayant trait aux seules stations de la Baie de Concarneau.

A, correspondance analysis including all the sites (Concarneau and Glénan) and all the species. Stations 22 and 23 are joined under n° 23. For abbreviations, see fig. 3; A and C, correspondance analysis restricted to the stations of the Concarneau Bay.

— l'AFC sur les stations de la baie :

La contribution à l'inertie totale 1,47 des 3 premiers axes est de 42,65 %, ainsi répartis :

| axe 1 | axe 2 | axe 3 |
|---------|---------|--------|
| 21,79 % | 12,40 % | 8,46 % |

L'analyse selon les axes 1 et 2 (fig. 4B) fait apparaître 3 nuages de points : l'axe 1 sépare les valeurs négatives des sites en fond de baie (1,3,4) et des stations côtières (2,5 à 13) de celles, positives,

des basses (14 à 21). D'après la profondeur respective des stations -les basses étant plus profondes que les stations à la côte, elles-mêmes plus profondes que les sites en fond de baie- l'axe 1 représente un gradient profondeur, se confondant à un gradient côte-large. L'axe 2 sépare les valeurs négatives des sites 1,3,4 et 17 de forte turbidité, des valeurs positives des sites en eau claire 12, 8, 11, 7 : il matérialise le gradient turbidité ou gradient des PFD.

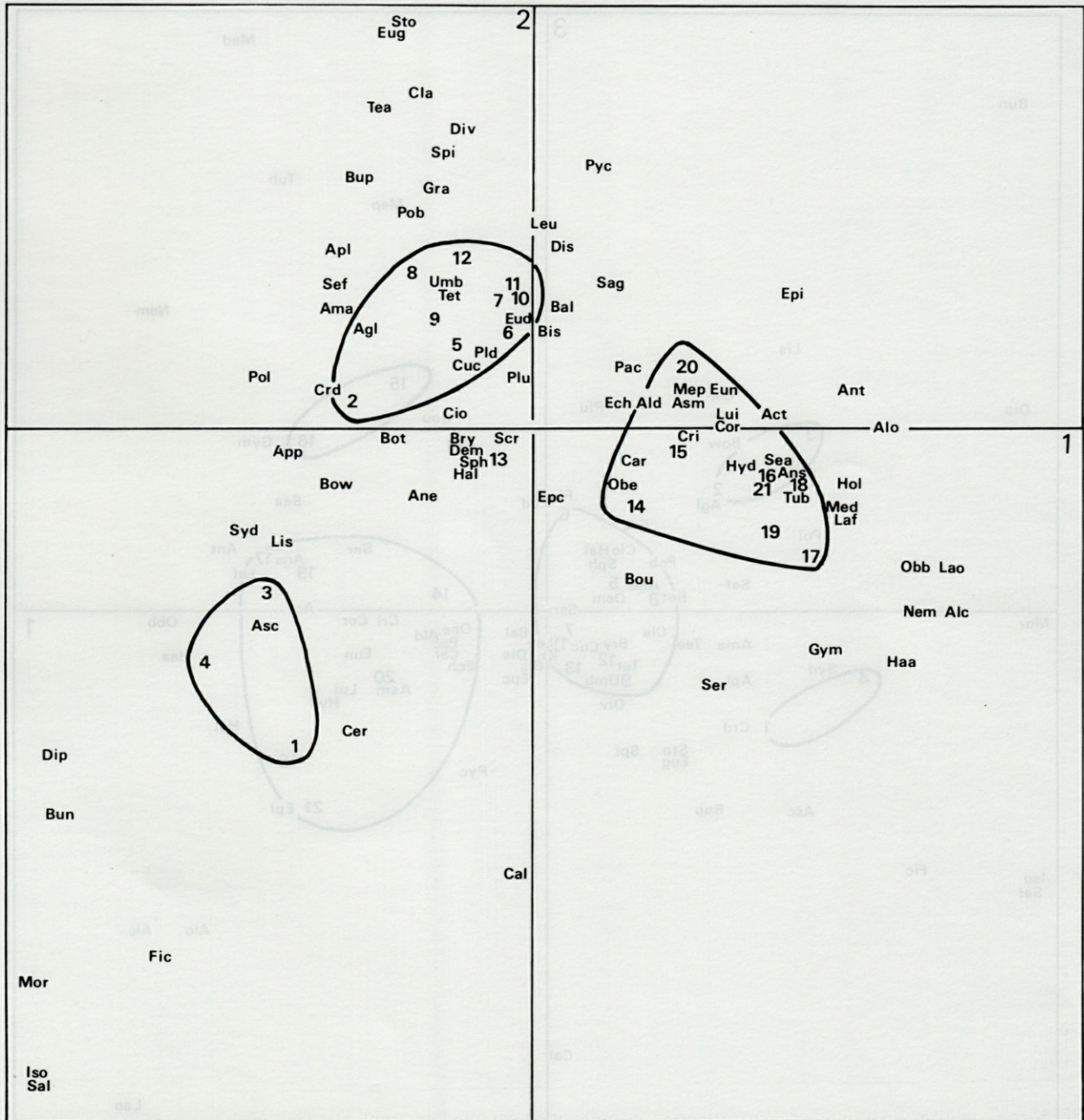


Fig. 4, B.

L'intervention de l'axe 3 (fig. 4C) produit une scission des ensembles « fonds de baie » et « basses » que l'on peut étendre à l'ensemble des « côtières » par isolement de la station 6. Les sites 3, 6, 2, 15 et 16 sont des tourelles jalonnant le chenal du port pour les 2 premières, l'entrée de la baie de La Forêt pour les secondes. Parmi les espèces contribuant le plus fortement à l'axe 3 figurent les Anémones vivant avec les Moules : *Metridium senile f. pallidum*, *Sagartia elegans* et l'Hydraire *Tubularia indivisa* affectionnant un certain hydrodynamisme. L'axe 3 semble démarquer un certain « effet tou-

relle » produit par un obstacle placé dans une zone de courant renforcé.

Dans les deux analyses, le faible pourcentage d'inertie expliqué par ces axes indique que les peuplements sont régis par des groupes de facteurs plus ou moins liés, et non par des facteurs agissant isolément. Nous sommes en présence de 4 lots de stations réagissant à un ensemble de facteurs, et caractérisés par des ensembles faunistiques apparaissant sur les fig. 4, A, B et C, qui seront repris dans la description de chaque peuplement.

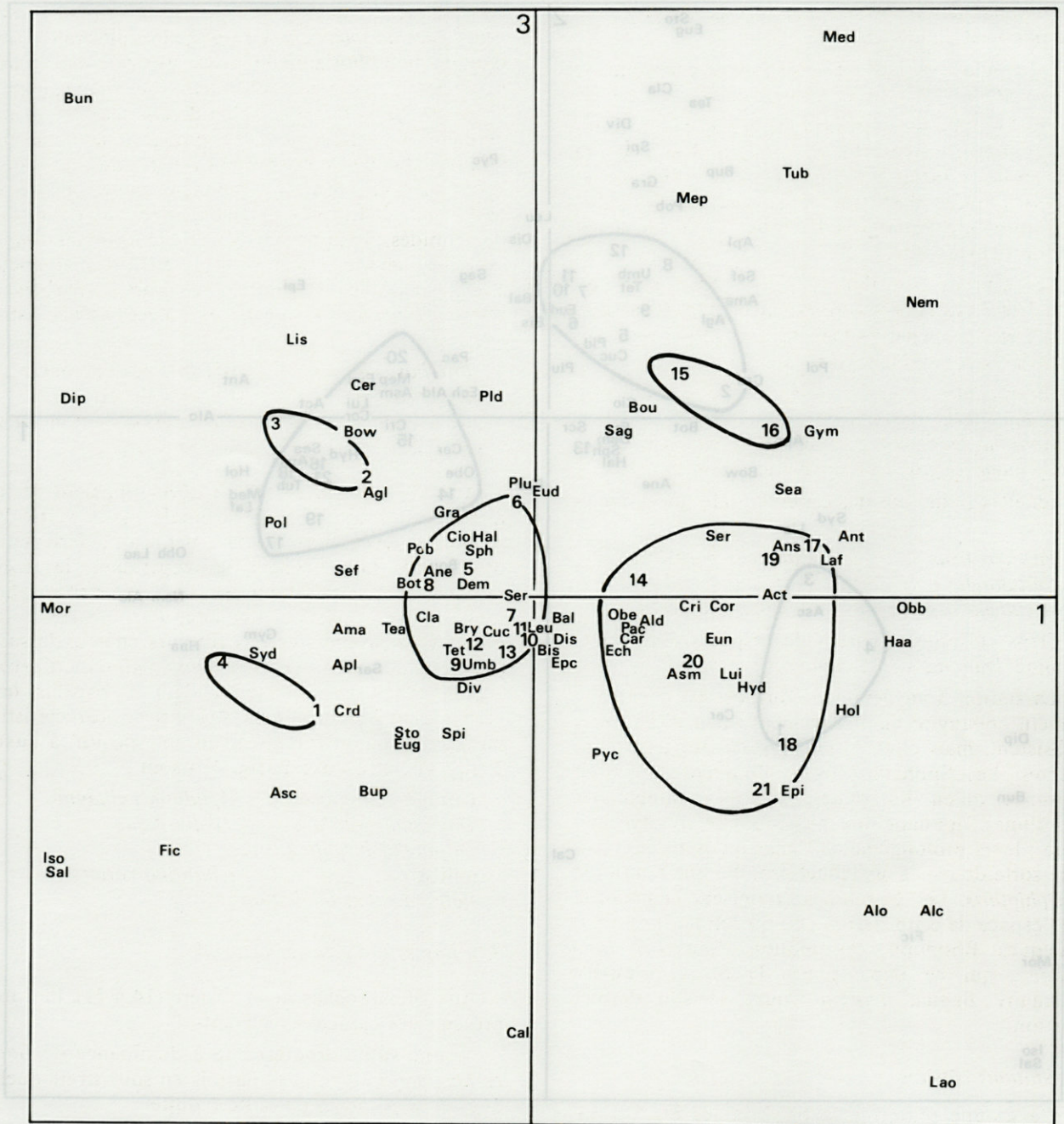


Fig. 4, C.

B. Caractéristiques de chaque peuplement

La première AFC regroupe tous les sites des Glénan. Malgré ce regroupement dû au caractère insulaire, océanique, de ces stations, le peuplement des ST. 22 et 23 - qui établissent un lien entre les « basses » et les Glénan - est suffisamment original pour être mentionné. Les 5 grands types de peuplement décrits ci-dessous correspondent aux 4 grandes zones du gradient pélagique, la zone côtière étant subdivisée en « milieu très abrité » et milieu « abrité à semi-exposé ».

1. Stations très abritées

Ce groupe renferme les stations 1-3-4, à l'exclusion de la station 2 (débouché de la baie de La Forêt) que l'analyse factorielle place au voisinage des stations côtières.

Ces stations de fond de baie se caractérisent par :

- l'absence de frange infralittorale et de *Corynactis viridis*
- la raréfaction de *Balanophyllia*, *Alcyonium*

digitatum (chétifs), *Echinus esculentus*, *Sphaerechinus granularis* et *Luidia ciliaris*

— la luxuriance des Démosponges encroûtantes qui émettent de nombreux prolongements filiformes.

Les localités sont apparemment trop peu profondes pour le peuplement à *Dictyopteris*. A sa place se développe le faciès « psammophile » à *Halidrys* et *Cystoseira*. Ces dernières, ainsi que les *Corallina*, sont lourdement chargées d'épiphytes qui échappent ainsi à l'envasement.

Les espèces contribuant le plus fortement aux axes 1 et 3 (valeurs négatives) sur la Fig. 4A et aux axes 1 et 2 (v. négatives) sur la Fig. 4B peuvent être considérés comme caractéristiques :

| | |
|--------------------------|------------------------------|
| <i>Morchellium argus</i> | <i>Polyclinum aurantium</i> |
| <i>Salmacina dysteri</i> | <i>Diplosoma listerianum</i> |
| <i>Amathia lendigera</i> | <i>Aplidium punctum</i> |
| <i>Sydnium elegans</i> | <i>Bowerbankia gracilis</i> |

auxquelles s'ajoutent des espèces préférant la turbidité :

| | |
|--------------------------------|------------------------------|
| <i>Ficulina ficus</i> | <i>Calliactis parasitica</i> |
| <i>Sertularella polyzonias</i> | <i>Isozoanthus sulcatus</i> |
| <i>Ascidia aspersa</i> | <i>Aglaophenia septifera</i> |

Dans ce milieu figurent des espèces assez rares comme *Phoronis* sp. et *Amathia pruvoti*.

La station 3 au débouché du port est particulièrement appauvrie qualitativement : peu d'espèces y subsistent, mais elles y sont particulièrement luxuriantes. Les Spongiaires sont dominants, tant en verticale qu'en horizontale où ils ennoient les Corallines, donnant une physionomie très particulière : leurs prolongements s'anastomosent et créent une sorte de dais sous lequel grouille une multitude d'*Ophiolithrix*. Les Corallines colonisent la majorité de l'espace de cette station peu profonde. Il s'y joint quelques Rhodophycées molles, dont *Gracilaria foliifera* qui ne dépasse pas la St. 4. L'espèce portuaire *Bugula neritina* trouve là son dernier bastion.

2. Stations côtières

Ce groupe renferme la St. 2 et les St. 5 à 13. L'analyse factorielle sépare les sites 13 et 14 pourtant proches géographiquement : la St. 13 est plus affine du groupe côtier que du groupe des basses auquel appartient la St. 14. Dans cet ensemble, seuls les premiers mètres sont riches et diversifiés. Dès 5-6 m, la faune, fortement raréfiée, se concentre dans les fissures et les crampons de Laminaires. Une fine pellicule de PFD recouvre les horizontales, la couverture de Mélobésiées n'atteignant pas 100 % par endroit. Cependant, deux catégories peuvent être distinguées :

a) Stations abritées

Dès la station 6, la diversité augmente brusquement par l'adjonction d'Anthozoaires : *Actinothoe sphyrodeta*, *Sagartia elegans*, *Corynactis viridis*, *Euni-*

cella verrucosa, et de Calcisponges *Clathrina coriacea*, *Leuconia johnstoni*. La frange infralittorale n'est typique qu'en horizontale, avec passage latéral à un peuplement à *Mytilus - Metridium f. pallidum* au site 6. Les St. 6, 8, 9 sont les plus diversifiées, les deux dernières favorisées par une topographie riche en fissures, chaque espèce y étant représentée avec une abondance moyenne. Le peuplement est encore à dominance de filtreurs : Démosponges encroûtantes, Polyclinidés, Scrupocellariidés et Cténostomes *Amathia*. Les Anthozoaires sont diversifiés mais peu nombreux et les Hydriaires peu variés (*Halecium sessile*, *Plumularia setacea*). Les espèces caractéristiques sont :

| | |
|-----------------------------|---------------------------------|
| <i>Botryllus schlosseri</i> | Bryozoaires encroûtants |
| <i>Anemonia sulcata</i> | <i>Cucumaria</i> ssp. |
| <i>Bispira voluticornis</i> | <i>Sphaerechinus granularis</i> |

b) Stations semi-exposées

Aux stations 10, 11, 12, le développement de la frange infralittorale en horizontale et en verticale indique que cet ensemble est sujet à un déferlement des vagues non négligeable; cependant, les surplombs ne sont pas typiques du mode exposé. Le long de cette portion de côte, l'on assiste à la diminution progressive des filtreurs cités ci-dessus, et à l'augmentation des *Alcyonium digitatum*, *Caryophyllia* et *Corynactis* qui tendent à envahir les verticales et les surplombs. Les espèces caractéristiques, contribuant fortement du côté positif, à l'axe 3 (fig. 4A) et à l'axe 2 (fig. 4B) sont :

| | |
|----------------------------------|---------------------------|
| <i>Grantia compressa</i> | <i>Aplidium pallidum</i> |
| <i>Umbonula littoralis</i> | <i>Tealia felina</i> |
| <i>Disporella hispida</i> f. ma- | |
| millée | <i>Clathrina coriacea</i> |
| <i>Polysyncraton bilobatum</i> | |

3. « Basses ». Le faciès pélophile

Aux sites proches de la vasière (14 à 21), la flore présente les caractères suivants :

— une strate arborescente à dominance de *Saccorhiza polyschides*, avec parfois en sous-strate quelques *L. hyperborea* de taille réduite

— une grande réduction -voire disparition- des *Corallina*

— une sous-strate où dominent des formes ramifiées ou filamenteuses comme *Heterosiphonia*, *Bonnemaisonia*, *Polysiphonia*, *Brongniartella*, *Asparagopsis*, *Halopteris*, Ceramiacées

— une forte remontée des *Dictyopteris* (jusque vers 3-4 m)

Les changements faunistiques, tout aussi marquants, consistent en une réduction des filtreurs au profit des carnivores par :

— un net appauvrissement qualitatif et quantitatif des Spongiaires, Polyclinidés, Didemnidés et Botryllidés

— une augmentation, en nombre et diversité, des Anthozoaires et des Hydraires

— une remontée d'espèces circalittorales : *Alcyonium glomeratum*, *Epizoanthus marioni* (Lafargue, 1969).

Les espèces caractéristiques, de forte contribution positive à l'axe 1 (fig. 4, A et B) sont :

| | |
|-----------------------------|---|
| <i>Lafoea dumosa</i> | <i>Luidia ciliaris</i> |
| <i>Obelia bidentata</i> | <i>Holothuria forskali</i> |
| <i>Halecium halecinum</i> | <i>Alcyonium glomeratum</i> |
| <i>Antenella secundaria</i> | <i>Laomedea calceolifera</i> |
| <i>Nemertesia ramosa</i> | <i>Alcyonium coralloides</i> (f.rose pâle) |

Les *Corynactis viridis*, abondants sur les verticales et les surplombs, sont petits et peu colorés. Les sites les plus abrités (St. 13-14) sont les plus appauvris.

4. Stations du large en eau turbide, à vase non limitante

Aux stations NE des Glénan (St.22-23) les filtreurs réapparaissent, à côté des *Corynactis*, avec des espèces déjà rencontrées comme les Polyclinidés, mais surtout avec un nouveau contingent où dominent Bryozoaires et Ascidiés. Les espèces caractéristiques sont :

- * *Caberea boryi*
- * *Chartella papyracea*
- * *Bugula plumosa*
- * *Bugula ssp. (turbinata, calathus, flabellata)*
- Alcyonium coralloides* f.rose
- * *Stolonica socialis*

remontée de :

- Alcyonium glomeratum*
- * *Pentapora foliacea*
- Epizoanthus marioni*

auxquelles on peut ajouter : *Corella parallelogramma*, *Asciidiella scabra*, *Lissoclinium weigelei* (Lafargue, 1967), *Suberites carnosus* et la remontée de divers Axinellidés (Descatoire, 1967)(* espèces prises en compte dans la 1ère AFC, contribuant fortement à l'axe 2 dans les valeurs négatives).

Ces stations, à l'abri des déferlements d'Ouest, n'ont pas de frange infralittorale, sinon quelques rares colonies d'*Umboonula littoralis*. Leur faune ressemble à celle des stations côtières abritées, devant Pouldohan, cependant les Spongiaires y sont plus réduits (12-26 % à Penfret) et nombre d'espèces profondes y sont remontées. Nous qualifierons ces sites de « micro-milieus abrités ».

5. Stations du large, en eau claire et mode exposé

Un nouveau stock d'espèces apparaît aux sites exposés de l'Ouest et du Sud des Glénan (St. 24-25).

Outre l'extension verticale beaucoup plus grande que la flore, ces stations montrent :

— une frange infralittorale typique sur les 3 inclinaisons. Les surplombs sont à Calcisponges, Balanes et *Distomus variolosus* f. séparée

— un enrichissement qualitatif et quantitatif en Spongiaires encroûtants, respectivement en verticale et en surplomb : 70-60 % de Démospouges et 13-35 % de Calcisponges, d'après Descatoire, 1967.

— une strate muscinale très fournie de Crisidés, Scrupocellariidés, Flustres

— l'abondance d'*Antedon bifida*.

Les espèces caractéristiques sont :

| | |
|---|------------------------------|
| <i>Leuconia johnstoni</i> | <i>Eudendrium glomeratum</i> |
| <i>Sagartia elegans</i> | <i>Tubularia indivisa</i> |
| <i>Distomus variolosus</i> | <i>Nemertesia perrieri</i> |
| <i>Schizomavella auriculata</i> var. <i>antennoides</i> | <i>Aglaophenia octodonta</i> |

auxquelles on peut ajouter : *Aphroceras cliarensis* et *Stryphnus ponderosus* (Descatoire, 1967). D'autres sont caractéristiques par leur grande abondance : *Alcyonium digitatum*, *Corynactis viridis*, *Chartella papyracea* et *Antedon bifida*.

Les filtreurs sont à nouveau prépondérants, favorisés par une forte agitation. Ces nouvelles conditions d'eau claire agitée ne conviennent guère aux Ascidiés simples qui se réfugient en fissures ou en bas de paroi (Lafargue, 1967).

Cette prépondérance des filtreurs et cette luxuriance de vie diminuent en profondeur : vers 15-20 m apparaît une zone très pauvre, à Spongiaires réduits (26 % en verticale) et à dominance de *Corynactis* et d'Hydriaires, faisant la transition avec les peuplements circalittoraux. Vers 30 m, les PFD redeviennent limitantes, les organismes des roches horizontales adoptent le port dressé pour échapper à la sédimentation, port permis par des conditions de calme relatif. C'est le biotope habituel de *Nemertesia antennina* * et *Alcyonidium gelatinosum* * (* espèces prises en compte dans la 1ère AFC, contribuant fortement à l'axe 2 dans les valeurs négatives) qui remontent accidentellement vers 15 m en plancher de grotte. Ces peuplements circalittoraux sont donc à dominance de Spongiaires dressés, Hydriaires, Alcyonaires en horizontale, et de nouveau à *Corynactis*-Hydriaires-Crisidés et Brachiopodes en verticale.

Enfin, dans les localités très sévèrement exposées, recevant de plein fouet de fortes houles non brisées par un plateau sous-marin, se produit un nouvel appauvrissement : il ne reste plus, vers 10-12 m que des *Corynactis* et des *Antedon*. Les autres espèces (Crisidés ras, Flustres, *Alcyonium digitatum*, *Sagartia elegans*) sont réfugiées dans les fissures. Les eaux du large, pauvres en matières nutritives en suspension, constituent un facteur limitant pour ce type de faune.

DISCUSSION

I. Caractères faunistiques de la Baie de Concarneau

Dans cette étude, nous avons tenté de définir les modifications des peuplements sessiles le long d'un gradient d'exposition croissante, en faisant abstraction de tout facteur d'ordre anthropique. La présence du port de pêche industrielle peut se traduire par un gradient de perturbation se superposant aux conditions de calme dans les parties les plus abritées de la baie. Les stations au débouché du port (St. 3-4) montrent des signes évidents de déséquilibre, par rapport au fond de la baie de La Forêt. Celle-ci est en moyenne moins diversifiée que la station du Cochon, avec 15 espèces en moins. Elle est également plus abritée. Cette zone peu profonde subit en été un échauffement prolongé. Celui-ci joint au faible renouvellement des eaux au cours du cycle de marée (Delanoe et Pinot, 1979) éliminerait certaines espèces comme les *Corynactis*, favorisant les Spongiaires de mode calme qui, par leurs prolongements dressés échappent à la sédimentation. Une autre cause d'appauvrissement peut résider dans le dépôt, au centre de la baie de La Forêt, des produits de dragage du port de La Forêt : aux sites 1 et 2, un film de vase recouvre les Algues aussi bien que la roche. Les Corallines, bien développées à la St. 3, y sont rachitiques, et les Gorgones de la St. 13 sont mortes sur plus de la moitié de leur hauteur. Ces dépôts artificiels affectent aussi probablement les St. 15 et 16, à la pointe de Beg-Meil; leur influence s'ajoute à celle (naturelle) de la vasière, pour réduire encore plus l'extension verticale des Laminaires. Nous ne possédons malheureusement pas de données de référence sur ces lieux avant les travaux, mais il est certain, d'après de nombreux témoignages, que cette baie de La Forêt était à l'origine beaucoup moins envasée et beaucoup plus riche.

L'un des traits les plus marquants est la raréfaction, voire l'absence, de certaines espèces bien représentées aux Glénan, espèces par ailleurs florissantes en d'autres milieux abrités. Plusieurs facteurs peuvent être mis en cause : faible hydrodynamisme et, par conséquence, turbidité et sédimentation importantes éliminant certaines espèces sensibles au colmatage des mécanismes de filtration, renouvellement trop faible des eaux et variations thermiques accusées, existence d'un front thermohalin dans la baie (Lefèvre et Quiniou, 1979) pouvant constituer une barrière pour la dissémination des larves.

A l'inverse, la grande majorité des espèces de la baie est présente aux Glénan. Cet archipel, avec sa grande diversité, apparaît comme un milieu tamponné, biologiquement contrôlé, opposé à celui de la côte, plus physiquement contrôlé, où les espèces sont sélectionnées par des conditions plus limitantes. Toutefois, un stock d'espèces particulièrement adaptées aux eaux calmes et turbides est absent aux

Glénan, en l'occurrence des formes portuaires et de fond de baie.

II. Caractères généraux des peuplements observés

Il est intéressant de considérer l'évolution de la physionomie des parois le long du double gradient (fig. 5).

Dès la sortie du port, sur les parois verticales la strate encroûtante prend une extension remarquable : les Spongiaires dominent avec peu d'espèces, chacune offrant une luxuriance maximale avec ennoiment des espèces voisines et émission de prolongements dressés, aspect ressemblant à celui signalé en Angleterre par Dyrinda et Farnham (1984). Les Démosponges encroûtantes, florissantes dans les milieux très abrités, diminuent au sortir de la baie pour faire place à un peuplement beaucoup plus diversifié où apparaissent des éléments muscinants (*Scrupocellaria*, *Amathia*). Ce peuplement va ensuite s'appauvrir progressivement le long de l'avant-côte, la strate encroûtante à base de Mélobésiées dominant largement. Par contre, sur les « Basses » à proximité de la vasière domine une strate muscinale à base de *Corynactis*. Dès que l'on sort de l'influence limitante de la vase, les peuplements redeviennent plus diversifiés : aux stations micro-abritées des Glénan, la strate encroûtante est à base de Mélobésiées, Didemnidés, Bryozoaires encroûtants, les Démosponges ne représentant que 12 à 26 %. Ce recouvrement atteint 60 % au Gluet qui fait figure de station de transition. Les stations exposées offrent de nouveau un fort recouvrement de Spongiaires (70 % en verticale, 95 % en surplomb) qui va faire place aux stations très exposées, à un peuplement de *Corynactis* non jointifs et d'*Antedon*.

En horizontale, l'évolution des strates animales offre les mêmes grands traits. Dans le niveau à *Corallina officinalis* (vers 3-4 m) et le niveau à Rhodophycées molles dominantes, les Démosponges sont exubérantes et ennoyantes aux stations très abritées (50 à 80 %). Elles se réduisent considérablement sur l'avant-côte et sur les basses, et sont également très réduites en profondeur. Aux stations exposées au large, les Corallines sont si denses dans les hauts niveaux que leur sous-strate se réduit aux seules Mélobésiées; il faut descendre vers 7-10 m (Corallines et Rhodophycées molles mélangées) pour avoir un peuplement varié et un recouvrement de Spongiaires de l'ordre de 30 %.

De ces observations il est possible de faire ressortir les caractères généraux suivants :

Dans les milieux très abrités et abrités, dominent des *filtreurs*, en l'occurrence des Spongiaires, Ascidies et Bryozoaires. Ces animaux créant leur propre courant nutritionnel sont des *suspensivores actifs*, par opposition aux Hydriaires, Alcyonaires, Gorgonaires, *carnivores* et *suspensivores passifs* dont les polypes captent la nourriture au passage. Ces résultats

Niveau moyen (5 - 8m)

VERTICALE

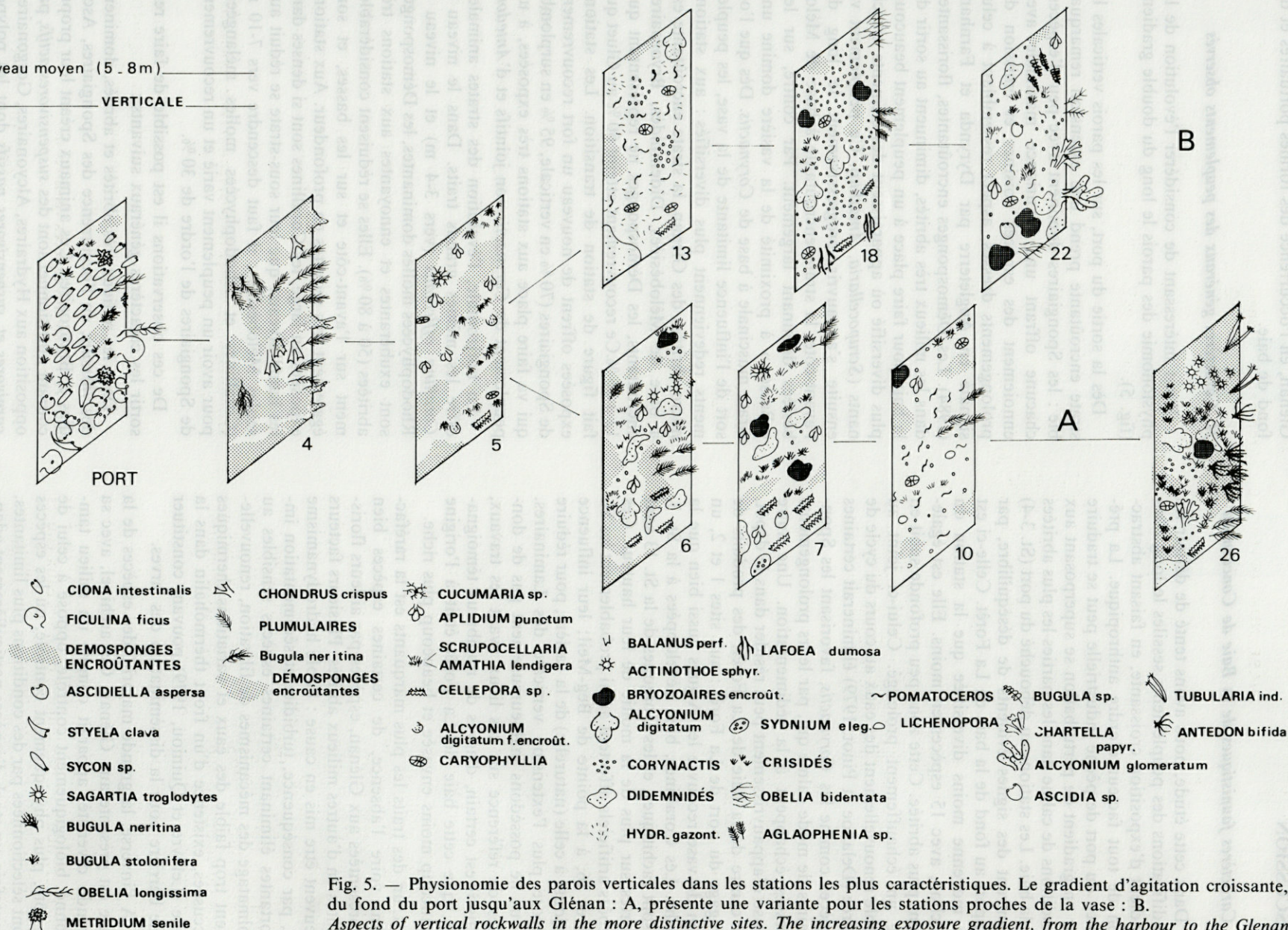


Fig. 5. — Physionomie des parois verticales dans les stations les plus caractéristiques. Le gradient d'agitation croissante, du fond du port jusqu'aux Glénan : A, présente une variante pour les stations proches de la vase : B. Aspects of vertical rockwalls in the more distinctive sites. The increasing exposure gradient, from the harbour to the Glénan archipelago : A, shows a variation for the sites near the muddy grounds : B.

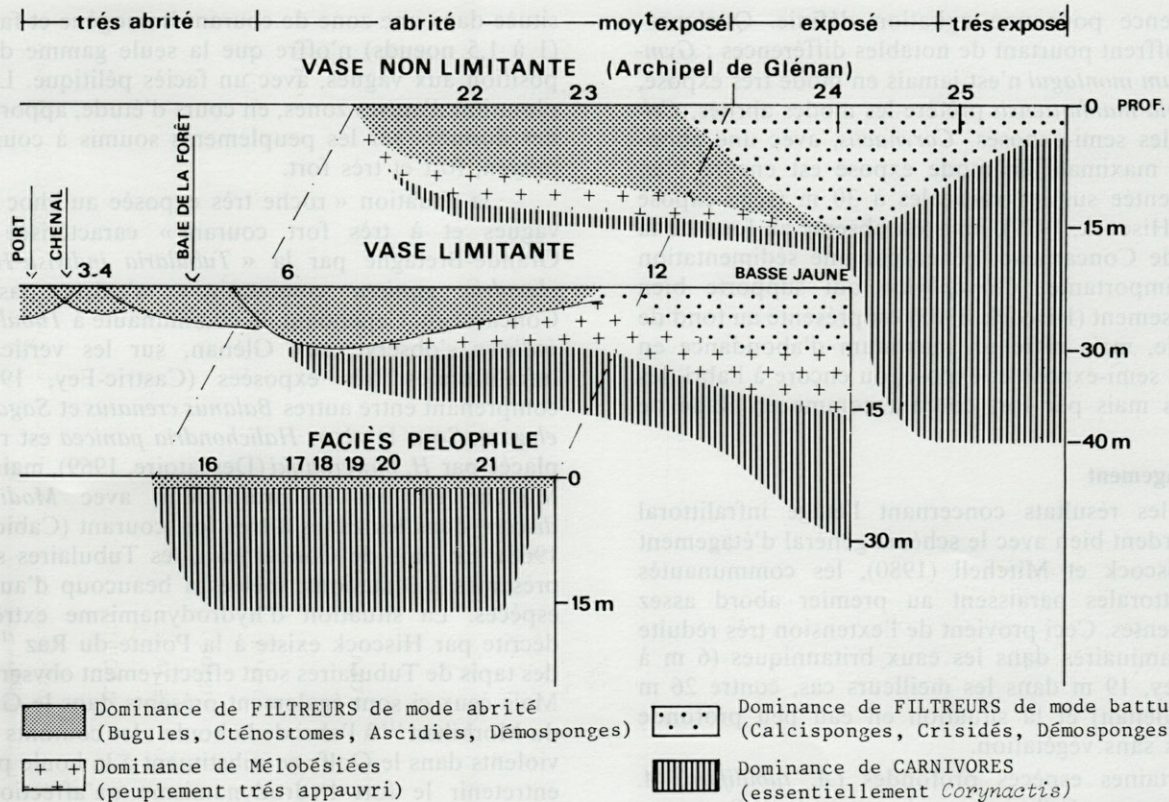


Fig. 6. — Extension selon la profondeur des divers groupes trophiques, en fonction du double gradient « agitation-pérites ». Depth distribution of the different trophic groups according to the double gradient : Wave action - Silt deposition.

confirment ceux de Hiscock et Hoare (1975) selon lesquels la proportion de suspensivores passifs diminue quand l'hydrodynamisme diminue (Warner, 1984); le même phénomène est retrouvé en Rade de Brest (sous presse). Ces suspensivores actifs se réduisent également dans les zones soumises à l'influence des PFD au profit des microcarnivores ou suspensivores passifs (*Corynactis*, *A. digitatum* et Hydraires) moins affectés par ce facteur, tout au moins en verticale et surplomb. En Baie de Concarneau, la vasière a deux effets selon le degré avec lequel elle s'exerce : elle entretient des eaux turbides agissant sur la flore mais non limitante pour la faune et des eaux turbides, à action limitante sur la faune par des dépôts de fraction fine, particulièrement nocifs en horizontale (Hiscock, 1981). Nous renvoyons à Hiscock (1983), pour l'analyse détaillée des effets du complexe hydrodynamisme-sédimentation.

Les filtreurs sont à nouveau bien représentés dans les milieux exposés d'eau claire, à côté des carnivores, avec un nouveau stock d'espèces adaptées à ces milieux (Hiscock et Hoare, 1975, Warner, 1984). En eau claire, cette agitation est bénéfique à la faune sessile en favorisant le renouvellement de l'eau et de la matière nutritive particulière dont les eaux claires sont assez pauvres. Cette agitation semble même nécessaire : sa diminution en profondeur s'accompagne d'un appauvrissement des peuplements, et

l'on retrouve sur les verticales circalittorales à 30 m un peuplement à *Corynactis*-Hydrides-Crisidés ras, ressemblant au faciès pélitique trouvé dans la baie. Nous observons là un phénomène de submergence, illustré dans la figure 6. Cette figure, représentant l'extension selon la profondeur des divers groupes trophiques aux diverses stations, illustre la remontée des peuplements à dominance de carnivores dans les stations de la baie, en particulier dans celles proches de la vasière. Cependant, les peuplements profonds ne remontent pas en baie avec tous leurs composants, même si l'on en observe quelques éléments. Le faciès pélitique décrit en baie représente donc un état de transition vers les peuplements circalittoraux décrits aux Glénan.

III. Comparaison avec les peuplements britanniques et irlandais

Le développement ces dernières années de l'étude en plongée des communautés sessiles en Angleterre et en Irlande permet une comparaison dont trois aspects retiendront l'attention.

A. Préférence des espèces vis-à-vis de l'hydrodynamisme

Des côtes anglaises (Hiscock 1983-1985) à la Bretagne, la majorité des espèces gardent leur

préférence pour une agitation définie. Quelques-unes offrent pourtant de notables différences : *Gymnangium montagui* n'est jamais en mode très exposé, *Molgula manhattensis* préfère les modes abrités, *Cellarina*, les semi-exposés. *Corynactis*, avec une abondance maximale en mode exposé est encore bien représentée sur les verticales à 30 m (semi-exposé selon Hiscock, 1979), mais est absente au fond de la Baie de Concarneau, gênée par une sédimentation trop importante. *Caryophyllia* qui supporte bien l'envasement (Hiscock, 1983) est présente au fond de la Baie, mais offre un maximum d'abondance en milieu semi-exposé et exposé, ou encore à l'abri des vagues mais par fort courant comme en Rade de Brest.

B. Etagement

Si les résultats concernant l'étage infralittoral concordent bien avec le schéma général d'étagement de Hiscock et Mitchell (1980), les communautés circalittorales paraissent au premier abord assez divergentes. Ceci provient de l'extension très réduite des Laminaires dans les eaux britanniques (6 m à Ramsey, 19 m dans les meilleurs cas, contre 26 m aux Glénan) et la situation en eau peu profonde d'aires sans végétation.

Certaines espèces profondes (*A. tubulifera*, *A. gelatinosum*, *Cellaria* sp., *A. antennina*, *Pentapora foliacea*) remontent de 28 m vers 20 m à Trébeurden, Portsall, 10 m en Rade de Brest, entre 5 et 10 m à Ramsey, évoquant ainsi le phénomène de la submergence des étages vers de plus faibles latitudes (Glémarec, 1973). Cependant, bon nombre d'espèces placées en environnement circalittoral à Ramsey (Hiscock et Mitchell, 1980) font largement partie des communautés infralittorales décrites au Glénan. La définition de l'étage circalittoral basée sur la seule absence d'Algues dressées semble trop large. A notre sens, qui est celui de Glémarec (1973) le terme inclut à la fois des conditions d'obscurité, de calme et de faible eurythermie. La classification de Könnecker (1977) est de ce fait plus proche de la nôtre.

C. Communautés

L'« *Axinella dissimilis* Association » et les « Upper and Lower *Laminaria hyperborea* Association » décrites en Irlande (Könnecker, 1977) sont très proches des communautés des Glénans.

Dans le domaine côtier euryhalin et eurytherme (infralittoral) quelques éléments de la « *Laminaria saccharina* Association » sont trouvés au fond de la baie de la Forêt : des Tuniciers dominants (Polyclinidés et Ascidies simples) avec de petits *Stelligera rigida* considérés comme éléments de la « *Raspailia-Stelligera* Association » lui faisant suite en profondeur. Cette dernière n'existe pas à Concarneau mais elle est présente avec quelques variations au fond de la Baie de Morlaix (sous presse).

A l'appui de leur schéma général des communautés, Hiscock et Mitchell (1980) et Hiscock (1985) en présentent les plus caractéristiques. Notre région,

située dans une zone de courant homogène et faible (1 à 1,5 noeuds) n'offre que la seule gamme d'exposition aux vagues, avec un faciès pélagique. L'exploration d'autres zones, en cours d'étude, apportera des données sur les peuplements soumis à courant moyen, fort et très fort.

— la situation « roche très exposée au choc des vagues et à très fort courant » caractérisée en Grande-Bretagne par la « *Tubularia indivisa-Halichondria panicea* community » n'existe pas à Concarneau. Cependant, la communauté à *Tubularia indivisa* s'observe aux Glénan, sur les verticales infralittorales très exposées (Castric-Fey, 1974), comprenant entre autres *Balanus crenatus* et *Sagartia elegans*. Sous le zéro, *Halichondria panicea* est remplacée par *H. bowerbanki* (Descatoire, 1969), mais en Manche elle vit en profondeur, avec *Modiolus discors*, dans les zones à très fort courant (Cabioc, 1968). En baie de Concarneau, les Tubulaires sont présentes à 3 stations, mêlées à beaucoup d'autres espèces. La situation d'hydrodynamisme extrême décrite par Hiscock existe à la Pointe du Raz ⁽¹⁾ où des tapis de Tubulaires sont effectivement observés. Mais ceux-ci sont également présents dans le Golfe du Morbihan ⁽¹⁾ à l'abri de la houle : les courants très violents dans le Golfe se substituent à la houle pour entretenir le fort hydrodynamisme qu'affectionne cette espèce.

— la roche couverte de sédiment, semi-exposée, à faible courant, portant en Grande-Bretagne la « *Molgula manhattensis-Suberites carnosus* community » est présente à Concarneau : elle est effectivement pauvre en Bryozoaires muscinants, comporte *Suberites carnosus* (Glenan, Descatoire, 1969), mais pas de *M. manhattensis*.

— la communauté des surplombs battus à *Dendrodoa-Clathrina* signalée par Hiscock, est décrite à Roscoff, au bas de la zone des marées, sous la forme de 2 associations séparées (Prenant, 1927), ces 2 espèces n'étant d'ailleurs pas inféodées au milieu battu. Nous ne l'avons pas trouvée dans la région de Concarneau. Aux Glénan, *Dendrodoa* est rare, cantonnée sous les pierres et sous sa forme isolée (Lafargue, 1970), la rade de Brest étant la limite sud de répartition de la forme typique agrégée (Bouchet et Tardy, 1976). Cependant, les surplombs battus des hauts niveaux des Glénan abritent la forme séparée du *Distomus variolosus*, accompagnée des Calcisponges *Leuconia johnstoni*, *Aphroceras cliarensis* et *Clathrina coriacea*, celle-ci beaucoup moins abondante que les précédentes. En baie de Concarneau sont observés quelques surplombs à *Distomus* f. séparée (St. 9) et à *Clathrina* (St. 6,7,11). Par contre, des peuplements à *Distomus-Polycarpa rustica-Clathrina* sont très développés en Rade de Brest et à Trébeurden, en exposition moyenne à la houle. La communauté à *Distomus* f. séparée-*Leuconia johnstoni* peut-être ainsi considérée comme l'homologue, en Atlantique, de la « *Dendrodoa-Clathrina* community » britannique.

CONCLUSIONS

L'étagement, tel qu'il est décrit au Glénan (Castric-Fey *et al.*, 1973) est en accord avec celui proposé par Hiscock et Mitchell (1984) décrivant, après la frange infralittorale (« sublittoral fringe ») un étage infralittoral à deux horizons (« upper and lower infralittoral ») et un étage circalittoral à deux horizons (« upper and lower circalittoral ») circalittoral côtier et circalittoral du large, termes empruntés à Glémarec (1969).

Cependant, l'étude de la Baie de Concarneau où ces étages sont resserrés à la fois par la topographie et la turbidité, pose le problème du critère de définition de l'étage circalittoral. Nous utilisons ce terme au sens de Glémarec (1973) sous entendant non seulement la disparition des Algues photophiles, mais aussi la réalisation de conditions de calme et de faible eurythermie. Les peuplements rocheux de la baie de Concarneau appartiennent en majorité à l'infralittoral même si l'on observe en quelques points une transition avec l'étage circalittoral, avec la disparition d'Algues photophiles et la remontée de quelques espèces profondes. Bien des composants des communautés circalittorales sont en effet absents, en particulier les Spongiaires dressés *Axinellidae* et les Bryozoaires tels que *Cellaria* et *Pentapora*. Ici interviennent vraisemblablement les caractères hydrologiques propres à la baie, car les observations en d'autres secteurs géographiques conduisent sur ce point à des résultats différents.

Les divers sites étudiés en baie de Concarneau : milieu très abrité à moyennement exposé, présence d'une vasière, complétés par ceux des Glénan : milieu exposé à très exposé, créent un double gradient agitation-pélites. Les divers phénomènes mis en évidence sont tous liés à l'action conjuguée des facteurs hydrodynamisme-sédimentation, facteurs que nous avons tenté de dissocier. Selon le degré d'hydrodynamisme, ici principalement l'exposition à la houle, les particules fines entretiennent des eaux turbides limitantes pour la flore, par réduction de l'éclairement, favorisant les espèces sciaphiles. Non limitantes pour la faune dans la mesure où elles ne se déposent pas, elles favorisent certains groupes d'espèces comme les filtreurs. Elles deviennent limitantes pour la faune lorsque, l'hydrodynamisme décroissant, elles peuvent se déposer et éliminer certaines espèces par colmatage des

dipositifs de filtration ou/et en empêchant la fixation des larves. Ainsi se succèdent au long de ce double gradient des groupes d'espèces utilisant des mécanismes trophiques différents : les filtreurs, ou suspensivores actifs, dominants en mode abrité, laissent la place, en mode exposé ainsi qu'en faciès pélagique, aux carnivores ou suspensivores passifs. Les résultats préliminaires obtenus en Rade de Brest-proche Iroise, ainsi que les premières observations en Baie de Morlaix, confirment l'alternance de ces deux grands groupes trophiques, et ce malgré des conditions très différentes dans les 3 localités.

L'importance relative de ces groupes trophiques de faune sessile peut être considérée comme un outil pour situer les différentes entités de peuplement les unes par rapport aux autres dans un gradient hydrodynamique, et pour comprendre le fonctionnement de ce système. Cette compréhension est également aidée par la comparaison avec les peuplements britanniques et irlandais, montrant que, malgré leur éloignement géographique, des communautés d'environnement similaire présentent une certaine parenté, ne serait-ce que par l'alternance de ces mêmes groupes trophiques le long du gradient hydrodynamique.

* Sublittoraux : au sens des auteurs anglais comme Hiscock, « Sublittoral : include all depths below littoral » (Hiscock et Mitchell 1980, p. 337). Il s'agit en fait de l'ensemble des peuplements non exondables, sans préciser l'appartenance à un étage plus précis (infralittoral ou circalittoral par exemple).

REMERCIEMENTS. Je suis heureuse de remercier ici Mme C. Michel, M. R. Marc pour leur travail en plongée, Mme D. Perennec pour l'assistance en mer, M. H. Le Bris pour le traitement informatique des données. Les dessins ont été réalisés par Mme C. Michel, la frappe par Mme C. Gueguan. Ce travail, supporté par l'UA 711 implantée à l'Université de Bretagne Occidentale de Brest, a été effectué au Laboratoire de Biologie Marine de Concarneau. J'exprime ma sincère gratitude au Directeur de ce laboratoire, M. Y. Le Gal pour son accueil et sa disponibilité. Enfin je remercie vivement M. Glémarec qui, en acceptant de relire et de corriger le manuscrit, n'a cessé de me prodiguer soutien et conseils.

(1) Nous remercions MM. P. Petit Devoize et D. Blin pour leurs observations.

BIBLIOGRAPHIE

- BOUCHET P. & J. TARDY, 1976. Faunistique et biogéographie des Nudibranches des côtes françaises et l'Atlantique et de la Manche. *Annls. Inst. Océanogr. Monaco*, 52(2) : 205-213.
- CABIOCH L., 1968. Contribution à la connaissance des peuplements benthiques de la Manche occidentale. *Cah. Biol. mar.*, 9 (suppl. 5) : 493-720.
- CASTRIC-FEY A., 1974. Les peuplements sessiles du benthos rocheux de l'archipel de Glénan (Sud Bretagne). Ecologie descriptive et expérimentale. Thèse d'Etat, Univ. de Bretagne Occidentale.
- CASTRIC-FEY A., A. GIRARD-DESCATOIRE, F. LAFARGUE & M.T. L'HARDY-HALOS, 1973. Etagement des algues et des invertébrés sessiles dans l'archipel de Glénan. Définition biologique des horizons bathymétriques. *Helgoländer wiss. Meeresunters*, 24 : 490-509.
- CASTRIC-FEY A., A. GIRARD-DESCATOIRE & F. LAFARGUE, 1978. Les peuplements sessiles de l'archipel de Glénan. Répartition de la faune dans les différents horizons. *Vie Milieu*, 28-29 (1 AB) : 51-67.
- DELANOE Y. & J.P. PINOT, 1979. Baie de Concarneau. Synthèse géomorphologique, hydrologique et sédimentologique. Rapport, département d'océanographie de l'IGARUN. Univ. de Nantes, 54 p.
- DESCATOIRE A., 1967. Les peuplements sessiles de l'infralittoral rocheux de l'archipel de Glénan. Spongiaires. Thèse 3ème cycle, Univ. Paris.
- DESCATOIRE A., 1969. Peuplements sessiles de l'Archipel de Glénan. I. Inventaire : Spongiaires. *Vie Milieu*, 20 (1B) : 177-210.
- DYRYNDA P.E.J. & W.F. FARNHAM, 1984. Benthic communities of a rapid system within the fleet Lagoon, Dorset. *Prog. underw. Sci. Rep., Underw. Ass.*, (NS) 10 : 65-82.
- EARLL R., 1977. A methodology for primary survey of the shallow sublittoral zone. *Prog. underwat. Sci. Rep., Underw. Ass.* (NS) 2 : 47-64.
- EARLL R. & D.G. ERWIN, 1983. Sublittoral Ecology. The ecology of the sublittoral benthos. Oxford, Clarendon Press, 277 p.
- ERWIN, D.G., 1983. The community concept. *In* : Sublittoral Ecology. The ecology of the sublittoral benthos : 144-164. Ed. by R. Earll and D.G. Erwin. Oxford, Clarendon Press.
- ERWIN, D.G., D. CONNOR, P. GILLEECE, C. HOWSON & B. PICTON, 1984. The northern Ireland sublittoral survey; Methodology and early results. *Prog. underwat. Sci. Rep., Underw. Ass.* (NS), 10 : 27-37.
- GLEMAREC M., 1969. Les peuplements benthiques du plateau continental Nord-Gascogne. Thèse d'Etat, Fac. des Sci. Paris.
- GLEMAREC M., 1973. The benthic communities of the European north atlantic continental shelf. *Oceanogr. mar. Biol. A. Rev.*, 11 : 263-289.
- HALOS-L'HARDY, M.T., 1972. Recherches en scaphandre autonome sur le peuplement végétal de l'infralittoral rocheux. La Baie de Morlaix (Nord Finistère). *Bull. Soc. scientif. Bretagne*, 47 : 117-192.
- HISCOCK K., 1979. Systematic surveys and monitoring in nearshore sublittoral areas using diving. *In* : Monitoring the marine environment : 55-74. Ed. by D. Nichols, Institute of Biology, Symp. n° 24, London.
- HISCOCK K., 1981. South-west Britain sublittoral survey. Final report, 76p. Nature Conservancy Council, Huntingdon / Oil Pollution Research Unit, Orielton Field centre, Pembroke. NCC CST, Report 327.
- HISCOCK K., 1983. Water movement. *In* : Sublittoral Ecology, The ecology of the sublittoral benthos : 58-96. Ed R. Earll & D.G. Erwin. Oxford, Clarendon Press.
- HISCOCK K., 1985. Aspects of the ecology of rocky sublittoral areas. *In* : The Ecology of rocky coasts : 290-328. Ed. P.G. Moore & R. Seed. Hodder and Stoughton Press.
- HISCOCK K. & R. HOARE, 1975. The ecology of the sublittoral communities at Aberiddy. Quarry, Pembrokeshire. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 55 : 833-864.
- HISCOCK K. & R. MITCHELL, 1980. Description and classification of sublittoral epibenthic ecosystems. *In* : The Shore Environment, 2, Ecosystems : 323-379. (Systematics Ass. Special vol. 176). Ed. J. Price, D.E.G. Irvine & W. Farnham. London, Academic Press.
- HUGUES T.G. & J.J. MOORE, 1984. Distribution of some sublittoral species in north-west Wales. *Prog. underw. Sci. Rep., Underwat. Ass.* (NS), 10 : 83-96.
- KONNECKER G., 1977. Epibenthic assemblages as indicator of environmental conditions. *In* : Biology of benthic organisms : 391-396. Ed. B.F. Keegan, P. O'Ceidigh & P.J.S. Boaden. Oxford, Pergamon Press.
- LAFARGUE F., 1967. Les peuplements sessiles de l'infralittoral rocheux de l'archipel de Glénan : Anthozoaires. Scidies. Thèse 3e cycle, Univ. Paris.
- LAFARGUE F., 1969. Peuplements sessiles de l'archipel de Glénan. I. Inventaire : Anthozoaires. *Vie Milieu*, 20 (2B) : 415-436.
- LAFARGUE F., 1970. Peuplements sessiles de l'archipel de Glénan. I. Inventaire : Scidies. *Vie Milieu*, 21 (3B) : 729-742.
- LEFEVRE J. & F. QUINIQU, 1979. Baie de Concarneau, étude du milieu naturel marin en prévision de la mise en service d'un réseau d'assainissement : le domaine pélagique. Rapport, 29p. Lab. Océanographie biologique, Univ. Bretagne Occidentale.
- PLUSQUELLEC A., 1979. Baie de Concarneau, étude bactériologique. Rapport, 19 p. Labo. Biologie marine, Concarneau.
- PRENANT M., 1927. Notes éthologiques sur la faune sessile des environs de Roscoff. II. Spongiaires, Tuniciers, Anthozoaires. Associations de la faune fixée. *Trav. Stn. biol. Roscoff*, 6 : 5-57.
- WARNER G.F., 1984. Diving and marine Biology. The ecology of the Sublittoral. Cambridge Studies in modern Biology, 3, 210 p. Cambridge, Cambridge University Press.

Reçu le 25 mai 1987; received May 25, 1987

Accepté le 22 octobre 1987; accepted October 22, 1987

LA BIOLOGIE LARVAIRE CHEZ LES INVERTÉBRÉS MARINS : UNE QUESTION D'ACTUALITÉ (Notes de lecture et commentaires)

*Larval biology in marine Invertebrates :
a topical question (reading comments)*

M. BHAUD

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

BIOLOGIE LARVAIRE
INVERTÉBRÉS MARINS
DISSEMINATION
EVOLUTION

RÉSUMÉ. — L'auteur rend compte 1) des travaux sur la biologie larvaire exposés au cours d'un atelier tenu aux Friday Harbors Laboratories en mars 1985 puis publiés dans une livraison du Bulletin of Marine Science (septembre 1986); 2) de travaux plus récents traitant en particulier de la dispersion larvaire. Il apparaît qu'il n'y a pas nécessairement parallélisme entre vie planctonique et dissémination. En outre la dissémination constitue un handicap pour le maintien d'ensembles d'individus géographiquement localisés, en conséquence de nombreuses espèces développent des moyens de lutte contre une telle dispersion.

LARVAL BIOLOGY
MARINE INVERTEBRATES
DISPERSAL
EVOLUTION

ABSTRACT. — This paper is a comment about 1) the Proceedings of the Invertebrate larval biology workshop held at Friday Harbor Laboratories (March 1985) and published in an issue of the Bulletin of Marine Science (September 1986); 2) more recent publications particularly dealing with larval dispersal. There is evidence for a decoupling between planktonic life and dispersal. Besides, in the literature cited, the idea is produced that dispersal is a handicap for maintaining a pool of individuals in a special localized area; accordingly numerous species improve means to prevent such a dispersal.

Après l'atelier sur la biologie des larves d'Invertébrés marins benthiques (I.M.B.) tenu du 26 au 30 mars 1985, aux Friday Harbor Laboratories (University of Washington), le « Bulletin of Marine Science » publie les actes dans son numéro de septembre 1986 (477p). Ces 37 publications représentent une réelle mise au point sur plusieurs thèmes importants. En outre d'autres travaux récemment parus (Bachelet 1987, Bouchet 1987, Butman 1987) ou en cours de parution (Sinclair 1988, Bhaud 1988, Bhaud et Lefèvre 1988) jettent sur la biologie larvaire de nouveaux regards. Un nombre limité de données ponctuelles glanées dans le volume du Bulletin of Marine Science sont d'abord exposées. Ensuite des thèmes plus généraux sont regroupés autour des points suivants : l'irréversibilité de l'évolution, la liaison entre la période larvaire et la présence de nourriture, la dispersion larvaire et les conditions de colonisation.

1) DONNÉES PONCTUELLES

Plusieurs études traitant directement de l'écologie larvaire méritent d'être signalées. Levin (A :224) (1) étudie l'influence de la marée sur la variation de la collecte des larves en zone peu profonde (7m). Durant le jour et sur la suite HM-BM-HM l'échantillonnage des larves de 4 espèces de Polychètes et des végétales de Bivalves met en évidence un schéma bimodal d'abondance correspondant aux HM. Un tel schéma joint aux données physiques acquises antérieurement suggère l'oscillation d'un large stock de larves avec rétention de ces larves à proximité de l'habitat des adultes. Ce mécanisme de transport passif, différent de ce qui est observé chez les

(1) Les références à l'atelier sont indiquées, entre parenthèses, par la lettre A suivie du n° de la première page de l'article, et les ouvrages indépendants par leur auteur et l'année de parution.

Crustacés par Cronin et Forward (A :192) est développé par Butman (1987) en reprenant l'ensemble de la littérature concernant les facteurs de fixation des larves d'I.M.B. sur fond meuble. Les conditions hydrodynamiques sont analysées en détail. La sélection active de l'habitat est certaine à l'échelle spatiale de 1 à 10 cm. En revanche la sélection passive qui ressort de la corrélation entre la nature du sédiment et la fixation des espèces, est connue à une échelle spatiale de la dizaine de m à la dizaine de km. Ces 2 catégories d'observations ne sont pas contradictoires. Une fois déposées passivement sur une large région, les postlarves sélectionnent activement leur habitat à une échelle spatiale plus réduite. Wethey (A :393) apporte une contribution intéressante à cette question. La fixation des cypris de 2 espèces de Balanes peut être prédite à partir des paramètres hydrodynamiques seuls. Les larves sélectionnent des sites de fixation dans des zones de faible tourbillon, en l'absence de tout facteur biologique. L'emploi de Balanes artificielles montre que les zones sélectionnées sont les mêmes que dans le cas des Balanes vivantes. Lorsque les Balanes artificielles sont placées dans un canal avec courant connu et présence de sable, les zones d'accumulation de ce dernier correspondent aux zones de fixation des cypris sur les Balanes artificielles placées en milieu naturel, ce qui suggère une prédominance des processus passifs de fixation.

Highsmith et Emler (A :347) observent la métamorphose retardée chez les Echinodermes Clypeasteroïda. La méthode permet de tester l'hypothèse selon laquelle l'utilisation des réserves énergétiques durant une période de compétence larvaire prolongée devrait réduire la survie des juvéniles et leur vitesse de croissance. Ainsi les juvéniles provenant de larves qui se sont métamorphosées très tôt, dès que leur stade de compétence est atteint, ont une vitesse de croissance plus élevée que les juvéniles provenant de larves métamorphosées longtemps après être entrées dans la période de compétence. Il en est de même lorsque les juvéniles sont nourris : la mortalité est corrélée avec le temps de retard de la métamorphose. D'autres résultats ne vont pas toujours dans ce sens et les conditions de mortalité semblent liées, en dehors de l'énergie disponible, à la prédation.

Pennington *et al* (A :234) testent au laboratoire l'action prédatrice d'une dizaine d'espèces planctivores, sur les larves de *Dendroaster excentricus* : l'action prédatrice sur les embryons et les blastules est nette avec *Pseudocalanus*, *Euphausia* et *Phialidium* parmi les Invertébrés prédateurs. En revanche les deux Poissons s'attaquent principalement aux plutei. Cette approche intéressante nécessite maintenant de connaître les conditions du milieu naturel.

Enfin quelques études intéressantes qui ne seront pas reprises au cours des paragraphes suivants, méritent d'être relevées : vitellogenèse et allocation d'énergie chez les larves de Polychètes par Eckelbar-

ger (A :426); rôle des phéromones sur la fixation grégaire des larves d'I.M.B. analysé par Burke (A :323); conditions de métamorphose des Sipunculien revues par Rice (A :362) et des Balanes revues par Rittschof *et al* (A :376).

2) IRRÉVERSIBILITÉ DE L'ÉVOLUTION

Beaucoup d'auteurs admettent que la perte d'un stade larvaire planctonique est irréversible. Selon Bouchet (1987) chez les Prosobranches, l'irréversibilité de la perte de la planctotrophie ne fait aucun doute. Pour cet auteur la plasticité évolutive du mode de développement pourrait en théorie fonctionner dans les deux directions. Mais tous les exemples qu'il examine lui paraissent peu convaincants. Il reconnaît cependant que le développement direct met en jeu des mécanismes variés dans l'alimentation de l'embryon. Il se produit en effet soit une augmentation des ressources propres de l'oeuf par croissance de la taille (lécithotrophie), soit une augmentation des ressources extérieures comme dans le cas de l'adelphophagie, soit encore un empêchement physique à la dissémination lorsqu'il y a encapsulation. Ces deux dernières possibilités se rejoignent souvent car les cas d'adelphophagie supposent l'encapsulation. Le caractère labile de ces mécanismes est plus ou moins prononcé et dans les deux derniers cas on peut concevoir un retour aisé aux conditions de développement pélagique. Strathman 1978 et (A :620) reconnaît l'ancienneté des formes larvaires planctotrophes et, en cas de perte, une forte probabilité de non retour. « Feeding larval forms originated long ago and have been very conservative. A feeding larval stage is often lost in a lineage but rarely reformed ». En réalité une autre réponse peut être apportée si l'on a soin de distinguer entre structure et fonction. La réversibilité de la fonction, en l'occurrence la vie planctonique, est possible mais par un nouveau processus. Donnons un exemple. Une phase pélagique caractérisait le cycle de vie des ancêtres de la majeure partie des Invertébrés actuels (Jagersten 1972). Ultérieurement certaines familles dont les Terebellidae ont acquis un développement holobenthique. L'évolution ne s'est pas arrêtée à un tel stade si bien qu'actuellement dans cette même famille les espèces *Lanice sp* et *Loimia sp* sont les seules à avoir acquis secondairement une vie larvaire pélagique de longue durée (Bhaud, 1988). L'adaptation à la vie planctonique de ces larves ne consiste nullement en un retour à une série trochophore-métatrochophore mais au développement d'un nouveau stade porteur d'un tube et à morphologie juvénile prononcée. Ainsi les I.M.B. qui retrouvent secondairement une adaptation à la vie planctonique l'acquièrent par des voies bien différentes de celles qui avaient produit l'adaptation primitive. La fonction est certainement réversible mais non la structure.

3) LIAISON ENTRE PÉRIODE DE PRÉSENCE LARVAIRE ET NOURRITURE DISPONIBLE

C'est la question de la concordance ou de la non-concordance entre la présence des larves d'Invertébrés et l'abondance de leur nourriture. Cette idée, longtemps défendue par Cushing à propos des larves de Poissons se trouve maintenant délaissée au profit de nouvelles hypothèses développées par Sinclair, telles que celle du vagabondage : « the member/vagrant hypothesis » (Sinclair 1988). Cette hypothèse insiste sur le fait que l'appartenance d'un individu à une population nécessite d'être à la bonne place à chaque phase du cycle de vie. Lorsque la larve quitte sa population, par vagabondage solitaire, elle n'a aucune chance de rentrer dans le processus de reproduction. Les cycles de vie sont considérés comme des discontinuités à l'intérieur d'aires géographiques précises. Ce sont des mécanismes inscrits dans un espace géographique déterminé et décrits à partir de 2 catégories de composantes : morphologiques et géographiques. La reproduction ne peut se dérouler correctement qu'entre membres d'une même population. Il est donc nécessaire pour les larves de lutter contre les forces de diffusion et d'advection de l'environnement marin. De telles contraintes sont à la source de l'étendue spatiale (pattern) et du nombre d'individus (richness) de la population. Selon cette hypothèse, l'existence de populations délimitées géographiquement est fonction de la localisation de zones de rétention larvaires. Le terme rétention suppose que les larves maintiennent activement une distribution discrète dans une aire géographique bien délimitée. Cette hypothèse est en premier lieu basée sur l'étude des larves de poissons. Qu'en est-il pour les larves d'Invertébrés ? En l'absence de travaux récents sur ce thème, dont on pourrait rendre compte, notre propre réponse attribue l'emplacement de la période larvaire spécifique, chez les Polychètes, à une combinaison de facteurs dont les plus importants sont la variation saisonnière des températures et l'emplacement de l'observation sur l'aire de répartition de l'espèce. Les conditions de nourriture n'interviennent pas (Bhaud 1972). Cameron (A :332) décrit chez les Echinodermes des Caraïbes des modèles saisonniers différents les uns des autres ce qui rend bien difficile en conséquence d'imaginer que ces modèles soient liés à des exigences larvaires particulières telles que la nutrition ou la défense.

4) DISPERSION LARVAIRE

Pour ce qui est de la dispersion qui représente un phénomène néfaste dans l'hypothèse de Sinclair, on peut faire les observations suivantes chez les Invertébrés. Les larves du plancton ont quatre qualités : elles sont représentées en grand nombre, elles sont

de petite taille, leur contenu énergétique est limité, elles se dispersent. Ces propriétés ne sont pas indépendantes. Ainsi la limitation des réserves est liée à une taille réduite des larves et à un développement dans le plancton avec exotrophie. La transformation morphologique de l'oeuf représente une phase nécessaire avant que la larve soit capable d'exploiter le sédiment pour s'y abriter ou s'en nourrir. Cette transformation demande un minimum de temps et ne peut se dérouler que dans le plancton qui est selon Strathman (A :616) « generally safer than the epibenthos for unprotected small animals and offers more food and oxygen than the interstitial benthos ». La dispersion existe seulement parce qu'une phase de développement s'effectue dans un milieu fluide. En d'autres termes la dispersion est le sous-produit d'une situation de vie dans l'écosystème planctonique. Sa nécessité est secondaire, d'autant plus secondaire que beaucoup d'I.M.B. développent des moyens de lutte contre cette dispersion ce qui a pour effet de découpler vie planctonique et dispersion géographique (Bhaud et Lefèvre, 1988). Cette lutte contre la dispersion utilise des processus physiques propres aux masses d'eau (ondes internes, rythmes des marées et des courants, fronts côtiers, gradient halin, stratification verticale) en combinaison avec un comportement spécifique (nage active avec composante ascensionnelle, chute passive, migrations nycthémerales, phototaxie, emplacement de la ponte dans le cycle de la marée). Ces moyens ont pour conséquence de réduire la portée de la dissémination. Ainsi Knowlton et Keller (A :213) mettent en évidence un recrutement très localisé d'une Crevette *Alpheidae*, malgré la forte capacité de nage des larves. D'un autre côté, Jackson (A :588) fournit la distribution des récifs de coraux de la province caribéenne. Deux catégories sont établies : espèces incubant ou dispersant leurs larves. Leur présence est contrôlée aux Bermudes et sur le littoral ouest africain, donc à deux distances de la source. Dans la première localisation 6 sur 9 espèces incubantes sont présentes et 4 sur 6 espèces dispersant leurs larves; c'est donc la même proportion des 2 catégories. Dans la seconde localité, la plus éloignée du stock de base, 3 sur 9 espèces incubantes s'y retrouvent mais seulement 1/6 espèces dispersant leurs larves. L'auteur conclut que ces chiffres « are strongly against the often-stated notion that larval dispersal is the primary mode of long-distance colonization by corals ».

C'est dans un tel contexte que Scheltema (A :241) montre une nouvelle fois que les larves d'I.M.B. (particulièrement les Gastéropodes) ont une dispersion de grande amplitude qui leur permet de traverser l'Océan Atlantique ou de relier les îles du Pacifique Central. La dispersion souvent considérée comme la conséquence fondamentale du développement planctotrophe conduit à la prédiction d'un plus grand mélange génique, une échelle géographique plus large, une vie géologique plus longue. A

l'opposé les espèces non planctotrophes, à cause de leur structure de population en unités isolées, apparaissent et disparaissent plus rapidement et occupent des aires géographiques plus limitées. Ces idées restent encore du domaine de l'hypothèse et plusieurs critiques sont développées par Hedgecock (A : 550). Pour ce qui est des fossiles (utilisés pour la vérification des durées de vie des espèces) leur détermination repose sur les restes de la coquille. Or les études biochimiques révèlent l'existence fréquente d'espèces jumelles. De même chez certains Gastéropodes on a mis en évidence un dimorphisme de la coquille sous contrôle génétique simple, susceptible de varier en fonction de l'environnement; un tel dimorphisme observé pour une époque révolue, peut entraîner la prise en compte de deux espèces. De même Bouchet (1987) critique vivement Hansen (1980) qui pensait avoir démontré que les espèces à larves planctoniques avaient une vaste répartition, une grande longévité stratigraphique et un taux de spéciation réduit : selon Bouchet (1987 p 157) « Hansen utilise des listes taxonomiques qui traitent comme valides des espèces de *Volutes* éocènes dont l'aire de distribution serait de l'ordre de 100 km de long; je ne connais pas d'espèces modernes vivant le long d'un continent dont l'aire de distribution soit aussi restreinte, et je suspecte les « espèces » en question de n'être rien d'autre que des formes typologiques locales d'une espèce à plus large répartition ». Même si l'identification des fossiles était correcte, le principe d'une dichotomie du développement entraînant une structure génétique différente des populations adultes resterait encore sans l'aval des travaux néontologiques. La sélection diversifiante agit indépendamment de l'intensité du flux génique. Hedgecock (A :550) pose nettement la question « Is gene flow from pelagic larval dispersal important in the adaptation and evolution of marine invertebrates ? » Sa réponse semble négative : « Differentiation of local, conspecific population, despite larval dispersal, appears to be the rule rather than the exception for such organisms... Long-term, evolutionary consequences are more difficult to evaluate. The hypothesis that distributions of planktotrophic versus lecithotrophic fossil molluscs differ because of high gene flow in the former and low gene flow in the latter is not supported by neontological population genetic evidence ». Quant à Burton (A :533) il conclue au terme d'une étude sur les conséquences d'un flux génique restreint : « Surveys of allozyme variation have made invaluable contributions to our understanding of gene flow among marine invertebrate populations ».

5) CONDITIONS DE COLONISATION

Au cours de l'extension de l'espèce, une faible contribution est accordée aux conditions écologi-

ques au profit des conditions de transport. Dans un tel cadre simplificateur, l'absence d'une espèce apparaît nécessairement liée à sa capacité de dispersion limitée (alors que cette dispersion peut être efficace mais l'implantation empêchée par les conditions de fixation ou de recrutement ou de concurrence) et sa présence est donnée comme la preuve que le transport est actuellement effectif (alors (qu'il peut remonter à un passé plus ou moins lointain). Dans une telle situation (présence commune d'une espèce en deux points géographiques éloignés) il est rarement prouvé que le transport soit réellement actuel. Sinclair (1988) développe même l'idée d'une autonomie relative des différentes populations localisées géographiquement d'une espèce unique. Les larves récoltées en plein océan représenteraient les vagabonds de Sinclair sans aucun avenir même si la vie benthique est atteinte. La continuité hydrologique n'entraîne pas nécessairement la continuité d'une espèce même à larves téléplaniques. Les conditions climatiques, hydrologiques doivent être prises en compte. Les conséquences de la dispersion constituent certes une possibilité intéressante mais il est néanmoins nécessaire de faire ensuite une étude plus précise sur les conditions d'établissement. Ainsi P.Bouchet (1987 p 157) a soin de prendre en compte les deux catégories de facteurs pour expliquer que seul un faible pourcentage des espèces à développement planctotrophe vivant dans l'Atlantique Nord, colonise effectivement la Mer de Norvège. « Sur 100 immigrants potentiellement capables de franchir le seuil de Wiwille Thomsom à l'état de larves, quelques-unes seulement forment des populations (ou des pseudopopulations) en Mer de Norvège. Qu'arrive-t-il aux autres ? » L'auteur émet l'hypothèse que les larves planctotrophes de tous les migrants potentiels franchissent effectivement le seuil par la dérive Nord-Atlantique mais que seuls les moins sténothermes sont effectivement capables de se métamorphoser dans l'eau de fond plus froide de la Mer de Norvège. Même lorsque les deux facteurs (conditions de dispersion, conditions d'établissement) sont pris en compte (comme dans l'exemple précédent) comment faire pour s'assurer de leur rôle respectif ? Un moyen existe : rechercher à partir de prélèvements planctoniques la présence de larves non concrétisée par l'installation correspondante des adultes. Ce n'est pas un projet théorique; des exemples d'une telle situation existent déjà et une situation supplémentaire est décrite au large d'Arcachon où les larves de *Mesochaetopterus minutus* sont récoltées en grande abondance alors que les adultes ne sont pas signalés dans les listes faunistiques locales (Bhaud en préparation). Une démonstration généralement convainquante des capacités et limites de colonisation est fournie par les archipels. Ainsi sur un ensemble d'îles (ici les Canaries) plus ou moins éloignées d'une zone source (le continent), certaines espèces sans aucune capacité de dispersion larvaire sont absentes (Bouchet 1987 p 119). En

revanche une introduction par l'homme s'avère positive ce qui, apparemment, prouve que l'absence naturelle est liée aux conditions de transport. Cette démonstration semble insuffisante si la nouvelle implantation reste localisée, non envahissante. De ce point de vue la signalisation d'une population isolée établie « au voisinage » du port de Las Palmas, Iles Canaries, est sans doute plus le reflet de sa faible capacité de colonisation que le résultat des conditions de transport. En outre il paraît troublant que d'autres espèces ayant le même type de développement mais des larves plus petites, soient présentes dans tout l'archipel (à moins d'être certain de l'équivalence entre plus petite taille et plus forte flottabilité). Enfin, il semble nécessaire de prendre en compte les paramètres courantologiques dans une région bien typée à cet égard.

6) CONCLUSION

La lecture de ces différents travaux montre que les études de biologie larvaire ne sont pas encore structurées autour d'une théorie unificatrice. Il apparaît cependant une évolution certaine des idées autour des points suivants : la dispersion des larves est loin d'être uniquement passive; la mortalité larvaire durant la phase planctonique a été probablement surévaluée; on s'en rend compte en étudiant la phase qui suit de près la fixation (Bachelet 1987); les classifications relatives aux types de développement (Thorson 1950) sont pratiques mais correspondent mal à la réalité : il existe de nombreux stades intermédiaires, d'où l'idée d'une continuité des stratégies reproductives; la distribution latitudinale des types larvaires apparaît plus complexe que le schéma d'origine : tandis que la fréquence du développement direct augmente vers les pôles, la planctotrophie ne diminue pas nécessairement dans la même direction, cf Pearse et Bosch (A :477). Selon Hines (A :518) les points suivants sont à retenir comme thèmes d'investigation future : le mode de développement des I.M.B. doit être analysé en termes de continuité plutôt qu'en fonction de catégories discontinues et limitées; une plus grande attention doit être portée à la flexibilité des cycles de vie. La rareté des tests d'héritabilité des caractères d'un cycle de vie doit être précisée à partir d'expériences de croisements contrôlés. L'aspect énergétique du développement appelle de nouvelles études portant sur l'effort de reproduction, le contenu calorique des oeufs, les conséquences de la métamorphose retardée. Le peu de convergence des résultats indique que la compréhension des stratégies d'histoire de vie est dans une période de transition et manque d'une claire perspective (A :Hines 506). L'absence de suggestions méthodologiques est manifeste tant du point de vue approche

que du point de vue interprétation. D'une part rares sont les publications qui s'appuient sur la comparaison des stratégies de reproduction de plusieurs espèces sympatriques; nous en avons compté deux : Cameron (A :332) et Menge (A :467) dans la liste des travaux américains analysés. D'autre part les interprétations restent fortement classiques; malgré la mise à jour des vieilles idées thorsoniennes et la diminution d'impact de la sélection K-r, l'étude de la vie larvaire planctonique se focalise toujours fortement sur la dispersion autant pour les époques révolues : Valentine (A :607) que pour l'actuel : Scheltema (A :290). Il semble même qu'à cette propriété des larves planctoniques soit liée une forte valeur adaptative alors que quelques travaux préliminaires (Sinclair 1988) ne lui accordent qu'une importance limitée.

BIBLIOGRAPHIE

- BACHELET, G. 1987. Processus de recrutement et rôle des stades juvéniles d'Invertébrés dans le fonctionnement des systèmes benthiques de substrat meuble en milieu intertidal estuarien. Thèse de Doctorat es Sciences Naturelles, soutenue le 25/9/1987; Université de Bordeaux I, Bordeaux.
- BHAUD, M. 1972. Données sur le déterminisme écologique de la reproduction des Annélides Polychètes. *Mar. Biol.*, 17 (2) : 115-136.
- BHAUD, M. 1988. The two planktonic larval period of *Lanice conchilega* (Pallas, 1766) : a peculiar example of the irreversibility of Evolution. *Ophelia* (sous presse).
- BHAUD, M. et M. LEFEVRE, 1988. Intégration des processus physiques et biologiques dans la dissémination et le recrutement des larves d'Invertébrés. Rapport Contrat Programme national sur le Déterminisme du Recrutement, Laboratoire Arago, Diff Res. 37pp.
- BOUCHET, P. 1987. La protoconque des Gastéropodes : aspects biologiques, taxonomiques et évolutifs. Thèse de Doctorat es Sciences Naturelles soutenue le 28/4/1987. Université P. et M. Curie, Paris. 181p.
- BUTMAN, C.A. 1987. Larval settlement of soft-sediment invertebrates : the spatial scales of pattern explained by active habitat selection and the emerging role of hydrodynamical processes. *Oceanogr. mar. Biol. Ann. Rev.*, 25 : 113-165
- CAMERON, R.A. co- Editor, 1986. Larval Invertebrate Workshop. *Bulletin of Marine Science*, 39 (2) : 145-622.
- HANSEN, T. 1980. Influence of larval dispersal and geographic distribution on species longevity in neogastropoda. *Paleobiology*, 6 : 193-207
- JAGERSTEN, G. 1972. Evolution of the metazoan life cycle. Academic Press, New York 282 pp.
- SINCLAIR, M. 1988. Marine Populations : an essay on population regulation and speciation in the oceans. (sous presse)
- STRATHMAN, R.R. 1978. The evolution and loss of feeding larval stages of marines invertebrates. *Evolution* 32 : 894-906.
- THORSON, G. 1950. Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. *Biol. Rev.*, 25 : 1-45.

DYNAMIQUE DES PEUPELEMENTS MEIOBENTHIQUES SUBLITTORAUX I. LES FACTEURS DU MILIEU

*Dynamics of sublittoral meiobenthic communities. I.
Environmental factors*

F. de BOVEE

Laboratoire Arago, UA 117,
Université P. et M. Curie,
66650 Banyuls-sur-Mer, France

MEIOBENTHOS
CYCLE SAISONNIER
SEDIMENT
MATIERE ORGANIQUE
ANALYSE MULTIVARIEE

RÉSUMÉ. — Préalablement à l'étude des relations entre la dynamique des organismes méiobenthiques et des facteurs du milieu, nous tentons de dégager l'évolution des principales caractéristiques de l'environnement au cours d'un cycle annuel. Nous déterminons 4 grands ensembles d'échantillons qui correspondent à des structures types. La matière organique y tient un rôle prépondérant, renforcé par la température. Pendant la saison chaude, le sédiment est caractérisé par de fortes teneurs en matière organique (carbone, azote). A l'automne, le sédiment peut encore contenir des quantités notables de carbone, mais il est appauvri en azote. Pendant la saison froide, l'azote et les pélites sont plus abondants. Toutefois, certaines périodes présentent des valeurs inhabituellement fortes en carbone organique ou de la fraction vaseuse. Les origines de la matière organique sont multiples et difficiles à cerner. Les fortes teneurs de l'été peuvent être reliées à un accroissement de la biomasse phytoplanctonique sous la thermocline. De plus, les productions phototrophes et chemotrophe à l'interface sédimentaire sont fortes. Aux autres saisons, il est possible d'envisager l'impact des floraisons printanières et automnales phytoplanctoniques. Enfin, et notamment en hiver, les autres poussées de la matière organique et de modestes fluctuations de la granulométrie pourraient se comprendre en relation avec la dynamique des apports sestoniques.

MEIOBENTHOS
SEASONAL CYCLE
SEDIMENT
ORGANIC MATTER
MULTIVARIATE ANALYSIS

ABSTRACT. — As a preliminary to the study of the dynamics of meiobenthic organisms (nematodes, copepods...) and of environmental factors (temperature, organic matter...) and their relationships, the annual variations and the most important features of the biotope are described. The station is located at 32.5 m depth on a muddy sediment in the bay of Banyuls-sur-Mer (Mediterranean sea). The parameters were sampled by scuba diving weekly or bimonthly from June to June. Both, Principal Component analysis and Cluster analysis are used to study the time series data. On account of the great importance of the organic matter (carbon, nitrogen) and of the temperature, 4 groups of samples can be identified. During the warm time the sediment is characterized by a high content of organic matter (C,N). In autumn, high values of organic carbon and a lower concentration of organic nitrogen are observed. During the cold time the organic nitrogen and silt values are higher. However, in few occasions some unexpected high quantities of organic carbon and silt can be found. The organic matter can originate in several ways which are quite difficult to identify. The high values of summer time can be correlated to an increase of the biomass of phytoplankton under the thermocline. At this time of the year, the chemotrophic and phototrophic production are also important to the benthic boundary level. In the same way, the planctonic blooms observed in spring and autumn could be of some importance at the level of the sediment. During the winter time some increases of the organic matter and some slight variations of the grain size can be explained by the dynamics of sestonic deposits.

INTRODUCTION

L'importance de la méiofaune au sein des chaînes trophiques benthiques ne fait plus de doute (McIntyre, 1969; Gerlach, 1978). De nombreux travaux sont consacrés à l'étude quantitative des groupes zoologiques du méiobenthos. Toutefois, et vraisemblablement en raison de difficultés d'échantillonnages plus importantes, les problèmes soulevés par l'étude des cycles biologiques du méiobenthos dans la zone sublittorale sont encore peu abordés (Heip et coll., 1982, 1985; Soyer, 1985). Notre hypothèse de travail est donc d'étudier la dynamique de ces organismes au cours d'un cycle annuel et en relation avec les paramètres du milieu, notamment la matière organique et les variables granulométriques et physico-chimiques.

Dans le présent travail, la description de l'environnement n'a pour but que d'aider à la compréhension de la distribution quantitative des principaux groupes de la méiofaune. Cette approche globale sera affinée par une étude détaillée de l'évolution du peuplement et des populations du groupe dominant : les Nématodes. Aussi, ne présenterons-nous ici que les résultats de la couche superficielle du sédiment où se trouve rassemblée la majeure partie de la faune. En effet, les 3 premiers centimètres regroupent 84 % de la nématofaune et la quasi totalité des autres groupes zoologiques du méiobenthos (de Bovée et Soyer, 1974).

II. MATERIEL ET METHODES

2.1. Zone d'étude

Dans la baie de Banyuls, les vases terrigènes côtières sont localisées au sud du Cap Béar. Elles composent, entre 25 et 50 m, la majeure partie des fonds (Got et coll, 1968). La granulométrie du sédiment est fine (plus de 70 % des particules mesurent moins de 40 μm). Une thanatocénose de Turritelles s'observe à partir de 5 à 7 cm d'enfoncement. Ces vases seraient un prodelta fossile d'âge flandrien (Monaco, 1971). Elles s'intègrent dans les caractéristiques générales du prisme épicontinental de Méditerranée décrites par Aloisi et coll. (1977). L'influence générale est celle du courant du Rhône. Les conditions locales sont déterminées par les crues des petits fleuves côtiers dont la charge en particules est alors forte (Gadel, 1974) et par les coups de mer qui remanient les substrats meubles littoraux (Monaco, 1971).

La station de référence est située par 32,5 m de fond. Au plan biologique (Guille et Soyer, 1968) elle est caractéristique du faciès à *Scolopos armiger* pour la macrofaune (Guille, 1970) et de la sous commu-

nauté à *Robertsonia knoxi* pour la méiofaune (Soyer, 1970).

La vase est de couleur grise, plus claire et plus fluide dans les 3 à 4 premiers centimètres. La teneur en eau y est voisine de 50 %. Quelle que soit la saison, le biotope ne présente pas de couches très sombres susceptibles d'indiquer un substrat réduit ou des conditions anoxiques.

2.2. Technique de prélèvements

La visibilité souvent médiocre nous conduit à construire une station fixe de référence. Elle est localisée en surface par une bouée et au niveau du fond par une balise ultrasonore dont le signal est capté, en route, par le sondeur du navire, ou, en plongée, par un récepteur directionnel. Ce mouillage est complété par un bâti susceptible d'être équipé d'un courantomètre ou d'une ligne de pièges à particules (de Bovée et Delille, 1980).

En fonction des aléas météorologiques, les prélèvements sont effectués, selon une périodicité hebdomadaire à bimensuelle, en plongée, par carottage manuel. Cette technique est certainement la plus appropriée (McIntyre, 1971; Elmgren, 1973). Toutefois, quel que soit le soin que l'on prenne à réaliser l'échantillon, un tassement du sédiment (Hongve et Erlandsen, 1979) d'environ 1 cm est toujours observé.

Chaque échantillon comprend :

- 2 carottes prélevées pour le dosage de la matière organique,
- 3 autres dévolues aux mesures granulométriques,
- 3 autres destinées aux études faunistiques et quantitatives de la méiofaune.

2.3. Paramètres physicochimiques

2.3.1. Température. Elle est mesurée au seau en surface et à l'aide d'un thermomètre à renversement au fond. La valeur de l'écart thermique est la différence entre ces 2 données.

2.3.2. Salinité. Un flacon est plusieurs fois rempli au niveau du fond. La mesure est effectuée par conductimétrie à l'aide d'un salinomètre

2.3.3. Granulométrie. Les mesures sont faites sur une couche superficielle d'environ 3 cm. L'échantillon dont le poids sec est compris entre 70 et 100 g est défloculé selon une méthode chimique (ajout d'une solution de pyrophosphate de sodium à 10 %) et mécanique (agitation pendant 24 heures). Le tamisage est effectué sous l'eau sur une colonne de tamis (norme AFNOR NF-X-11-1501) dont le vide de maille est compris entre 40 et 200 μm . L'importance des particules dont la taille est inférieure à 40

μm est obtenue par différence entre le poids total initial et les poids cumulés récupérés.

2.4. Matière organique

Les dosages sont réalisés sur une couche superficielle d'environ 3 cm.

2.4.1. Carbone organique. La méthode employée est celle de Walkley et Black (1934) revue par Morgans (1956). En l'absence d'une technologie LECO, sans doute plus appropriée (Cahet et Gadel, 1976; Weliky et coll., 1983) elle a l'avantage de la simplicité et de la fiabilité (Holme et McIntyre, 1971). Toutefois, l'attaque oxydative rend en fait compte du pouvoir réducteur de la vase et englobe d'autres composés que la matière organique. Il est donc vraisemblable que les données obtenues sont légèrement en excès (Cahet, 1974).

2.4.2. Azote organique. Les teneurs en azote organique sont obtenues par différence entre l'azote total « Kjeldall » et l'azote minéral, selon Delille (1977).

2.5. Traitement des données

Nous utilisons des méthodes d'ordination et de classification (Goodall, 1954). Ainsi, l'étude du biotope est conduite à l'aide d'une Analyse en Composantes Principales complétée par une Analyse Hiérarchique. Cassie (1972), Benzecri et coll. (1973), Bouroche et Saporta (1978) et Laurec (1979) décrivent les méthodes les plus usitées. L'hétérogénéité des variables nous conduit à utiliser l'A.C.P. (sur une matrice de données normées) telle quelle est définie par Lebart et coll. (1977) et par Caillez et Pages (1976). L'Analyse Hiérarchique conjointe est faite sur la même matrice des données. Elle est ensuite centrée réduite afin de conserver une métrique identique à celle de l'A.C.P.. La distance euclidienne mesure les distances entre individus. Le critère d'agrégation est la distance de l'inertie.

Le système informatique implanté au Laboratoire Arago est composé de terminaux légers (micro-ordinateurs Victor PC et AT) reliés via Transpac au Centre National Universitaire Sud de Calcul (C.N.U.S.C.). La préparation des matrices de données et les statistiques élémentaires sont effectués localement. Les programmes d'analyses de données sont ceux de l'ADDAD et implantés par le CNUSC.

RESULTATS

3.1. Description des paramètres (tabl. I)

3.1.1. Température (Fig. 1A-B). Les températures de surface sont comprises entre 24,1° le 16 août et

Tabl. I. — Teneurs en carbone organique (Carb.), azote organique (Azot.) et rapport C/N (C/N) dans la couche superficielle du sédiment. Température en surface et au fond, écart thermique (DT°) entre la surface et le fond. Salinité au fond (Salin). Fraction granulométrique inférieure à 40 μm (Vase) et comprise entre 40 et 200 μm (Sable). L'astérisque indique une étude simultanée de la méiofaune.

Temporal characterisation of stations. Organic carbon (Carb.), organic nitrogen (Azot.), C/N ratio (C/N), and the granulometric fractions lower than 40 μm (mud) and from 40 to 200 μm (sand) are an integration of the superficial layer (3 cm) of the sediment. The physical parameters have been measured near the surface for the temperature (T.S) and near the bottom for the temperature (T.F) and the salinity (S ‰). The highest differences (DT°) between the surface and bottom temperature indicate stratified waters. The asterisks indicate a simultaneous study of the meiofauna.

| Date | MAT. ORG. | | TEMPERATURE | | | GRANULO. | | MEIOF | | |
|--------|-----------|-------|-------------|-------|-------|----------|-------|-------|-------|---|
| | Carb. | Azot. | Surf. | Fond | DT* | Salin. | Vase | | Sable | |
| 26.06 | 0.70 | 0.72 | 9.72 | 17.80 | 13.40 | 4.40 | 38.06 | 66.10 | 32.20 | * |
| 07.07 | 0.66 | 0.90 | 7.38 | 19.70 | 13.40 | 6.30 | 38.04 | | | * |
| 19.07 | 0.77 | 0.83 | 9.28 | 22.50 | 14.50 | 8.00 | 37.89 | | | * |
| 26.07 | 0.91 | 0.83 | 10.96 | 20.00 | 14.90 | 5.10 | 37.95 | 72.10 | 27.00 | * |
| 03.08 | 0.99 | 0.82 | 10.21 | 23.20 | 14.50 | 8.70 | 37.98 | 70.80 | 27.50 | * |
| 09.08 | 1.12 | 0.81 | 13.83 | 22.80 | 15.90 | 6.90 | 37.84 | 68.80 | 29.80 | * |
| 16.08 | 1.11 | 0.81 | 13.70 | 24.10 | 16.70 | 7.40 | 38.01 | 67.10 | 31.20 | * |
| 23.08 | 0.96 | 0.80 | 12.00 | 23.20 | 16.90 | 6.30 | 38.03 | 68.90 | 29.60 | * |
| 02.09 | 0.77 | 0.86 | 8.95 | 22.00 | 17.10 | 4.90 | 37.75 | | | * |
| 06.09 | 0.73 | 0.88 | 8.30 | 21.10 | 17.40 | 3.70 | 37.85 | | | * |
| 13.09 | 0.56 | 0.79 | 7.09 | 21.80 | 19.10 | 2.70 | 37.81 | 66.80 | 32.10 | * |
| 30.09 | 0.71 | | 20.50 | 19.10 | | 1.40 | 37.80 | | | * |
| 08.10 | 0.88 | 0.73 | 12.05 | 20.00 | 19.60 | 0.40 | 38.02 | 67.10 | 30.70 | * |
| 19.10 | 1.00 | 0.72 | 13.89 | 19.10 | 19.10 | 0.00 | 38.01 | 69.20 | 29.50 | * |
| 26.10 | 0.64 | 0.75 | 8.53 | 19.00 | 18.90 | 0.10 | 38.17 | | | * |
| 03.11 | 0.77 | 0.66 | 11.67 | 18.40 | 18.40 | 0.00 | 38.00 | 68.60 | 29.80 | * |
| 08.11 | 0.74 | 0.80 | 9.25 | 17.80 | 17.80 | 0.00 | 37.95 | 63.40 | 29.30 | * |
| 15.11 | 0.87 | 0.75 | 11.60 | 16.20 | 15.90 | 0.30 | 38.18 | 68.30 | 30.90 | * |
| 30.11 | 0.80 | 0.75 | 10.67 | 15.90 | 15.80 | 0.10 | 38.33 | 67.10 | 31.50 | * |
| 08.12 | 0.85 | | 12.60 | 13.30 | -0.70 | 37.98 | | | | * |
| 13.12 | 0.85 | 0.77 | 11.04 | 12.10 | 12.40 | -0.30 | 38.01 | 65.90 | 33.20 | * |
| 20.12 | 0.88 | 0.84 | 10.48 | 13.70 | 12.80 | 0.90 | 37.65 | 72.60 | 27.10 | * |
| 04.01 | 0.72 | 0.89 | 8.09 | 12.80 | 13.20 | -0.40 | 37.97 | 70.10 | 29.30 | * |
| 10.01 | 0.96 | 0.89 | 10.79 | 12.20 | 12.50 | -0.30 | 37.85 | 71.40 | 27.60 | * |
| 20.01 | 0.62 | 0.85 | 7.29 | 12.10 | 13.00 | -0.90 | 37.50 | 70.90 | 27.40 | * |
| 31.01 | 0.62 | 0.93 | 6.67 | 11.40 | 11.90 | -0.10 | 37.50 | 63.60 | 28.60 | * |
| 15.02 | 0.81 | 0.86 | 9.42 | 11.20 | 11.80 | -0.60 | 37.66 | 70.10 | 28.70 | * |
| 28.02 | 0.52 | 0.87 | 5.98 | 11.50 | 12.20 | -0.70 | 37.85 | 70.40 | 28.40 | * |
| 07.03 | 0.54 | 0.85 | 6.35 | 11.80 | 12.10 | -0.30 | 37.48 | | | * |
| 14.03 | 0.61 | 0.86 | 7.10 | 11.70 | 11.80 | -0.10 | 37.47 | 71.30 | 27.90 | * |
| 24.03 | 0.52 | | 12.80 | 12.20 | 0.60 | 37.72 | | | | * |
| 26.04 | 0.84 | 0.88 | 9.55 | 12.80 | 12.40 | 0.40 | 37.47 | 71.60 | 27.70 | * |
| 08.05 | 0.82 | | 14.30 | 12.90 | 1.40 | 37.65 | | | | * |
| 16.05 | 0.80 | 0.87 | 9.20 | 14.10 | 13.80 | 0.30 | 37.47 | 74.30 | 22.90 | * |
| 25.05 | 0.51 | 0.84 | 6.07 | 15.20 | 14.60 | 0.60 | 37.65 | 75.20 | 22.70 | * |
| 31.05 | 0.67 | 0.94 | 7.13 | 15.90 | 14.90 | 1.00 | 37.85 | | | * |
| 08.06 | 0.79 | 0.86 | 9.19 | 16.10 | 14.60 | 1.50 | 37.77 | 71.30 | 27.80 | * |
| 12.06 | 0.67 | 0.78 | 8.59 | 16.40 | 14.20 | 2.20 | 37.71 | | | * |
| 19.06 | 0.58 | 0.68 | 8.53 | 17.40 | 14.20 | 3.20 | 37.90 | 67.90 | 31.00 | * |
| Nb. | 39 | 35 | 35 | 39 | 39 | 39 | 39 | 27 | 27 | |
| Moy. | 0.76 | 0.81 | 9.444 | 16.69 | 14.78 | 1.907 | 37.84 | 69.73 | 28.94 | |
| Min. | 0.51 | 0.66 | 5.98 | 11.2 | 11.5 | -0.9 | 37.47 | 65.9 | 22.7 | |
| Max. | 1.12 | 0.94 | 13.89 | 24.1 | 19.6 | 8.7 | 38.33 | 75.2 | 33.2 | |
| Ec. t. | 0.15 | 0.06 | 2.150 | 4.044 | 2.422 | 2.758 | 0.213 | 2.316 | 2.413 | |

11,2° le 15 février. Au niveau du fond le maximum thermique est atteint plus tardivement (19,6° le 8 octobre). Les températures les plus faibles s'observent fin janvier (11,5°).

Les valeurs obtenues, comparées aux données en notre possession, seraient plus élevées que la normale pendant la phase estivale inférieure à la moyenne pendant l'hiver (Razouls, 1974). Le cycle thermique, en surface et au fond, est classique pour la région (Jacques et coll., 1969; Panouse et coll., 1975; de Bovée et Labat, 1980). En janvier-février, époque du minimum thermique, la température des eaux de surface peut-être inférieure à celle du fond.

Le réchauffement, plus sensible en surface qu'au fond, est observé à partir du mois de mai. Une thermocline estivale s'établit progressivement. A cette époque, l'écart thermique entre le fond et la surface est de 6° mais peut atteindre ou dépasser 8°. A partir du 15 septembre, il y a homogénéisation et les eaux du fond atteignent leur maximum thermique début octobre. Pendant les trois mois suivant l'eau se refroidit régulièrement.

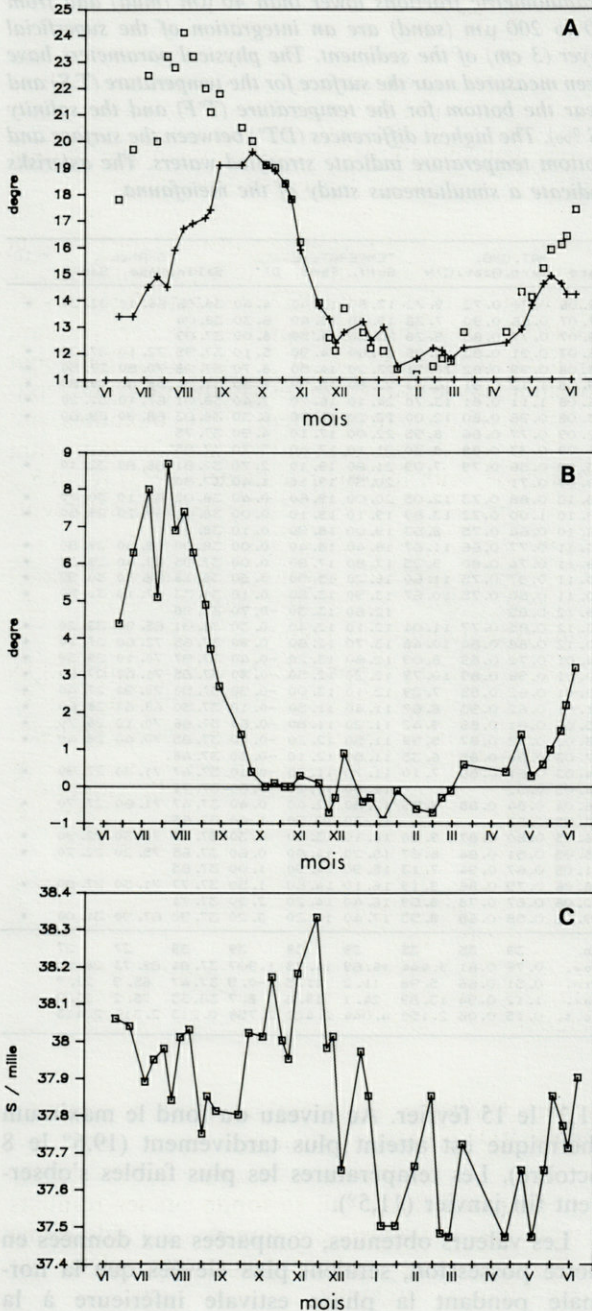


Fig. 1. — Cycle annuel des variables hydrologiques : température en surface (carrés) et au fond (croix) (1A), écart thermique (1B), salinité au fond (1C).
Annual cycle of hydrological parameters : surface and bottom temperature (1A), difference between surface and bottom temperature (1B), salinity (1C).

3.1.2. Salinité (Fig. 1C). La salinité au niveau du fond est comprise entre 38,33 et 37,47 ‰. De la fin janvier au mois de mai, les salinités sont basses ou inférieures à 37,7 ‰. Des valeurs voisines ou supérieures à 38 ‰ s'observent de juillet à août et au cours des mois d'octobre et novembre.

Le cycle halin est classique pour la région (Jacques et coll., 1969). Ces auteurs mettent en relation les faibles salinités avec les apports des fleuves côtiers (février, mars) et l'extension de l'aire de dilution des eaux du Rhône (mai). Les salinités supérieures à 38 ‰ représentent celles du courant méditerranéen superficiel de l'été, ou celles des eaux du large pendant les mois de décembre et janvier.

3.1.3. Granulométrie (fig. 2A-B). Le taux de la fraction pélitique varie de 75,2 à 66,1 %. A partir de la fin janvier, un envasement plus prononcé est observé avec des valeurs supérieures à 70 % puis qui avoisinent 75 % au mois de juin. Du mois d'août à la mi-décembre cette tendance s'inverse et la fraction fine compose moins de 70 % du sédiment. La fraction sableuse (de 40 à 200 µm) constitue en moyenne 28,7 % du substrat. La fraction grossière (supérieure

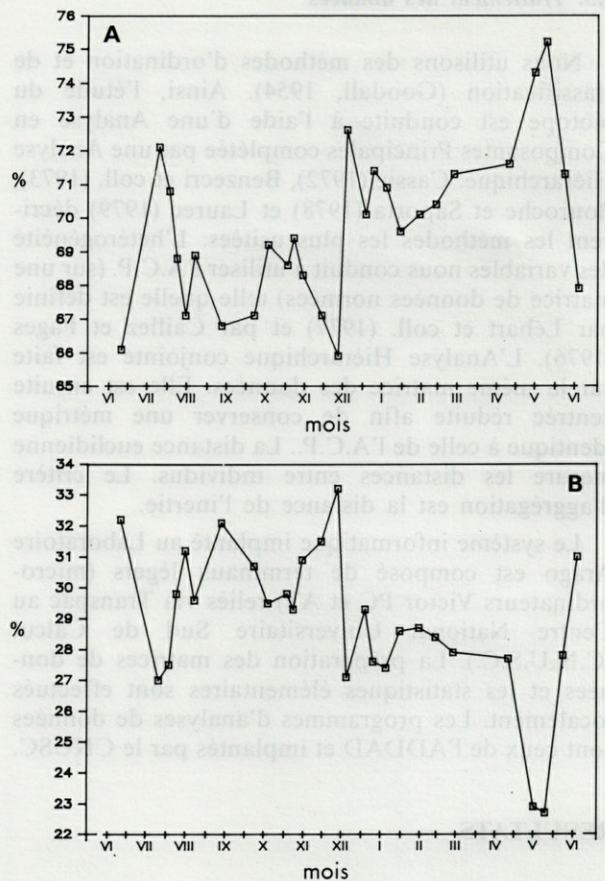


Fig. 2. — Cycle annuel des variables granulométriques : fraction vaseuse (2A), fraction sableuse (2B).
Annual cycle of granulometric parameters (percents) : mud (2A); sand (2B).

à 200 μm) est toujours très peu abondante dans la couche superficielle (1,3 %).

3.1.4. Matière organique (Fig. 4A,B,C). Les teneurs en carbone organique varient entre 1,12 et 0,51 %. Au cours du cycle annuel, il est possible de relever 4 accidents principaux, en général limités

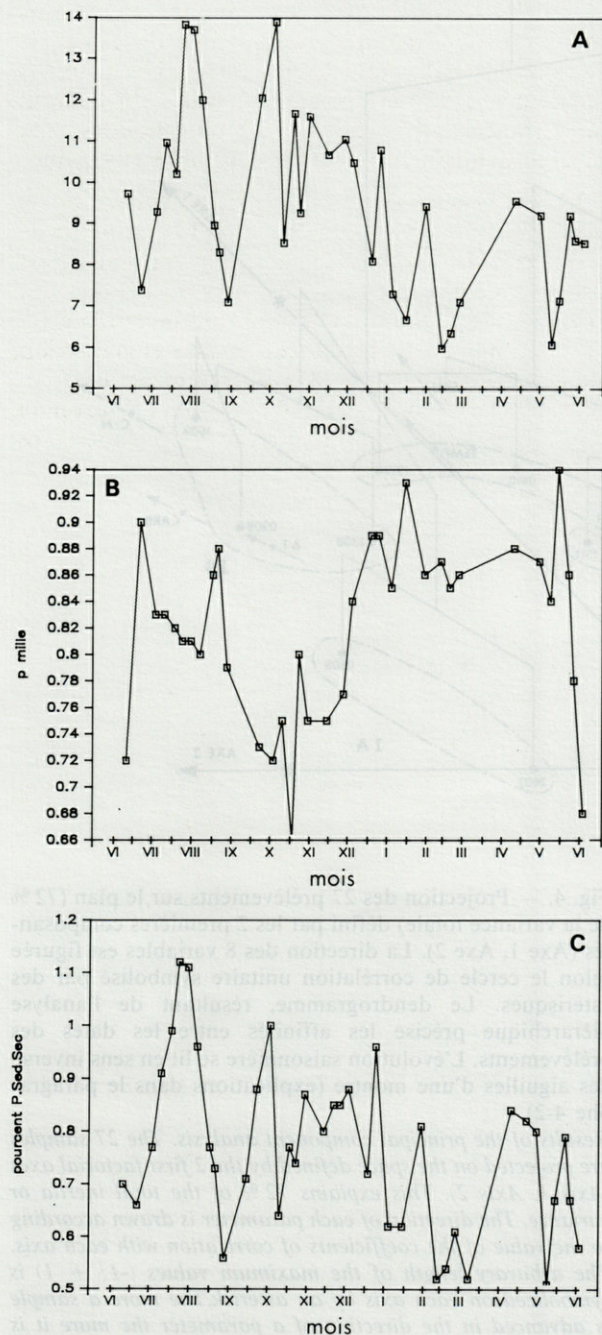


Fig. 3. — Cycle annuel des variables de la matière organique : rapport C/N (3A), azote organique (3B), carbone organique (3C).

Annual cycle of organic matter parameters : C/N ratio (3A), organic nitrogen (% of dry weight) : 3B, organic carbon (% of dry weight) : 3C.

dans le temps, séparés par des phases de faibles teneurs voisines de 0,55 %. Pendant la saison hivernale (de novembre à janvier), les valeurs sont généralement inférieures à 0,9 %. Elles approchent 0,80 à 0,85 % au printemps. Les plus forts taux sont atteints entre juillet et août où ils peuvent dépasser 1,1 % puis en octobre (1 %). Ces données sont conformes à celles habituellement rencontrées (0,60 à 0,85 %) dans les sédiments fins du plateau continental catalan (Gadel, 1975; Gadel et coll., 1975). Cahet et Gadel (1976) mettent en évidence des teneurs supérieures à la moyenne annuelle de la fin août à la mi décembre. Les accroissements les plus nets s'observent à la fin de l'été et de l'automne.

Les concentrations en azote organique varient entre 0,94 et 0,66 %. Les écarts sont faibles, mais il est possible de dégager un cycle annuel net. Les teneurs augmentent régulièrement pendant l'hiver et se maintiennent à un niveau élevé pendant toute la saison froide (de 0,85 à 0,93 %) et jusqu'au mois de mai (0,94). Elles diminuent progressivement pendant les mois d'été (0,83 % en juillet) jusqu'au début novembre (0,66 %). Cette distribution est entrecoupée de quelques petits accidents où les quantités sont plus fortes (0,88 en septembre). Ces taux sont proches de ceux fournis par Gadel (1975) (de 0,5 à 0,9 %) et par Gadel et coll., 1975) dans les sédiments fins du plateau continental catalan.

Ces taux de matière organique (carbone et azote) sont voisins de ceux mesurés dans les autres sédiments fins sublittoraux (Bouvy, 1985).

Les valeurs du rapport C/N varient entre 13,88 et 5,98. Les fluctuations annuelles suivent de près celles du carbone. Nous distinguerons les périodes où le rapport est plus élevé : pendant la phase hivernale où il est voisin de 11; en juillet-août où il peut dépasser 13; en octobre où il atteint 13,88. Entre ces différentes époques, le rapport C/N est bas et le plus souvent compris entre 6 et 7. Ces alternances pourraient traduire les différences d'origine et d'évolution de la matière organique (Bouvy, 1985) avec une prédominance des apports terrigènes pour les périodes où le rapport est élevé et de matériel plus élaboré pour les faibles valeurs.

IV. LES GRANDS TRAITS DE L'ENVIRONNEMENT (Fig. 4)

Cette partie du travail se fonde sur les résultats obtenus par traitement des données à l'aide d'une analyse en composante principale et complétée par une analyse hiérarchique.

La matrice de données comprend 8 variables : 3 caractérisent la structure hydrologique : la salinité (SALI), la température au fond (TEMPF) et l'écart thermique entre la surface et le fond (DT). 2 définissent la structure du sédiment : le pourcentage de particules dont la taille est inférieure à 40 μm

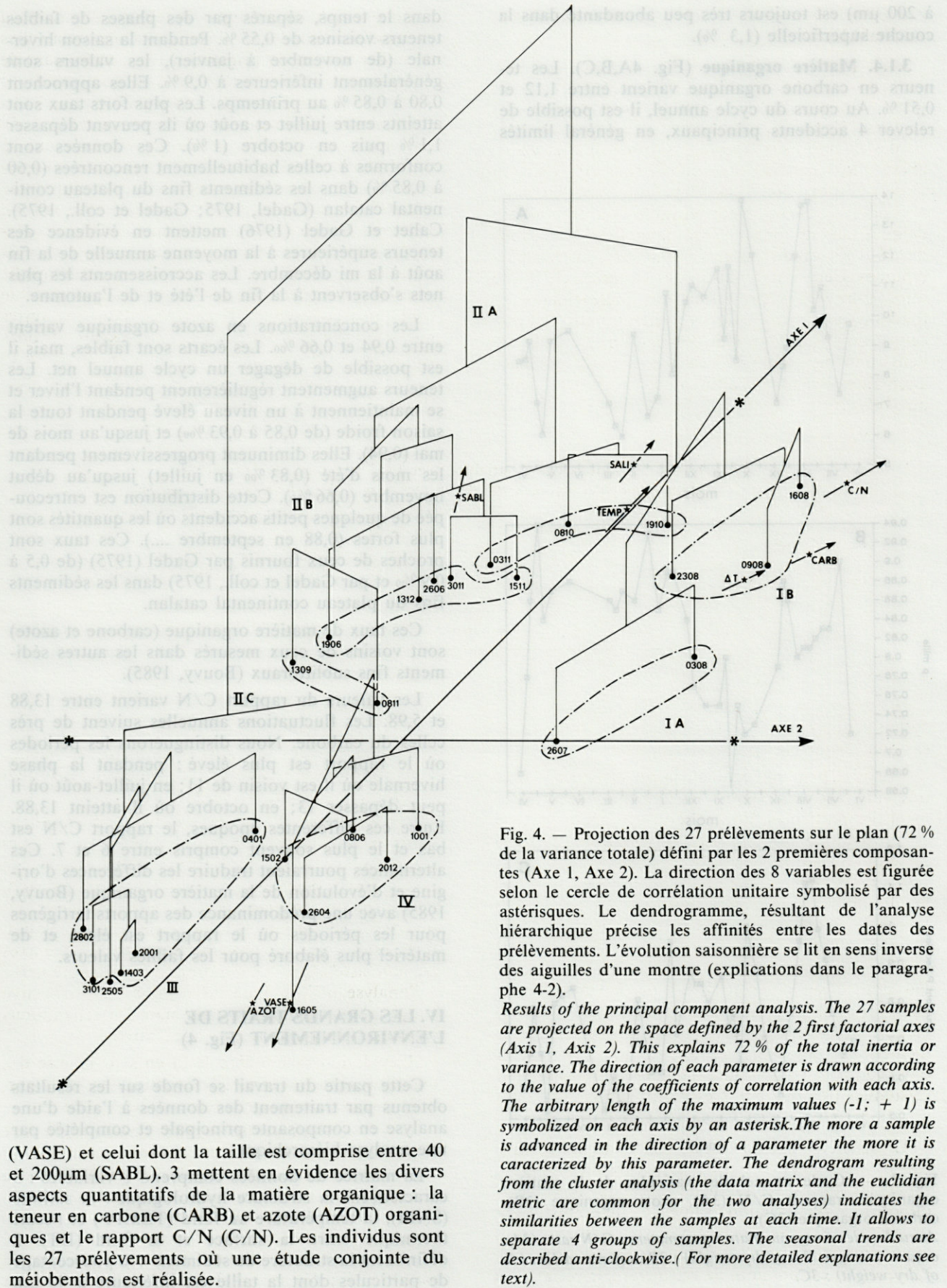


Fig. 4. — Projection des 27 prélèvements sur le plan (72 % de la variance totale) défini par les 2 premières composantes (Axe 1, Axe 2). La direction des 8 variables est figurée selon le cercle de corrélation unitaire symbolisé par des astérisques. Le dendrogramme, résultant de l'analyse hiérarchique précise les affinités entre les dates des prélèvements. L'évolution saisonnière se lit en sens inverse des aiguilles d'une montre (explications dans le paragraphe 4-2).

Results of the principal component analysis. The 27 samples are projected on the space defined by the 2 first factorial axes (Axis 1, Axis 2). This explains 72 % of the total inertia or variance. The direction of each parameter is drawn according to the value of the coefficients of correlation with each axis. The arbitrary length of the maximum values (-1; + 1) is symbolized on each axis by an asterisk. The more a sample is advanced in the direction of a parameter the more it is characterized by this parameter. The dendrogram resulting from the cluster analysis (the data matrix and the euclidian metric are common for the two analyses) indicates the similarities between the samples at each time. It allows to separate 4 groups of samples. The seasonal trends are described anti-clockwise. (For more detailed explanations see text).

(VASE) et celui dont la taille est comprise entre 40 et 200 μm (SABL). 3 mettent en évidence les divers aspects quantitatifs de la matière organique : la teneur en carbone (CARB) et azote (AZOT) organiques et le rapport C/N (C/N). Les individus sont les 27 prélèvements où une étude conjointe du méiobenthos est réalisée.

4.1. Caractérisation des composantes physicochimiques (tabl.II)

Le premier axe. Il extrait 51,1 % de la variance totale. L'ensemble des paramètres est bien corrélé au 1er axe. Nous isolons aisément un groupe de variables composé de l'azote organique et des vases, opposé à l'ensemble des autres facteurs. Ce sont notamment la salinité, la température près du fond, le rapport C/N, la teneur en sable et à un moindre degré le taux de carbone organique. Les échantillons du 16 août et du 16 et 25 mai en sont les plus typiques. Cette combinaison des variables et l'étude du graphe de la projection des prélèvements en fonction du temps (Fig. 4) permettent d'affirmer que cette composante traduit l'évolution annuelle de l'environnement physico-chimique avec quelques anomalies en juillet, à la mi-septembre et début novembre.

Tabl. II. — Corrélations des 8 variables avec les 2 premiers axes factoriels. *Coefficients of correlation computed between the 8 parameters and the 2 first factorial axes. The more a parameter -or a group of parameters- is correlated with an axis, the more this axis is characterized by this parameter -or this group-.*

| | CARB | AZOT | C/N | TEMF | DTx | SALI | VASE | SABL |
|-------|------|-------|------|-------|------|------|-------|-------|
| Axe 1 | 0,55 | -0,78 | 0,77 | 0,68 | 0,48 | 0,83 | -0,78 | 0,73 |
| Axe 2 | 0,77 | 0,33 | 0,56 | -0,00 | 0,55 | 0,14 | 0,45 | -0,56 |

Il est à remarquer que, dans l'explication de ce cycle saisonnier, la température, facteur trivial en ce cas, n'a pas la part prépondérante.

Il existe au plan régional, là où les valeurs sont très variables, une bonne liaison entre l'accroissement des particules fines et celui de l'azote. Il nous est difficile d'extrapoler cette observation à la forte corrélation traduite par l'axe 1 pour ces 2 variables. Les apports en matériel particulaire (de Bovée et Delille, 1980) sont importants pendant la période hivernale. Nous constatons que les fortes teneurs d'azote se tiennent aussi pendant cette saison. Il serait donc possible que la conjonction azote-pélite que nous observons soit en fait partiellement artificielle. Il faudrait alors envisager cette juxtaposition comme liée à des apports externes provisoires. De même, les variations granulométriques devraient davantage se comprendre comme un engorgement saisonnier très modéré. Ces modifications se juxtaposeraient alors au cycle de l'azote.

Le deuxième axe. Il extrait 21,1 % de la variance totale. Les teneurs élevées en carbone, puis le rapport C/N et un gradient thermique important opposés à la fraction sableuse déterminent la deuxième composante. Les prélèvements du 3 et 9 août et du 19 juin et 13 septembre en sont les plus typiques. Il est possible de retrouver sur cet axe les

principales phases décrites pour le cycle annuel du carbone organique. Les plus nettes demeurent celles de juillet-août et du printemps. Il est intéressant de rapprocher ce pic estival formé par la combinaison de l'importance de la matière organique et d'eaux stratifiées, des observations de Neveu et coll. (1975). Ces auteurs mettent en évidence, en été, sous la thermocline, une forte biomasse phytoplanctonique ($3,5 \text{ mg/m}^3$). Il serait alors possible d'envisager une relation entre ce pic de carbone au niveau du sédiment, et une production primaire accrue. Toutefois, c'est aussi pendant la période estivale que les productions carbonées phototrophe et chémotrophe sont les plus fortes. Mais, il ne nous est pas possible d'en préciser les parts respectives. Pour les autres pics de carbone, il nous faut envisager les périodes de floraison printanière et automnale (Jacques, 1970) et les apports liés au matériel particulaire en suspension.

4.2. Dynamique du milieu

Pour définir les relations entre les prélèvements, nous combinons à l'analyse en composantes principales une analyse hiérarchique.

La figure 4 schématise les différents résultats. Dans le plan défini par les 2 premiers axes et qui résume plus de 70 % de l'information totale, nous portons simultanément grâce à un artifice de dessin, la projection des individus (prélèvements) et les directions des variables. Le « cercle » de corrélation unité est suggéré sur chacune des branches des axes par une astérisque. Le dendrogramme élaboré grâce à l'analyse hiérarchique est dessiné en perspective sur ce plan. Le pointillé rassemble les échantillons les plus affines au sens de la hiérarchie.

L'évolution saisonnière se lit en sens inverse des aiguilles d'une montre. Les échantillons sont marqués par la date de prélèvement (2604, 0908 ...).

Nous constatons la grande homogénéité des carottages du mois d'août (1B) caractérisés par de fortes teneurs en carbone (1,06 %), un C/N élevé (13,18) et des eaux stratifiées (6,9°C). Les prélèvements réalisés fin juillet et début août (1A) annoncent déjà ces conditions (carbone = 0,95 %; C/N = 11,51; écart thermique = 6,9°). Le deuxième groupe est plus étiré. Ce sont d'abord les stations (IIA) où

le carbone est encore abondant (0,88 %) mais appauvries en azote (0,70 ‰); les eaux sont alors plus salées (38,01 ‰) et chaudes sur toute la colonne (l'écart thermique n'est que de 0,1 °). Les deux autres sous-groupes montrent progressivement un passage à des conditions moyennes. Ainsi, en IIB, les teneurs en carbone et en azote sont respectivement de 0,76 % et 0,73 ‰. En IIC, les rapports C/N sont bas (8,2), surtout à cause d'un déficit en carbone (0,63 %). Dans tout ce groupe l'importance de la fraction fine (67,6 %) est inférieure à celle des autres stations. Le groupe III rassemble des prélèvements hivernaux plus riches en azote (0,88 %) et appauvris en carbone (0,62 %). Le groupe IV possède des stations de dates variées dont les caractéristiques sont communes. Le taux de carbone y est supérieur à la moyenne (0,86 %). Les principales caractéristiques en sont les teneurs élevées en azote organique (0,87 %) et les pélites (71,4 %).

La position des prélèvements du mois de mai (1605 et 2505) doit être approfondie. Ces stations ne sont réunies qu'à un niveau hiérarchique faible aux autres membres, c'est pourquoi nous ne les avons pas englobées dans un groupe en dépit de la proximité sur le plan. De plus, si l'on considère les composantes suivantes, ils constituent à eux seuls le 7ème axe. Leur position sur le plan et leur ségrégation par l'analyse hiérarchique est due à de très fortes teneurs en vases (74,3 et 75 %).

V. CONCLUSIONS

Les résultats obtenus à partir de l'étude de 8 variables (hydrologie, sédiment, matière organique) et de 27 prélèvements permettent de définir l'évolution du biotope des vases terrigènes côtières au cours d'un cycle annuel.

Le rapport C/N dépend plus des teneurs en carbone ($r = 0,83$) que de celles de l'azote ($r = -0,45$). Aux variations des deux premiers paramètres, il convient d'ajouter l'écart thermique entre la surface et le fond ($r = 0,54$ et $0,50$). Nous avons envisagé la façon dont il fallait comprendre sa signification hydrologique en certaines périodes de l'année. Leur combinaison en saison estivale peut traduire l'importance de la production primaire sous la thermocline et son impact au niveau du sédiment. A cette époque les productions carbonées microphytobenthique (Bougnol-Le Bouteiller, 1980) et chémo-trophe (Cahet et Mouneime, 1976) sont fortes. Les pics de carbone auraient alors des origines multiples qu'il nous est impossible de distinguer.

Un second groupe de variables, plus diffus, est composé de la température et de la salinité ($r = 0,46$). Il s'y adjoint la fraction granulométrique sableuse, surtout corrélée à la salinité ($r = 0,64$). Cet ensemble est lié au précédent par l'intermédiaire du

rapport C/N : les coefficients de corrélation avec la salinité et la température sont respectivement de 0,48 et 0,54.

Le troisième ensemble est constitué par la teneur en azote organique associée au pourcentage de pélites ($r = 0,61$). Ce groupe est indépendant ou opposé aux autres. Nous signalerons les corrélations supérieures à -0,60 entre ces variables et la salinité ou entre la température et l'azote. Ceci est vraisemblablement à replacer dans le cadre du cycle général de l'azote organique où les teneurs sont plus fortes l'hiver. Les apports en matériel particulaire sont aussi plus abondants pendant la saison froide et peuvent être liés à des dessalures comme la corrélation négative entre le taux de particules fines et la salinité tendrait à la suggérer.

Le peu de liaisons entre la quantité de carbone organique et celle de l'azote ($r = -0,11$) est en désaccord avec les observations réalisées à l'échelle régionale. En effet, la plupart des auteurs signalent d'habitude de fortes corrélations ($r = 0,98$: Pamatmat et Banse, 1969) entre ces 2 variables, aussi bien dans les zones littorales et sublittorales (Gadel, 1974; Delille, 1977) que bathyales (Dinet et Vivier, 1977). Bouvy, 1985; Sargent et coll., 1983 décèlent un parallélisme dans l'évolution des teneurs en carbone et azote. Ici, le type de relations entre ces deux paramètres ne saurait être caractérisé par une métrique linéaire directe; mais, l'approche de la dynamique saisonnière du système suggère des comportements complémentaires et décalés.

Ainsi, sur la base des cycles saisonniers nous distinguerons 4 groupes principaux de prélèvements. La température n'en est pas l'élément clef mais vient appuyer l'importance de la matière organique. Pendant la saison chaude, le sédiment est caractérisé par de fortes teneurs en matière organique (I). A l'automne, (II), il peut encore contenir des quantités notables de carbone mais est appauvri en azote. Pendant la saison hivernale (III) l'azote et les pélites sont plus abondants. Toutefois, en certaines périodes particulières (IV), le carbone peut avoir des valeurs inhabituellement fortes pour cette saison.

AUTEURS CITES

- ALOISI J.C., J.P. AUFFRET, J.P. BARUSSEAU, P. HOMMERIL, C. LARSONNEUR et A. MONACO, 1977. Essais de modélisation de la sédimentation actuelle sur les plateaux continentaux français. *Bull. Soc. Géol. Fr.*, 19 (2) : 183-195.
- BENZECRI J.P. et coll., 1973. L'analyse des données. Tome II. L'analyse des correspondances. Paris, Dunod, 629 p.
- BOUGNOL-LE BOUTEILLER C., 1980. Biologie et reproduction d'une population d'Amphipodes *Siphonocetes dellavallei*. Thèse 3ème cycle, Univ. P. et M. Curie, Paris, 92 p.

- BOUROCHE J.M. et G. SAPORTA, 1978. L'analyse des données. *Pour la Science*, 5 : 23-35.
- BOUVY M., 1985. Rôle des microflores bactériennes dans les transferts d'énergie au sein d'une station intertidale subantarctique (Archipel de Kerguelen). Thèse 3ème cycle, Univ. C. Bernard, Lyon 1, 135 p.
- De BOVEE F. et D. DELILLE, 1980. Origine et importance des apports sestoniques au niveau des communautés benthiques des vases terrigènes côtières de Banyuls-sur-Mer. *Vie Milieu*, 30 (2) : 97-104.
- De BOVEE F. et J.P. LABAT, 1980. Application des méthodes non-paramétriques et multifactorielles à l'étude chronologique de polluants. *Ves Journées Etud. Pollutions* : 131-136, Cagliari, C.I.E.S.M.
- De BOVEE F. et J. SOYER, 1974. Cycle annuel quantitatif du méiobenthos des vases terrigènes côtières de Banyuls-sur-Mer. *Vie Milieu*, 24 (1B) : 147-157.
- CAHET G., 1974. Transfert d'énergie en milieu sédimentaire. Cas des sulfato réducteurs. I. Les acides organiques en sédiments lagunaires et marins (Golfe du Lion). *Vie Milieu*, 24 (2B) : 235-256.
- CAHET G. et F. GADEL, 1976. Bilan du carbone dans des sédiments lagunaires et marins méditerranéens : effets des processus biologiques saisonniers et diagenétiques. *Arch. Hydrobiol.*, 77 (1) : 109-138.
- CAHET G. et N. MOUNEIMNE, 1976. Production carbonée microbenthique en sédiments margino-littoraux (Golfe du Lion). *Ann. Inst. Océanogr.*, 52 (2) : 189-203.
- CAILLET et PAGES, 1976. Introduction à l'analyse des données. Paris, S.M.A.S.H., 616 p.
- CASSIE R.M., 1972. A computer programme for multivariate statistical analysis of ecological data. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 10 (3) : 207-241.
- DELILLE D., 1977. Contribution à l'étude du rôle des populations bactériennes dans les principaux cycles biologiques (C.N.S.P.) établis en milieu sédimentaire subantarctique (Archipel de Kerguelen). Thèse Doct. Sci. nat. Univ. C. Bernard, Lyon, 286 p.
- DINET A. et M.H. VIVIER, 1977. Le méiobenthos abyssal du Golfe de Gascogne. I. Considérations sur les données quantitatives. *Cah. Biol. mar.*, 18 (1) : 85-97.
- ELMGREN R., 1973. Methods of sampling sublittoral soft bottom meiofauna. *Oikos*, 15 : 112-120.
- GADEL F., 1974. La matière organique et la sédimentation récente dans le Golfe du Lion : distribution, nature et évolution. Thèse Doct. Sci. nat. Univ. Paris VI, 263 p.
- GADEL F., 1975. Distribution de la matière organique sur le plateau continental catalan : le carbone et l'azote. *Vie Milieu*, 25 (1B) : 141-156.
- GADEL F., G. CAHET et J.M. BIANCHI, 1975. Submerged soils in the northwestern Mediterranean Sea and the process of humification. *Soil Sci.*, 119 (1) : 106-112.
- GERLACH S.A., 1978. Food-chain relationships in subtidal silty sand marine sediments and the role of meiofauna in stimulating bacterial productivity. *Oecologia (Berl.)*, 33 (1) : 55-59.
- GOODALL D.W., 1954. Objective methods for the classification of vegetations. III. An essay in the use of factor analysis. *Aust. J. Bot.*, 2 : 304-324.
- GOT H., A. GUILLE, A. MONACO et J. SOYER, 1968. Carte sédimentologique du plateau continental au large de la côte française des Albères (P.O.). *Vie Milieu*, 19 (2B) : 273-290.
- GUILLE A., 1970. Bionomie Benthique du plateau continental de la côte catalane française. II. Les communautés de la macrofaune. *Vie Milieu*, 21 (1B) : 149-280.
- GUILLE A. et J. SOYER, 1968. La faune benthique des substrats meubles de Banyuls-sur-Mer. Premières données qualitatives et quantitatives. *Vie Milieu*, 19 (2B) : 323-360.
- HEIP C., M. VINCX, N. SMOL & G. VRANKEN, 1982. The Systematics and Ecology of Free-living Marine Nematodes. *Helminthological Abstracts Ser. B, Plant Nematology*, 51 (1) : 1-31.
- HEIP C., M. VINCX & G. VRANKEN, 1985. The ecology of marine nematodes. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.*, 23 : 399-489.
- HOLME N.A. et A.D. McINTYRE, 1971. Methods for the study of marine benthos. IBP Handbook nx16, Oxford, Blackwell Scientific Publications. 334 p.
- HONGVE D. et A.H. ERLANDSEN, 1979. Shortening of surface sediment cores during sampling. *Hydrobiologia*, 65 (3) : 283-287.
- JACQUES G., 1970. Aspects quantitatifs du phytoplancton de Banyuls-sur-Mer (Golfe du Lion). VI. Biomasse et production, 1965-1969. *Vie Milieu*, 21 (1B) : 37-102.
- JACQUES G., C. RAZOULS et A. THIRIOT, 1969. Climat et hydrologie à Banyuls-sur-Mer (Golfe du Lion). *Vie Milieu*, 20 (2B) : 279-316.
- LAUREC A., 1979. Analyse des données et modèles prévisionnels en écologie marine. Thèse Doct. d'Etat, Univ. Aix-Marseille, 405 p.
- LEBART L., A. MORINEAU et N. TABARD, 1977. Technique de la description statistique. Méthodes et logiciels pour l'analyse des grands tableaux. Paris, Dunod, 351 p.
- McINTYRE A.D., 1969. Ecology of marine meiobenthos. *Biol. Rev.*, 44 (2) : 245-290.
- McINTYRE A.D., 1971. Deficiency of gravity corers for sampling meiobenthos and sediments. *Nature*, 231 (5301) : 260.
- MONACO A., 1971. Contribution à l'étude géologique et sédimentologique du plateau continental du Roussillon (Golfe du Lion). Thèse Sc. nat. Univ. Montpellier, 295 p.
- MORGANS J.F.C., 1956. Notes on the analysis of shallow-water soft substrata. *J. anim. Ecol.*, 25 (2) : 367-387.
- NEVEUX J., M. FIALA, G. JACQUES et M. PANOUSE, 1975. Phytoplancton et matériel particulaire à Banyuls-sur-Mer (Golfe du Lion), 1983. *Vie Milieu*, 25 (1B) : 85-98.
- PAMATMAT M.M. et K. BANSE, 1969. Oxygen consumption by the sea bed. II. *In situ* measurements to a depth of 180 m. *Limnol. Oceanogr.*, 14 (2) : 250-259.
- PANOUSE M., G. JACQUES et C. RAZOULS, 1975. Données climatologiques et hydrologiques de surface à Banyuls-sur-Mer (Golfe du Lion, 1973). *Vie Milieu*, 25 (1B) : 67-76.
- RAZOULS C., 1974. Données climatologiques de la région de Banyuls-sur-Mer. années 1971 et 1972. *Vie Milieu*, 24 (1B) : 81-92.
- SARGENT J.R., C.C.E. HOPKINS, J.V. SEIRING et A. YOUNGSON, 1983. Partial characterization of organic material in surface sediments from Balsfjorden, northern Norway, in relation to its origin and nutritional value for sediment-ingesting animals. *Mar. Biol.*, 76 : 87-94.

SOYER J., 1970. Bionomie benthique du plateau continental de la côte catalane française. III. Les peuplements de Copépodes Harpacticoïdes (Crustacea). *Vie Milieu*, 21 (3B) : 337-511.

SOYER J., 1985. Mediterranean Sea Meiobenthos. In : Mediterranean Marine Ecosystems. ed. M. Moraitou-Apostolopoulo & V. Kiortsis. Plenum publishing corporation. 85-108.

WALKLEY A. et I.A. BLACK, 1934. An examination of the Degtjareff method for determining soil organic matter and a proposed modification of the chromic acid titration method. *Soil Sci.*, 37 : 29-38.

WELIKY K., E. SUESS et C.A. UNGERER, 1983. Problems with accurate carbon measurements in marine sediments and particulate matter in sea water : a new approach. *Limnol. Oceanogr.*, 28 : 1252-1259.

REMERCIEMENTS. Ce travail est effectué dans le cadre du programme international EURECO-MARGE consacré à l'étude de la dynamique des processus sédimentaires et biologiques sur les marges continentales. Il est réalisé grâce à l'infrastructure fournie par l'Université P. et M. Curie (Paris VI) et l'U.A. 117 au C.N.R.S. Nous tenons à remercier MM. J. Mabit pour l'assistance à la plongée sous marine, P. Albert et J.C. Colomines pour l'aide technique et D. Delille pour le dosage de l'azote organique.

Reçu le 23 octobre 1987; received October 23, 1987.
 Accepté le 23 novembre 1987; accepted November 23, 1987.

Blackwell Scientific Publications, 354 p.

HONGVE D. et A.H. ERLANDSEN, 1979. Shoring of surface sediment cores during sampling. *Hydrobiologia*, 65 (3) : 283-287.

JACQUES G., 1970. Aspects quantitatifs de phytoplancton de Banyuls-sur-Mer (Golfe de Lion). VI. Biomasse et production. 1965-1968. *Vie Milieu*, 21 (1B) : 37-102.

JACQUES G., C. RAZOULS et A. THIRIOT, 1969. Climat et hydrologie à Banyuls-sur-Mer (Golfe de Lion). *Vie Milieu*, 20 (2B) : 279-316.

LAUREC A., 1978. Analyse des données et modèles prévisionnels en écologie marine. Thèse Doct. d'Etat. Univ. Aix-Marseille, 405 p.

LEBART L., A. MORINEAU et N. TABARD, 1977. Techniques de la description statistique. Méthodes et logiciels pour l'analyse des grands tableaux. Paris, Dunod, 321 p.

MCINTYRE A.D., 1969. Ecology of marine meiofauna. *Biol. Rev.*, 44 (2) : 245-290.

MCINTYRE A.D., 1971. Density of gravity cores for sampling meiofauna and sediment. *Verh. Zool. Jhb.*, 200 (390) : 200.

MONACO A., 1971. Contribution à l'étude géologique et sédimentologique du plateau continental de Roussillon (Golfe du Lion). Thèse 2e. nat. Univ. Montpellier, 295 p.

MORGANS J.F.C., 1956. Notes on the analysis of star-
 low-water soft substrate. *J. mar. Biol. Ass. U.K.*, 25 (2) : 367-387.

NEVEUX J., M. FIALA, G. JACQUES et M. PANOUSE, 1975. Épiphyton et matériel particulaire à Banyuls-sur-Mer (Golfe du Lion). 1981. *Vie Milieu*, 32 (1B) : 85-98.

PANAMAT M.M. et K. BANSEL, 1969. Oxygen consumption by the sea bed. II. In situ measurements in a tropical lagoon. *Limnol. Oceanogr.*, 14 (2) : 250-259.

PANOUSE M., G. JACQUES et C. RAZOULS, 1975. Données climatologiques et hydrologiques de surface à Banyuls-sur-Mer (Golfe du Lion, 1973). *Vie Milieu*, 22 (1B) : 67-76.

RAZOULS C., 1974. Données climatologiques de la région de Banyuls-sur-Mer, années 1971 et 1972. *Vie Milieu*, 24 (1B) : 81-92.

SARGENT J.R., C.E. HOPKINS, J.V. SEIRING et A. YOUNGSON, 1981. Partial characterization of organic material in surface sediments from Baffinorden, northern Norway, in relation to its origin and potential value for sediment-ingesting animals. *Mar. Biol.*, 57 (3) : 273-280.

CAHET G., 1974. Transfert d'énergie en milieu sédimentaire. Car des sulfures réducteurs. I. Les acides organiques en sédiments lagunaires et marins (Golfe de Lion). *Vie Milieu*, 24 (2B) : 235-258.

CAHET G. et F. GADEL, 1976. Bilan du carbone dans des sédiments lagunaires et marins méditerranéens : effets des processus biologiques saisonniers et diurnes. *Arch. Hydrobiol.*, 77 (1) : 109-138.

CAHET G. et N. MOUÏNEME, 1976. Production carbonée microbienne en sédiments marginaux littoraux (Golfe du Lion). *Ann. Inst. Océanogr.*, 22 (2) : 189-203.

CAHET G. et PAGES, 1976. Introduction à l'analyse des données. Paris, S.M.A.S.H., 616 p.

CASSE R.M., 1972. A computer programme for multivariate statistical analysis of ecological data. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 10 (2) : 207-241.

DELILLE D., 1977. Contribution à l'étude du rôle des populations bactériennes dans les principaux cycles biologiques (C.N.R.S.) établis en milieu sédimentaire subantactique (Archipel de Kerguelen). Thèse Doct. Sc. nat. Univ. C. Bernard, Lyon, 288 p.

DINET A. et M.H. VIVIER, 1977. La méiofaune abyssale du Golfe de Gascogne. I. Considérations sur les données quantitatives. *Car. Biol. mar.*, 18 (1) : 85-97.

ELMGRÉN K., 1973. Method of sampling additional soft bottom meiofauna. *Oikos*, 13 : 112-120.

GADEL F., 1974. La matière organique et la sédimentation récente dans le Golfe du Lion : distribution, nature et évolution. Thèse Doct. Sc. nat. Univ. Paris VI, 265 p.

GADEL F., 1975. Distribution de la matière organique sur le plateau continental catalan : le carbone et l'azote. *Vie Milieu*, 22 (1B) : 141-156.

GADEL F., G. CAHET et J.M. BIANCHI, 1975. Submer-ged soils in the northwestern Mediterranean sea and the process of humification. *Soil Sci. Soc. Am.*, 39 (1) : 108-112.

GERTSCH S.A., 1978. Food-chain relationships in sub-littoral silt and marine sediments and the role of meiofauna in stimulating bacterial productivity. *Oecologia (Berl.)*, 33 (1) : 32-39.

GOODALL D.W., 1954. Objective methods for the classification of vegetation. III. An essay in the use of factor analysis. *Ann. N.Y. Acad. Sci.*, 5 : 304-324.

GOT H., A. GUILLET, A. MONACO et J. SOYER, 1968. Carte sédimentologique du plateau continental au large de la côte française des Alpes (P.O.). *Vie Milieu*, 19 (2B) : 273-280.

DECOUVERTE DE *NANNOCANDONA FABAECKMAN* (OSTRACODA, CANDONINAE) EN BASSE AUTRICHE. SON ORIGINE ET SON ADAPTATION AU MILIEU INTERSTITIEL

Discovery of Nannocandona Faba Ekman (Ostracoda, Candoninae) in Austria. Its origin and adaptation to interstitial habitats

P. MARMONIER (1) et D. DANIELOPOL (2)

(1) Université Claude Bernard Lyon I,
U.A. CNRS n° 367, Ecologie des eaux douces
Hydrobiologie et Ecologie souterraines,
43 bld du 11 novembre 1918,
69622 Villeurbanne, France

(2) Limnologisches Institut, Osterreichische
Akademie der Wissenschaften, 5310 Mondsee, Autriche

NANNOCANDONA FABAE
OSTRACODE
MILIEU INTERSTITIEL
ADAPTATION
COLONISATION

RÉSUMÉ. — Depuis sa description en 1914, *Nannocandona faba* n'a été que sporadiquement capturée dans les eaux superficielles et interstitielles d'Europe. Cette étude morphologique et écologique a été réalisée sur une population vivant dans le milieu interstitiel d'un ruisseau de Basse Autriche, le Seebach à Lunz. Les caractères morphologiques, classiquement considérés comme des adaptations au milieu interstitiel (la taille réduite du corps, le développement de certains phanères comme l'aesthétaque Y et les griffes distales de l'antenne) sont présents à la fois dans cette population souterraine et dans d'autres vivant en surface : ces caractères constituent des « exaptations » (au sens de Gould et Vrba) qui ont pu éventuellement aider à la colonisation des niveaux profonds des sédiments du ruisseau. Le développement de populations stables et abondantes dans ce milieu et à ces profondeurs, laisse penser qu'il ne constitue pas un « refuge » pour *N. faba* mais qu'il a été activement colonisé, sans doute parce qu'il représente l'optimum écologique pour cette espèce.

NANNOCANDONA FABAE
OSTRACODA
INTERSTITIAL HABITATS
ADAPTATION
COLONISATION

ABSTRACT. — *Nannocandona faba* has been seldom found in European subterranean habitats. We studied the morphology and ecology of a population living in an interstitial habitat in the alluvial sediments of the Seebach at Lunz, Lower-Austria. In our search for possible morphological adaptations to the interstitial environment, we noticed that in our population most of the characteristics classically attributed as adaptations to the subterranean environment were shared also by epigeal dwellers. The reduced size of the carapace and the rather strong development of some setae like the chemosensorial organ (the antennal aesthetasc Y) and the distal antennal claws are exaptations that could help the colonisation of the deeper alluvial horizons of the Seebach sediments. The development of a stable and abundant population in these latter habitats suggests that *N. faba* chose the interstitial environment not as a refuge but colonized it actively. The interstitial environment presumably represents an optimal ecological habitat for this species.

« Connaître c'est décrire pour retrouver »
G. Bachelard

I. INTRODUCTION

La majorité des Ostracodes limniques vivant en Europe sont des Cypridacés de la sous-famille des Candoninés (Löffler et Danielopol, 1978). Par rapport aux autres groupes des Candoninés européens, le genre *Nannocandona* Ekman a une morphologie très particulière car les adultes ressemblent beaucoup aux juvéniles de *Pseudocandona*; il semble donc constituer un groupe de Candoninés à évolution pédomorphique (voir chapitre 5). *Nannocandona faba* a été découverte par Ekman en 1914 en Suède, dans des eaux superficielles peu profondes. Depuis, cette espèce a été rarement observée. Sywula (1967 et 1981) a trouvé des exemplaires vivant dans des sources en Bulgarie et dans des habitats interstitiels dans le sud de la Pologne. Cette espèce a été découverte à l'état fossile à plusieurs reprises en Europe Centrale dans des sédiments limniques, d'âge Pléistocène tardif et surtout Holocène (Absohon, 1973; Diebel & Pietrzniuk, 1975, 1977, 1978, 1984; Pietrzniuk, 1985). Une deuxième espèce du genre *Nannocandona*, *N. stygia* Sywula, a été découverte dans le sud de la Pologne (Sywula, 1976, 1981).

La découverte de *Nannocandona faba* en Basse-Autriche, vivant dans un habitat interstitiel, dans les sédiments profonds du Seebach à Lunz présente un triple intérêt :

1) Cette espèce est citée pour la première fois en Autriche, dans une région qui avait cependant fait l'objet de recherches ostracodologiques assez poussées (Brehm, 1942, 1956 ; Löffler 1963, 1975; Danielopol 1976a, 1976b, 1983).

2) La population de *N. faba* à Lunz (trouvée dans le cadre du programme d'étude Ritrodal) a fait l'objet d'un échantillonnage intense pendant plusieurs années, ce qui a permis de montrer que les individus de *N. faba* se comportent dans leur distribution écologique comme des animaux hypogés, c'est-à-dire qu'ils préfèrent les niveaux profonds des sédiments alluviaux du Seebach (voir la partie écologique de la présente étude). Il apparaît donc intéressant de savoir si la population du Seebach possède déjà des adaptations morphologiques au milieu hypogé, par rapport aux populations épigées rencontrées par Ekman (1914) en Suède et par Sywula (1967) en Bulgarie. Dans d'autres groupes animaux, par exemple chez les Poissons cavernicoles, Kosswig (1977), Wilkens (1973, 1984), Schemmel (1984) ont montré que l'adaptation, la spécialisation en milieu souterrain se fait dans un intervalle de temps court. Dans le cas des Ostracodes, beaucoup d'espèces limniques vivant dans les eaux souterraines, n'ont plus de relations phylogénétiques étroites avec des formes des eaux superficielles (par exemple, les représentants du genre *Mixtacandona* Klie, ceux du groupe d'espèces *Pseudocandona eremita*, Danielopol 1978, 1980c); il est, par la-même, diffi-

cile de préciser, dans ces derniers cas, le degré de spécialisation à la vie souterraine de ces espèces.

3) *Nannocandona faba* connue par des populations actuelles et des populations fossiles récentes peut nous permettre d'essayer de reconstituer l'origine de la colonisation du milieu souterrain interstitiel par cette espèce. Beaucoup d'auteurs considèrent (e.g. Jeannel, 1943, 1950; Vandell, 1964; Husmann, 1975) que le milieu hypogé a représenté pour des animaux épigés psychrophiles un refuge (la notion de « refuge » est utilisée ici dans le sens de Illies (1983, page 402) : « Species that were widespread originally can be forced into one or more relictual area (refugis) by environmental events (climate changes ... »)) au moment où les conditions écologiques en surface se détérioraient (par réchauffement des eaux). Les données écologiques et biogéographiques recueillies sur *Nannocandona faba* suggèrent un scénario différent : la pénétration de cette espèce dans les sédiments alluviaux profonds du Seebach, pourrait être vue, moins comme un retrait dans un refuge face à des changements écologiques ou climatiques, mais plus comme une pénétration active, l'espèce choisissant l'habitat optimal correspondant à ses préférences écologiques.

Dans ce qui suit, nous décrirons premièrement la morphologie des individus vivant dans le Seebach, puis nous présenterons nos observations écologiques et biogéographiques sur cette espèce.

II. MATERIEL ET METHODE

Les Ostracodes proviennent du Seebach, ruisseau alpin de Basse-Autriche, affluent de l'Ybbs, coulant dans la zone préalpine. La station de prélèvement est située à 600 m d'altitude. Les prélèvements ont été réalisés sur un secteur de ruisseau de 100 m de long sur 10 à 20 m de large (Fig. 4). Le chenal dont la rive droite est légèrement convexe, présente en son centre un banc de gravier, exondé en basses eaux et à sa gauche un bras secondaire plus calme (au sédiment gypseux plus fin, Marmonier, 1984). La méthode de prélèvement de la faune consiste à capturer les animaux en déplacement à l'intérieur du sédiment grâce à des sondes permanentes, enfoncées à différentes profondeurs sous le fond du ruisseau (Bretschko, 1983) : ces sondes possèdent une rangée de trous à leur extrémité inférieure, pouvant être ouverts et fermés à partir de la surface. Durant les périodes d'échantillonnage (tous les 2 à 3 mois), les sondes sont ouvertes à 2 reprises durant 3 jours; elles fonctionnent alors comme des pièges pour les animaux se déplaçant à proximité de la crépine, qui tombent et restent captifs au fond de la sonde et qui seront ensuite aspirés par simple pompage manuel, une fois la rangée de trous refermés. Cette méthode a l'avantage de ne pas perturber l'arrangement des

sédiments entourant la sonde, et donc de permettre un échantillonnage régulier en un même point sans trop modifier le milieu.

La répartition *horizontale* de la faune est étudiée en 13 stations où les prélèvements sont tous réalisés à 20 cm de profondeur dans le gravier (fig. 4). L'étude de leur répartition *verticale* a été menée en 2 stations (4B et 12B, fig. 4), à 4 profondeurs différentes (0, -20, -40 et -60 cm sous la surface du sédiment en début d'étude). Au total 122 individus de *N. faba* ont été capturés d'août 1979 à mai 1982. Tout le matériel a été tué par immersion dans le formol, puis trié, conservé dans l'alcool et déposé dans la collection d'Ostracodes Ritrodar à l'Institut Limnologique de Mondsee. Pour la description de l'oeil, nous avons utilisé du matériel vivant qui a été observé durant plusieurs jours au laboratoire.

La description des appendices a été faite suivant le modèle proposé par Broobakker et Danielopol (1982). Pour la comparaison de la morphologie des *Nannocandona* épigées et hypogées, nous avons utilisé notre matériel, les données bibliographiques existantes ainsi que du matériel fossile Holocène de Weimar, envoyé par le Dr. E. Pietrzniuk.

III. DESCRIPTION DE *NANNOCANDONA FABAE* DES SEDIMENTS DU SEEBACH

Cette étude a été réalisée sur 10 exemplaires femelles adultes.

Carapace (Fig. 1). La carapace est de forme trapézoïdale. Les 2 valves sont inégales, la valve gauche contient la valve droite sur tout le pourtour. En vue latérale (Fig. 1D), le bord dorsal apparaît concave, avec 2 angles cardinaux bien marqués, les bords antérieurs et postérieurs sont largement arrondis et presque identiques; le bord ventral est concave. L'animal atteint sa plus grande hauteur au niveau des angles cardinaux, l'angle postérieur étant légèrement plus haut. Les valves sont finement fovéolées sur toute leur surface. En vue dorsale (Fig. 1E), la plus grande largeur se situe au centre de l'animal; elle représente 28 % de la longueur totale. Les extrémités des valves sont légèrement pointues. Le vestibule antérieur représente 9 % de la longueur et le vestibule postérieur 5 %. Les impressions musculaires centrales sont disposées en rosette (Fig. 1C). La valve gauche (Fig. 1A) est plus haute que la valve droite (cette différence de taille représente 3 % de la hauteur totale de l'animal au milieu du bord dorsal);

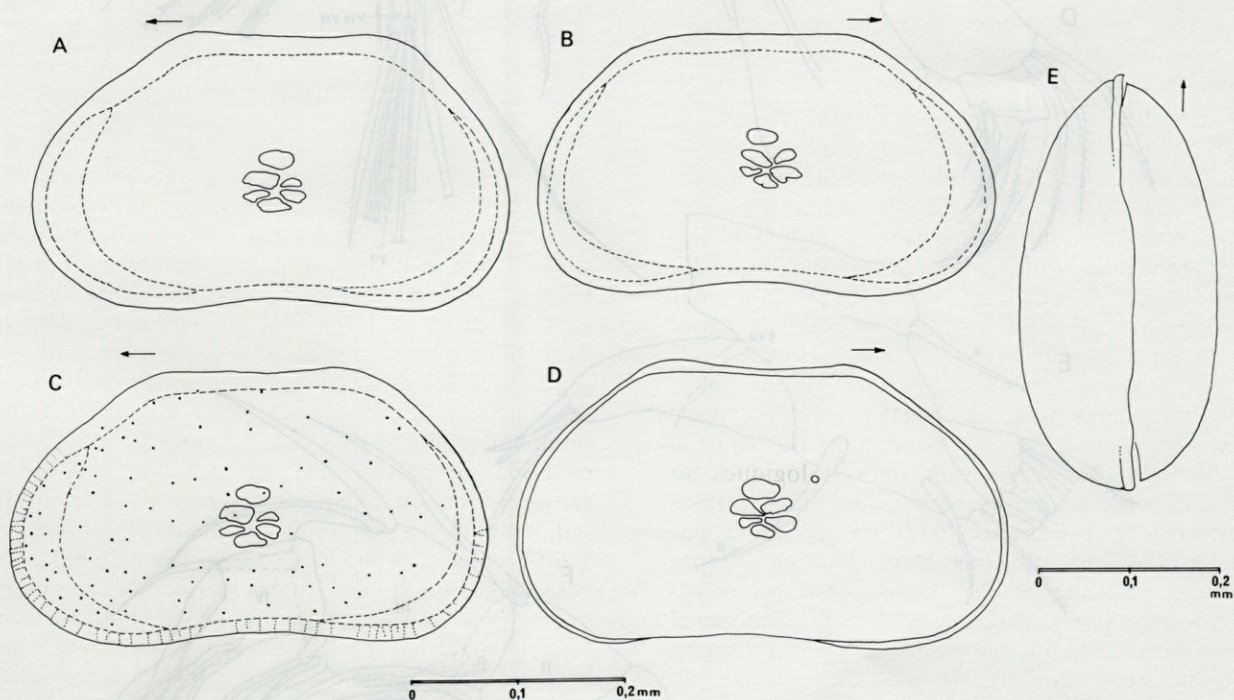


Fig. 1. — *Nannocandona faba*. A, valve gauche en vue latérale externe; B, valve droite en vue latérale externe; C, valve gauche en vue latérale externe, détails de la surface; D, animal complet en vue latérale externe, côté droit; E, animal entier en vue dorsale (échelle légèrement différente).

Nannocandona faba. A, left valve, exterior lateral view; B, right valve, exterior lateral view; C, left valve, exterior lateral view, surface details; D, entire animal, right exterior lateral view; E, entire animal, dorsal view (different scale).

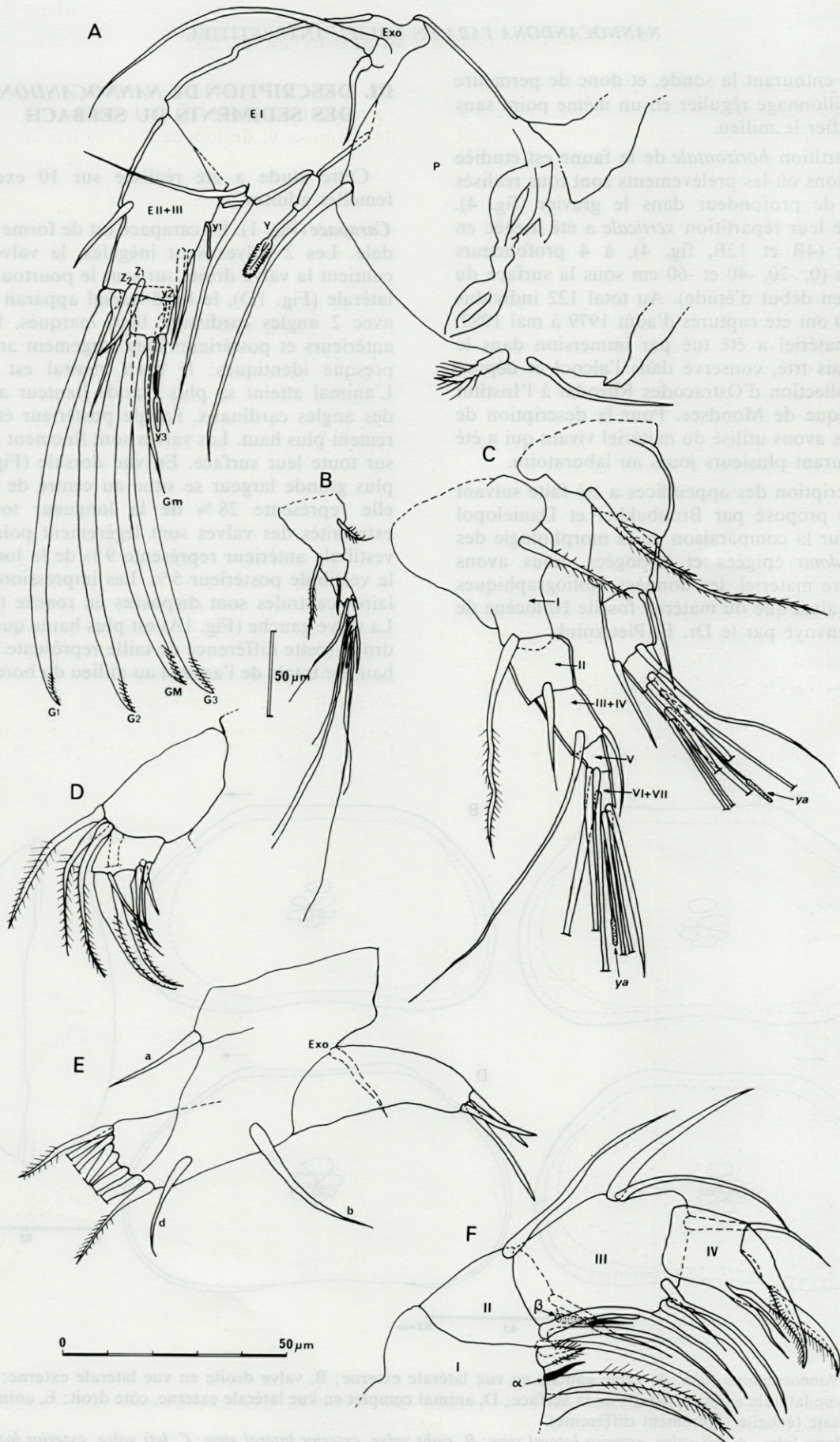


Fig. 2. — *Nannocandona faba* appendices. A, seconde antenne (A_2); B et C, antennule (A_1); D, palpe de la maxillule (Mxup); E, maxille (Max); F, palpe mandibulaire (Mdp).

Nannocandona faba. A, second antenna (A_2); B and C, antennula (A_1); D, maxillular palp (Mxup); E, maxilla (Max); F, mandibular palp (Mdp).

elle possède, au niveau de sa charnière, un sillon intercardinal. Le bord dorsal est concave, avec des angles cardinaux marqués et saillants. Le repli chitineux et la zone de fusion sont réduits. Les pores marginaux, simples, sont plus nombreux à l'avant qu'à l'arrière. La valve droite (Fig. 1B) diffère de la valve gauche par sa taille plus réduite (voir dimensions), par le bord dorsal qui est plus droit et par les angles cardinaux marqués mais non saillants. Elle est dépigmentée. Dimensions : valve gauche-longueur 0,45 mm, hauteur maximale à l'angle cardinal postérieur 0,25 mm, soit un rapport de 55 %; valve droite-longueur 0,44 mm, hauteur au centre de la valve 0,24 mm; largeur du test 0,13 mm, soit 28 % de la longueur totale de l'animal.

Antennule -A1 - (Fig. 2B et 2C). Elle possède 5 articles (du 3e au 5e, leurs rapports de longueur sont 1,00 : 0,47 : 0,60). I : A-11, P-11 / II : A-1L / (III + IV) : A-1l, P-1m / V : A-2l / VI+VII : A-1l, D-ya-2l-1l(cs). L'aesthétasque ya est bien développé; il représente un peu plus de 2 fois la longueur de l'article III.

Seconde antenne -A2-(Fig. 2A). L'endopodite possède 3 articles de rapport 1,00 : 0,80 : 0,25. Pr : P-11 / Exo : 1l-1m / El : P-Y, D-1m-1l / EII + III : A-1s, P-y1-2m (t1, t2), D-y2-1s(zl)-1m(z2)-31(G1, 2,3 : 1ser) / EIV : D-y3-1m-1m (Gm : 1ser)-1l(GM : 1ser). L'aesthétasque Y est développé : il représente 60 % du premier article de l'endopodite, sa partie hyaline

représente quant à elle 35 % de la longueur de cette soie. Les trois griffes de l'article II + III sont bien développées et de longueur sensiblement identique. La griffe G1 représente le double de la longueur du premier article endopodial. Le troisième article, très court, porte un aesthétasque (Y3 qui représente 2,5 fois la longueur de cet article) ainsi qu'une soie légèrement plus longue que cet aesthétasque.

Palpe mandibulaire -Mdp- (Fig. 2F). I : n-1m-1m (S1 :pu)-1s-1s(S2 :pu) / II : In-1s-4m, Ex-1m / III : In-2m-1s, Ex-2m, D-1s-3m /IV : D-2s-2m(G : 1ser). Le dernier article du palpe mandibulaire porte 2 fortes griffes, la plus longue, implantée côté interne, est fusionnée avec cet article.

Maxillule - Mxu-(Fig. 2D). Mxup1 :Ex-4l(pu) / Mxup2 : In-3s, D-1s-2l (G :cs).

Maxille -Max-(Fig. 2E). Proto. A-1s(a), D-1s(d)-1m(b) / Mastic : D-9s(?) (pu) / Exo : 1s(pu) / E : 3s(pu).

Premier thoracopode - P1-(Fig. 3A). El : A-1s / EII : A-1s / EIII : A-2s / EIV : D-2s-1l (G : 1 ser). Le protopodite du premier thoracopode ne porte aucune soie. L'endopodite est formé de quatre articles de rapport : 1,00 : 0,36 : 0,36 : 0,17. La griffe terminant l'endopodite représente 3,5 fois la longueur de EII (pris comme référence).

Second thoracopode - P2-(Fig. 3B). Proto : Ex-1m, In-1l / EII + III : D-1m / EIV : D-1m-2l(pu). Les

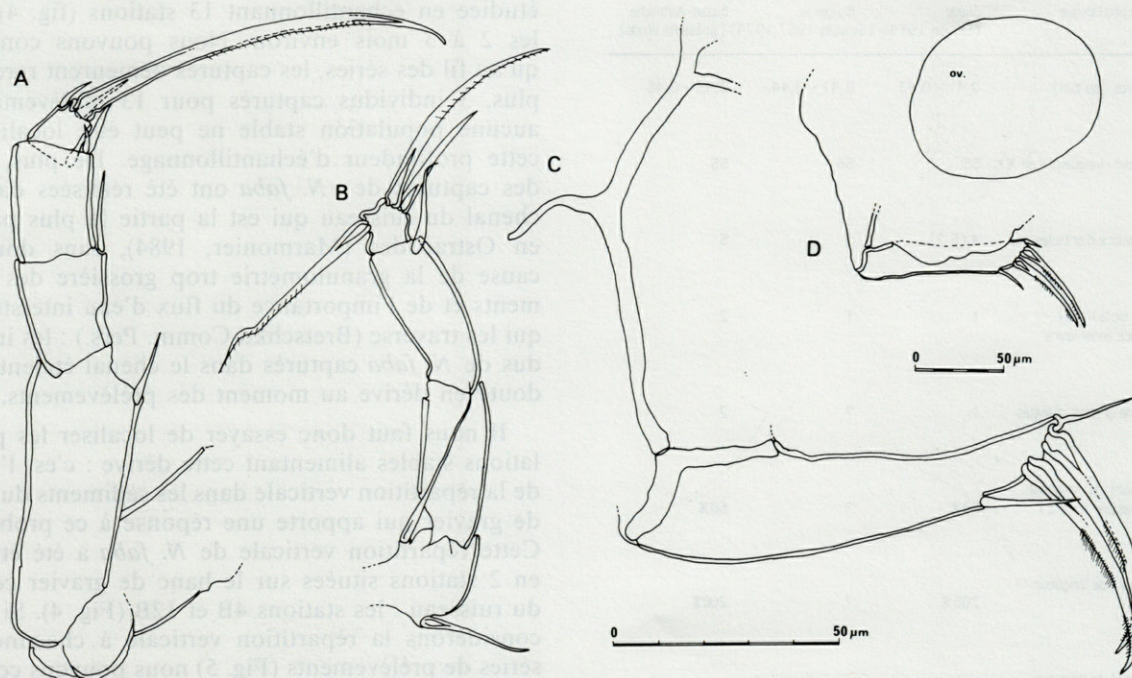


Fig. 3. — *Nannocandona faba* appendices (suite). A, premier thoracopode (T_1); B, second thoracopode (T_2); C, furca et armature de fixation furcale (Fu); D, furca et ovocyte (échelle différente).

Nannocandona faba. A, first thoracopod (T_1); B, second thoracopod (T_2); C, Furca and its chitin support (Fu); D, furca and egg (different scale).

2e et 3e articles endopodiaux sont fusionnés; le 4e segment porte 3 soies de rapport 1,00 : 1,75 : 1,80. La plus petite de ces 3 soies est 3 fois plus longue que l'article qui la porte.

Furca -Fu- (Fig. 3C et 3D). Elle est courte et large, son bord antérieur est faiblement courbé, la soie postérieure est longue, son extrémité dépasse le point d'insertion de la griffe antérieure et il est implanté à 88 % du bord postérieur. Les 2 grandes griffes distales sont égales, toutes 2 pectinées sur 2 zones séparées par une portion glabre. La soie antérieure, courte et fine, représente 30 % de la griffe antérieure.

Le **lobe génital** (Fig. 3D) possède 3 renflements successifs. L'ovocyte (fig. 3D) est de très grande taille; il représente 25 % de la taille de la valve gauche.

Un **oeil dépigmenté**, formé d'un cristallin réfringent, a pu être observé sur 2 individus vivants.

Mâle inconnu; reproduction parthénogénétique.

Discussion : par rapport aux descriptions d'Ekman (1914) et de Sywula (1974), cette population d'Autriche diffère par quelques caractères rassemblés dans le tableau I. Les différences qui peuvent être notées entre les rapports de longueur de l'aesthetasque Y

| Caractère morphologique | Suède (Ekman 1914) | Bulgarie (Sywula 1967, 1974) | Basse-Autriche (présente étude) |
|---|-----------------------|---------------------------------|------------------------------------|
| Taille des valves (en mm) | 0,41 - 0,43 | 0,41 - 0,44 | 0,43 - 0,45 |
| Rapport hauteur/longueur (en %) | 55 | 56 | 55 |
| Antennule: nombre d'articles | 4 (5 ?) | 5 | 5 |
| Antennule: article III+IV nb de soies face antérieure | 1 | 1 | 2 |
| Antenne: nb de griffes distales | 1 | ? | 2 |
| Antenne: rapport de longueur entre aesthetasque Y et E1 | 58% | ? | 60% |
| Antenne: rapport de longueur entre G1 et E1 | 205% | ? | 200% |
| Antenne: rapport de longueur entre EII+III et E1 | 85% | ? | 71% |
| Palpe mandibulaire: nb de soies bord intérieur du 2 ^e article | 2 | ? | 5 (3+2) |

d'une part, de la griffe G1 d'autre part et enfin des articles E II + III avec le premier article de l'endopodite de l'antenne (E1), sont très faibles. Les nombres réduits de soies sur la face antérieure de l'article III + IV de l'antennule, sur le bord intérieur du second article du palpe mandibulaire et de griffes sur l'article distal de l'antenne constituent des différences très probablement dues à une description incomplète liée aux difficultés rencontrées dans l'étude de ces animaux de petite taille. Ces faibles variations remarquées entre la population de Lunz et celles de Suède et de Bulgarie, ne sont pas suffisantes pour la création d'une nouvelle espèce.

IV. REMARQUES SUR L'ÉCOLOGIE DE *NANNODANDONA FABAE* : REPARTITION SPATIALE ET ÉVOLUTION TEMPORELLE DES CAPTURES

Comme vu plus haut, 2 aspects complémentaires de la distribution spatiale de cette espèce ont été étudiés dans le Seebach : (a) la répartition horizontale à 20 cm de profondeur dans les sédiments du lit du ruisseau, dans les différents microhabitats qui constituent ce secteur (chenal principal du ruisseau, banc de gravier et bras secondaire, voir fig. 4, et (b) la répartition verticale dans les sédiments du banc de gravier.

La répartition spatiale horizontale de *N. faba* a été étudiée en échantillonnant 13 stations (fig. 4) tous les 2 à 3 mois environ. Nous pouvons constater qu'au fil des séries, les captures demeurent rares (au plus, 3 individus capturés pour 13 prélèvements); aucune population stable ne peut être localisée à cette profondeur d'échantillonnage. De plus, 68 % des captures de *N. faba* ont été réalisées dans le chenal du ruisseau qui est la partie la plus pauvre en Ostracodes (Marmonier, 1984), sans doute à cause de la granulométrie trop grossière des sédiments et de l'importance du flux d'eau interstitielle qui les traverse (Bretschko Comm. Pers.) : les individus de *N. faba* capturés dans le chenal étaient sans doute en dérive au moment des prélèvements.

Il nous faut donc essayer de localiser les populations stables alimentant cette dérive : c'est l'étude de la répartition verticale dans les sédiments du banc de gravier qui apporte une réponse à ce problème. Cette répartition verticale de *N. faba* a été étudiée en 2 stations situées sur le banc de gravier central du ruisseau : les stations 4B et 12B (Fig. 4). Si nous considérons la répartition verticale à chacune des séries de prélèvements (Fig. 5) nous pouvons constater que *N. faba* est extrêmement rare en surface du ruisseau (2 captures seulement pour plus de 3 ans d'échantillonnage, si l'on prend en compte l'étude préliminaire de 1979, non représentée sur la figure 5, voir Marmonier, 1984); les captures sont beau-

coup plus fréquentes en profondeur (Fig. 5). Pour avoir une image plus synthétique de cette répartition verticale, nous pouvons établir une distribution moyenne pour la dernière année d'étude (de juillet 1981 à mai 1982) et comparer ainsi la répartition de *N. faba* avec celles d'autres espèces capturées dans le secteur Ritrodât dont l'écologie est mieux connue (*Pseudocandona bilobata* Klie, une espèce hypogée et *Candona candida* (O.F. Müller), un épigé, fig. 6). A la station 12B, *N. faba* suit la même répartition que *Ps. bilobata*, avec un maximum d'abondance à la plus grande profondeur échantillonnée. Par contre à la station 4B, les résultats sont plus difficiles à interpréter : comme *Ps. bilobata*, *N. faba* est extrê-

mement rare en surface et à 20 cm de profondeur, alors que *C. candida* est fréquente à ce dernier niveau de prélèvement; l'abondance des captures de *N. faba* est maximale à -40 cm et diminue à 60 cm de profondeur dans les sédiments. Cette répartition de *N. faba*, à la station 4B, est donc intermédiaire entre celles des 2 autres espèces considérées.

Si nous étudions maintenant l'évolution temporelle de ces captures, toutes profondeurs cumulées, à la station 12B (Fig. 7), nous pouvons constater que l'évolution de l'abondance de *N. faba* (rare au début de l'étude et de plus en plus fréquente à partir du mois de juillet 1981) est très différente de celle de *C. candida*, espèce typiquement épigée (voir Löffler

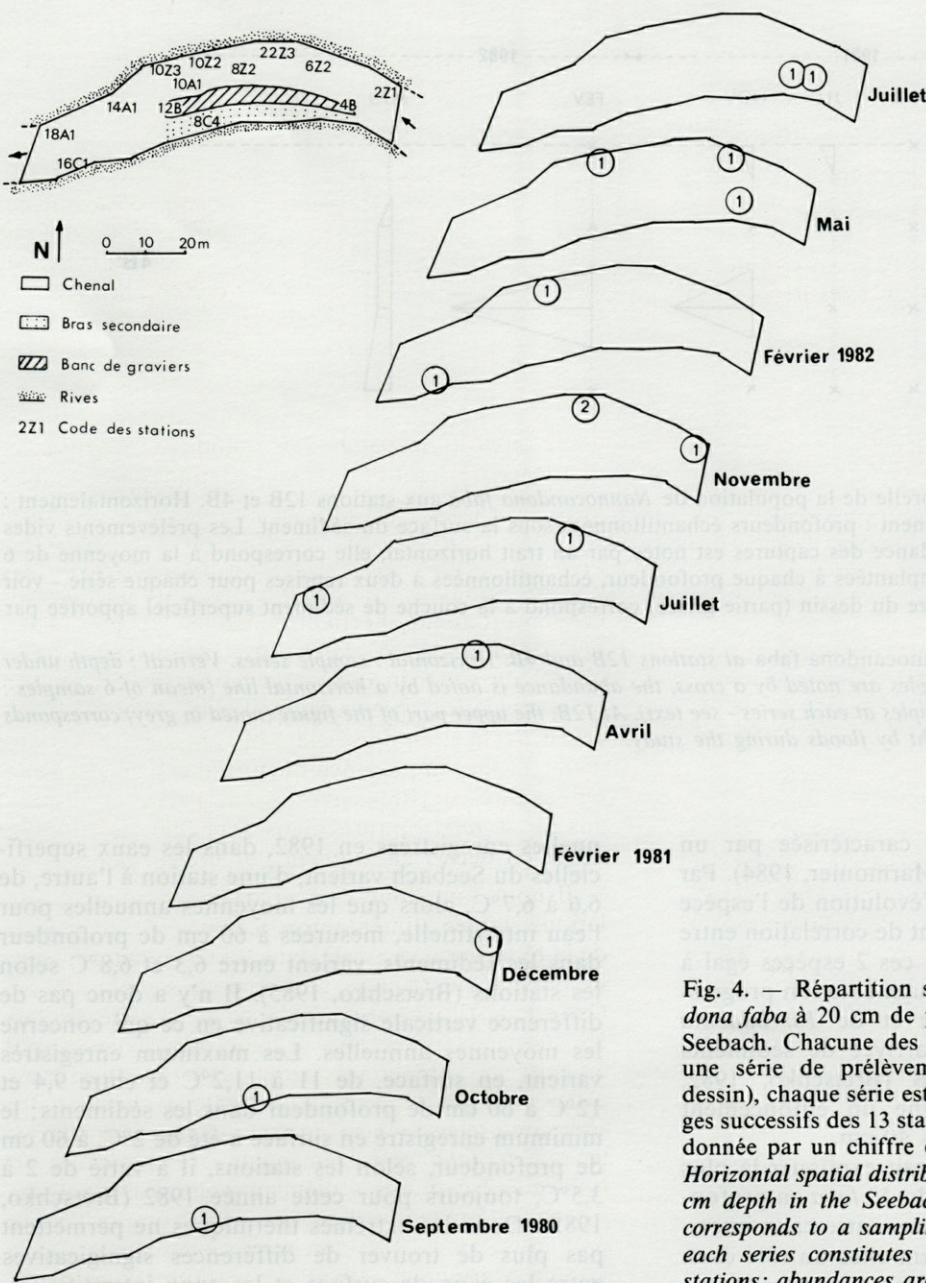


Fig. 4. — Répartition spatiale horizontale de *Nannocandona faba* à 20 cm de profondeur dans les sédiments de Seebach. Chacune des cartes schématiques correspond à une série de prélèvements (date donnée à droite du dessin), chaque série est constituée de deux échantillonnages successifs des 13 stations; l'abondance des captures est donnée par un chiffre entouré.

Horizontal spatial distribution of Nannocandona faba at 20 cm depth in the Seebach sediments. Each schematic map corresponds to a sampling series (dates are given at right), each series constitutes two successive samples at the 13 stations; abundances are given in the circles.

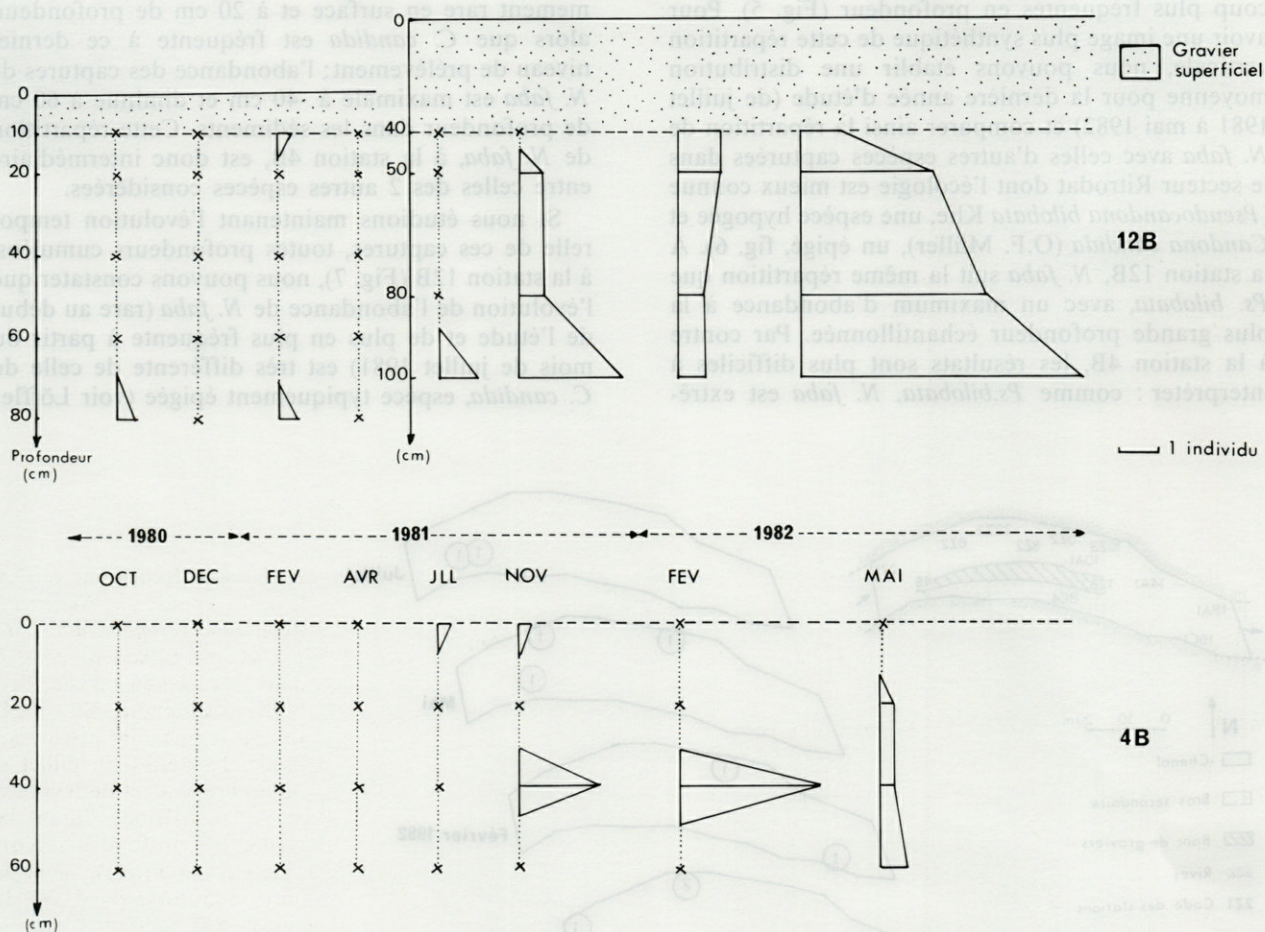


Fig. 5. — Evolution spatio-temporelle de la population de *Nannocandona faba* aux stations 12B et 4B. Horizontalement : séries de prélèvements. Verticalement : profondeurs échantillonnées sous la surface du sédiment. Les prélèvements vides sont notés par une croix, l'abondance des captures est notée par un trait horizontal, elle correspond à la moyenne de 6 échantillons (trois sondes sont implantées à chaque profondeur, échantillonnées à deux reprises pour chaque série - voir texte). En 12B, la partie supérieure du dessin (partie grisée) correspond à la couche de sédiment superficiel apportée par les crues au cours de l'étude.

Spatio-temporal succession of Nannocandona faba at stations 12B and 4B. Horizontal : sample series. Vertical : depth under sediments surface. The empty samples are noted by a cross, the abundance is noted by a horizontal line (mean of 6 samples : Three pipes at every depth, two samples at each series - see text). At 12B, the upper part of the figure (noted in grey) corresponds to the superficial sediments brought by floods during the study.

et Danielopol, 1978), qui est caractérisée par un cycle saisonnier très marqué (Marmonier, 1984). Par contre elle est très proche de l'évolution de l'espèce hypogée *Ps. Bilobata* (coefficient de corrélation entre les abondances de captures de ces 2 espèces égal à 0,97, significatif à 1 %). Cette augmentation progressive des effectifs de *N. faba* et de *Ps. bilobata* pourrait être expliquée par l'arrivée de sédiments superficiels à la station 12B (Bretschko, 1982, Marmonier, 1984), qui entraîne un enfoncement relatif à des sondes de 10 puis 40 cm.

Quel est le facteur qui pourrait expliquer la plus grande abondance de capture de *N. faba* en profondeur ? Les différences thermiques entre eaux interstitielles et eaux de surface jouent-elles un rôle dans cette répartition ? Les températures moyennes an-

nuelles enregistrées en 1982, dans les eaux superficielles du Seebach varient, d'une station à l'autre, de 6,6 à 6,7°C, alors que les moyennes annuelles pour l'eau interstitielle, mesurées à 60 cm de profondeur dans les sédiments, varient entre 6,3 et 6,8°C selon les stations (Bretschko, 1985). Il n'y a donc pas de différence verticale significative en ce qui concerne les moyennes annuelles. Les maximum enregistrés varient, en surface, de 11 à 11,2°C et entre 9,4 et 12°C à 60 cm de profondeur dans les sédiments; le minimum enregistré en surface a été de 2°C, à 60 cm de profondeur, selon les stations, il a varié de 2 à 3,5°C, toujours pour cette année 1982 (Bretschko, 1985). Donc les extrêmes thermiques ne permettent pas plus de trouver de différences significatives entre les eaux de surface et les eaux interstitielles.

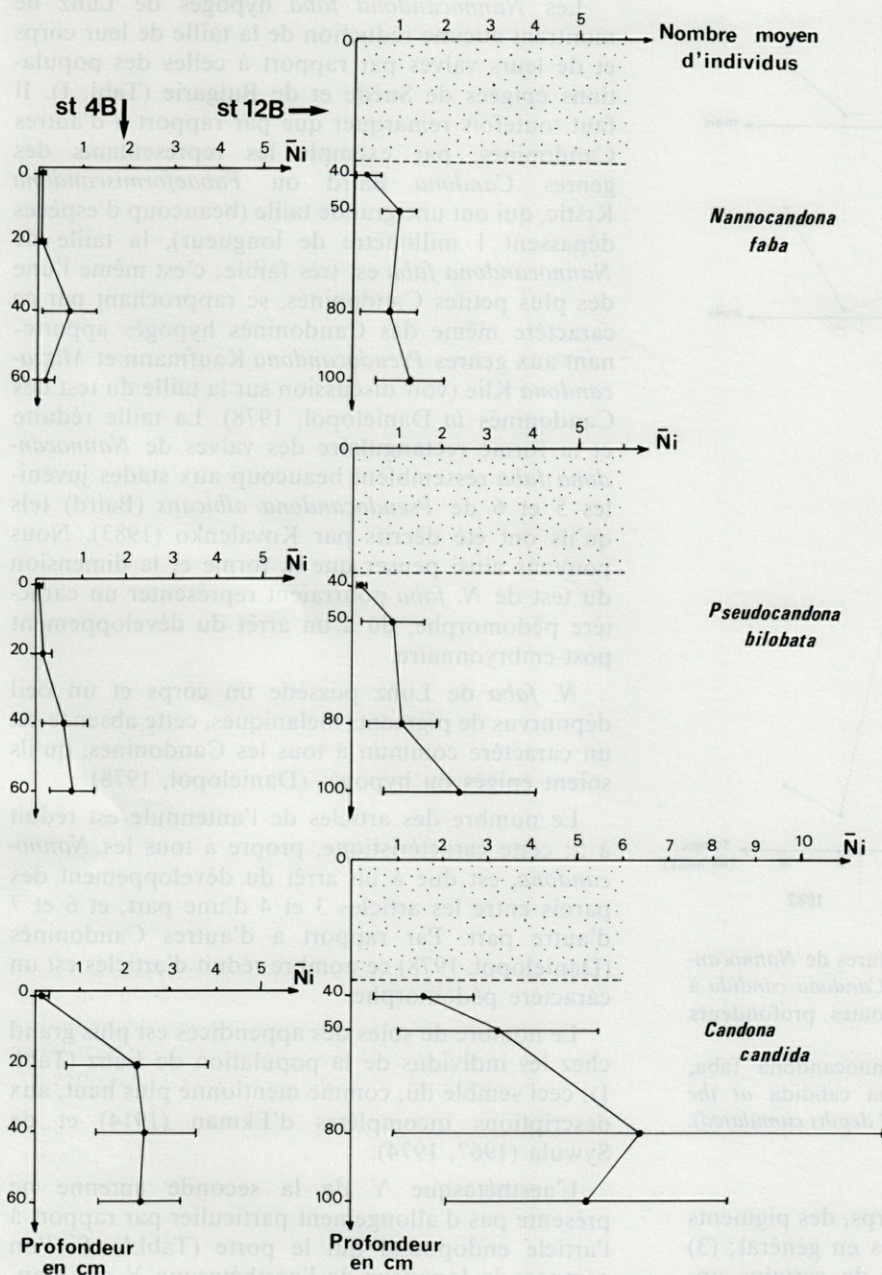


Fig. 6. — Répartitions verticales moyennes de *Nannocandona faba*, *Pseudocandona bilobata* et *Candona candida* dans les sédiments du Seebach, aux stations 4B et 12B. Les moyennes sont calculées à partir des séries de juillet et novembre 1981 et de février et mai 1982 (période durant laquelle les profondeurs n'ont pas été modifiées), le trait horizontal correspond aux limites de confiance de la moyenne (95%).
 Mean vertical distribution of *Nannocandona faba*, *Pseudocandona bilobata* and *Candona candida* in the Seebach sediments, at stations 4B and 12B. Means are calculated using sample series of July and November 1981, and February and May 1982 (during this period, sampling depths have not been disturbed), the horizontal lines are 95% confidence limits.

La température ne semble donc pas être le facteur qui détermine, en premier lieu, la répartition verticale de *N. faba*. Au vu de sa répartition spatiale, de l'évolution temporelle de la population du banc de gravier et de sa réaction à l'enfouissement des sondes à la station 12B, *N. faba* réagit plutôt comme une espèce hypogée (comme *Ps. bilobata* par ex.); elle trouve son optimum écologique dans les couches plus profondes des sédiments alluviaux du Seebach. L'étude plus détaillée de la biologie de *N. faba* pourra nous apporter d'autres données sur cette question (voir discussion, chapitre 6).

V. ADAPTATIONS MORPHOLOGIQUES
 EVENTUELLES AU MILIEU INTERSTITIEL

De nombreux auteurs ont répertorié les spécialisations morphologiques communes aux animaux hypogés, ou plus précisément aux Ostracodes vivant en milieu interstitiel (Vandel, 1964; Hartmann, 1973; Maddocks, 19876; Ginet et Decou, 1977; Danielopol, 1978, 1980a, 1980b). Ces spécialisations morphologiques, considérées comme acquises par les Ostracodes à la suite de leur vie en environnement souterrain, peuvent être résumées en 8 points : (1) réduction de la taille du corps et du test; (2)

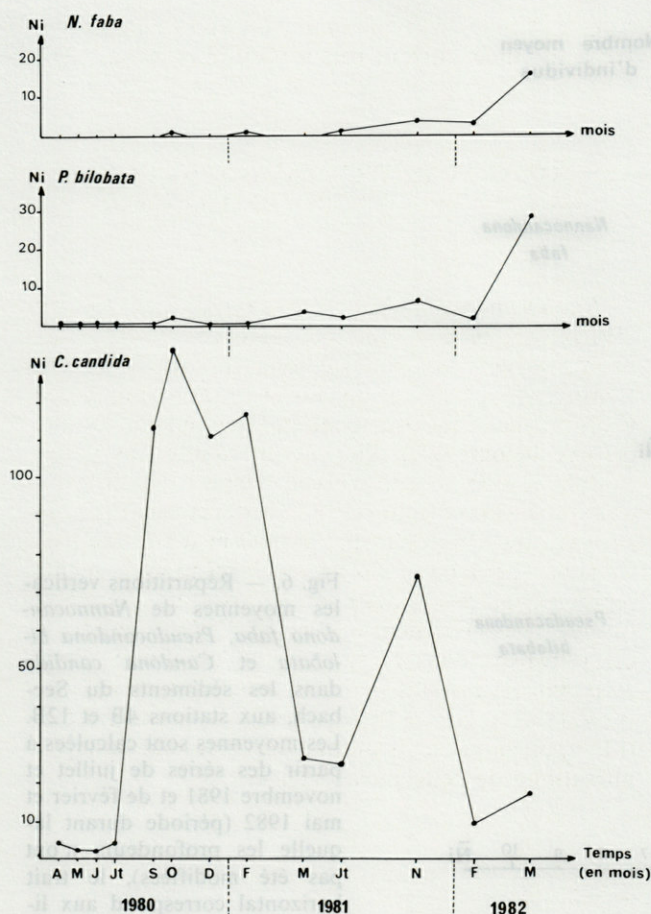


Fig. 7. — Evolution temporelle des captures de *Nannocandona faba*, *Pseudocandona bilobata* et *Candona candida* à la station 12B (total des captures, toutes profondeurs cumulées).

Temporal sampling succession of *Nannocandona faba*, *Pseudocandona bilobata* and *Candona candida* at the station 12B (total number of captures, all depths cumulated).

réduction de la pigmentation du corps, des pigments oculaires et des structures oculaires en général; (3) réduction du nombre des articles de certains appendices et du nombre des soies portées par ces appendices; (4) réduction de l'appareil génital (pour les Ostracodes interstitiels marins seulement); (5) spécialisation de la forme de leur carapace : valves plus allongées et plus anguleuses; (6) spécialisation de certains appendices, allongement de certains d'entre eux (appendices ambulatoires); (7) allongement de certaines soies sensorielles (aesthésques antennaires par exemple); (8) augmentation de la taille de l'oeuf ou des ovocytes.

La présence, au sein du genre *Nannocandona*, d'une espèce (*N. faba*) ayant tout aussi bien des populations vivant dans des habitats interstitiels que des populations répandues dans les eaux de surface, va nous permettre de discuter chacune de ces spécialisations.

Les *Nannocandona faba* hypogés de Lunz ne montrent aucune réduction de la taille de leur corps et de leurs valves par rapport à celles des populations épigées de Suède et de Bulgarie (Tabl. I). Il faut toutefois remarquer que par rapport à d'autres Candoninés, par exemple les représentants des genres *Candona* Baird ou *Fabaeformiscandona* Krstic, qui ont une grande taille (beaucoup d'espèces dépassent 1 millimètre de longueur), la taille de *Nannocandona faba* est très faible; c'est même l'une des plus petites Candoninés, se rapprochant par ce caractère même des Candoninés hypogés appartenant aux genres *Pseudocandona* Kaufmann et *Mixtacandona* Klie (voir discussion sur la taille du test des Candoninés in Danielopol, 1978). La taille réduite et la forme rectangulaire des valves de *Nannocandona faba* ressemblent beaucoup aux stades juvéniles 5 et 6 de *Pseudocandona albicans* (Baird) tels qu'ils ont été décrits par Kovalenko (1983). Nous pouvons ainsi penser que la forme et la dimension du test de *N. faba* pourraient représenter un caractère pedomorphe, dû à un arrêt du développement post-embryonnaire.

N. faba de Lunz possède un corps et un oeil dépourvus de pigments mélaniques, cette absence est un caractère commun à tous les Candoninés, qu'ils soient épigés ou hypogés (Danielopol, 1978).

Le nombre des articles de l'antennule est réduit à 5; cette caractéristique, propre à tous les *Nannocandona*, est due à un arrêt du développement des parois entre les articles 3 et 4 d'une part, et 6 et 7 d'autre part. Par rapport à d'autres Candoninés (Danielopol, 1978) ce nombre réduit d'articles est un caractère pedomorphe.

Le nombre de soies des appendices est plus grand chez les individus de la population de Lunz (Tabl. I); ceci semble dû, comme mentionné plus haut, aux descriptions incomplètes d'Ekman (1914) et de Sywula (1967, 1974).

L'aesthésque Y de la seconde antenne ne présente pas d'allongement particulier par rapport à l'article endopodial qui le porte (Tabl. I). Si l'on compare la longueur de l'aesthésque Y des Candoninés épigés et hypogés (Danielopol, 1973, tabl. I) on remarque que ce phanère est assez long chez *Nannocandona faba*; il dépasse la longueur de l'aesthésque Y de nombreux *Pseudocandona* hypogés (dans ce dernier groupe, la longueur de l'aesthésque Y varie de 36 à 54 %).

Les griffes distales de l'antenne sont très longues par rapport à la longueur de l'endopodite (Tabl. I), mais la population épigée de Suède possède des griffes apparemment plus longues que la population d'Autriche. Cet allongement des griffes est dû à une relation inverse entre le développement de l'article endopodial 2 + 3 et les griffes distales. Danielopol (en prép.) montre que, en général, les Candoninés à articles endopodiaux 2 + 3 courts ont des griffes longues (*Pseudocandona semilunaris* Bronstein, *Ps.*

zschokkei Wolf etc...). Ce phénomène pourrait être dû à une croissance allométrique négative de ces structures antennaires.

Danielopol (1980) a montré que les Ostracodes Candonidés vivant exclusivement dans des habitats hypogés ont des ovocytes plus grands (par rapport à la taille du corps) que ceux des représentants épigés. Dans le cas de *N. faba* de Lunz, les ovocytes sont effectivement très grands (fig. 3D); malheureusement, il nous manque les données concernant les ovocytes des *Nannocandona* épigés.

En conclusion, les caractères morphologiques qui pourraient être interprétés comme des adaptations au milieu souterrain interstitiel (taille réduite du test, réduction du nombre d'articles de l'antennule et de certains appendices, allongement de certains phanères, comme l'aesthésasque Y et les griffes distales antennaires) sont des caractères existant aussi chez les populations épigées de *N. faba* : on ne peut donc pas considérer ces caractères comme des adaptations au milieu souterrain. La taille réduite du test et le développement relativement fort de certaines phanères antennaires pourraient aider à la colonisation des niveaux profonds des sédiments du ruisseau et constituer alors des « exaptations » dans le sens de Gould et Vrba : « Characters evolved for other

usages (or for no fonction at all), and later « coopted » for their current role » (Gould et Vrba, 1982, p.6).

VI. L'ORIGINE DE *NANNOCANDONA FABAE* DANS LES SEDIMENTS PROFONDS DU SEEBACH

Nannocandona faba a été trouvée par Ekman (1914) en Suède à l'ouest de Stockholm, dans un champ gorgé d'eau (Sumpfwiese) ainsi que dans une tourbière (fig. 8), donc dans un habitat limnique peu profond, lénitique ou, peut-être faiblement lotique (source hélocrène ?). Plus de cinquante ans après, Sywula (1967) a retrouvé cette espèce en Bulgarie dans une source limnocrène se déversant dans un ruisseau du Mont Vitoshka, à 1700 m d'altitude (fig. 8), ainsi que dans une source hélocrène de la même région. L'eau de ces deux sources avait une température de respectivement 6,5° et 4,5°C. Cette espèce a été retrouvée dans le sud de la Pologne (Sywula, 1981) vivant dans les sédiments alluviaux de la Nysa Kladzka affluent de l'Ordre dans les monts Sudètes (fig. 8) ainsi que dans un puits donnant sur la nappe phréatique de cette même région.

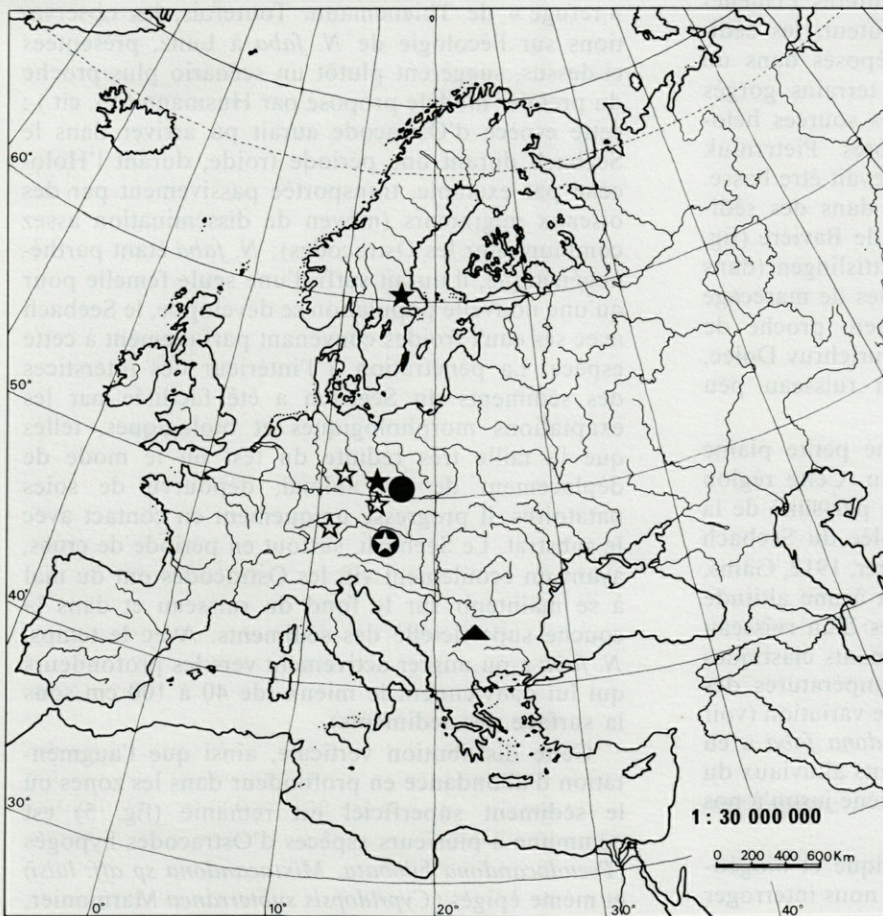


Fig. 8. — Distribution géographique des espèces du genre *Nannocandona* : étoiles blanches : station de *N. faba* fossiles; étoiles noires : stations de *N. faba* actuelles; étoiles blanches cerclées : *N. faba* de Lunz (Basse-Autriche); point noir : *N. stygia*; triangle noir : *N. faba balcanica*.

Geographical distribution of each species of *Nannocandona* : white stars : stations with extinct *N. faba*; black stars : stations with living *N. faba*; white star in a circle : *N. faba* in Lunz (Lower-Austria); black points : *N. stygia*; black triangles : *N. faba balcanica*

Nannocandona faba est connue actuellement en Autriche seulement dans les habitats interstitiels du Seebach à Lunz (fig. 8). Bien que la faune ostracodologique souterraine des sources et des lacs des environs de Lunz (en dehors du secteur Ritrodat) et de la vallée du Danube ait été étudiée par plusieurs spécialistes (Brehm, 1942, 1956; Brehm *in* Mitis 1984, Löffler, 1963, 1975 et données inédites, Daniełopol, 1976a, 1976b, 1983), cette espèce n'avait jamais encore été signalée.

Grâce aux recherches de Diebel et Pietrzniuk (1975, 1977, 1978 et 1984) en Thuringie (voir aussi Pietrzniuk, 1985), *Nannocandona faba* a été trouvée à l'état fossile dans plusieurs stations du Pléistocène tardif (l'interstade Eemien, datant d'environ 120 000 à 100 000 ans B.P.) ainsi que durant le début de l'Holocène (de 10 000 à 9 000 ans B.P.). Les points fossilifères dans lesquels on a trouvé de riches populations sont situés à Burgtonna, Taubach, Mühlhausen, Bad Langensalza et Weimar (Parkhöhlen). Les sédiments à *Nannocandona* sont des sables fins silteux, des tufs calcaires (travertins), quelquefois riches en matières humiques. *Nannocandona faba* coexiste souvent dans des associations d'Ostracodes avec des espèces psychrophiles et crénophiles, comme *Psychrodromus olivaceus* Br. et Rob, *Scottis pseudobrowniana* Kempf et *Microdarwinula zimmeri* (Menzel). Les sédiments des tufs de Thuringie aux environs de Weimar sont célèbres par leur richesse et leur diversité fossilifères (Thienemann, 1950). D'après ce dernier auteur, les sédiments des tufs calcaires ont été déposés dans un milieu limnique peu profond, des terrains gorgés d'eau (Sumpfwiese), quelquefois des sources hélocrènes (Quellsümpfe); enfin, d'après Pietrzniuk (1985), la température de ces eaux devait être basse. Absolon (1973) a retrouvé *N. faba* dans des sédiments de l'Holocène de Bohême et de Bavière (fig. 8): en Bavière, à Bad Tölz et à Wittislingen (dans de l'Holocène ancien), dans des craies de marécage et dans une tourbière (environnement proche de celui de Thuringie); en Bohême, à Hurichrův Dolec, dans des sédiments calcaires d'un ruisseau peu profond et à eau froide.

Le Seebach, à Lunz, traverse une petite plaine alluviale, à 600 m d'altitude environ. Cette région s'est formée au début de l'Holocène par suite de la fonte d'un glacier recouvrant la vallée du Seebach et les bassins du Lunzer See (Göttinger, 1912, Gams, 1927). Le Seebach, bien que coulant à une altitude moyenne, possède tous les caractères d'un ruisseau alpin, avec transport massif de sédiments clastiques grossiers durant les crues et des températures des eaux basses et à faibles amplitudes de variation (voir chapitre écologie). Ainsi, *Nannocandona faba* a eu la possibilité de coloniser les sédiments alluviaux du Seebach à partir du début de l'Holocène jusqu'à nos jours.

L'étude de la distribution écologique et biogéographique de *N. faba* nous conduit à nous interroger

sur les causes qui auraient entraîné la colonisation du milieu interstitiel (les sédiments alluviaux profonds des ruisseaux) en Europe Centrale.

Husmann (1975), étudiant la distribution géographique d'Harpacticoïdes vivant dans les eaux interstitielles froides du nord de l'Europe et d'Europe Centrale (région alpine), a remarqué que leur origine dans les habitats souterrains peut être expliquée par deux modèles: (1) les espèces ont colonisé les biotopes interstitiels pendant une période climatique froide, leur biologie les prédisposant à la colonisation de tout habitat d'eau froide; (2) certaines espèces ont colonisé le milieu interstitiel durant la période post-glaciaire, dans les régions où le climat, en devenant plus chaud, a obligé les organismes psychrophiles épigés à chercher refuge dans les eaux souterraines plus froides. Ce dernier modèle est proche du scénario proposé par Thienemann (1950) pour le refuge de la « Glacial Mischfauna » au post-glaciaire dans des habitats à température froide et stable.

Les données biogéographiques présentées ci-dessus (*N. faba* vit actuellement dans les eaux épigées de Scandinavie et des régions alpines d'Europe du sud-est, contrées à climat froid, et dans les habitats souterrains interstitiels d'Europe Centrale, à moyenne altitude, par exemple dans le sud de la Pologne et en Basse-Autriche) laisseraient penser que *N. faba* est une bonne illustration du modèle « refuge » de Thienemann. Toutefois, les observations sur l'écologie de *N. faba* à Lunz, présentées ci-dessus, suggèrent plutôt un scénario plus proche du premier modèle proposé par Husmann (op. cit.): cette espèce d'Ostracode aurait pu arriver dans le Seebach durant une période froide, durant l'Holocène par exemple, transportée passivement par des oiseaux migrateurs (moyen de dissémination assez commun chez les Ostracodes); *N. faba* étant parthénogénétique, il aurait suffi d'une seule femelle pour qu'une nouvelle population se développe, le Seebach avec ses eaux froides convenant parfaitement à cette espèce. La pénétration à l'intérieur des interstices des sédiments du Seebach a été facilitée par les exaptations morphologiques et biologiques, telles que la taille très réduite du test ou le mode de déplacement de cet animal, dépourvu de soies natatoires, il progresse uniquement en contact avec le substrat. Le Seebach, surtout en période de crues, ayant un écoulement vif, les Ostracodes ont du mal à se maintenir sur le fond du ruisseau et dans la couche superficielle des sédiments. Avec le temps, *N. faba* a pu migrer activement vers les profondeurs qui lui conviennent le mieux (de 40 à 100 cm sous la surface des sédiments).

Cette distribution verticale, ainsi que l'augmentation d'abondance en profondeur dans les zones où le sédiment superficiel est remanié (fig. 5) est commune à plusieurs espèces d'Ostracodes hypogés (*Pseudocandona bilobata*, *Mixtacandona* sp. aff. *laisi*) et même épigés (*Cypridopsis subterranea* Marmonier,

1984). Quelles particularités écologiques attirent cet Ostracode vers les zones profondes du sédiment ? Est-ce la stabilité du substrat profond, l'écoulement plus lent des eaux interstitielles, l'absence de prédateurs ... ? On peut aussi se demander si la taille de l'organe chémo-sensoriel Y de l'antenne, beaucoup plus long que celui d'espèces épigées telles que *Candona candida* ou *Candona neglecta*, ne conférerait pas à *N. faba* une meilleure efficacité dans la recherche de sa nourriture dans le milieu interstitiel profond. Une chose paraît certaine, le paramètre température n'est pas déterminant dans cette migration en profondeur, étant donné qu'il n'y a pas de différences entre les températures des eaux de surface et celles des eaux interstitielles profondes dans le Seebach (voir ci-dessus). Ces sédiments profonds du lit du ruisseau ne constituent pas non plus un « refuge » pour les populations épigées de *N. faba* qui auraient pu théoriquement peupler tout aussi bien les sources de cette région : Göttinger (1962) a étudié le régime thermique de plusieurs sources proches du Seebach, les valeurs mesurées au cours des quatre saisons sont comprises entre 6 et 9°C (pour une même source, les variations maximales annuelles ne dépassent pas 1 à 2°C). Il apparaît donc que ces biotopes aquatiques épigés ont des caractéristiques thermiques semblables à celles des eaux superficielles et interstitielles du ruisseau, sans réchauffement important durant l'été. Cet argument vient lui aussi s'opposer au modèle du « refuge » thermique des organismes psychrosthénothermes énoncé plus haut.

Ce scénario d'une colonisation active du milieu interstitiel profond par *N. faba* illustre parfaitement les idées développées par Rouch (1982) à propos des Copépodes Harpacticides du karst du Baget et par Racovita (1983) et Juberthie (1984) pour certains troglobies terrestres. Rouch (1986) considérant l'ensemble des travaux menés ces dernières années sur les espèces hypogées aquatiques, estime que « c'est pendant les périodes de stabilité climatique ou environnementale, que certaines espèces de la surface peuvent envahir et coloniser le milieu souterrain qui constitue pour elles un habitat potentiel ».

REMERCIEMENTS. Nous tenons à remercier les Drs G. Bretschko (Lunz/See) et E. Pietrzniuk (Berlin) qui nous ont confié du matériel de *Nannocandona faba* (récent et fossile) ainsi que pour les informations concernant les différents aspects de cette note qu'ils nous ont fournis. Nous remercions aussi les Professeur H. Löffler (Vienne) et R. Ginet (Lyon) et les Docteurs M.J. Turquin (Lyon) et R. Rouch (Moulis) qui ont lu et critiqué le manuscrit de cette note.

Après envoi du manuscrit, nous avons trouvé *Nannocandona faba* dans des prélèvements provenant de la grotte de Castello Tesino (Commune de Castello Tesino, Provinci di Trento, Alto Adige, Italie; Leg. Dr. Gasparo; récolte du 6 septembre

1986). Cette grotte de résurgence est située à 925 m d'altitude, les échantillons proviennent d'une petite vasque située à 70 m de l'entrée (longueur totale de la grotte : 400 m). Cette nouvelle station est la seule localisation connue de l'espèce au sud de l'Arc Alpin.

Enfin, *N. faba* a été découverte récemment dans des échantillons de sol gorgé d'eau, d'une tourbière située à Dunlak, en Irlande (Leg. Dr. D. Dairmont). Ces prélèvements ont été réalisés à une faible profondeur dans le sol d'îles flottantes de roseaux : entre -2 et -10 cm sous la surface. Cette dernière station confirme que la colonisation du milieu interstitiel, par cet Ostracode, est sans doute récente.

BIBLIOGRAPHIE

- ABSOLON A., 1973. Ostracoden aus einigen Profillen spät und postglazialer Karbonatablagerungen in Mitteleuropa. *Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol.*, 13 : 47-94.
- BACHELARD G., 1981. Essai sur la connaissance approchée. 5^e Eds, Librairie Philosophique, J. Vrin, Paris, 310 p.
- BREHM V., 1942. Nochmals die Biocenosen der Lunzer Gewässer. *Internat. Rev. Hydrobiol.*, 42 : 289-316.
- BREHM V. 1956. Beiträge zur Kenntnis der Quelle und Subterrana fauna des Lunzer Gebietes. *Sber. Osterr. Akad. Wiss math-naturw. Kl.*, 1, 165 : 323-336.
- BRETSCHKO G., 1982. Physiographische Daten und Arbeiten zur räumlich-zeitlichen Verteilung der Fauna. *Jber. Biol. Stn. Lunz*, 5 : 39-49.
- BRETSCHKO G., 1983. Die Biozönosen der Bettsedimente von Fließgewässern - ein Beitrag der Limnologie zur naturnahen Gewässerregulierung. Bundesministerium für Land und Forstwirtschaft, Wien, 161 p.
- BROODBAKKER N.W. & D.L. DANIELOPOL, 1982. The chaetotaxy of Cypridacea (Crustacea, Ostracoda) limbs : proposals for a descriptive model. *Bijdr. Dierk.*, 52 : 103-120.
- DANIELOPOL D.L., 1973. Sur la morphologie des aesthetascs chez quelques Ostracodes hypogés de la sous-famille des Candoninae (Cyprididae, Podocypida). *Ann. Spéléol.*, 28 : 233-245.
- DANIELOPOL D.L., 1976a. The distribution of the fauna in the interstitial habitats of riverine sediments of the Danube and the Piesting (Austria). *Int. J. Speleol.*, 8 : 23-51.
- DANIELOPOL D.L., 1976b. Sur la distribution géographique de la faune interstitielle du Danube et de certains de ses affluents en Basse-Autriche. *Int. J. Speleol.*, 8 : 323-329.
- DANIELOPOL D.L., 1978. Über Herkunft und Morphologie der Süßwasser-hypogäischen Candoninae (Crustacea, Ostracoda). *Sber. Osterr. Akad. Wiss. math-naturw. Kl.*, 1, 187 : 1-162.
- DANIELOPOL D.L., 1980a. Sur la biologie de quelques Ostracodes épigés et hypogés d'Europe. *Bull. Mus. Hist. nat. Paris*, (4), (A. Zool.), 2 : 471-506.
- DANIELOPOL D.L., 1980b. On the carapace shape of some european freshwater interstitial Candoninae (Ostracoda). *Proc. Biol. Soc. Wash.*, 93 : 742-756.

- DANIELOPOL D.L., 1980c. An essay to assess the age of the freshwater interstitial Ostracods of Europe. *Bijdr. Dierk.*, 50 : 243-291.
- DANIELOPOL D.L., 1983. Der Einfluss organischer Verschmutzung auf das Grundwasser-Ökosystem der Donau im Raum Wien und Niederösterreich. Bundesministerium f. Gesundheit u. Umweltschutz, Forschungsberichte 5/83 : 5-160.
- DIEBEL K. & E. PIETRZENIUK, 1975. Ostracoden aus dem holozänen Travertin von Bad Langensalza. *Quartärpaläont.*, 1 : 27-55.
- DIEBEL K. & E. PIETRZENIUK, 1977. Ostracoden aus dem Travertin von Taubach bei Weimar. *Quartärpaläont.*, 2 : 119-137.
- DIEBEL K. & E. PIETRZENIUK, 1978. Die Ostracodenfauna des eeminterglazialen Travertins von Burgtonna in Thüringen. *Quartärpaläont.*, 3 : 87-91.
- DIEBEL K. & E. PIETRZENIUK, 1984. Jungpleistozäne Ostracoden aus Sedimenten der Parkhöhlen von Weimar. *Quartärpaläont.*, 5 : 285-319.
- EKMANN S., 1914. Beiträge zur Kenntnis der Schwedischen Süßwasser-Ostracoden. *Zool. Bidr. Uppsala*, 3 : 1-36.
- GAMS H., 1927. Die Geschichte der Lunzer Seem, Moore und Wälder. *Int. Rev. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr.*, 18 : 305-387.
- GINET R. & V. DECOU, 1977. Initiation à la biologie et à l'écologie souterraines. Ed. Delarge, Paris, 345 p.
- GOTZINGER G., 1912. Geomorphologie der Lunzer Seen und ihres Gebietes. *Int. Rev. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr.*, Suppl. 2 : 1-117.
- GOTZINGER G., 1962. Die Quellen des Gebietes des Lunzer Seen; Positionen, typus, Temperatur. 4. erweiterte Folge : Messungen 1961. *Anz. math. naturw. Kl. Osterr. Akad. Wiss.*, 11 : 192-201.
- GOULD S.J. & E.S. VRBA, 1982. Exaptation - a missing term in the science of form. *Paleobiology*, 8 : 4-15.
- HARTMANN G., 1973. Zum gegenwärtigen Stand der Erforschung der Ostracoden interstitiellen Systeme. *Ann. Spéleol.*, 28 : 417-426.
- HUSMANN S., 1975. The boreoalpine distribution of groundwater organisms in Europe. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 19 : 2983-2988.
- ILLIES J., 1983. Changing concepts in biogeography. *Ann. Rev. Entomol.*, 28 : 391-406.
- JEANNEL R., 1943. Les fossiles vivants des cavernes. Ed. Gallimard, Paris, 321 p.
- JEANNEL R., 1950. La marche de l'évolution. Editions du Museum, Paris, 171 p.
- JUBERTHIE C., 1984. La colonisation du milieu souterrain; théories et modèles, relation avec la spéciation et l'évolution souterraine. *Mem. Biospéol.*, XI : 65-101.
- KOSSWIG C., 1977. Génétique et évolution régressive. In : Mécanismes de la rudimentation des organes chez les embryons de vertébrés. Colloque int. Cent. natn. Rech. Scient., 266 : 19-29.
- KOVALENKO A.L., 1983. Postembrionalnoe razvitie *Candona paralella* G.W. Müller (Crustacea, Ostracoda). *Izv. Akad. Nauk. Moldavskaia SSR Ser. biol.*, 1 : 33-38.
- LOFFLER H., 1963. Die Ostracodenfauna Österreichs. Beiträge zur Fauna Austriaca. *Sber. Osterr. Akad. Wiss. math. naturw. Kl.*, 1, 172 : 199-211.
- LOFFLER H., 1975. The evolution of Ostracode faunas in alpine and prealpine lakes and their value as indicators. *Bull. Amer. Paleont.*, 65, 282 : 433-443.
- LOFFLER H. & D.L. DANIELOPOL, 1978. Ostracoda. In J. Illies (ed) *Limnofauna Europaea*; 196-208, G. Fischer Verlag, Stuttgart.
- MADDOCKS R.F., 1976. Pussellinae are interstitial Bairdiidae (Ostracoda). *Micropaleontology*, 22 : 194-214.
- MARMONIER P., 1984. Vertical distribution and temporal evolution of the ostracod assemblage of the Seebach sediments (Lunz, Austria). *Jber. Biol. Stn. Lunz*, 7 : 49-82.
- MARMONIER P., 1985. Répartition spatiale des Ostracodes dans les sédiments d'un ruisseau alpin (Le Seebach, à Lunz, Autriche). *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 22 : 2053-2057.
- MITIS V.H., 1984. Die Ybbs als Typus eines ostalpinen Kalkalpenflusses. *Jber. Biol. Stn. Lunz*, 7 : 174-180.
- PIETRZENIUK E., 1985. Ostracoden aus holozänen Travertin von Weimar. *Z. geol. Wiss. Berlin*, 13 : 207-233.
- RACOVITA G., 1983. Quelques problèmes concernant la structure écologique du domaine souterrain et l'évolution de la faune hypogée (en roumain). In Simpozionul « Evolutie si Adaptare ». Cluj-Napoca : 231-238.
- ROUCH R., 1982. Le système karstique du Baget. XII. La communauté des Harpacticides. Sur l'interdépendance des nomocénoses épigée et hypogée. *Annls Limnol.*, 18 (1) : 41-54.
- ROUCH R., 1986. Sur l'écologie des eaux souterraines dans le karst. *Stylogia*, 2 (4) : 352-398.
- SCHEMEL C., 1984. Reduktion, Kompensation und Neuerwerb im Evolutionsprozess. In : *Regressive Evolution und Phylogenese*, 9-25, Parey Verlag, Hamburg.
- SYWULA T., 1967. Notes on Ostracoda II. On some bulgarian species. *Bull. Soc. amis Sciences et Lettres Poznan*, D, 8 : 11-42.
- SYWULA T., 1974. *Malzorzackii* (Ostracoda) Fauna Soldkowodna Polski, 24, 315 p, Panstwowe Wydawnictwo Nauk, Warszawa.
- SYWULA T., 1976. New species of Ostracoda (Crustacea) from subterranean waters of Poland. *Bull. Acad. Pol. Sci. Ser. Sci. Biol.*, 11, 24 : 271-278.
- SYWULA T., 1981. Ostracoda of underground water of Poland. Proc. Symp. underground fauna of Poland. *Ann. Czestochowa Mus.*, 5 : 89-96 (en polonais, résumé en anglais).
- THIENEMANN A., 1950. Verbreitungsgeschichte der Süßwassertierwelt Europas. In : *Die Binnengewässer*, 18 : 1-809, E. Schweizerbart'sche Verlag, Stuttgart.
- VANDEL A., 1964. Biospéologie. La biologie des animaux cavernicoles. Ed. Gauthier-Villars, Paris, 619 p.
- WILKENS H., 1973. Ancienneté phylogénétique et degrés de réduction chez les animaux cavernicoles. *Ann. Spéleol.*, 28 : 327-331.
- WILKENS H., 1984. Zur Evolution von Polygensystemen, untersucht an ober- und unterirdischen populationen des *Astyanax mexicanus* (Characidae, Pisces). In : *Regressive Evolution und Phylogenese* : 55-71, Parey Verlag, Hamburg.

Reçu le 22 novembre 1986; received November 22, 1986.
 Accepté le 4 février 1987; accepted February 4, 1987.

CONDITIONS PHYSICOCHIMIQUES D'ENKYSTEMENT DE CHRYSOPHYCÉES ET DINOPHYCÉES EN MILIEU LACUSTRE

Chemical conditions of Chrysophyceae and Dinophyceae encystments in a lake

J.C. ROMAGOUX et F. RESTITUITO

*Equipe d'Hydrobiologie Régionale,
Université de Clermont II,
Complexe scientifique des Cézaux,
B.P. 45, 63170 AUBIERE, France*

LAC
PHYSICO-CHIMIE
MICROPHYTOBENTHOS
KYSTES

RÉSUMÉ. — La présente étude a été menée sur le sédiment du lac Chauvet, un lac oligotrophe dont le sédiment présente à - 30 et - 40 m une forte concentration en fer. Cette étude a permis d'observer le développement des kystes de Chrysophycées et de Dinophycées en milieu naturel. Nous avons ainsi mis en évidence l'influence, sur leur formation, d'un certain nombre de paramètres physico-chimiques, la concentration en Ca et Mg de l'eau (libre, interstitielle, surnageante), en particulier, qui semble avoir, dans ce milieu, une action prépondérante.

LAKE
CHEMICAL ANALYSIS
MICROPHYTOBENTHOS
CYSTS

Abstract. — The present study was carried out on the sediment of the oligotrophic lake Chauvet (Auvergne-France). Analysis of sediment reveals high concentrations of iron at 30 m to 60 m depths. The microphytobenthos was studied at different depths (10, 20, 30, 40, 60 m). At some times in the year, cysts of dinoflagellates were observed in the sediment. The results are interpreted with a principal components analysis in combination with spatiotemporal diagrams. The two methods allowed us to determine the influence of Ca and Mg concentrations on cysts development : cysts of *Peridinium* type « 2 » and *Peridiniopsis* appeared with the lowest concentrations of Ca and Mg in the water and in the sediment - *Gymnodinium* type « 1 » were present when the concentration of Ca and Mg was higher.

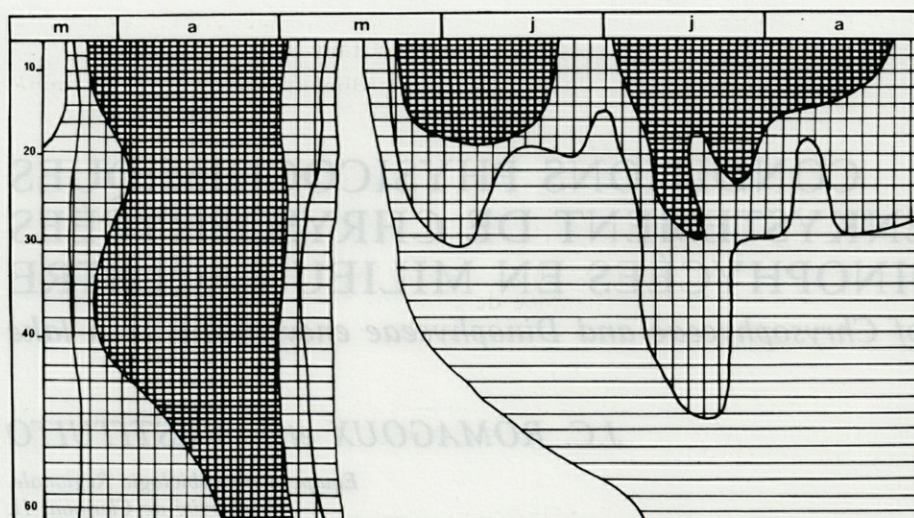
De mars à août 1979, à l'occasion d'une étude sur le lac Chauvet ayant pour but de préciser l'influence des conditions physicochimiques du milieu sur le développement des différentes espèces microphytobenthiques, nous avons relevé la présence d'un nombre relativement important de kystes de Chrysophycées et de Dinophycées.

Peu d'auteurs ont, jusqu'ici, mentionné les conditions de formation de tels kystes en milieu naturel. Les seules études effectuées, dues à Shilling (1891), West (1908), Entz (1927), Braarud (1958) et Eren (1969), se rapportent essentiellement aux Péridiniens. En raison du peu de documentation bibliographique disponible et de l'existence de cycles évolutifs différents à partir de ces kystes (Lefevre, 1932), il ne fut pas possible de déterminer exactement les espèces auxquelles appartiennent les différents types de kystes considérés; il nous a

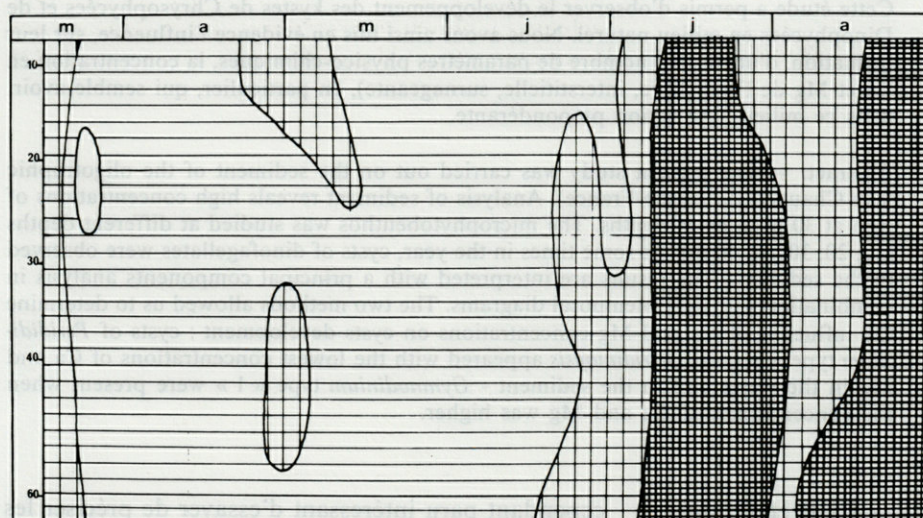
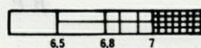
cependant paru intéressant d'essayer de préciser les facteurs intervenant dans l'enkystement de ces Protistes.

LOCALISATION - METHODOLOGIE

Situé à une altitude de 1200 m, le lac Chauvet a une superficie de 53 ha et une profondeur maximale de 66 m. C'est un lac oligotrophe. En toute saison, les eaux sont bien oxygénées jusqu'au fond, très peu minéralisées et pauvres en éléments nutritifs. Le pH est généralement neutre à légèrement acide (fig. 1A). La vase est caractérisée par la présence, à partir de - 30 m, d'une quantité importante de fer oxydé en surface, formant une croûte continue entre - 30 et - 40 m. Comme l'eau, la vase est pauvre en calcium (Tabl. I).



A



B

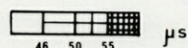


Fig. 1. — A, représentation spatio-temporelle de la valeur du pH ; B, représentation spatio-temporelle de la conductivité.

A, spatio-temporal representation of the pH values; B, spatio-temporal representation of the conductivity.

Tableau I

| | Vase mg/g | Eau interstitielle mg/l | Eau surnageante mg/l | Eau libre mg/l |
|-----|--------------|----------------------------|-------------------------|-------------------|
| Ca | 0,3 | 0,7 | 0,8 | 0,8 |
| Mg | 1,3 | 1,0 | 0,9 | 0,9 |
| Zn | 0,05 | 0,12 | 0,05 | 0,02 |
| Na | 0,15 | 2,2 | 1,3 | 1,3 |
| K | 0,5 | 1,0 | 0,6 | 0,6 |
| Mn | 0,7 | 0,3 | 0,05 | 0,0 |
| 10m | 2,5 | 1,5 | 0,1 | 0,0 |
| 40m | 15,0 | 0,4 | 0,02 | 0,03 |
| Fe | 50,0 | 6,8 | 0,1 | |

Les prélèvements hebdomadaires ont été effectués aux profondeurs - 10, - 20, - 30, - 40, - 60 m au moyen d'un carottier Jenkin-Mortimer pour la vase et d'une bouteille fermante de type Van Dron pour l'eau libre.

Au niveau algal, nous avons :

- déterminé les espèces benthiques présentes dans le premier cm de vase;
- effectué le dosage des pigments présents dans le sédiment d'après la formule de Lorenzen (1967);
- évalué la biomasse spécifique par comptage au microscope. Le calcul de la biomasse par $m^2 a$

ensuite été réalisé (Romagoux, 1979) par comptage à partir de la biomasse rapportée à la surface de prélèvement.

Au niveau physicochimique, les analyses ont été faites sur l'eau libre, l'eau surnageante, prélevée directement au-dessus du sédiment, l'eau interstitielle obtenue par filtration sous vide de la vase brute (sur filtres Whatman GF/C) et sur le sédiment après attaque de ce dernier par HCl concentré. Dans l'eau nous avons mesuré la quantité d'énergie lumineuse, la température, la conductivité, le pH et nous avons évalué les concentrations

— en nitrates. Après formation en milieu sulfurique du dérivé nitré de l'acide phénol disulfonique, la densité optique a été mesurée à 410 nm après passage en milieu alcalin ammoniacal;

— en azote ammoniacal. L'ion ammonium en milieu alcalin donne avec le phénol et l'hypochlorite un composé de type indophénol susceptible d'une détermination spectrophotométrique à 630 nm;

— en nitrites. L'intensité de la couleur rouge du composé dû à la réaction de la sulfanilamide et du N-(1 naphthyl) - éthènediamine avec les nitrites est mesurée à 540 nm;

— en phosphates par la méthode Murphy et Riley;

— en silice. Après attaque au molybdate de sodium la lecture est faite à 365 nm.

Dans l'eau et le sédiment, nous avons déterminé les concentrations en Ca, Mg, Zn, Na, K, Mn et Fe, par spectrophotométrie d'absorption atomique.

L'exploitation des résultats a été réalisée au moyen de l'analyse en composantes principales (Hotelling, 1933), selon le modèle interprétatif symétrique proposé par Ibanez (1972). Cette analyse a été effectuée de 2 façons différentes :

a) profondeur par profondeur sur l'ensemble des prélèvements

b) de façon globale, toutes profondeurs confondues.

RESULTATS ET DISCUSSION

Les résultats (tabl.II) montrent l'intérêt de l'utilisation simultanée de l'analyse en composantes principales sur l'ensemble des données, et, profondeur par profondeur. Cette étude mathématique globale, comparée aux diagrammes spatio-temporels de chaque paramètre, permet de sélectionner des facteurs du milieu pouvant effectivement influencer sur le développement des 5 différents types de kystes (fig. 2).

| Profondeurs | 10m | | 20m | | 30m | | 40m | | 60M | | Toutes profondeurs confondues | |
|-------------|---|--------------------------|-----------------------------|---|----------------------------|--|---------------------------------|--|--|---|---|--|
| | positive | négative | positive | négative | positive | négative | positive | négative | positive | négative | positive | négative |
| A | Observés dans moins de 10% des prélèvements | | Pas de corrélation | | T° B VZn VNa VFe SMn | ICa IMg INa | B VK | VMn SZn | Pas de corrélation | | B VZn VMn SSI | pH lum. VCa |
| B | Observés dans moins de 10% des prélèvements | | VMg | SMg SNa | A Chl. b Chl. c | VZn VMn ICa IMg IZn INa IFe pH | A Chl. b Chl. c | ICa IMg IZn IMn IFe pH | D C Chl. b IZn IK IMn IFe | O ₂ SCa IMg pH | A B VZn VMn VFe SSI SMn LSi | pH lum. ICa IMg VCa SCa |
| C | Observés dans moins de 10% des prélèvements | | E T° Cond. VCa | VMg VZn VK SCa SMg SNa ICa IMg IFe | E | | E | D VMg VZn VK SCa SMg ICa IMg | E Cond. SMn | D O ₂ VMg VZn VK VMn VFe SCa SMg ICa IMg | E B SMn IK LMg LMn Cond. | pH SCa SMg SNa ICa IMg LCa LNa VMg VK |
| D | Observés dans moins de 10% des prélèvements | | | pH PO ₄ VCa IK IMn | SCa VK | E Cond. | VMg VZn VK SCa SMg ICa | E B Cond. SMn IMn | VMg VZn VK VMn VFe SCa SMg ICa IMg | C Cond. VCa SMn | VMg VZn VMn VFe SCa SMg ICa LCa LMg | VCa SPO ₄ LMn Cond. lum. |
| E | T° SMn ICa | VMg VK SMg SNa IFe | C T° Cond. VCa VZn | SCa SMg ICa IMg IFe | C Cond. SMn IK | D VK SCa SMg ICa | C IMn | D VMg VK SMg ICa | B C Cond. SMn IK IMn IFe | D VMg VZn VK VFe SCa SMg ICa IMg | Cond. SMn LMn SPO ₄ LNO ₂ | pH VK VMn LNa |

A = Kystes de Chrysophycées, B = Kystes de Péridiniopsis, C = Kystes de Péridiniens
D = Kystes de Gymnodiniens "1" E = Kystes de Gymnodiniens "2"

Cond. = Conductivité lum. = Energie lumineuse
VCa, VMg, VZn, ... = Ca, Mg, Zn, ... de la vase ICa, IMg, IZn, ... = Ca, Mg, Zn, ... de l'eau interstitielle
SCa, SMg, SZn, ... = Ca, Mg, Zn, ... de l'eau surnageante LCa, LMg, LZn, ... = Ca, Mg, Zn, ... de l'eau libre

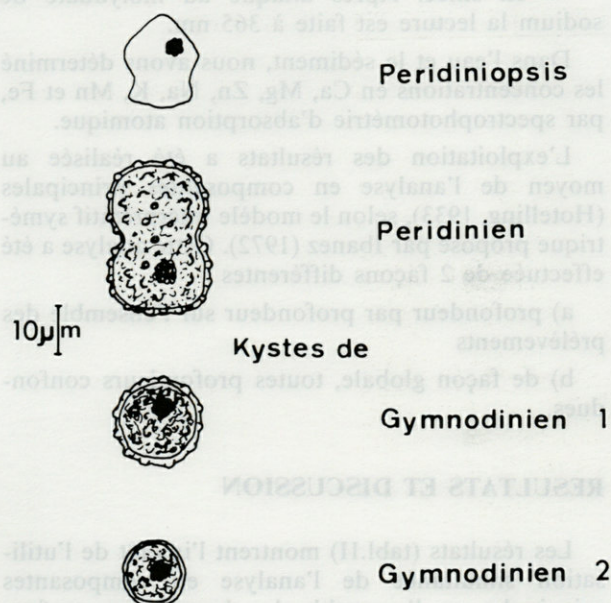


Fig. 2. — Schéma des différents kystes observés.
Observed cysts.

1. Les kystes de *Chrysophycées*

Ils sont présents de façon ponctuelle, pendant toute la période de prélèvements (sauf en juillet), essentiellement à partir de - 30 m. A cette profondeur, la température de l'eau est voisine de 4 à 5°C et une légère augmentation de cette dernière semble favorable à leur développement bien que leur présence ne dépasse pas l'isotherme 7°C, en toute profondeur. Leur plus forte biomasse est contemporaine des pH neutres à faiblement acides. Ils sont liés positivement aux éléments de la vase tels que le zinc et le fer, ainsi que le manganèse, lorsqu'il est en quantité inférieure à 2 mg/g de vase sèche. Au-dessus de cette valeur (à - 40 m), les kystes sont en corrélation négative avec cet élément. Par contre, l'augmentation des concentrations en Ca, Na et Mg dans l'eau interstitielle semble favoriser le maintien de la population active de *Chrysophycées*, en particulier, à la profondeur - 30 m.

2. Les kystes de *Dinophycées*

a. Les kystes de *Peridiniopsis* (d'après Bourrely, 1970) probablement de *Glenodinium alpestre* chodat (fig. 3) apparaissent au début du mois de mai. Présents uniquement à - 10 m, début mai, ils occupent ensuite (de mi-mai à la fin août) la zone profonde, en disparaissant de la profondeur - 10 m. L'étude du diagramme spatiotemporel permet de mettre en évidence la présence de 3 populations successives de

kystes de *Peridiniopsis*. Parallèlement, une évaluation de la biomasse phytoplanctonique (fig. 3 B) montre que les *Peridiniopsis* sont présents dans l'eau, à partir de début avril. Le comportement de cette population permet de la subdiviser en 2 périodes principales :

— Au printemps, alors que la température de l'eau ne dépasse pas 5 à 6°C en toute profondeur, les *Peridiniopsis* colonisent toute la colonne d'eau, le maximum de biomasse se situant, en surface, mi-avril. Fin avril, l'apparition de kystes, en surface, est suivie d'une brusque diminution du nombre des cellules de *Peridiniopsis* dans les 10 premiers m.

— De mi-mai à fin juillet, la population libre de *Peridiniopsis* est concentrée dans les 10 premiers m. Plus profondément, le nombre de cellules diminue très rapidement et devient nul à partir de - 20 m. A cette période, les kystes de *Peridiniopsis* sont observés dans le sédiment et leur répartition suit l'évolution de la population de *Peridiniopsis* en surface.

Bien qu'il ressorte de l'analyse mathématique que la formation de kystes est favorisée par une élévation de la valeur du pH dans l'eau surnageante, une observation plus fine des résultats montre qu'ils sont absents du milieu lorsque le pH devient supérieur à 6,8 (fig. 1A).

L'analyse en composantes principales, toutes profondeurs confondues, fait apparaître une corrélation positive entre la concentration en Fe, Mn et Zn de la vase et la biomasse des kystes de *Peridiniopsis*. Cependant, une comparaison avec les résultats reportés sur les diagrammes spatiotemporels, permet de penser qu'il s'agit plus d'une concomitance de faits que d'une corrélation directe. Certes, l'accumulation de fer, de manganèse, et, dans une moindre part, de zinc, coïncide avec la zone où la sédimentation des kystes de *Peridiniopsis* est la plus importante mais, dans ce cas précis, les variations des différentes concentrations entre - 10 m et - 60 m sont plus importantes que les variations temporelles à chaque niveau; aussi, l'analyse globale privilégie-t-elle les différences de concentration entre les différents niveaux. La quantité de fer et de manganèse dissous varie en fonction des conditions oxydo-réductrices du milieu. De ce fait, la corrélation négative qui relie, à - 30 et - 40 m, au niveau de l'eau interstitielle, ces kystes, aux 3 éléments précédents et la corrélation positive existant à - 60 m permet de penser que ce sont les conditions oxydoréductrices du milieu qui influent sur la formation des kystes.

L'existence d'une corrélation négative entre la quantité d'oxygène dissous et la biomasse de ces kystes à - 60 m permet d'appuyer cette hypothèse.

Par contre, la présence de Ca et Mg dans l'eau interstitielle et de Ca dans l'eau surnageante et dans la vase favorise le maintien au niveau du sédiment de la population de *Peridiniopsis*.

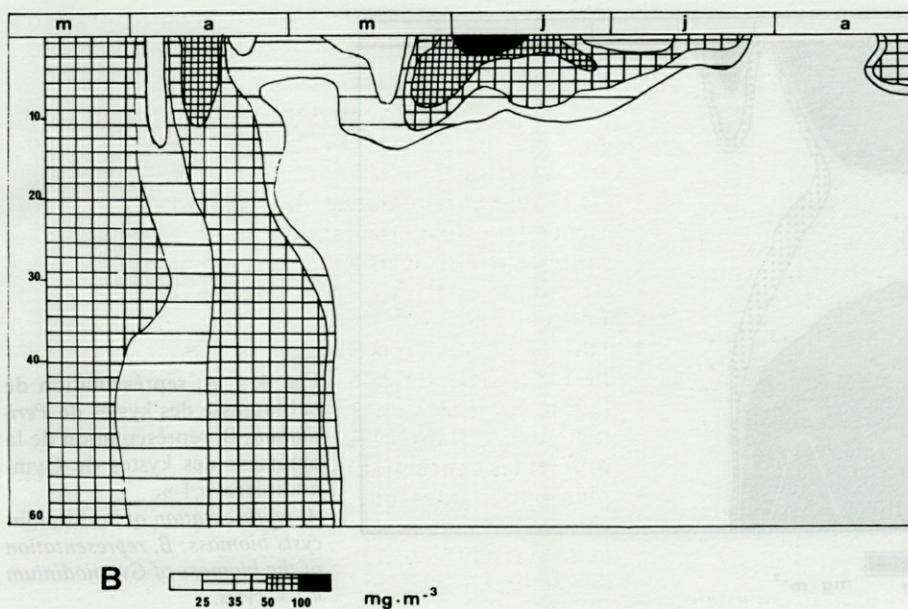
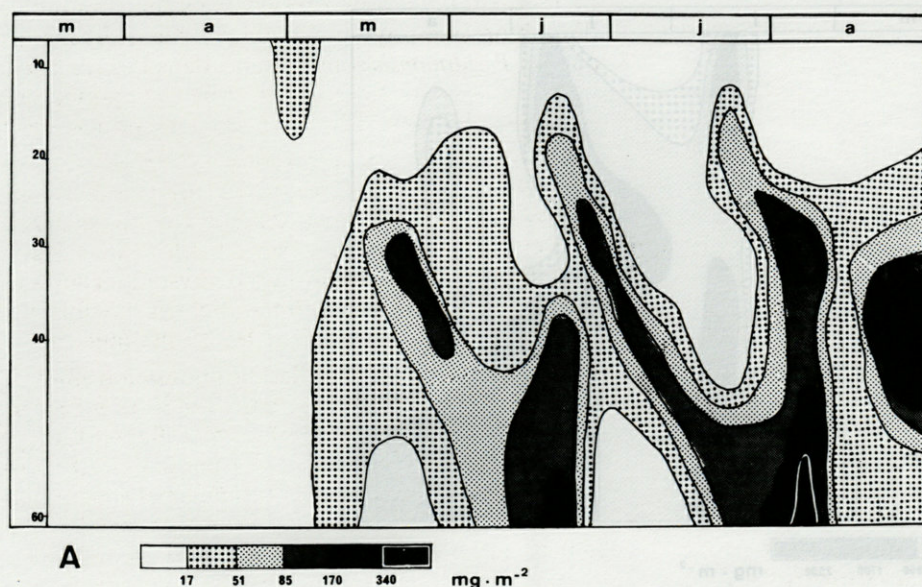


Fig. 3. — A, représentation de la biomasse des kystes de *Peridiniopsis*; B, représentation de la biomasse des *Peridiniopsis* planctoniques.

A, spatio-temporal representation of *Peridiniopsis* cysts biomass; B, spatio-temporal representation of *Peridiniopsis* biomass.

b. Kystes de *Peridinium* (fig. 4A)

A membrane épaisse et très ornementée, ils n'apparaissent dans le sédiment qu'à partir du mois de juin. Ils sont présents en surface, de mi-juin à mi-juillet, et de mi-juin à fin août en profondeur. Leur répartition spatiotemporelle met en évidence les interactions existant entre la formation des kystes et la répartition des *Peridinium* eux-mêmes. En effet, l'enkystement mi-juin de la population de *Peridinium* est suivi fin juin de la disparition des *Peridinium* en surface (jusqu'à - 10 m). La deuxième population s'enkyste fin juillet, en surface, et de fin juillet à fin août, en profondeur.

La formation des kystes est liée à une conductivité élevée (fig. 1B) (supérieure à 50 μ S) et associée à un pH acide. La biomasse des kystes est corrélée négativement à la concentration de certains cations de la vase et en particulier à Mg, Zn et K, à toutes les profondeurs.

La relation négative qui relie la biomasse des kystes à Ca, Mg et Na de l'eau montre la dépendance de ces *Peridinium* vis-à-vis de ces éléments qui restent toujours en quantité faible (valeur maximale moyenne Ca : 0,8 mg/l, Mg : 1,0 mg/l, Na : 22 mg/l).

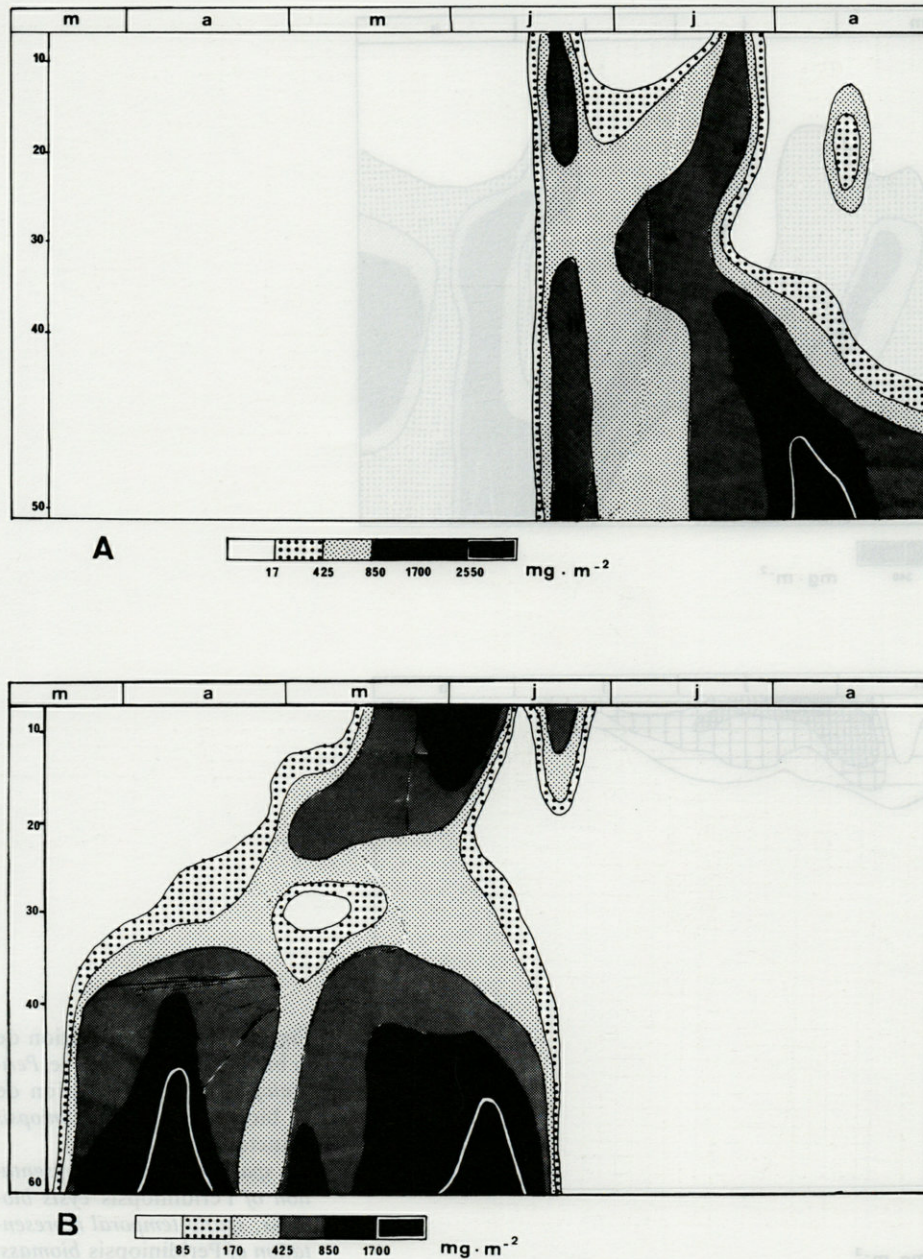


Fig. 4.— A, représentation de la biomasse des kystes de *Peridinium*; B, représentation de la biomasse des kystes de *Gymnodinium* « 1 ».

A, representation of *Peridinium* cysts biomass; B, representation of the biomass of *Gymnodinium* « 1 » cysts.

c. Les kystes de *Gymnodiniens*

Deux types de kystes de *Gymnodiniens* ont pu être distingués sans qu'il soit possible de les déterminer avec précision.

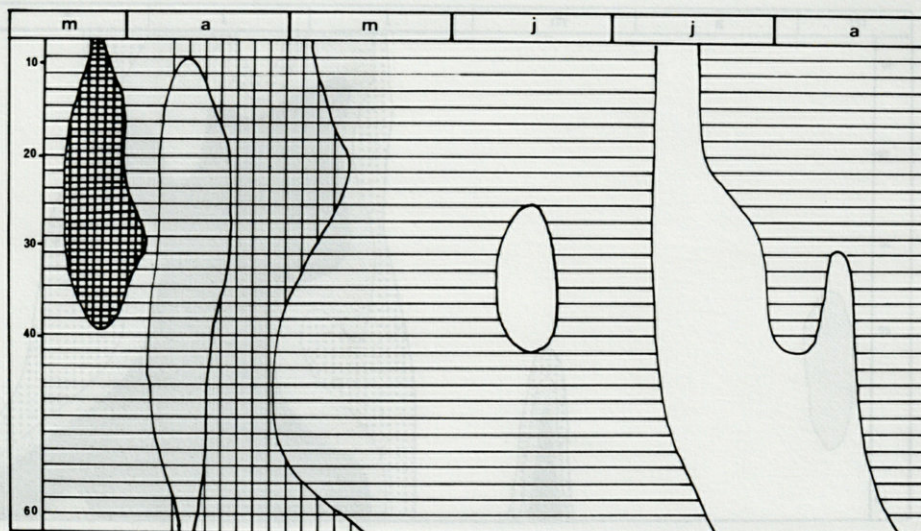
Les kystes « 1 » (fig. 4B)

A membrane relativement épaisse ornementée de tubercules, ils ont un diamètre voisin de 10 μm .

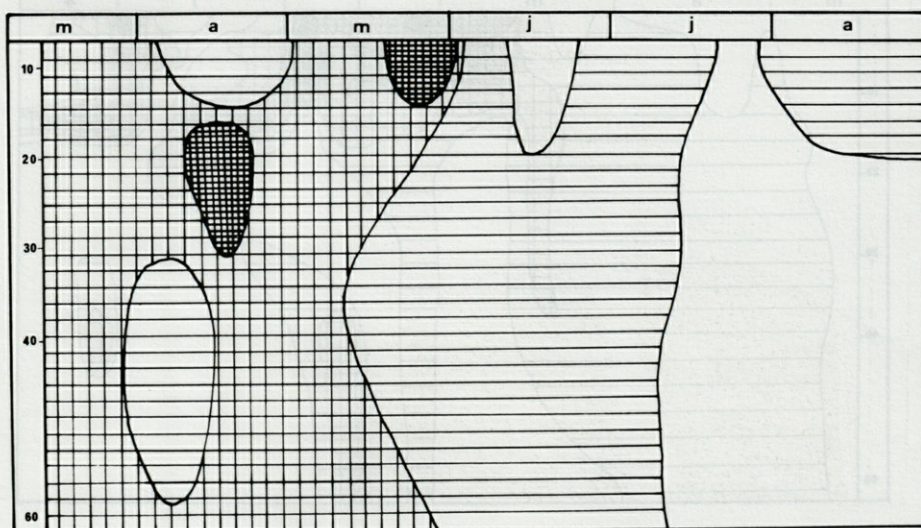
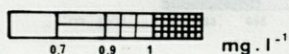
Deux populations de *Gymnodiniens* enkystés sous cette forme se succèdent jusqu'au mois de juin. La première, est présente uniquement entre - 40 et - 60 m, au début avril, la seconde de mi-mai à

mi-juin est essentiellement répartie à - 10 m et de - 40 à - 60 m. Les dénombrements cellulaires effectués sur les échantillons planctoniques aux différentes profondeurs montrent qu'une nouvelle population de *Gymnodiniens* n'apparaît que mi-décembre, immédiatement après le brassage et dans les faibles profondeurs.

Pendant cette période de développement, l'enkystement est favorisé par une faible minéralisation des eaux (la conductivité est alors inférieure à 50 μS). L'augmentation de la biomasse de ces kystes est concomitante de l'accroissement de la concentration de certains cations de la vase tels que le potassium (à partir de - 30 m), le manganèse et les cations



A



B

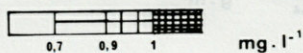


Fig. 5. — A, concentration en calcium dans l'eau libre; B, concentration en calcium dans l'eau surnageante.

A, Ca concentration in the water; B, Ca concentration in the overlying water.

dépendant de l'état oxydoréducteur du milieu (Mn et Fe); l'étude des diagrammes spatiotemporels, associée à l'analyse mathématique, montre qu'il y a une réelle corrélation positive entre la concentration en zinc dans la vase des kystes. Cette biomasse est par contre corrélée positivement au calcium de l'eau (libre et surnageante fig. 5A et 5B) et négativement au calcium de la vase. L'analyse mathématique globale montre également que la quantité de kystes est inversement proportionnelle à la concentration en phosphore de l'eau surnageante.

Les kystes « 2 » (fig. 6A)

A membrane fine et lisse, ils ont un diamètre proche de 12 μm - leur période de développement est complémentaire de celle des kystes « 1 ». Ils sont présents en grand nombre, de fin juin à mi-août, de - 20 m à - 60 m. Les résultats obtenus lors des comptages de Gymnodiniens effectués sur des échantillons prélevés dans la colonne d'eau permettent de mettre en évidence l'existence de deux populations de Gymnodiniens (fig. 6B) s'enkystant à cette période.

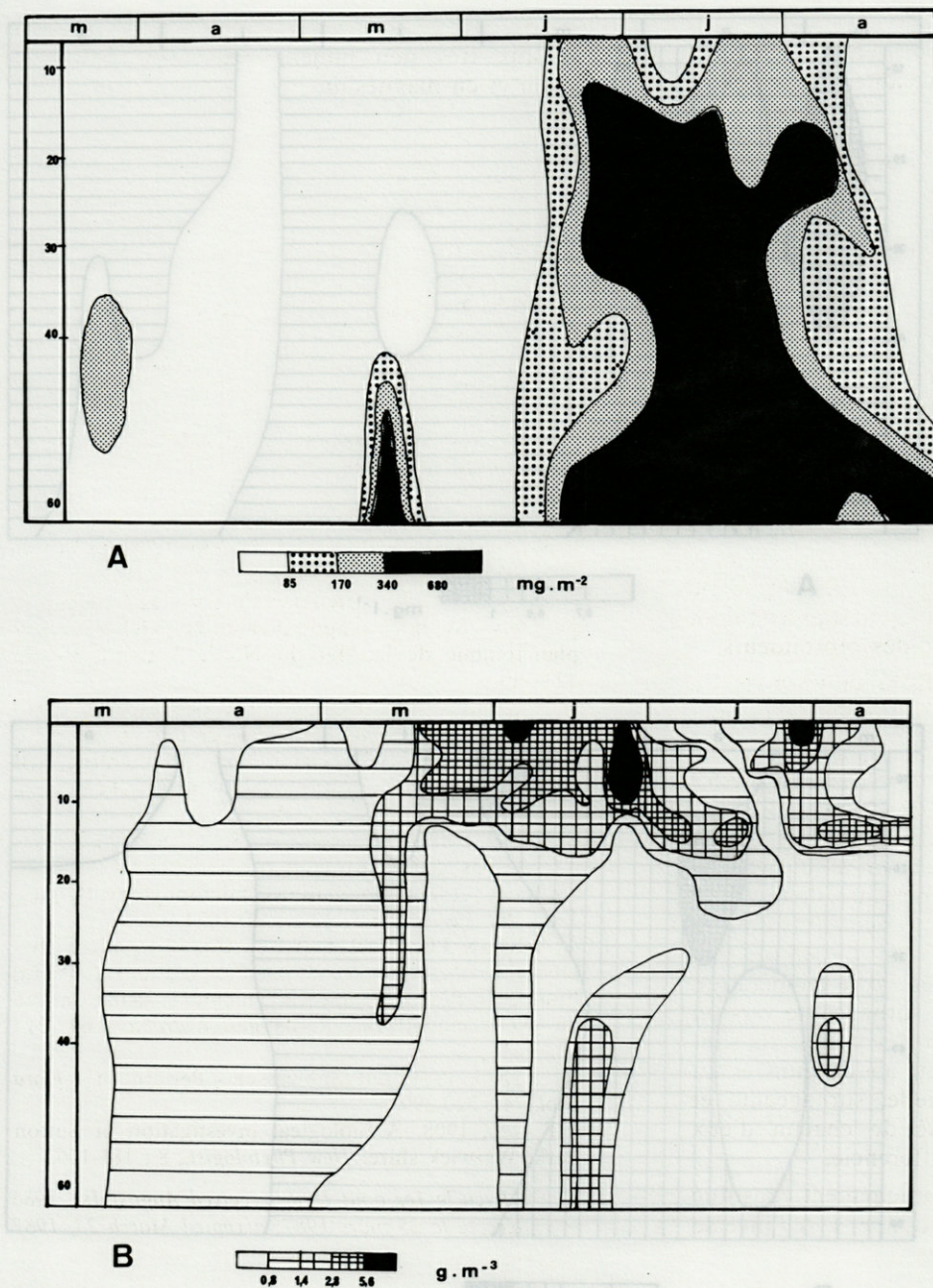


Fig. 6. — A, représentation de la biomasse des kystes de *Gymnodinium* « 2 »; B, représentation de la biomasse des *Gymnodinium* « 2 » planctoniques.
 A, representation of the biomass of *Gymnodinium* « 2 » cysts; B, representation of the planktonic *Gymnodinium* biomass.

La première population apparaît en quantité notable, en surface le 21 mai; après un certain nombre de fluctuations, sa biomasse est maximale le 25 juin, puis cette population disparaît brusquement des 10 premiers mètres entre le 25 juin et le 3 juillet. Elle sédimente alors et se maintient à - 10 m jusqu'à fin juillet. Pendant toute cette période, les kystes sont présents en grand nombre dans le sédiment à partir de - 20 m. Il semble que la brusque élévation de la température de l'eau en surface soit responsable de la disparition de la population.

La deuxième population a une existence très brève. Très abondants dans les 7 premiers mètres lors des comptages du 30 juillet, ces *Gymnodiniums*

s'enfoncent à - 15 m et sont pratiquement absents de la surface à partir du 16 août. Ils s'enkystent alors et provoquent une brusque augmentation de la biomasse en particulier à - 20 m (fig. 6B).

Les *Gymnodiniums* qui se développent de juin à août sont essentiellement présents dans les 15 premiers mètres d'eau. Dans ce milieu, leur température optimale de développement est comprise entre 10°C et 15°C.

La présence des kystes est concomitante d'une conductivité des eaux prélevées (50 μS) (Fig. 1B). La présence de magnésium et de potassium en quantité plus importante s'oppose à l'enkystement de même qu'une élévation de la concentration en fer de l'eau

interstitielle à - 10 et - 20 m. L'élévation du pH, l'augmentation des concentrations en Mg et en Ca dans l'eau interstitielle et surnageante et de Na dans l'eau libre, favorisent le maintien de la population de Gymnodiniens. A l'inverse, l'augmentation de la concentration en nitrites et en phosphates de l'eau surnageante favorise l'enkystement.

CONCLUSIONS

Malgré les difficultés de détermination, un certain nombre d'éléments concernant l'écologie de ces kystes dans le lac Chauvet ont pu être mis en évidence.

1. La plupart des formes enkystées de Chrysophycées et de Dinophycées existant dans le lac ne sont présentes dans le sédiment qu'à partir de - 20 m. A la profondeur - 10 m, ces kystes sont en faible quantité sauf le kyste « 2 » des Gymnodiniens dont la biomasse est importante à toutes profondeurs.

2. En fonction de leur sensibilité vis-à-vis du milieu, les kystes de Dinophycées peuvent être séparés en 2 groupes distincts :

— Le premier groupe est composé par les kystes de *Peridinium*, les kystes « 2 » de Gymnodiniens et les kystes de *Peridiniopsis*. Les 2 premiers sont observés à la période estivale de juin à août et sont corrélés positivement à la température dans les 20 premiers mètres. Les kystes de *Peridiniopsis* dont la période de développement est plus longue (de mai à fin août) ne sont pas influencés par la température du milieu. L'évolution de l'eau surnageante vers un pH acide favorise la formation des kystes. Ils sont tous trois corrélés négativement au calcium et au magnésium de l'eau (interstitielle, surnageante et libre); cependant la sensibilité de chacun d'eux vis-à-vis de ces éléments les différencie.

— Le deuxième groupe est uniquement constitué par les kystes « 1 » des Gymnodiniens. A l'inverse

des précédents, leur développement est favorisé par des eaux très peu minéralisées, plus riches en calcium et en magnésium.

BIBLIOGRAPHIE

- BOURRELY P., 1970. Les algues d'eau douce tome III. Ed. N.Boubee, 512 p.
- BRAARUD T., 1958. Observation on *Peridinium trochoideum* (Stein) Lemm in culture. *Nytt. Mag. Botan.*, 63 p.
- ENTZ G., 1927. Beiträge zur Kenntnis der Peridineen. I. Zur Morphologie und Biologie von *P. borgei*. *Arch. Protist.*, 56 : 397-446.
- EREN J., 1969. Studies on development cycle of *Peridinium cinctum* f. *westii*. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 17 : 1013-1016.
- HOTELLING H., 1933. Analysis of a complex of statistical variables into principal components. *J. Educ. Psychol.*, 24 : 417-441 et 498-520.
- IBANEZ F., 1972. Interprétation de données écologiques par l'analyse des composantes principales. Ecologie planctonique de la Mer du Nord. *J. Cons.*, 34 (3), 323-340.
- LEFEVRE M., 1932. Monographie des espèces d'eau douce du genre *Peridinium*. *Arch. de Bot.*, 2, 208 p.
- LORENZEN C.J., 1967. Determination of chlorophyll and pheopigments : spectrophotometric equations. *Limnol. Oceanogr.*, 12 : 343-347.
- RESTITUITO F. et J.C. ROMAGOUX, 1984. Etude des interactions entre les composantes chimiques d'un sédiment et les populations microphytobenthiques. *Verh. Int. Ver. Limnol.*, 22 : 1029-1034.
- ROMAGOUX J.C., 1979. Caractéristiques du micro-phytobenthos d'un lac volcanique méromictique (lac Pavin, France). I. Biomasse chlorophyllienne et déterminisme du cycle annuel. *Int. Revue ges. hydrobiol.*, 64 (3) : 303-343.
- SCHILLING, 1981. Die Sübwasser - Peridineen - *Flora Biol.*, 74 : 220-299.
- WEST G.S., 1908. A biological investigation of Sutton Park, Warwick shire. *New Phytologist.*, 8 : 181-196.

Reçu le 1er août 1986; received August 1st, 1986
 Accepté le 25 mars 1987; accepted March 25, 1987

OCEANOGRAPHIC INVESTIGATIONS ON THE RED SEA WATERS IN FRONT OF AL-GHARDAQA. II. NUTRIENTS

M.A.H. SAAD¹ and M.M. KANDEEL²

¹ Oceanography Department, Faculty of Sciences,
Alexandria University, Moharem Bey, Alexandria, Egypt.

² Institute of Oceanography and Fisheries, Red Sea, Egypt.

SELS NUTRITIFS
MER ROUGE
AL-GHARDAQA

RÉSUMÉ. — Les variations saisonnières des sels nutritifs des eaux côtières de la Mer Rouge, face à Al-ghardaqa sont étudiées. La diminution ou l'augmentation des concentrations de chaque sel nutritif dépend de certains facteurs qui sont discutés. Les variations verticales irrégulières de chaque sel nutritif en divers points coïncident surtout avec le processus de mélanges verticaux avec l'influence de la marée. Les processus de changements et d'augmentation de sels nutritifs, combinés avec les mouvements de l'eau marine, sont responsables des variations régionales et saisonnières de ces sels nutritifs. La moyenne saisonnière maximum de chaque sel nutritif en juillet résulte principalement de l'augmentation du taux de décomposition des déchets organiques due à l'élévation de la température en été. Les valeurs moyennes des sels nutritifs calculées pour le secteur étudié, influencées par l'impact de la ville de Al-Ghardaqa et de son port, sont 0.18 µg-at NO₃-N/l, 0.23 µg-at NO₂-N/l, 0.12 µg-at PO₄-P/l et 7.1 µg-at Si/l.

NUTRIENTS
RED SEA
AL-GHARDAQA

ABSTRACT. — Seasonal variations of nutrient salts in the coastal waters of the Red Sea in front of Al-Ghardaqa were studied. The decrease or increase in the concentration of each nutrient was found to depend upon certain factors, which were discussed. The irregular vertical variations of each nutrient at most locations coincided mainly with the vertical mixing processes and the tidal effects. The process of removal and addition of nutrient salts, combined with physical movements of sea water, are responsible for the regional and seasonal variations of these nutrients. The maximum seasonal average value for each nutrient in July resulted principally from the increase in the rate of decomposition of organic remains by elevation of temperature in summer. The average values of nutrients calculated for the study area, influenced by the City of Al-Ghardaqa and its harbour, were 0.18 µg-at NO₃-N/l, 0.23 µg-at NO₂-N/l, 0.12 µg-at PO₄-P/l and 7.1 µg-at Si/l.

MATERIAL AND METHODS

The present study, representing a part of an oceanographic programme, deals with the seasonal distribution of nutrient salts in the Red Sea water in front of Al-Ghardaqa. A map, showing position of stations, and the description of this study area are provided in Part I (Saad and Kandeel, in press). Sampling was carried out in April, July, October 1980 and January 1981 to represent spring, summer, autumn and winter, respectively. All vertical samples

taken from the thirteen stations distributed on four sections, were immediately treated with 0.5 % chloroform, in order to prevent or at least minimize changes. They were kept in well stoppered polyethylene bottles and then stored in a deep freeze at -20°C till analysis. The samples were filtered, using millipore 0.45 µm membrane filter, and the dissolved inorganic nutrients were analysed spectrophotometrically. Determinations of nitrate, nitrite and silicate were carried out according to the methods described by Strickland and Parson (1968) and that of phosphate according to Murphy and Riley (1962).

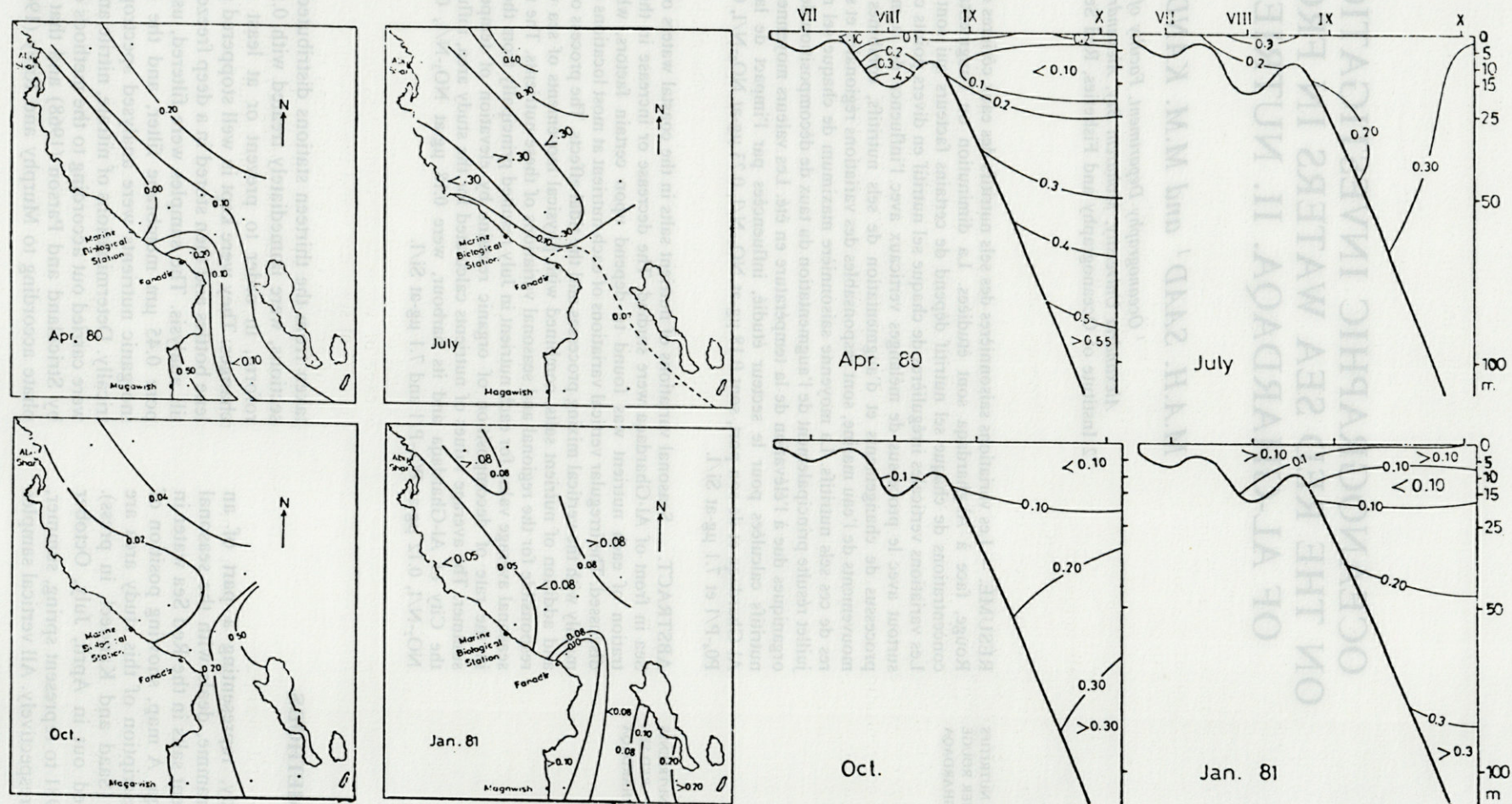


Fig. 1. — On the left, horizontal distribution of surface nitrate ($\mu\text{-at NO}_3\text{-N/l}$) in the study area during 1980-1981; on the right, vertical distribution of nitrate ($\mu\text{-at NO}_3\text{-N/l}$) at section C during 1980-1981.

RESULTS

Nitrate content

As shown in figure 1, the distribution pattern for surface nitrate in April was similar to that in January. From the isolines in July, it is noticed that the lowest surface nitrate values were found in the southern and coastal regions and the highest in the northern part. In October, however, the lowest surface values were obtained from the northern part and the highest from the middle region. In January, the isolines run almost parallel to the coast line, showing slight irregular local variations.

The vertical nitrate values showed irregular variations at most stations, ranging from 0.01 to 1.22 $\mu\text{g-at NO}_3\text{-N/l}$, representing the overall minimum and maximum, respectively. This nutrient was completely depleted in several samples. It is clear from figure 1 that the isolines at Section C show an increase in nitrate content with depth in April, October and January. In July, however, the highest nitrate values were found in the surface and offshore waters, whereas the lowest were in the coastal area. The seasonal average concentrations (averages of all stations in each season) ranged noticeably from 0.10 $\mu\text{g-at NO}_3\text{-N/l}$ in January to 0.21 $\mu\text{g-at NO}_3\text{-N/l}$ in July (fig. 2).

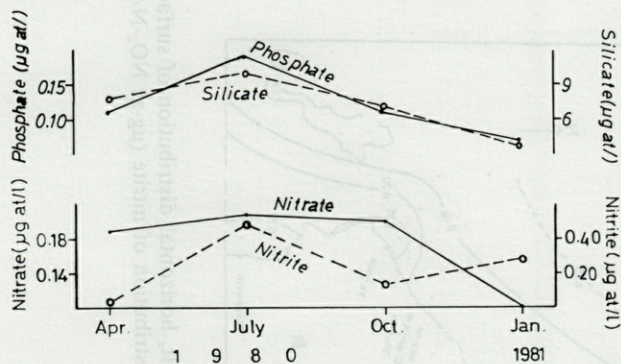


Fig. 2. — Variations of the seasonal average values of nutrients in the study area during 1980-1981.

Nitrite content

The surface horizontal distribution of nitrite is presented in figure 3. The surface values in April were lower than those in January. The isolines in April run almost parallel to the coast line, showing a decrease costward. In July, the surface nitrite values were higher than those in January and April, giving irregular variations. The isolines in October indicate a decrease seaward. In January, the isolines run almost parallel to the coast, indicating a decrease seaward and northward.

The vertical values of nitrite showed irregular variations at most stations. They varied from an overall minimum of 0.01 $\mu\text{g-at NO}_2\text{-N/l}$ at 10 m depth of station X in October to an overall maximum of 1.20 $\mu\text{g-at NO}_2\text{-N/l}$ at station VIII (10 m depth) in January. Dissolved nitrite was depleted from several samples in April, October and January and appeared at all stations in July. The vertical distribution of nitrite along Section C (fig. 3) illustrates an increase downward in April and October, as well as coastward and in the surface in July. In January, there were two spots, having 1.0 $\mu\text{g-at NO}_2\text{-N/l}$ isoline, in the surface layer of the middle stations and the irregular distribution was generally observed at this section. The seasonal average values varied considerably from 0.03 $\mu\text{g-at NO}_2\text{-N/l}$ in April to 0.48 $\mu\text{g-at NO}_2\text{-N/l}$ in July (fig. 2).

Phosphate content

The horizontal distribution of surface phosphate is shown in figure 4. The isolines in April indicate a decrease towards the middle zone and an increase coastward. In July, the isoline 0.20 $\mu\text{g-at PO}_4\text{-P/l}$ runs close to Section C and the values decreased north and south of it. In October, the isoline 0.10 $\mu\text{g-at PO}_4\text{-P/l}$, covering the whole study area, runs almost parallel to the coast line and the northern zone showed a coastward increase. In January, the isoline 0.08 $\mu\text{g-at PO}_4\text{-P/l}$ runs almost parallel to the coast and ends before the southern region.

The vertical concentrations of phosphate showed irregular variations at several stations and decreased or increased with depth at some others. They ranged from 0.03 $\mu\text{g-at PO}_4\text{-P/l}$ (overall minimum) at 50 m depth of station X in April to 0.40 $\mu\text{g-at PO}_4\text{-P/l}$ (overall maximum) at 15 m depth of the same station in July. It is clear from the vertical distribution of phosphate along Section C (fig. 4) that the isoline 0.10 $\mu\text{g-at PO}_4\text{-P/l}$ is close to the bottom and coast in April and to station IX in January. The phosphate concentrations in the rest of the area of this section were generally lower than this value, showing irregular distribution those months. In July, there was a pocket of water with values less than 0.20 $\mu\text{g-at PO}_4\text{-P/l}$ at station IX and the concentrations in the rest of Section C were higher than this value. The isolines in October show an increase coastward and downward. The seasonal averages ranged markedly from 0.07 $\mu\text{g-at PO}_4\text{-P/l}$ in January to 0.19 $\mu\text{g-at PO}_4\text{-P/l}$ in July (Fig. 2).

Silicate content

It appears from the horizontal distribution of surface silicate (fig. 5) that the isolines in April show irregular variations, with a tendency of increase northward. The irregular distribution of surface silicate was also observed in July, but with an

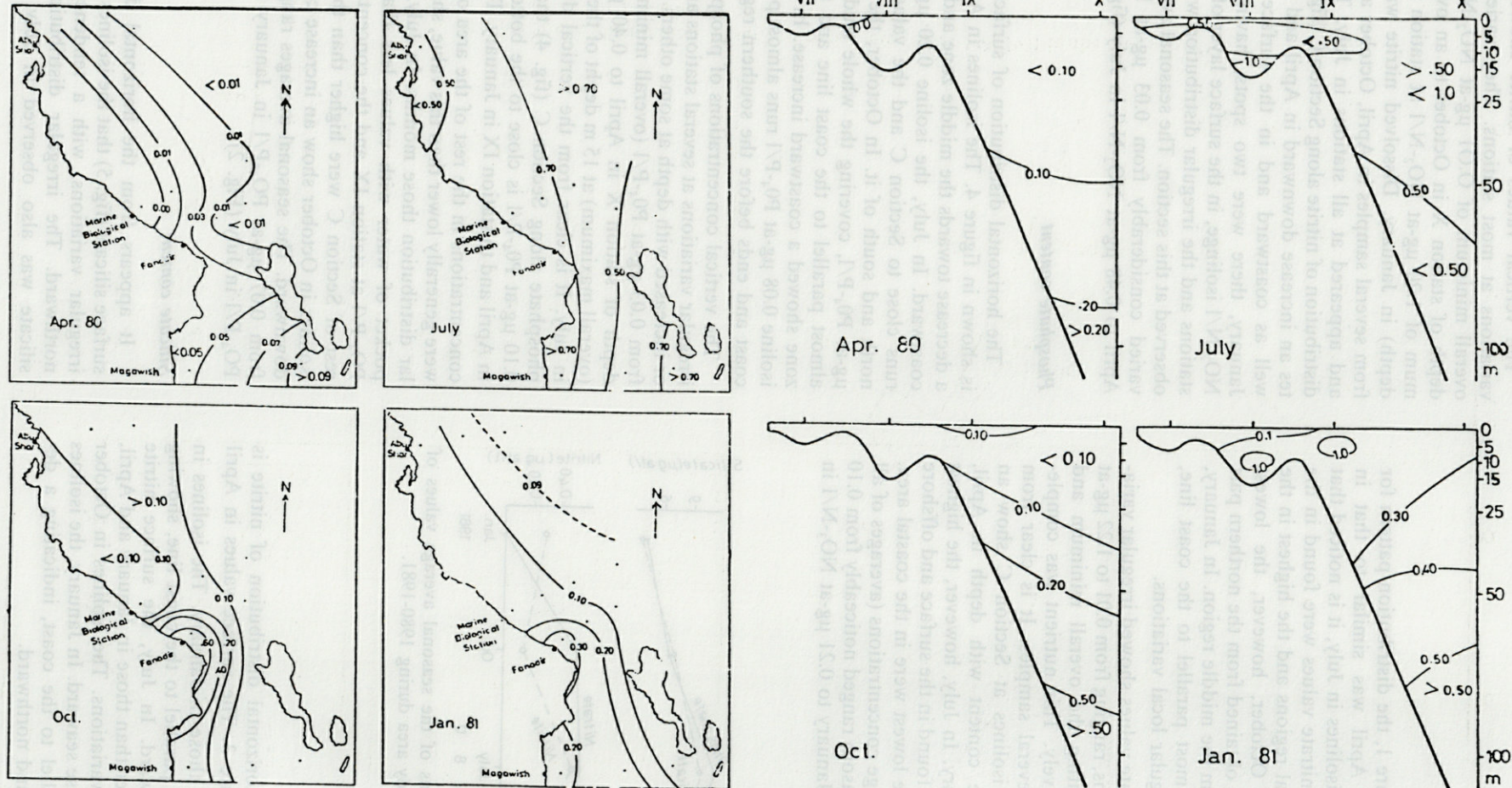


Fig. 3. — On the left, horizontal distribution of surface nitrite ($\mu\text{-at NO}_2\text{-N/l}$) in the study area during 1980-1981; on the right, vertical distribution of nitrite ($\mu\text{-at NO}_2\text{-N/l}$) at Section C during 1980-1981.

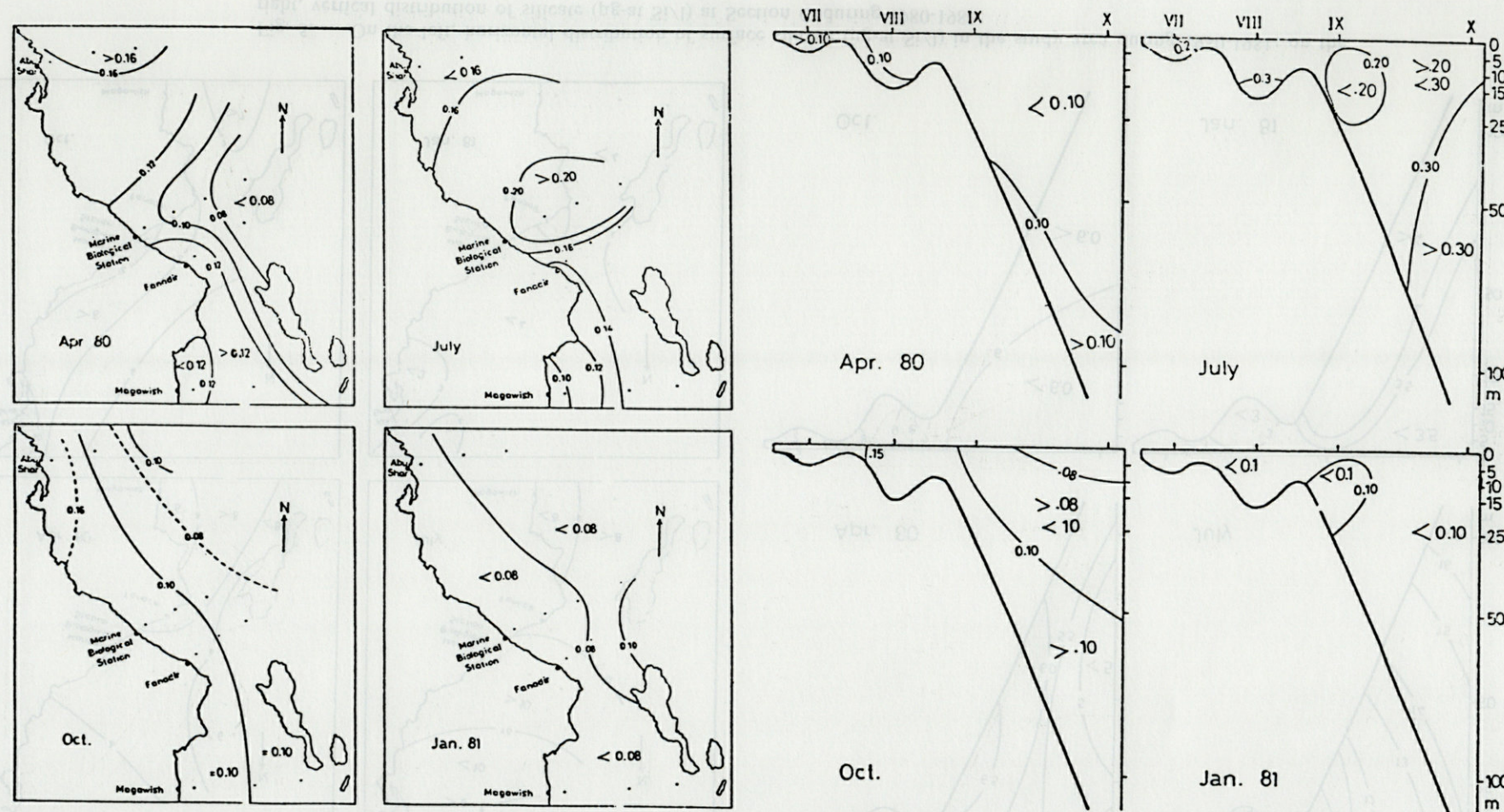


Fig. 4. — On the left, horizontal distribution of surface phosphate ($\mu\text{-at PO}_4\text{-P/l}$) in the study area during 1980-1981; on the right, vertical distribution of phosphate ($\mu\text{-at PO}_4\text{-P/l}$) at Section C during 1980-1981.

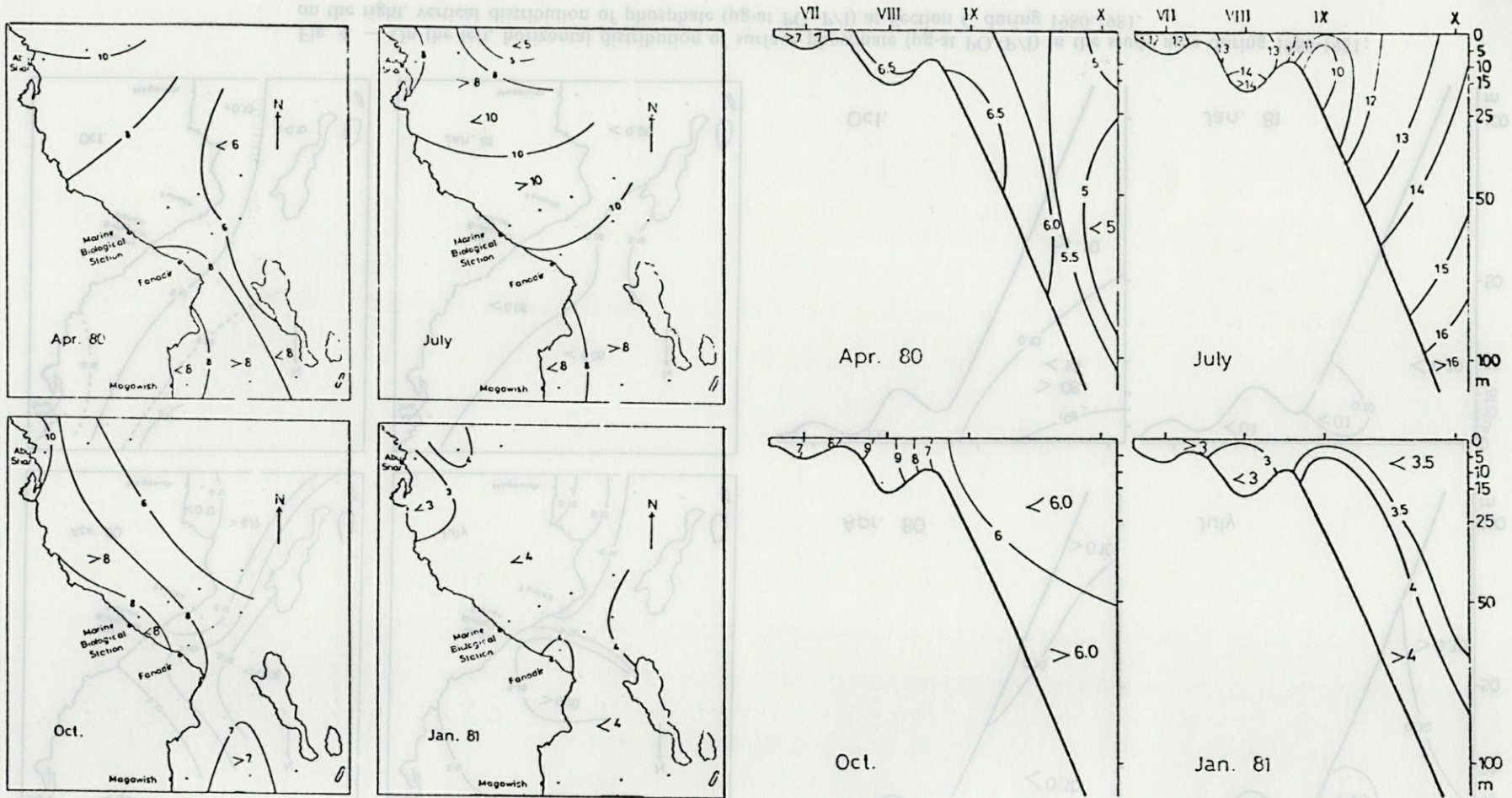


Fig. 5. — On the left, horizontal distribution of surface silicate ($\mu\text{-at Si/l}$) in the study area during 1980-1981; on the right, vertical distribution of silicate ($\mu\text{-at Si/l}$) at Section C during 1980-1981.

increase towards the middle zone. In October, the isolines indicate a decrease seaward and that the southern area showed homogenous values. A relative decrease in silicate content in the surface water was noticed northward near the coast in January.

The vertical values of silicate showed irregular variations at most stations, except in October when a decrease towards the bottom of several stations occurred. Also, an increase with depth was observed at some locations. These values fluctuated between an overall minimum of 2.3 $\mu\text{g-at Si/l}$ at 10 m depth of station VIII in January and an overall maximum of 16.5 $\mu\text{g-at Si/l}$ in the bottom water of station X in July. As shown from the vertical distribution of silicate along Section C (fig. 5), the concentrations of this nutrient generally increased downward and coastward during the investigation. The seasonal average values varied markedly from 3.7 $\mu\text{g-at Si/l}$ in January to 9.9 $\mu\text{g-at Si/l}$ in July (fig. 2).

DISCUSSION

The nutrient budget in the Red Sea is indicated by the inflowing and outflowing nutrients. Morcos (1970) showed that a net gain was recorded only for nitrite-nitrogen and a net loss was recorded for phosphate-phosphorus, nitrate-nitrogen and silicate-silicon. This indication for the continuous loss of nutrients from the Red Sea explains the poverty of this sea water with respect to nutrient salts. However, the nutrient concentrations in the coastal waters of the Red Sea, receiving sewage and industrial wastes from populations on the coasts, are relatively high. The average values of nitrate, nitrite, phosphate and silicate calculated for the study area, influenced by the City of Al-Ghardaqa and its harbour, were 0.18 $\mu\text{g-at NO}_3\text{-N/l}$, 0.23 $\mu\text{g-at NO}_2\text{-N/l}$, 0.12 $\mu\text{g-at PO}_4\text{-P/l}$ and 7.1 $\mu\text{g-at Si/l}$, respectively.

The vertical values of each nutrient showed irregular variations at most stations. This coincided principally with the vertical mixing processes in the water column and the tidal effects in the study area.

The process of removal and return of nutrient salts, combined with the physical movements of sea waters, cause the seasonal and regional variations of these nutrients. In the present study, the maximum seasonal average value for each nutrient was found in July and the minimum in January, except for nitrite which gave a minimum seasonal average in April (fig. 2). In addition to the factors causing the increase in nutrient contents in the sea water, the considerable elevation of water temperature in summer, which increases the rate of decomposition of organic matter and detritus as well as dissolution of diatomaceous silica, is considered as the main factor responsible for the highest seasonal average values of nutrients in July. Consequently, the drop

of temperature in winter, indicated by the lowest seasonal average temperature value in January (Saad and Kandeel, in press), might explain the minimum seasonal averages of nitrate, phosphate and silicate that month. However the lowest seasonal average nitrite concentration in April may be attributed to its biological oxidation, as well as the increase in its utilization by phytoplankton in spring. The first assumption is supported by the relatively high seasonal average value of dissolved oxygen in April (Saad and Kandeel, in press).

Nitrate is the most stable and predominant inorganic nitrogen compound in the sea water (Behairy and Saad, 1984). However, the consideration of nitrite in the sea water is useful, as has been pointed out by Wattenberg (1937) due to its intermediate position between nitrate and ammonia. Nitrate is the end product in the process of nitrification in sea water (Riley and Chester, 1971). According to Ewins and Spencer (1967) nitrate is considered as the most essential major nutrient limiting the growth of phytoplankton.

The supply of nitrate in the upper layer of the Red Sea is provided by the inflowing water from Bab-el-mandeb, as well as through advection and diffusion from the deep water layers. The surface horizontal distribution of nitrate showed in the study area irregular local variations (fig. 1). These coincided possibly with the special conditions occurred in the different regions; such as water movement, temperature changes and phytoplankton distribution.

Depletion of nitrate observed in several samples, as well as its obvious decrease may be due mainly to the increase in nitrate uptake by phytoplankton (Park *et al.*, 1970; Nicholls and MacCrimmon, 1975). The decrease in nitrite content as well as its depletion in several samples may be attributed principally to the increase in its oxidation to nitrate, reduction to ammonia and utilization by phytoplankton (Behairy and Saad, 1984). The increase in nitrate content below the euphotic zone resulted in the main from the supply from the relatively nitrate enriched deep water. The high nitrate concentrations in the deep water layers coincided mainly with the release of nitrate from the bottom sediments into the overlying water and the increase in mineralization of organic matter at and near the sea bottom (Behairy and Saad, 1984). However, the high nitrite concentrations might be related to the increase in reduction of nitrate and oxidation of free ammonia to nitrite, as well as the extracellular excretion of nitrite by phytoplankton (Grasshoff, 1969).

Regarding phosphate, its importance in natural waters has been demonstrated by several workers (Cooper, 1958; Kramer *et al.*, 1972; Saad, 1973). The low phosphate concentrations are attributed to the increase in its consumption by phytoplankton (Park *et al.*, 1970; Kramer *et al.*, 1972) and the adsorption

of large amounts of phosphate on the suspended particles (Jitts, 1959; Saad, 1973). However, the increase in phosphate content is related to decay of phytoplankton and excretion of large amounts of phosphate by aquatic organisms (Kramer *et al.*, 1972; Behairy and Saad, 1984) as well as the release of phosphate from the bottom sediments into the overlying water (Saad, 1973).

Concerning silicate, this major nutrient is essential for the shell formation of diatoms. Paascha (1973) observed that the growth of these organisms in natural waters is regulated by the availability of silica in the dissolved state. Grasshoff (1969) pointed out that the supply of silicon to the Red Sea occurs in the inflowing surface water from the Gulf of Aden and is possibly due to partial solution of quartz and clay particles transported to this sea by sand storms. Although the sea water is undersaturation with respect to silicon, the dissolution process is unexpectedly low, due probably to the adsorbed cations. The silicon which does not dissolve deposits finally on the bottom and becomes incorporated with the sediments (Newcombe *et al.*, 1939).

The decrease in silicate concentrations is attributed mainly to uptake by diatoms (Jørgensen, 1957; Ewins and Spencer, 1967). However, the increase in silicate values, especially below the euphotic zone, resulted principally from the decline of diatoms (Ewins and Spencer, 1967) and the supply from the relatively silicate enriched deep water. The high silicate content in the deep water layers coincided in the main with the increase in the dissolution rate of diatom frustules and their fragments in the bottom sediments (Saad, 1975).

BIBLIOGRAPHIE

- BEHAIRY A.K.A. & M.A.H. SAAD, 1984. Effect of pollution on the coastal waters of the Red Sea in front of Jeddah, Saudi Arabia. 2. Nutrient salts. *Tethys*, 11 (2) : 119-125.
- COOPER L.H.N., 1958. Consumption of nutrient salts in the English Channel. Symp. Int. Counc. Explor. Sea, Bergen.
- EWINS P.A. & C.P. SPENCER, 1967. The annual cycle of nutrients in the Menai Straits. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 47 : 533-542.
- GRASSHOFF K., 1969. Zur chemischen Beobachtungen von F.S.« Meteor » Während der Indischen Ozean Expedition 1964-65, « Meteor » Forschungsergeb., Reihe 805 (Boroträger).
- JITTS H.R., 1959. The adsorption of phosphate by estuarine bottom deposits. *Aust. J. mar. & fresh-wat. Res.*, 10 : 7-21.
- JØRGENSEN E.G., 1957. Diatom periodicity and silicon assimilation. *Dansk bot. Ark.*, 18 : 3-54.
- KRAMER J.R., S.E. HERBS & H.E. ALLEN, 1972. Phosphorus : analysis of water, biomass and sediment, pp. 51-100 in : Allen H.E., Kramer J.R., ed., Nutrients in natural waters. Wiley-Intersci. Publ.
- MORCOS S.A., 1970. Physical and chemical oceanography of the Red Sea. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.*, 8 : 73-202.
- MURPHY J., & J.P. RILEY, 1962. A modified single solution method for determination of phosphate in natural waters. *Analyt. Chem. Acta*, 27 : 31-36.
- NEWCOMBE C.L., W.A. HORNE & B.B. SHEPHERD, 1939. Studies on the physics and chemistry of estuarine waters in Chesapeake Bay. *J. Mar. Res.*, 2 : 87-116.
- NICHOLLS K.H. & H.R. MACCRIMMON, 1975. Nutrient loading to Cook Bay of Lake Simcoe from the Holland river watershed. *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, 60 : 159-193.
- PAASCHE E., 1973. Silicon and the ecology of marine plankton diatoms. I. *Thalassiosira pseudonana* (*Cyclotella nana*) grown in a chemostat with silicate as limiting nutrient. *Mar. Biol.*, 19 : 117-126.
- PARK P.K., M. CATALFOMA, G.R. WEBSTER & B.H. REID, 1970. Nutrients and carbon dioxide in the Columbia river. *Limnol. Oceanogr.*, 15 : 70-79.
- RILEY J.P., & R. CHESTER, 1971. Introduction to marine chemistry. Acad. Press. London and New-York.
- SAAD M.A.H., 1973. Distribution of phosphates in Lake Mariut, a heavily polluted lake in Egypt. *Water, Air, Soil Pollut.*, 2 : 515-522.
- SAAD M.A.H., 1975. Distribution of diatom-silica in the sediments of Shatt al-Arab and Arabian Gulf. *J. Arab. Gulf Univ. Basrah, Iraq*, 3 : 199-211.
- SAAD M.A.H. & M.M. KANDEEL. Oceanographic investigations on the Red Sea waters in front of Al-Ghardaqa. I. Hydrography. *Vie Milieu* 37(3/4) : 229-236.
- STRICKLAND J.D.H. & T.R. PARSONS, 1968. A practical handbook of sea-water analysis. *Bull. Fish. Res. Bd. Canada*, 167 : 1-311.
- WATTENBERG H., 1937. Die chemischen Arbeiten auf der « Meteor » Fahrt, Feb. - Mai 1937. *Ann. Hydrogr. Berl. Sept.-Beiheft* : 17-22.

Reçu le 2 juin 1986; received June 2, 1986

Accepté le 26 mars 1987; accepted March 26, 1987

**METACRANGONYX GINETI N.SP.
D'UNE SOURCE DU HAUT-ATLAS MAROCAIN
ET LA FAMILLE DES METACRANGONYCTIDAE
N. FAM. (Crustacés Amphipodes stygobies)**

*Metacrangonyx gineti n.sp., a new species of the genus
Metacrangonyx Chevreux, 1909, from a spring in the High-Atlas,
Morocco, and the family Metacrangonyctidae n. fam. (Crustacea, Amphipoda)*

C. BOUTIN et M. MESSOULI

*Laboratoire d'Ecologie Animale-Hydrobiologie,
Département des Sciences de la Vie,
Faculté des Sciences, B.P. S-15, Marrakech, Maroc*

CRUSTACE
AMPHIPODE STYGOBIE
METACRANGONYX
METACRANGONYCTIDAE
BIOGEOGRAPHIE

RÉSUMÉ. — Une source du Haut-Atlas marocain, située au sud-est de Marrakech, a livré un Amphipode souterrain, *Metacrangonyx gineti* n. sp., qui présente certaines ressemblances avec l'espèce type du genre *Pygocrangonyx* Karaman et Barnard, 1979 et confirme l'unité du genre *Metacrangonyx sensu lato*. La famille des Metacrangonyctidae n. fam. réunit donc, à ce jour, 9 espèces appartenant à 2 genres seulement, *Metacrangonyx* Chevreux, 1909 et *Longipodacrangonyx* Boutin et Messouli, 1988. Le « Regression Model Evolution », ainsi que deux autres mécanismes évolutifs sont invoqués pour expliquer la répartition et la spéciation dans les deux genres du Maroc, à la suite des transgressions du Cénomano-Turonien, du Sénonien et de l'Éocène.

CRUSTACEA
STYGOBIONT AMPHIPOD
METACRANGONYX
METACRANGONYCTIDAE
BIOGEOGRAPHY

ABSTRACT. — A spring, located in the Moroccan High-Atlas, south-east of Marrakesh, has delivered a new species of stygobiontic Amphipoda, *Metacrangonyx gineti* n. sp. This new species shows some similarities with the type species of genus *Pygocrangonyx* Karaman and Barnard, 1979, and confirms the unity of the genus *Metacrangonyx sensu lato*. The family Metacrangonyctidae n. fam. includes, until now, 9 species belonging to 2 genera only, *Metacrangonyx* Chevreux, 1909 and *Longipodacrangonyx* Boutin and Messouli, 1988. The « Regression Model Evolution » and two other evolutionary mechanisms are suggested to explain the distribution and the speciation in the two genera of Morocco, after the Cenomano-turonian, Senonian and Eocene regressions.

INTRODUCTION

Après la découverte sur l'île de Majorque aux Baléares de *Metacrangonyx longipes* (Chevreux, 1909), premier représentant du genre, 4 espèces de *Metacrangonyx* ont été récoltées au Maroc et décrites successivement : *M. panousei* et *M. remyi* (Balazuc et Ruffo, 1953), *M. longicaudus* (Ruffo, 1954), enfin *M. spinicaudatus* (Karaman et Pesce, 1980). Par la suite, *M. sinaicus* a été trouvé dans le Sinaï (Ruffo, 1982). Entre temps Karaman et Barnard (1979) avaient proposé de créer le genre *Pygocrangonyx* pour séparer l'espèce *remyi* des autres, puis Karaman (1981) a proposé le genre *Afrocrangonyx* pour les 3 autres espèces marocaines, le genre *Metacran-*

gonyx étant à nouveau, pour ce dernier auteur, monospécifique, avec la seule espèce des Baléares. Récemment enfin, Stock et Rondé-Broekhuizen (1986) décrivent *Pygocrangonyx repens* d'une île des Canaries.

En réalité, ces différentes espèces de *Metacrangonyx sensu lato* sont très proches les unes des autres et cette fragmentation du genre paraît peu justifiée (Boutin et Messouli, 1988). Cette opinion rejoint celle de Ruffo (1982) qui conteste la validité du genre *Afrocrangonyx*. Ruffo considérait cependant, en 1982, alors que 6 espèces seulement étaient connues, qu'on pouvait, à la rigueur, accepter le genre *Pygocrangonyx* du fait que l'espèce *remyi* diffère des autres espèces par l'absence d'endopodite à l'uropode III. Stock et Rondé-Broekhuizen

(1986) confirment que le genre *Afrocrangonyx*, « a poorly characterized unit » ne constitue pas un groupe valide d'espèces, mais ils conservent le genre *Pygocrangonyx* dans lequel ils rangent *P. repens* des Canaries.

A l'occasion des prospections stygobiologiques entreprises par l'équipe de Biologie souterraine de la Faculté des Sciences de Marrakech, l'un de nous (Messouli, 1984) a récolté, en filtrant l'eau de nombreuses sources, plusieurs espèces d'Amphipodes appartenant à la famille des Metacrangonyctidae n. fam. L'une de ces espèces, provenant de la Source de Telouet, dans le Haut-Atlas de Marrakech, est nouvelle et doit être attribuée au genre *Metacrangonyx* Chevreux, 1909.

La découverte de *Metacrangonyx gineti* n. sp., décrite ici, ainsi que l'étude des espèces connues du Maroc et des Baléares, mais aussi de nombreuses espèces encore inédites au Maroc, apportent des arguments nouveaux permettant de reconsidérer et de clarifier la systématique du « Groupe *Metacrangonyx* » pour lequel nous proposons le statut de famille, les Metacrangonyctidae n. fam.

BIOTOPE ET METHODE DE CAPTURE

La station type est une petite source sommairement aménagée au fond d'un thalweg, à 300 m environ au N.O. de l'ancien Palais du Glaoui, à Telouet (Alt. 1800 m; Long. 7°14'18" W; Lat. 31°17'47" N). Cette source qui débite à peine 0,5 l.s⁻¹, est une exsurgence située à la base d'une terrasse alluviale récente et de structure hétérogène, constituée principalement de limons, d'argiles et de galets, ainsi que de quelques niveaux de sables fins.

Au point d'émergence, la température de l'eau, de jour comme de nuit, est de 17,7°C en juin; son pH est de 7,0 et sa conductivité de 1,00 mS.cm⁻¹.cm⁻² à la température de 25°C. Il s'agit donc d'une eau neutre, relativement fraîche pour le Maroc en raison de l'altitude de la station, et assez fortement minéralisée car les oueds de la région et leurs alluvions sont très souvent salés, du fait de l'abondance des terrains triasiques salifères dans le Haut-Atlas.

Pour filtrer l'eau de la source, un filet de nylon à mailles de 300 µm a été placé pendant 4 à 5 h à la sortie du tuyau, et ce dernier a été brossé intérieurement sur une distance de plusieurs dm, afin d'en extraire la faune qui aurait pu se trouver fixée sur les parois. Effectuées à 3 reprises pendant la journée et à des dates différentes, les premières filtrations n'ont permis aucune capture. Au contraire, en procédant de la même façon mais pendant la nuit, les 12 juillet 1984, 1er mai 1985 et 15 juin 1986, nous avons récolté respectivement 36, 15 et 21 Amphipodes, adultes ou jeunes à différents stades de leur développement post-embryonnaire. Les formes juvéniles étaient particulièrement abondantes en juillet 1984.

Le bassin sédimentaire de Telouet étant constitué par des terrains alluviaux perméables en petit, l'habitat normal de ces Crustacés, capturés à l'occasion d'une « dérive nocturne », ne peut être que la nappe phréatique de la région. *Metacrangonyx gineti* n. sp. est donc une espèce interstitielle phréatobie.

MATERIEL EXAMINE

L'ensemble du matériel récolté a été examiné; 10 adultes des 2 sexes ont été retenus pour la description et constituent la série syntype. Les femelles ovigères mesurent de 2,7 à 4,8 mm de long et les mâles adultes, sur lesquels il est possible de distinguer les vésicules séminales, de 2,7 à 3,5 mm. Les 10 individus types ont été disséqués et montés entre lame et lamelle dans le polyvinyl-lactophénol, après coloration au Rose Bengale, et sont conservés dans la collection des auteurs à Marrakech. Des topotypes adultes seront déposés à l'Institut Scientifique de Rabat, au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, au Museo Civico di Storia Naturale de Verona, ainsi qu'au Zoölogisch Museum d'Amsterdam.

DESCRIPTION

Metacrangonyx gineti n. sp. : petit Amphipode dépigmenté et anophtalme; corps lisse et comprimé latéralement; courbure dorsale marquée après conservation dans l'alcool à 70° (Fig. 1,A).

Céphalon

Un peu plus haut que long; rapport H/L proche de 5/4. Sinus correspondant aux antennes I et II bien marqués et lobes latéraux anguleux (Fig. 1, A).

Antennes

Sensiblement aussi longues que la moitié du corps. Le pédoncule, dont la longueur atteint les 4/9 de celle de l'antenne, comprend 3 art. de taille décroissante : le second mesure environ les 4/5 du 1er, le 3e un peu plus de la moitié. 1er art. : une rangée de 3 épines pariétales, exceptionnellement 4, et une épine distale, ainsi qu'une vingtaine de soies. Second art. : généralement 2 épines, parfois une seule, et 25 soies. 3e art. : sans épine, 14 soies seulement. Le flagelle principal compte le plus souvent 12 à 14 articles; le 1er ne porte que 2 soies et les suivants 6, ainsi qu'une aesthétaque, à partir du 4e art. Le flagelle accessoire, très court, compte 2 art. presque égaux et un 3e extrêmement réduit, portant respectivement 3, 4 et 3 soies; il atteint le milieu du second art. du flagelle principal (Fig. 1,B).

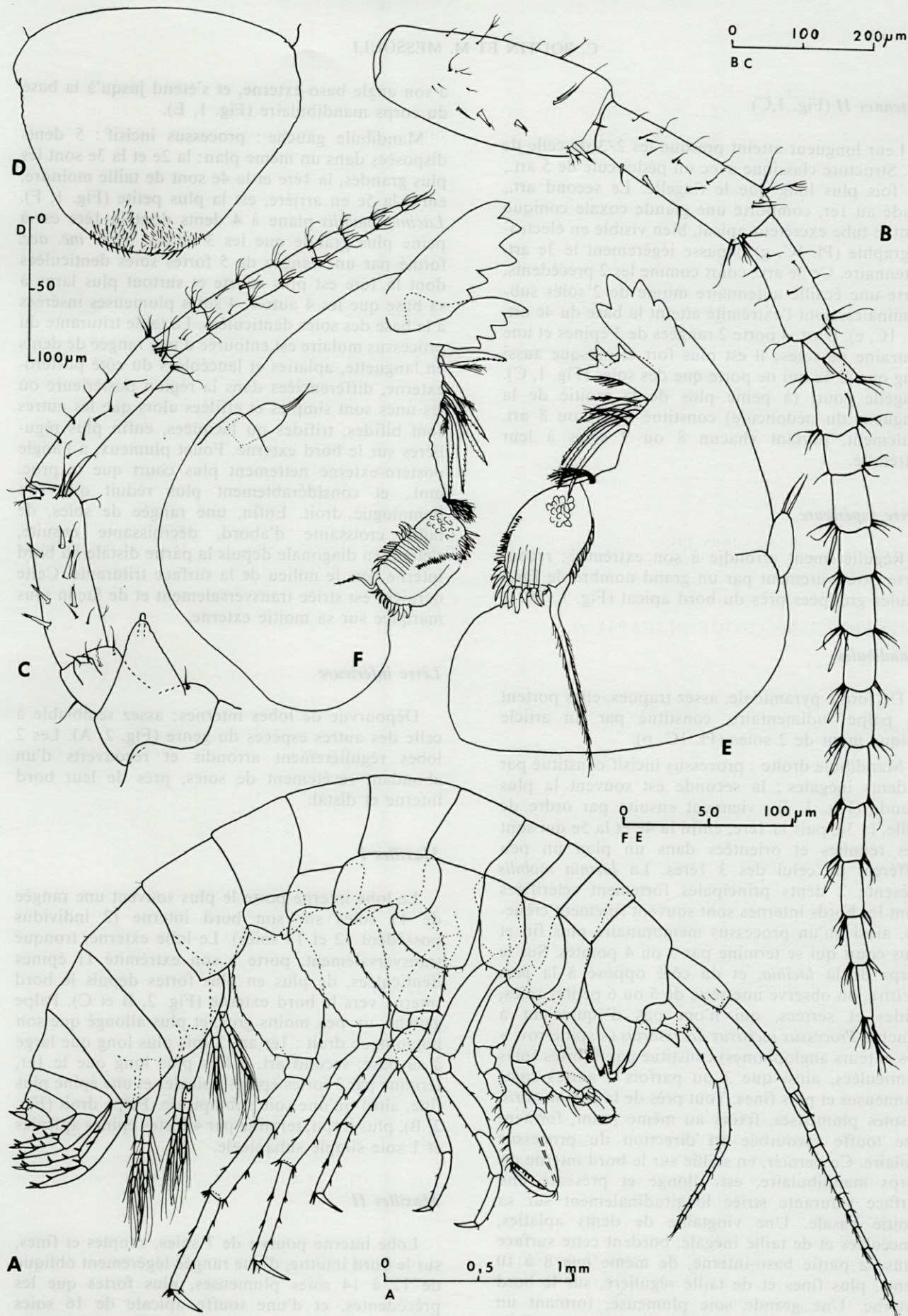


Fig. 1. — *Metacrangonyx gineti* n. sp. A, habitus; B, antenne 1; C, antenne 2; D, lèvre supérieure; E, mandibule droite; F, mandibule gauche.

Antennes II (Fig. 1, C)

Leur longueur atteint presque les 2/3 de celle de A1. Structure classique avec un pédoncule de 5 art., 1,6 fois plus long que le flagelle. Le second art., soudé au 1er, comporte une glande coxale conique dont le tube excréteur apical, bien visible en électro-nographie (Pl. 1C, g) dépasse légèrement le 3e art. antennaire. Ce 3e art., court comme les 2 précédents, porte une écaille antennaire munie de 2 soies sub-terminales, dont l'extrémité atteint la base du 4e art. (Pl. 1C, e). L'art. 4 porte 2 rangées de 3 épines et une douzaine de soies; il est plus fort et presque aussi long que le 5e qui ne porte que des soies (Fig. 1, C). Flagelle court (à peine plus de la moitié de la longueur du pédoncule) constitué par 7 ou 8 art. seulement, portant chacun 8 ou 9 soies à leur extrémité.

Lèvre supérieure

Régulièrement arrondie à son extrémité; recouverte extérieurement par un grand nombre de fines setules groupées près du bord apical (Fig. 1, D).

Mandibules

De forme pyramidale, assez trapues, elles portent un palpe rudimentaire, constitué par un article unique muni de 2 soies (Pl. 1C, p).

Mandibule droite : processus incisif constitué par 5 dents inégales : la seconde est souvent la plus grande (Fig. 1, E), viennent ensuite par ordre de taille, la 3e, puis la 1ère, enfin la 4e et la 5e qui sont très réduites et orientées dans un plan un peu différent de celui des 3 1ères. La *lacinia mobilis* présente 2 dents principales fortement sclérifiées dont les bords internes sont souvent finement crénelés, ainsi qu'un processus membranaire plus fin et plus court qui se termine par 3 ou 4 pointes. Sur le corps de la *lacinia*, et du côté opposé à la *pars incisiva*, on observe une série de 5 ou 6 petites soies, raides et serrées, qui n'ont pas d'équivalent à gauche. *Processus incisivus accessorius* (« spine-row » des auteurs anglophones) constitué par 4 fortes soies denticulées, ainsi que 3 ou parfois 4 autres soies plumeuses et plus fines. Tout près de la *pars molaris*, 5 soies plumeuses, fixées au même point, forment une touffe recourbée en direction du processus molaire. Ce dernier, en saillie sur le bord interne du corps mandibulaire, est allongé et présente une surface triturante striée longitudinalement sur sa moitié basale. Une vingtaine de dents aplaties, lancéolées et de taille inégale, bordent cette surface dans sa partie baso-interne, de même que 8 à 10 dents, plus fines et de taille régulière, sur le bord externe. Une grande soie plumeuse, formant un fouet plus long que le proc. mol. lui-même, est fixée

à son angle baso-externe, et s'étend jusqu'à la base du corps mandibulaire (Fig. 1, E).

Mandibule gauche : processus incisif : 5 dents disposées dans un même plan; la 2e et la 3e sont les plus grandes, la 1ère et la 4e sont de taille moindre, enfin la 5e en arrière, est la plus petite (Fig. 1, F). *Lacinia mobilis* plane à 4 dents dont la 1ère est à peine plus grande que les 3 autres. *Proc. inc. acc.* formé par une rangée de 5 fortes soies denticulées dont la 1ère est plus courte et surtout plus large à sa base que les 4 autres, 4 soies plumeuses insérées à la base des soies denticulées. La table triturante du processus molaire est entourée d'une rangée de dents en languette, aplaties et lancéolées du côté postéro-externe, différenciées dans la région postérieure où les unes sont simples et effilées alors que les autres sont bifides, trifides ou laciniées, enfin plus régulières sur le bord externe. Fouet plumeux, à l'angle postéro-externe nettement plus court que le proc. mol., et considérablement plus réduit que son homologue droit. Enfin, une rangée de soies, de taille croissante d'abord, décroissante ensuite, s'étend en diagonale depuis la partie distale du bord interne vers le milieu de la surface triturante. Cette dernière est striée transversalement et de façon plus marquée sur sa moitié externe.

Lèvre inférieure

Dépourvue de lobes internes; assez semblable à celle des autres espèces du genre (Fig. 2, A). Les 2 lobes régulièrement arrondis et recouverts d'un abondant revêtement de soies, près de leur bord interne et distal.

Maxilles I

Le lobe interne porte le plus souvent une rangée de 11 soies sur son bord interne (2 individus possèdent 12 et 13 soies). Le lobe externe, tronqué transversalement, porte à son extrémité 11 épines denticulées, de plus en plus fortes depuis le bord interne vers le bord externe (Fig. 2, B et C). Palpe gauche, un peu moins gros, et plus allongé que son homologue droit : 1er art. 2 fois plus long que large à sa base, second art. 3 fois plus long que le 1er, terminé par 3 fortes épines apicales et une épine plus fine, ainsi qu'une soie sub-apicale. Palpe droit (Fig. 2, B), plus trapu, terminé par 4 fortes épines apicales et 1 soie simple subapicale.

Maxilles II

Lobe interne pourvu de 7 soies, simples et fines, sur le bord interne, d'une rangée légèrement oblique de 12 à 14 soies plumeuses, plus fortes que les précédentes, et d'une touffe apicale de 16 soies simples ou barbelées (Fig. 2, D). Le lobe externe

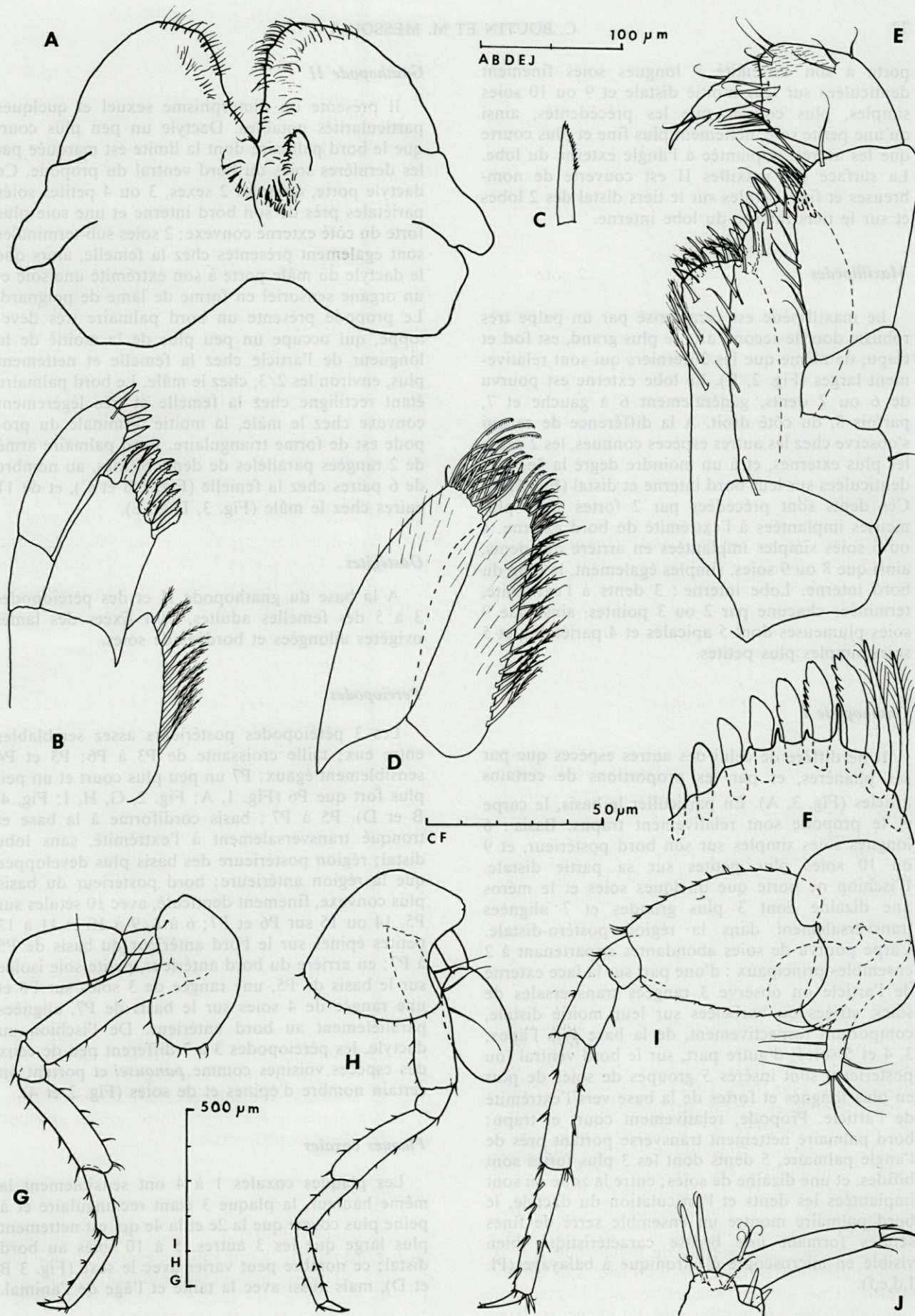


Fig. 2. — *Metacrangonyx gineti* n. sp. A, lèvre inférieure; B, Mx1 droit; C, dent de Mx1; D, Mx2; E, Mxp; F, détail des dents du lobe externe de Mxp. G, H et I, périopodes 1 à 3. J, dactyle du périopode 3.

porte à son extrémité 7 longues soies finement denticulées sur leur moitié distale et 9 ou 10 soies simples, plus courtes que les précédentes, ainsi qu'une petite soie, nettement plus fine et plus courte que les autres, implantée à l'angle externe du lobe. La surface des maxilles II est couverte de nombreuses et fines sétules sur le tiers distal des 2 lobes et sur le tiers interne du lobe interne.

Maxillipèdes

Le maxillipède est caractérisé par un palpe très robuste dont le second art., le plus grand, est fort et trapu, de même que les 2 derniers qui sont relativement larges (Fig. 2, E). Le lobe externe est pourvu de 6 ou 7 dents, généralement 6 à gauche et 7, parfois 8, du côté droit. A la différence de ce qui s'observe chez les autres espèces connues, les 2 dents les plus externes, et à un moindre degré la 3e, sont denticulées sur leur bord interne et distal (Fig. 2, F). Ces dents sont précédées par 2 fortes soies plumeuses implantées à l'extrémité du bord externe. 4 ou 5 soies simples implantées en arrière des dents, ainsi que 8 ou 9 soies, simples également, le long du bord interne. Lobe interne : 3 dents à l'extrémité, terminées chacune par 2 ou 3 pointes, ainsi que 9 soies plumeuses dont 5 apicales et 4 pariétales, et 5 soies simples plus petites.

Gnathopode I

Il ne diffère de celui des autres espèces que par ses phanères, et par les proportions de certains articles (Fig. 3, A). En particulier le basis, le carpe et le propode sont relativement trapus. Basis : 6 longues soies simples sur son bord postérieur, et 9 ou 10 soies plus petites sur sa partie distale. L'ischion ne porte que quelques soies et le méros une dizaine dont 3 plus grandes et 7 alignées transversalement dans la région postéro-distale. Carpe pourvu de soies abondantes appartenant à 2 ensembles principaux : d'une part sur la face externe de l'article on observe 3 rangées transversales de soies, striées ou barbelées sur leur moitié distale, comportant respectivement, de la base vers l'apex, 3, 4 et 5 soies; d'autre part, sur le bord ventral (ou postérieur) sont insérés 5 groupes de soies de plus en plus longues et fortes de la base vers l'extrémité de l'article. Propode, relativement court et trapu; bord palmaire nettement transverse portant près de l'angle palmaire, 5 dents dont les 3 plus fortes sont bifides, et une dizaine de soies; entre la zone où sont implantées les dents et l'articulation du dactyle, le bord palmaire montre un ensemble serré de fines sétules formant une brosse caractéristique bien visible en microscopie électronique à balayage (Pl. I, d, e, f).

Gnathopode II

Il présente un dimorphisme sexuel et quelques particularités notables. Dactyle un peu plus court que le bord palmaire dont la limite est marquée par les dernières soies du bord ventral du propode. Ce dactyle porte, dans les 2 sexes, 3 ou 4 petites soies pariétales près de son bord interne et une soie plus forte du côté externe convexe; 2 soies sub-terminales sont également présentes chez la femelle, alors que le dactyle du mâle porte à son extrémité une soie et un organe sensoriel en forme de lame de poignard. Le propode présente un bord palmaire très développé, qui occupe un peu plus de la moitié de la longueur de l'article chez la femelle et nettement plus, environ les 2/3, chez le mâle. Le bord palmaire étant rectiligne chez la femelle et très légèrement convexe chez le mâle, la moitié terminale du propode est de forme triangulaire. Bord palmaire armé de 2 rangées parallèles de dents bifides, au nombre de 6 paires chez la femelle (Fig. 3, B et C), et de 11 paires chez le mâle (Fig. 3, D et E).

Oostégites

A la base du gnathopode II et des péréiopodes 3 à 5 des femelles adultes, sont fixées des lames ovigères allongées et bordées de soies.

Péréiopodes

Les 3 péréiopodes postérieurs assez semblables entre eux; taille croissante de P3 à P6; P3 et P4 sensiblement égaux; P7 un peu plus court et un peu plus fort que P6 (Fig. 1, A; Fig. 2, G, H, I; Fig. 4, B et D). P5 à P7 : basis cordiforme à la base et tronqué transversalement à l'extrémité, sans lobe distal; région postérieure des basis plus développée que la région antérieure; bord postérieur du basis plus convexe, finement denticulé, avec 10 sétules sur P5, 14 ou 15 sur P6 et P7; 6 à 8, 9 à 10 et 11 à 13 petites épines sur le bord antérieur du basis de P5 à P7; en arrière du bord antérieur, petite soie isolée sur le basis de P5, une rangée de 3 soies sur P6 et une rangée de 4 soies sur le basis de P7, alignées parallèlement au bord antérieur. De l'ischion au dactyle, les péréiopodes 3 à 7 diffèrent peu de ceux des espèces voisines comme *panousei* et portent un certain nombre d'épines et de soies (Fig. 2 et 4).

Plaques coxales

Les plaques coxales 1 à 4 ont sensiblement la même hauteur, la plaque 3 étant rectangulaire et à peine plus courte que la 2e et la 4e qui est nettement plus large que les 3 autres. 5 à 10 soies au bord distal; ce nombre peut varier avec le sexe (Fig. 3 B et D), mais aussi avec la taille et l'âge de l'animal.

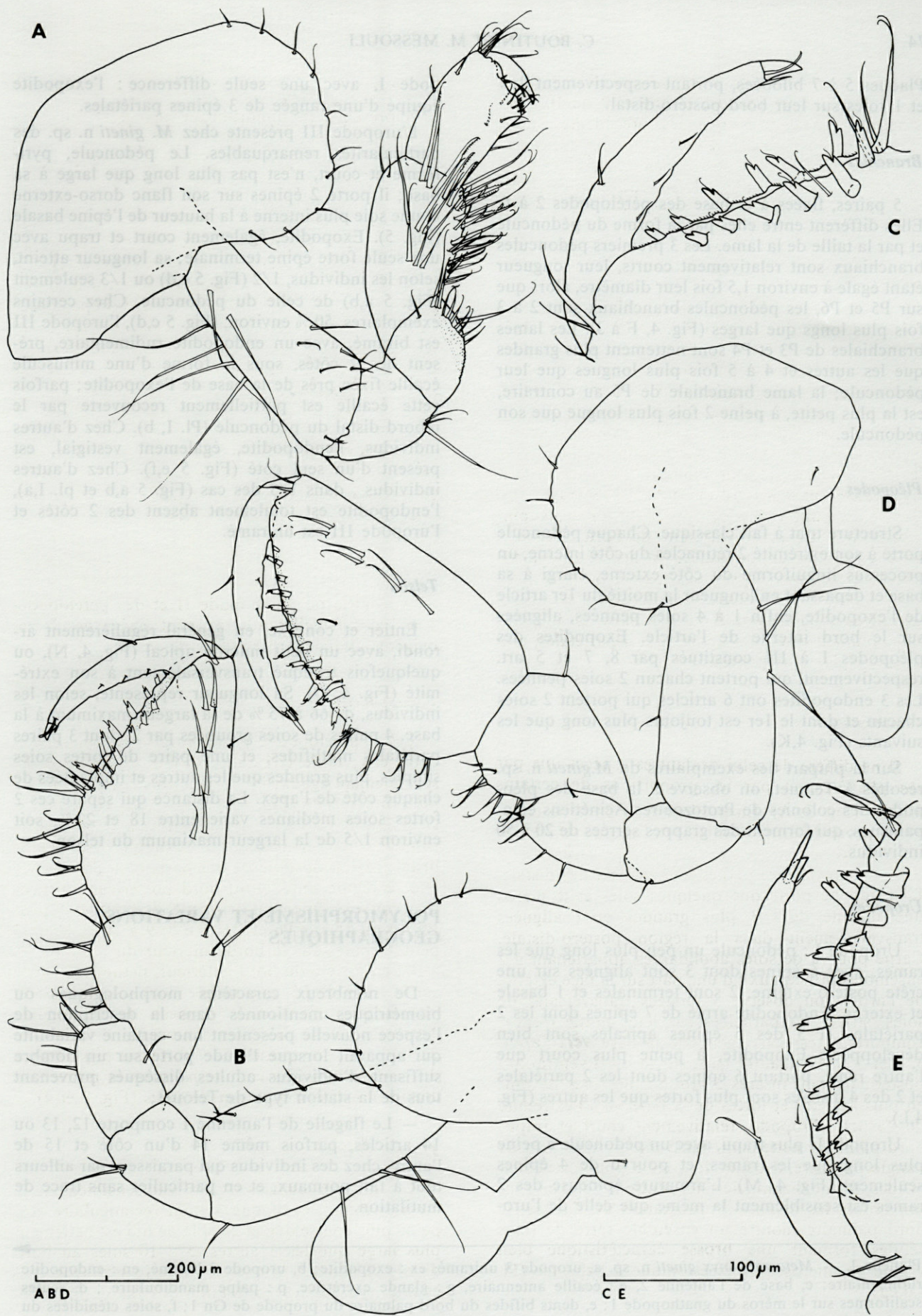


Fig. 3. — *Metacrangonyx gineti* n. sp. A, Gnathopode 1; B, Gnathopode 2 ♀; C, bord palmaire de Gn2 ♀; D, gnathopode 2 ♂; E, bord palmaire de Gn2 ♂.

Plaques 5 à 7 bilobées, portant respectivement 2, 1 et 1 soies sur leur bord postéro-distal.

Branchies

5 paires, fixées à la base des péréiopodes 2 à 6. Elles diffèrent entre elles par la forme du pédoncule et par la taille de la lame. Les 3 premiers pédoncules branchiaux sont relativement courts, leur longueur étant égale à environ 1,5 fois leur diamètre, alors que sur P5 et P6, les pédoncules branchiaux sont 2 à 3 fois plus longs que larges (Fig. 4, F à J). Les lames branchiales de P3 et P4 sont nettement plus grandes que les autres et 4 à 5 fois plus longues que leur pédoncule; la lame branchiale de P5 au contraire, est la plus petite, à peine 2 fois plus longue que son pédoncule.

Pléopodes

Structure tout à fait classique. Chaque pédoncule porte à son extrémité 2 rétinacles du côté interne, un processus linguiforme du côté externe, élargi à sa base et dépassant en longueur la moitié du 1er article de l'exopodite, enfin 1 à 4 soies pennées, alignées sur le bord interne de l'article. Exopodites des pléopodes I à III constitués par 8, 7 et 5 art. respectivement, qui portent chacun 2 soies pennées. Les 3 endopodites ont 6 articles qui portent 2 soies chacun et dont le 1er est toujours plus long que les suivants (Fig. 4,K).

Sur la plupart des exemplaires de *M.gineti* n. sp. récoltés à Telouet, on observe à la base des pléopodes des colonies de Protozoaires Acinétiens ectoparasites, qui forment des grappes serrées de 20 à 50 individus.

Uropodes

Uropode I : pédoncule un peu plus long que les rames, avec 6 épines dont 3 sont alignées sur une crête postéro-externe, 2 sont terminales et 1 basale et externe. Endopodite armé de 7 épines dont les 2 pariétales et 3 des 5 épines apicales sont bien développées. Exopodite, à peine plus court que l'autre rame, portant 6 épines dont les 2 pariétales et 2 des 4 distales sont plus fortes que les autres (Fig. 4,L).

Uropode II plus trapu, avec un pédoncule à peine plus long que les rames, et pourvu de 4 épines seulement (Fig. 4, M). L'armature épineuse des 2 rames est sensiblement la même que celle de l'uro-

pode I, avec une seule différence : l'exopodite équipé d'une rangée de 3 épines pariétales.

L'uropode III présente chez *M.gineti* n. sp. des particularités remarquables. Le pédoncule, pyriforme et court, n'est pas plus long que large à sa base; il porte 2 épines sur son flanc dorso-externe et une soie plus interne à la hauteur de l'épine basale (Fig. 5). Exopodite, également court et trapu avec une seule forte épine terminale; sa longueur atteint, selon les individus, 1/2 (Fig. 5 c,d) ou 1/3 seulement (Fig. 5 a,b) de celle du pédoncule. Chez certains exemplaires, 50 % environ, (Fig. 5 c,d), l'uropode III est biramé, avec un endopodite rudimentaire, présent des 2 côtés, sous la forme d'une minuscule écaille fixée près de la base de l'exopodite; parfois cette écaille est partiellement recouverte par le rebord distal du pédoncule (Pl. I, b). Chez d'autres individus, l'endopodite, également vestigial, est présent d'un seul côté (Fig. 5 e,f). Chez d'autres individus, dans 1/3 des cas (Fig. 5 a,b et pl. I,a), l'endopodite est totalement absent des 2 côtés et l'uropode III est uniramé.

Telson

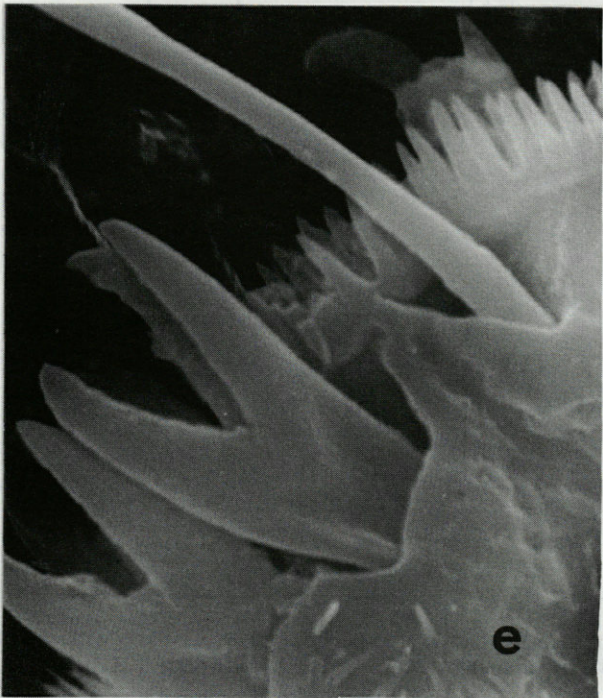
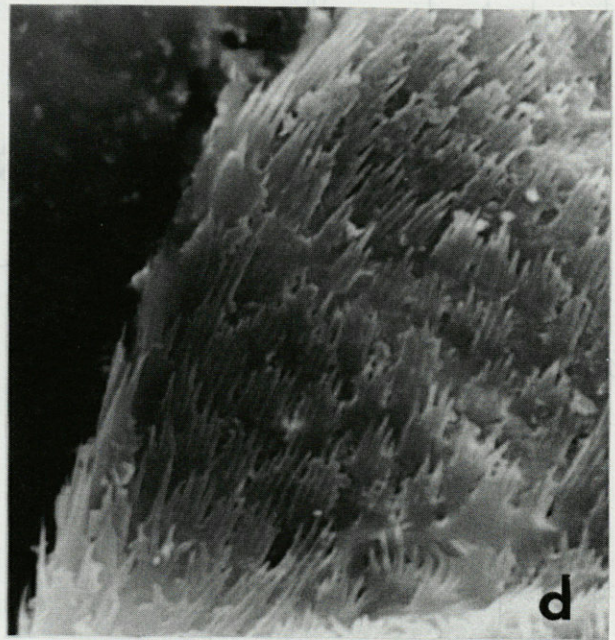
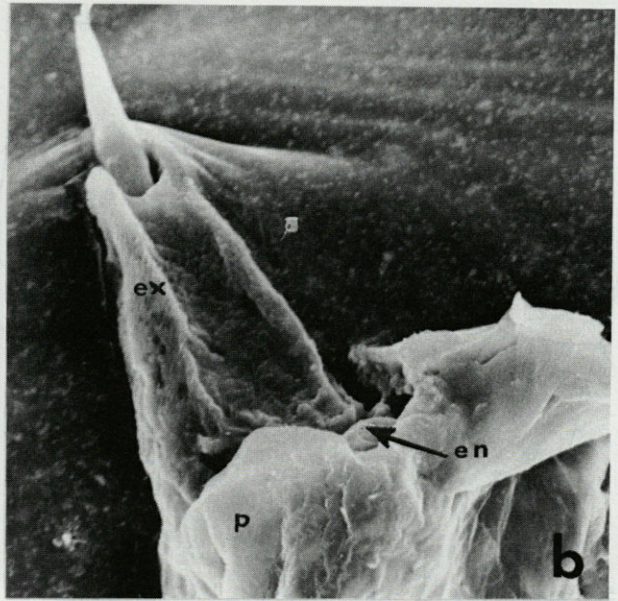
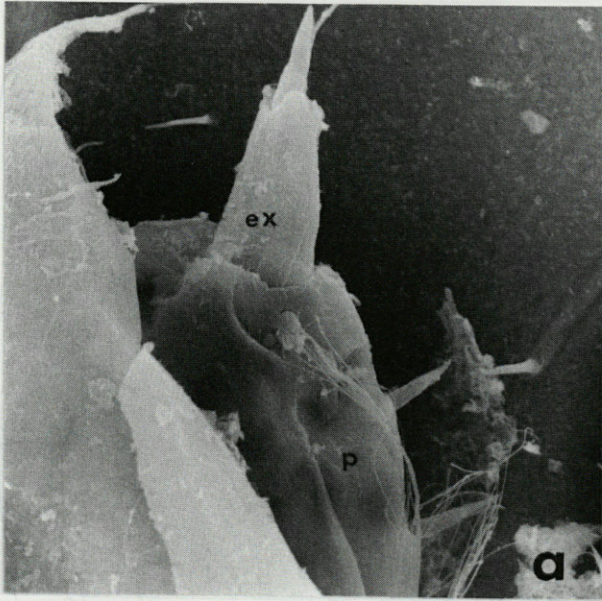
Entier et convexe, en général régulièrement arrondi, avec un petit mucron apical (Fig. 4, N), ou quelquefois tronqué transversalement à son extrémité (Fig. 4, O). Sa longueur représente, selon les individus, de 66 à 75 % de la largeur maximum à la base. 4 paires de soies groupées par 2, dont 3 paires pariétales mutlifides, et une paire de fortes soies simples, plus grandes que les autres et implantées de chaque côté de l'apex. La distance qui sépare ces 2 fortes soies médianes varie entre 18 et 22 %, soit environ 1/5 de la largeur maximum du telson.

POLYMORPHISME ET VARIATIONS GÉOGRAPHIQUES

De nombreux caractères morphologiques ou biométriques mentionnés dans la description de l'espèce nouvelle présentent une certaine variabilité qui apparaît lorsque l'étude porte sur un nombre suffisant d'individus adultes disséqués provenant tous de la station type de Telouet;

— Le flagelle de l'antenne I comporte 12, 13 ou 14 articles, parfois même 14 d'un côté et 15 de l'autre, chez des individus qui paraissent par ailleurs tout à fait normaux, et en particulier sans trace de mutilation.

Planche I. — *Metacrangonyx gineti* n. sp. a, uropode 3 uniramé, ex : exopodite; b, uropode 3 biramé, en : endopodite rudimentaire; c, base de l'antenne 2, e : écaille antennaire, g : glande excrétrice, p : palpe mandibulaire; d, scutes scaliformes sur le méros du gnathopode 1; e, dents bifides du bord palmaire du propode de Gn 1; f, soies cténiées du gnathopode 1.a,b,c,d,e,f : grossissements respectifs : 500, 1000, 400, 4000, 5000, 2200.



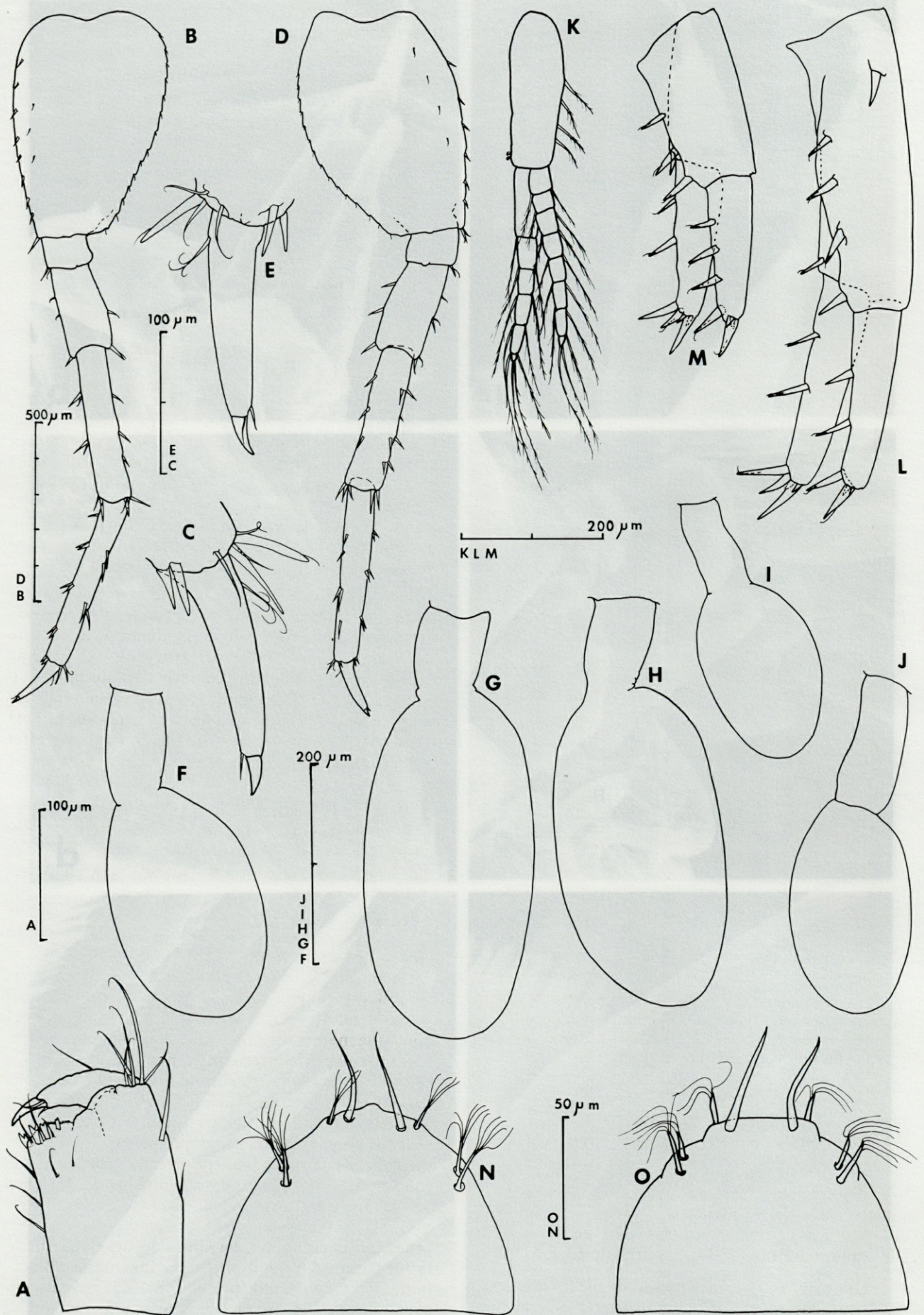


Fig. 4. — *Metacrangonyx gineti* n. sp. A, gnathopode 1, propode et dactyle; B, péréiopode 6; C, dactyle de P6. D, péréiopode 7. E, dactyle de P7. F,G,H, branchies de P2 à P4. I,J, branchies de P5 et P6. K, pléopode I. L, uropode I. M, uropode II. N,O, telson.

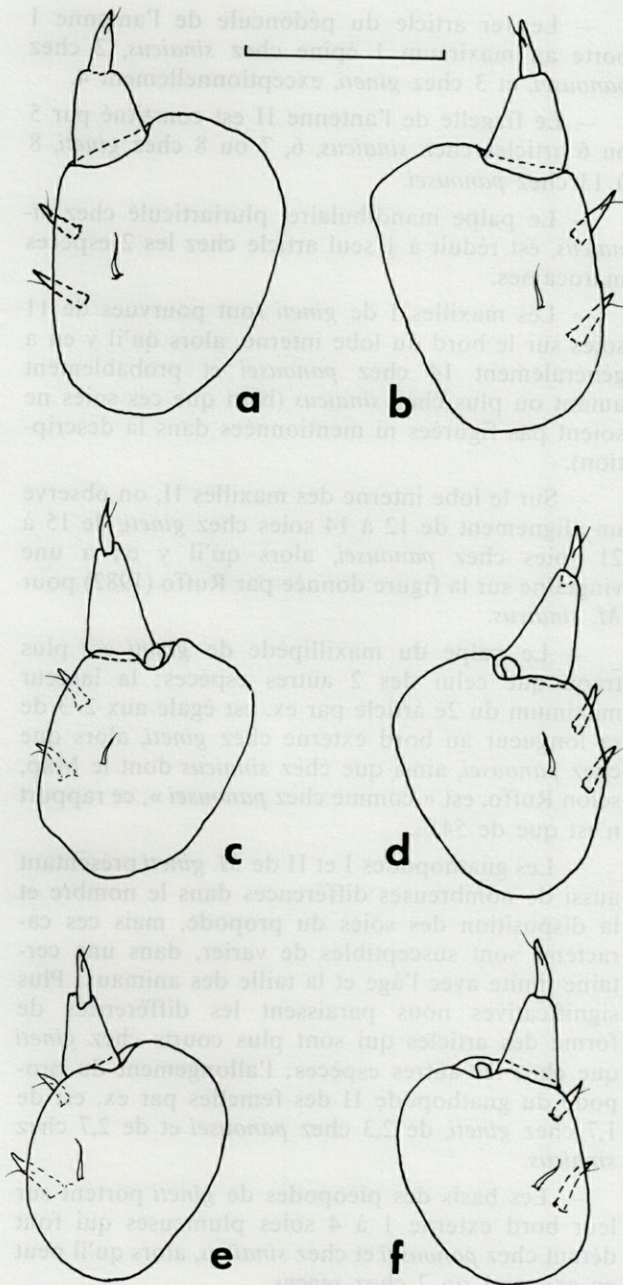


Fig. 5. — *Metacrangonyx gineti* n. sp. uropodes droit et gauche d'un même individu; a,b, dépourvus d'endopodite; c,d, endopodite présent des 2 côtés; e,f, endopodite présent d'un seul côté. Echelle : 200 μ m.

- Celui de l'antenne II compte 6, 7 ou 8 articles.
- Les proportions des articles du pédoncule de l'antenne I apparaissent variables, même chez des animaux de taille identique. Ainsi le rapport AP2/API des 2 premiers articles varie de 80 à 94 % et le rapport AP3/AP2 des 2 autres de 63 à 67 %.
- Le nombre des épines présentes sur les articles 1 et 2 du pédoncule de l'antenne I peut également varier d'une unité.

— Le lobe interne des MxI présente parfois sur son bord interne 10 soies seulement ou au contraire 12 ou 13 alors que 11 est le nombre le plus fréquent.

— La rangée oblique de soies du lobe interne des Mx II comporte 12, 13 ou 14 soies.

— La plaque coxale III porte 4, 5 ou 6 soies sur son bord ventral.

— Le nombre de soies plumeuses présentes sur le bord externe du pédoncule des pléopodes n'est pas fixe; il peut au contraire varier de 1 à 4 pour un même appendice.

— Le nombre d'articles de l'endopodite et de l'exopodite des pléopodes peut également varier d'une ou deux unités.

Il semble assez probable que ces différences phénotypiques, qui ne paraissent pas liées au sexe, et qui s'observent au sein d'un ensemble d'individus adultes appartenant à une même population, peuvent être en partie, et pour certaines d'entre elles au moins, en relation avec l'âge et la taille des animaux : ce sont souvent les individus les plus grands qui ont plus d'articles aux flagelles antennaires, ou plus de soies sur certaines pièces buccales.

Au contraire, il en est tout autrement de certains autres caractères comme les proportions relatives des articles du pédoncule de l'antenne I, le nombre de 3 ou 4 épines sur le 1er article de cette même antenne I, et surtout la présence ou l'absence d'un endopodite de l'uropode III. La variabilité des uropodes III qui sont biramés, uniramés ou biramé d'un côté et uniramé de l'autre, apparaît en effet indépendante de la taille et du sexe des animaux et doit être considérée comme l'expression du polymorphisme génétique de la population de Télouet.

Nous voyons une confirmation de cette interprétation dans le fait qu'il existe, à environ 80 km à l'Est Nord-Est de Télouet, une autre population de *Metacrangonyx* que nous rapportons également à l'espèce *gineti* bien qu'elle en diffère par quelques détails mineurs, mais significatifs. La source de R'Goult en effet a permis la capture de 2 espèces distinctes de *Metacrangonyx*; la 1ère, nouvelle pour la science, est en cours d'étude et sera nommée ultérieurement; la seconde est tout à fait semblable à celle de Télouet dont elle ne se distingue que par quelques différences minimes concernant le nombre de soies sur certains appendices, et surtout par le fait que tous les individus récoltés au R'Goult possèdent un uropode III uniramé. Nous sommes donc en présence d'une variation géographique, qui paraît cependant insuffisante pour justifier la création d'une sous-espèce, puisque certains individus de *M. gineti* de Télouet sont absolument semblables à ceux du R'Goult. Il semble que dans la région de Télouet, les gènes qui déterminent, au cours du développement, la formation d'un endopodite rudimentaire à l'uropode III, sont encore présents dans la population avec une certaine fréquence, alors qu'ils ont totalement disparu dans la population du R'Goult.

Derivatio nominis

L'espèce nouvelle est dédiée au Professeur René Ginet, Directeur du Laboratoire d'Hydrobiologie et Ecologie Souterraines, Faculté des Sciences, Université Claude Bernard, Lyon I (France) qui a fortement encouragé les recherches marocaines en Biologie Souterraine.

DISCUSSION

1. *Affinités et caractères distinctifs de Metacrangonyx gineti n.sp.*

Parmi toutes les espèces de *Metacrangonyx* s.l. décrites à ce jour, *M. gineti* est la seule qui peut présenter à la fois un flagelle accessoire de l'antenne I triarticulé et un uropode III uniramé. Elle se distingue encore par ses gnathopodes II dont le propode, relativement trapu chez les 2 sexes, avec un bord palmaire bien développé, porte 11 paires de dents bifides chez le mâle. Elle est caractérisée également par l'existence d'une rangée oblique de 12 à 14 soies seulement sur le lobe interne des Maxilles II, et par la présence, à l'extrémité du lobe externe du Maxillipède, de dents différenciées, dont certaines sont denticulées alors que les autres sont aplaties et régulièrement lancéolées comme chez les autres espèces.

Les espèces *longipes*, *spinicaudatus*, *longicaudatus* et *remyi* possèdent toutes un équipement d'épines et de soies nettement plus important, notamment au niveau des uropodes, et, sauf *remyi*, des antennes beaucoup plus courtes par rapport au corps.

Les espèces *panousei*, *sinaicus* et *repens* présentent au contraire certaines ressemblances avec *gineti*, en particulier au niveau de l'uropode III dont l'exopodite réduit ne porte qu'une seule épine terminale alors qu'il en existe toujours plusieurs chez les 4 espèces du groupe précédent.

M. sinaicus et surtout *M. panousei* semblent être les espèces les plus proches de *M. gineti*. Une dizaine d'exemplaires adultes de *M. panousei*, provenant du sous-écoulement de l'Oued Gheris (versant Sud du Haut-Atlas), ont été disséqués et montés entre lames et lamelles, afin de permettre une étude comparative complète. Il en résulte que *M. gineti* est facile à distinguer de *panousei*, et également de *sinaicus*, non seulement par les caractéristiques propres à l'espèce nouvelle indiquées plus haut, mais aussi par toute une série d'autres caractères :

— Le flagelle principal de l'antenne I comporte généralement 12 à 14 articles, comme celui de *sinaicus* qui en compte 13 ou 14, alors que chez *panousei*, Ruffo (1953) en signale 16 à 21, et que nous en avons compté de 15 à 27.

— Le 1er article du pédoncule de l'antenne I porte au maximum 1 épine chez *sinaicus*, 2 chez *panousei*, et 3 chez *gineti*, exceptionnellement 4.

— Le flagelle de l'antenne II est constitué par 5 ou 6 articles chez *sinaicus*, 6, 7 ou 8 chez *gineti*, 8 à 13 chez *panousei*.

— Le palpe mandibulaire, pluriarticulé chez *sinaicus*, est réduit à 1 seul article chez les 2 espèces marocaines.

— Les maxilles I de *gineti* sont pourvues de 11 soies sur le bord du lobe interne, alors qu'il y en a généralement 14 chez *panousei* et probablement autant ou plus chez *sinaicus* (bien que ces soies ne soient pas figurées ni mentionnées dans la description).

— Sur le lobe interne des maxilles II, on observe un alignement de 12 à 14 soies chez *gineti*, de 15 à 21 soies chez *panousei*, alors qu'il y en a une vingtaine sur la figure donnée par Ruffo (1982) pour *M. sinaicus*.

— Le palpe du maxillipède de *gineti* est plus trapu que celui des 2 autres espèces; la largeur maximum du 2e article par ex. est égale aux 2/3 de sa longueur au bord externe chez *gineti*, alors que chez *panousei*, ainsi que chez *sinaicus* dont le Mxp, selon Ruffo, est « comme chez *panousei* », ce rapport n'est que de 54 %.

— Les gnathopodes I et II de *M. gineti* présentant aussi de nombreuses différences dans le nombre et la disposition des soies du propode, mais ces caractères sont susceptibles de varier, dans une certaine limite avec l'âge et la taille des animaux. Plus significatives nous paraissent les différences de forme des articles qui sont plus courts chez *gineti* que chez les autres espèces; l'allongement du propode du gnathopode II des femelles par ex. est de 1,7 chez *gineti*, de 2,3 chez *panousei* et de 2,7 chez *sinaicus*.

— Les basis des pléopodes de *gineti* portent sur leur bord externe 1 à 4 soies plumeuses qui font défaut chez *panousei* et chez *sinaicus*, alors qu'il peut en exister 1 ou 2 chez *repens*.

— Le pédoncule de l'uropode II est armé de 4 épines chez *gineti*, de 3 seulement chez *sinaicus* et de 4 à 8 chez les *panousei* étudiés.

— L'uropode III de *gineti* porte sur son pédoncule 2 épines externes et 1 soie interne, comme chez *panousei*, alors que *sinaicus* a 3 épines et 11 soie, et que les épines ont disparu chez *repens* qui n'a que 2 ou 3 soies selon le sexe. L'exopodite est nettement plus réduit que celui de *panousei*, mais plus long que celui de *sinaicus*.

Toutes ces différences justifient la création de l'espèce nouvelle *Metacrangonyx gineti* pour les Amphipodes de la population de Telouet.

2. Remarques

Un certain nombre de particularités de *M. gineti* méritent de retenir l'attention, bien qu'elles n'aient pas été mentionnées parmi les différences qui séparent *gineti* des autres espèces, de celles du Maroc notamment, et cela pour différentes raisons :

— La présence d'une écaille antennaire pourvue de 2 soies, sur le 3e article du pédoncule de l'antenne II, a été signalée pour la première fois par Boutin et Messouli (1985); elle a ensuite été figurée par Stock et Rondé-Broekhuizen (1986) chez *repens*. En fait, nous avons observé cette écaille qui pourrait bien être un reste marquant l'emplacement d'un exopodite disparu au cours de l'évolution de certains Crustacés Pécararides, chez tous les *Metacrangonyctidae* du Maroc et des Baléares, et il est probable qu'elle existe également chez *sinaicus* bien qu'elle n'ait pas été figurée.

— La région distale du labre (Fig. 1, D) est recouverte d'un fin revêtement de sétules qui occupe une surface nettement plus importante que celle figurée par Ruffo (1953) pour l'espèce *panousei*, ou par Karaman (1981) pour *remyi*. Cependant, il ne s'agit pas d'une particularité de *M. gineti* car cette pilosité du labre existe sans différence notable chez tous les *Metacrangonyctidae* observés, en particulier chez *M. panousei* que nous avons disséqué.

— La rangée de soies implantée sur le corps de la *lacinia mobilis* de la mandibule droite représentée par Boutin et Messouli (1985), puis par Stock et Rondé-Broekhuizen (1986), existe en réalité chez toutes les espèces de *Metacrangonyx*. De même, la touffe de soies plumeuses insérées sur le bord interne des mandibules, en arrière de la « spine row » et tout près de la *pars molaris*, bien qu'elle n'ait pas toujours été représentée (Chevreux, 1909; Karaman et Pesce, 1980; Karaman, 1981), existe également chez tous les *Metacrangonyctidae*.

— Le fouet de la *pars molaris* qui s'étend vers la base du corps mandibulaire est présent des 2 côtés; il est toutefois nettement plus réduit sur la mandibule gauche que sur la droite. Cette disposition, déjà observée par Stock et Rondé-Broekhuizen (1986) chez *repens*, se rencontre en fait chez tous les *Metacrangonyctidae* (y compris chez *longipodacrangonyx maroccanus*, bien que le fouet gauche n'apparaisse pas sur les dessins), et l'on peut s'étonner que ces auteurs considèrent que le fouet est absent sur les mandibules gauches après avoir examiné le matériel type des espèces d'*Afrocrangonyx*. Il faut encore noter que le dessin de la mandibule de *M. panousei* publié par Ruffo (1953) est probablement un dessin composite, car si la *pars incisiva* à 5 dents et la *lacinia mobilis* plane à 5 dents sont visiblement celles d'une mandibule gauche, la très longue soie qui s'étend de la *pars molaris* à la base du corps mandibulaire, ne peut appartenir qu'à une mandibule droite, la soie de la *pars molaris* gauche étant

4 ou 5 fois plus courte. De tout cela, il résulte qu'il n'est pas possible de voir dans la présence bilatérale de la longue soie de la *pars molaris* un caractère plésiomorphe qui aurait été conservé seulement chez les espèces *remyi* et *repens*, à la différence des autres *Metacrangonyctidae*, comme cela apparaît (caractère 3) sur le cladogramme proposé par Stock et Rondé-Broekhuizen (1986).

— Sur le gnathopode I, la région ventrale du mérus présente une surface écailleuse indiquée sur la Fig. 3 A, de même que chez l'espèce *repens* (Stock et Rondé-Broekhuizen, 1986, Fig. 7, a,b,c), et qui correspond à la « brosse mérale » de *Longipodacrangonyx maroccanus* (Boutin et Messouli, 1988). Cette structure cuticulaire s'observe de façon constante chez les diverses espèces de *Metacrangonyx* s.l.; elle résulte de la présence de micro-écailles constituées par un ensemble de scutelles, 5 le plus souvent (Pl.I,d), plus ou moins longues et coalescentes à leur base. Les différences entre les espèces, au niveau de ces micro-écailles portent sur le nombre et la longueur relative des scutelles mais il n'est guère possible de les utiliser comme caractères taxonomiques tant qu'une étude précise en microscopie électronique des structures cuticulaires de toutes les espèces du groupe n'aura pas été faite. Tout au plus, peut-on signaler que chez *Longipodacrangonyx* les micro-écailles très développées forment des sétules dont l'ensemble, bien visible en microscopie photonique, constitue une « brosse mérale » comme il en existe chez de nombreux *Hadziidae*.

— Une certaine variabilité du telson, signalée ici chez *M. gineti*, apparaît également chez d'autres espèces de *Metacrangonyx* lorsque l'étude porte sur un nombre suffisant d'individus et que les pièces sont observées entre lame et lamelle après dissection. La forme et les proportions du telson, pour importantes qu'elles soient, ne peuvent être utilisées en taxonomie qu'avec prudence. Ainsi le telson de *M. longipes*, représenté par Chevreux (1909), montre un allongement de 72 à 73 %, mais *M. longipes* des Baléares que nous avons disséqué a un telson moins allongé, avec un rapport longueur/largeur maximum de 59 % seulement. De même les telsons de *M. panousei* que nous avons mesurés ont en moyenne un allongement de 65 %, alors qu'il n'était que de 52 % sur l'exemplaire représenté par Ruffo (1953); de la même façon, le telson de *M. spinicaudatus* présente un allongement qui atteint 66 % alors qu'il n'est que de 46 % environ sur la figure de Karaman et Pesce (1980). Il apparaît ainsi que le telson de *M. gineti*, dont la longueur atteint au moins 66 % de sa largeur à la base, et souvent plus, est tout à fait comparable à celui d'espèces voisines comme *panousei* ou d'une espèce plus éloignée comme *spinicaudatus*; son allongement est plus important que celui des telsons de *sinaicus* (environ 55 %), *repens* (58 %) et *longipes* (59 %). Il n'est donc pas possible de caractériser l'espèce *longipes* par un telson plésio-

morphe « presque aussi long que large » (caractère 10 du cladogramme proposé par Stock et Rondé-Broekhuizen, 1986), qui l'opposerait à toutes les autres espèces de *Metacrangonyctidae* ayant un telson apomorphe « 1,5 à 2 fois aussi large que long ». Cela ne signifie pas que le telson de *Metacrangonyx s.l.* ne présente pas de caractères morphologiques intéressants pour une étude phylogénétique car la nature des phanères, soies ou épines, leur taille relative et leur position, peuvent varier d'une espèce à l'autre d'une façon plus significative que l'allongement du telson lui-même. Cependant, une connaissance suffisante des caractères morphologiques et surtout de leurs variations à l'intérieur d'une même espèce, nous paraissent indispensables pour entreprendre l'étude phylogénétique de la famille des *Metacrangonyctidae*. Cette étude est en cours mais un certain nombre de taxons récoltés au Maroc sont encore inédits et certaines espèces insuffisamment connues, de sorte que la construction d'un cladogramme regroupant l'ensemble des *Metacrangonyctidae* est encore prématurée.

3. Validité des genres de *Metacrangonyx s.l.*

Karaman et Barnard ont proposé en 1979 la création du genre *Pygocrangonyx*, après avoir rappelé la description de l'espèce type, *Metacrangonyx remyi* Balazuc et Ruffo, 1953, sur la base des 5 caractères suivants :

- 1 — Uropode III uniramé,
- 2 — Exopodite de l'uropode III très court,
- 3 — Epines distales de cet exopodite allongées,
- 4 — Présence d'épines allongées au telson,
- 5 — Absence de lobe distal au basis du péréiopode.

Plus tard, dans la « Révision du genre *Metacrangonyx* Chevreux », Karaman (1981) complète la description du *M. remyi* et présente une diagnose du genre *Pygocrangonyx* dans laquelle apparaît entre parenthèses (p. 43), et parmi divers caractères partagés avec les autres *Metacrangonyx*, un 6^e caractère distinctif : 2 segments au flagelle accessoire de l'antenne I. On peut s'étonner que l'auteur n'accorde pas, alors, une importance plus grande à cette particularité, et qu'il ne la rappelle pas dans les conclusions de l'étude, à la différence des caractères 1 et 5 ci-dessus, qui sont ainsi présentés comme les plus importants. Cette réduction du flagelle antennaire accessoire ainsi que la disparition de l'endopodite de l'uropode III constituent en effet, les 2 apomorphies communes aux espèces *remyi* et *repens*, qui ont permis à Stock et Rondé-Broekhuizen de les réunir dans le genre *Pygocrangonyx* et de les séparer des autres *Metacrangonyx*.

Des doutes ont déjà été émis (Ruffo, 1982; Boutin et Messouli, 1985 et 1988) sur la validité du genre *Pygocrangonyx* ; la découverte de *M. gineti* n. sp.

apporte, à notre avis, des éléments nouveaux sur cette question.

Il semble clair tout d'abord que l'espèce *gineti* ne peut pas être rattachée au genre *Pygocrangonyx* du seul fait qu'elle présente, au R'Goult et parfois à Telouet, un uropode III uniramé; par ses autres caractéristiques, elle ressemble beaucoup plus à *Metacrangonyx panousei* et de nombreux individus de *M. gineti* ont un uropode III biramé.

Il en résulte que l'absence d'endopodite à l'uropode III (caractère 1) qui se rencontre ailleurs que chez *Pygocrangonyx*, ne peut être considérée comme une caractéristique distinctive de ce genre. Il en est de même pour l'exopodite court et trapu de l'uropode III (caractère 2) qui existe également chez *M. gineti* et plus encore chez *M. sinaicus* et pour la présence d'épines allongées sur le telson (caractère 4) qui s'observe chez *Metacrangonyx spinicaudatus* Karaman et Pesce, 1980. Quant à la présence d'épines allongées à l'extrémité de l'uropode III (caractère 3), ainsi que l'absence de lobation distale des basis des Péréiopodes VII (caractère 5), ces caractères ne s'observent pas chez *Pygocrangonyx repens* Stock et Rondé-Broekhuizen, 1986, qui possède un uropode III très semblable à celui de *M. panousei*, *gineti* et *sinaicus*, et dont le basis des P7, plus ou moins lobé distalement, est semblable à celui des autres espèces de *Metacrangonyx*.

Finalement, des 5 caractères taxonomiques utilisés par Karaman et Barnard en 1979 pour définir le genre *Pygocrangonyx*, aucun ne peut, à ce jour, être considéré comme un caractère distinctif puisque 3 s'observent chez d'autres *Metacrangonyx* (caractères 1, 2 et 4) et 2 ne s'observent pas chez l'espèce *repens* (caractères 3 et 5), dont Stock et Rondé-Broekhuizen font la seconde espèce du genre *Pygocrangonyx*.

Il ne resterait donc pour caractériser le genre, que la réduction du flagelle accessoire de l'antenne I, à 2 articles (caractère 6 mentionné par Karaman en 1981). Or chez *Metacrangonyx s.l.*, le flagelle accessoire comporte de 2 à 8 articles : 2 chez *remyi* et *M. repens*, 2 à 4 chez *M. spinicaudatus* selon Karaman (1981, p. 33) mais 4 à 5 selon Karaman et Pesce (1980), et 5 à 8 chez tous les individus adultes de *M. spinicaudatus* que nous avons observés, 3 articles enfin chez les autres espèces, dont 2 sub-égaux et le 3^e toujours rudimentaire; cette dernière particularité est mentionnée dans la plupart des descriptions, par ex. chez *M. sinaicus*, et correspond aux observations que nous avons faites chez *M. longicaudus*, *panousei*, *longipes* et *gineti*. Tous les *Metacrangonyx*, à l'exception de *M. spinicaudatus*, possèdent donc un flagelle accessoire réduit, avec 2 ou 3 articles seulement (quelquefois 4 chez *M. longicaudatus*), dont 1 rudimentaire. Cette distinction peut être utilisée pour caractériser les espèces, mais ne peut certainement pas justifier des coupures de la famille au niveau générique.

Un flagelle antennaire accessoire réduit à 2 articles existe d'autre part chez un *Metacrangonyctidae* marocain encore inédit, qui appartient au genre *Longipodacrangonyx* Boutin et Messouli (1988); la réduction maximum de ce flagelle qui ne comporte plus que 2 articles est donc l'aboutissement d'une tendance générale dans la famille; elle s'est réalisée dans plusieurs lignées et ne peut donc, pas plus que l'absence d'endopodite à l'uropode III, caractériser un genre particulier.

D'une façon plus générale, en comparant les 3 espèces *M. remyi*, *repens* et *gineti*, et plus encore, si l'on prend en compte l'ensemble des espèces de *Metacrangonyctidae* que nous avons pu observer (espèces décrites et inédites), il apparaît que les 6 caractères envisagés plus haut ne sont pas liés entre eux, mais sont au contraire diversement distribués parmi les membres de la famille, et que, ni associés (puisqu'ils ne le sont jamais tous), ni isolément (puisqu'ils s'observent tous dans d'autres genres), ils ne permettent de caractériser et de définir un genre *Pygocrangonyx*.

Pygocrangonyx doit donc être considéré comme un synonyme de *Metacrangonyx pro parte*.

La validité du genre *Afrocragonyx* Karaman, 1981, a déjà été contestée par Ruffo (1982), puis par Boutin et Messouli (1985 et 1988), enfin par Stock et Rondé-Broekhuizen (1986). En effet, la diagnose donnée par Karaman reprend les caractères de l'espèce type, *Metacrangonyx spinicaudatus*, puis l'auteur distingue le genre *Afrocragonyx* du genre *Metacrangonyx* Chevreux (avec la seule espèce de *M. longipes*) par :

— Un palpe mandibulaire réduit à 1 ou 2 articles, très court,

— Un telson court et large

— La forme de la coxa 3.

Or, le palpe mandibulaire compte 2 ou 3 articles chez *M. sinaicus*, et nous avons pu observer par ailleurs qu'il est relativement allongé, atteignant presque le processus incisif chez une espèce de *Metacrangonyx* du Maroc encore inédite et en cours d'étude, bien qu'il soit constitué, chez cette espèce, par 2 articles seulement.

La forme du telson, nous avons pu le constater à diverses reprises, n'est pas absolument constante au sein d'une même population, et le telson de *M. gineti* par ex. est souvent plus allongé que celui de *M. longipes*.

La plaque coxale 3 de *M. gineti*, sensiblement aussi longue que les 2 précédentes, est relativement rectangulaire et très semblable à celle des espèces *longipes* et *repens*.

Finalement, il apparaît que chez les espèces du genre *Metacrangonyx s.l.*, le palpe mandibulaire, le telson et la plaque coxale 3, tout comme l'uropode 3 ou le flagelle accessoire de l'antenne 1, présentent

des particularités morphologiques variables d'une espèce à l'autre et quelquefois au sein même d'une population, mais diversement réparties dans l'ensemble des espèces et qui, de ce fait, ne permettent pas de créer des coupures génériques. Le genre *Afrocragonyx* doit donc, de même que le genre *Pygocrangonyx*, être considéré comme synonyme *pro parte* de *Metacrangonyx* Chevreux.

4. La famille des *Metacrangonyctidae n. fam.*

Stock (1977) ainsi que Bousfield (1978) et Ruffo (1982 et 1986) ont déjà signalé la position très isolée du « Groupe *Metacrangonyx* » parmi les *Gammariidae sensu lato*, et en particulier la difficulté d'inclure ces espèces dans la famille des *Hadziidae* comme l'ont proposé Barnard (1976), puis Bousfield (1978, 1982, 1983), faute de pouvoir les placer dans une autre famille. Boutin et Messouli (1985, 1988) ont décrit *Longipodacrangonyx maroccanus*, premier représentant d'un nouveau genre appartenant au « Groupe *Metacrangonyx* », et suggèrent de faire de ce groupe d'espèces la famille des *Metacrangonyctidae*.

La découverte de *Metacrangonyx gineti* n. sp. vient confirmer à la fois l'unité du genre *Metacrangonyx* dont elle présente tous les caractères distinctifs, ainsi que sa diversité, puisque l'espèce nouvelle montre, à côté de quelques caractères originaux, une nouvelle combinaison de divers caractères morphologiques présents chez d'autres espèces, et qui ont pu apparaître indépendamment les uns des autres au cours de l'évolution, dans les diverses lignées du groupe. Ce dernier, connu principalement au Maroc, possède cependant maintenant une aire de répartition assez vaste, qui s'étend des Iles Canaries au Sinaï, en passant par les Iles Baléares. Le nombre d'espèces du groupe est important car une demi douzaine d'espèces, nouvelles pour la science et encore inédites, ont été récoltées au Maroc ces dernières années, et il est certain qu'il en existe beaucoup d'autres, aussi bien au Maroc que dans le reste de l'Afrique du Nord.

Les particularités communes à l'ensemble des espèces du « Groupe *Metacrangonyx* », sa position très isolée parmi les autres *Gammariidae*, l'étendue de son aire de répartition ainsi que le nombre des taxons qu'il renferme, nous semblent justifier la création d'une nouvelle famille.

Metacrangonyctidae n. fam.

Amphipodes dépigmentés et anophtalmes de petite taille, mesurant de 2 à 6 mm, exceptionnellement 7 ou 8. Corps comprimé latéralement, lisse et sans carène, portant parfois quelques sétules ou une paire d'épines sur le dernier urosomite.

Céphalon sans rostre, aux sinus antennaires plus ou moins marqués. Antennes 1 plus longues que les antennes 2, dépassant souvent la moitié du corps;

1er article du pédoncule plus fort et plus long que le suivant; flagelle accessoire réduit, comportant de 2 à 6 articles, souvent 3 dont 1 rudimentaire, exceptionnellement 7 ou 8. Antennes sans calcéoles. Sur l'antenne 2, les articles 2 et 3 portent respectivement une glande excrétrice conique bien développée et un exopodite vestigial réduit à une écaille.

Lèvre supérieure régulièrement arrondie, avec un bord distal couvert de sétules. Mandibules robustes; processus incisif armé de 5 à 7 dents; *lacinia mobilis* gauche plane comportant 4 ou 5 dents, la 5e rudimentaire; *lacinia mobilis* droite non plane, irrégulièrement pluridentée; processus molaire en relief, robuste, bordé par une série de soies dont une, plus développée que les autres, forme un fouet molaire assez long à droite et plus réduit à gauche; palpe mandibulaire réduit, formé en général de 1 à 3 articles qui atteignent au maximum la base du processus incisif; le dernier article du palpe porte 1 ou 2, plus rarement 3 soies; le palpe peut être totalement absent. Maxilles 1 portant 8 à 20 grandes soies pennées sur le bord du lobe interne et 11 épines serratulées à l'extrémité du lobe externe. Maxilles 2 pourvues d'une double rangée de soies sur le lobe interne. Gnathopode 1 de type méliotoïde; bord palmaire du propode armé ou non de dents bifides. Gnathopode 2 de type hadzioïde, nettement plus développé que le précédent; bord palmaire du propode oblique, convexe, droit ou concave, portant une double rangée de dents, simples ou bifides; dimorphisme sexuel fréquent, les gnathopodes ♂ plus armés que les ♀. Péréiopodes 3 et 4 subégaux, différant surtout par leurs plaques coxales. Péréiopodes 5 à 7 souvent plus grands, avec un basis développé, muni ou non d'un lobe postéro-distal. Péréiopode 5 plus petit que les 2 derniers. Péréiopode 6 égal, plus long ou plus court que le 7e. Pléopodes biramés semblables chez les 2 sexes; rames subégales; pédoncule avec un processus linguiforme distal près de la base de l'exopodite; 1 à 5 rétinacles subterminaux du côté interne et 1 à 5 longues soies plumeuses sur le bord externe. Uropodes 1 et 2 biramés, de structure classique, avec un nombre variable d'épines sur chacun des 3 articles; 1 épine basale et externe sur le pédoncule de l'uropode 1. Uropode 3 très réduit; pédoncule court et pyriforme avec ou sans épines; endopodite rudimentaire et scaliforme, ou absent, portant parfois une épine. Urosome généralement lisse et sans phanères (parfois 1 paire de petites épines basales sur le 3e urosomite, près de l'insertion du telson). Telson entier, presque toujours convexe et arrondi à l'extrémité; base plus large que la longueur; 4 paires de phanères: 3 paires de soies multifides latérales et 1 paire de fortes soies simples ou 1 paire d'épines apicales. Branchies sternales absentes. Branchies coxales pédonculées à la base des péréiopodes 2 à 6; pédoncules branchiaux plus longs chez les ♀ que chez les ♂. Chez les ♀ ovigères, 4 paires d'oostégites, de P2 à P5, en lamelles allongées,

portant des soies de longueur inégale; 2 à 12 oeufs en général, parfois jusqu'à 19.

Genre *Metacrangonyx* Chevreux, 1909

Syn. *Pygocrangonyx* Karaman et Barnard, 1979

Afrocrangonyx Karaman, 1981

Le genre comprend, à ce jour, 8 espèces :

1. *Metacrangonyx longipes* Chevreux, 1909. Iles Baléares.

2. *Metacrangonyx panousei* Balazuc et Ruffo, 1953. Maroc.

Syn. *Afrocrangonyx panousei* Karaman, 1981 (Balazuc et Ruffo, 1953)

3. *Metacrangonyx remyi* Balazuc et Ruffo, 1953. Maroc.

Syn. *Pygocrangonyx remyi* (Balazuc et Ruffo, 1953) Karaman et Barnard, 1979

4. *Metacrangonyx longicaudus* Ruffo, 1954. Maroc.

Syn. *Afrocrangonyx longicaudus* (Ruffo, 1954) Karaman, 1981

5. *Metacrangonyx spinicaudatus* Karaman et Pesce, 1980. Maroc.

Syn. *Afrocrangonyx spinicaudatus* (Karaman et Pesce, 1980) Karaman, 1981

6. *Metacrangonyx sinaicus* Ruffo, 1982. Sinaï.

7. *Metacrangonyx repens* (Stock et Rondé-Broekhuizen, 1986). Ile de Fuerteventura, Canaries.

Syn. *Pygocrangonyx repens* Stock et Rondé-Broekhuizen, 1986.

8. *Metacrangonyx gineti* n. sp. Maroc.

Genre *Longipodacrangonyx* Boutin et Messouli, 1988

Genre monospécifique à ce jour :

Longipodacrangonyx maroccanus Boutin et Messouli, 1988.

BIOGEOGRAPHIE

On peut considérer que, depuis le Crétacé moyen (100 M.A.), l'histoire paléogéographique du Maroc a été dominée, à l'exception de la zone rifaine et des régions côtières où les fluctuations des rivages marins ont été plus nombreuses, par 4 événements majeurs (Choubert et Faure-Muret, 1962; Michard, 1976) :

— La transgression marine du Cénomano-Turonien, la plus importante,

— La transgression du Sénonien, d'une amplitude moindre,

— La transgression de la Mer Eocène, plus limitée encore, au moins dans les régions atlasiques,

— La succession des phases de l'Orogenèse atlasique qui s'est poursuivie pendant tout le Cénozoïque, jusqu'au Plio-Villafranchien.

Comme il a été dit plus haut au chapitre « affinités », il est possible, sur la base de leurs caractéristiques morphologiques, de répartir les 8 espèces actuellement décrites de *Metacrangonyx* en 2 groupes; l'un réunit les espèces *longicaudus*, *remyi* et *spinicaudatus* du Maroc, ainsi que l'espèce *longipes* des Baléares; l'autre rassemble les espèces *panousei* et *gineti* du Maroc, *sinaicus* du Sinaï et *repens* de Fuerteventura.

En raison de l'étendue de son aire de répartition et de ses caractères plésiomorphes nombreux, on peut considérer que le 1er groupe d'espèces a pour ancêtre une population marine littorale qui a colonisé les eaux douces souterraines continentales du Maroc pendant la régression de la mer qui a fait suite à l'importante transgression du Cénomano-Turonien. Le mécanisme de spéciation et de colonisation qui est à l'origine des premiers Metacrangonyctidae du Maroc serait ainsi un « Regression Model Evolution » au sens de Stock (1977 et 1980) qui aurait fonctionné une première fois au Turonien (Boutin et Messouli, 1988).

La transgression suivante et la régression marine du Sénonien ont pu être à l'origine, de la même façon, du second groupe d'espèces de *Metacrangonyx*, à partir d'une population ancestrale littorale jusqu'à cette époque. Le « Regression Model Evolution » aurait donc fonctionné une seconde fois. En outre, pendant la durée de la phase de transgression, les populations de *Metacrangonyx* du 1er groupe d'espèces, déjà installées dans les eaux douces, ont pu se déplacer vers l'intérieur, fuyant l'influence de la mer transgressive. Au cours de cette migration, la diversité des conditions environnementales rencontrées par les populations d'Amphipodes a pu entraîner un type de spéciation particulier qu'on pourrait nommer « Transgression Model Evolution ». Enfin, même en absence de migration de la faune dulçaquicole interstitielle devant l'avancée de la mer, on peut supposer que la présence d'un nouveau rivage marin au terme de la transgression peut être à l'origine d'une « spéciation de contact » chez les populations interstitielles ayant déjà colonisé les eaux douces souterraines (Boutin et Coineau, 1987). Finalement, le cycle transgression-régression du Sénonien a pu, d'une part être à l'origine des espèces de *Metacrangonyx* du second groupe par suite d'un « Regression Model Evolution » et d'autre part modifier la population ancienne du 1er groupe, par « Transgression Model Evolution » ou par « spéciation de contact ». Il en résulte qu'après le Sénonien, il devait exister au minimum 3 espèces différentes de *Metacrangonyx*, une appartenant au second groupe et 2 ou 3 au premier.

Le cycle de transgression et régression de l'Eocène a pu, par la suite, amener des Métacrangonyctidés encore plus évolués, ceux du genre *Longipodacrangonyx* (Boutin et Messouli, 1988), et déterminer des spéciations nouvelles chez les diverses espèces de *Metacrangonyx* qui peuplaient les régions

atteintes par la Mer Eocène. *Metacrangonyx gineti* n. sp. pourrait être l'une de ces espèces, ou dériver de l'une de ces espèces.

Il est remarquable en effet, que les 2 localisations connues de *M. gineti* se trouvent l'une et l'autre sur la limite nord de la zone qui fut occupée par un étroit bras de mer venu de l'Atlantique pendant l'Eocène. Si les stations de Telouet et de R'Goult, distantes de 80 km environ, sont actuellement dans 2 bassins hydrographiques distincts, la 1ère sur le versant sud et la seconde sur le versant nord du Haut-Atlas, la ligne de reliefs qui les sépare est relativement récente, et date probablement du Miocène, époque du paroxysme de l'orogénèse atlasique. L'isolement géographique des 2 populations de *M. gineti* est donc un événement relativement récent dans l'histoire des *Metacrangonyx*; il n'aurait pas encore conduit à l'apparition de 2 espèces distinctes, mais seulement à 2 populations qui, du fait de la dérive génétique, ou en raison des caractéristiques différentes des 2 biotopes, donc des pressions de sélection, présentent aujourd'hui quelques différences mineures qui peuvent encore entrer dans le cadre des variations intraspécifiques; la plus visible semble être la fréquence des gènes qui sont impliqués dans la morphogénèse de l'endopodite de l'uropode 3; cette fréquence serait un peu supérieure à 50 % à Télouet, et nulle à R'Goult.

A la fin de l'Eocène, du fait que les transgressions successives intéressaient des aires de plus en plus réduites, plus ou moins « emboîtées » les unes dans les autres, on peut concevoir, même en absence de barrières biogéographiques, l'existence de 7 à 13 espèces différentes de Metacrangonyctidae : 3 ou 4 espèces de *Metacrangonyx* qui existaient à la fin du Crétacé après les 2 premières transgressions, plus un nombre égal ou double (3 à 8) d'espèces dérivées des précédentes lors de la transgression, à l'origine du genre *Longipodacrangonyx*.

Par la suite, les phases successives de l'orogénèse atlasique ont pu créer des barrières biogéographiques qui ont fragmenté les aires de distribution et favorisé ainsi une spéciation par vicariance. Enfin, avec l'érosion sont apparus des bassins et des vallées dans lesquels les nappes phréatiques séparées les unes des autres, abritent aujourd'hui des espèces parfois affines mais distinctes. Il en résulte que la famille des Metacrangonyctidae renferme un grand nombre d'espèces et qu'elle est caractérisée par la diversité des assemblages d'apomorphies qui ont pu se réaliser à l'occasion des nombreuses phases de spéciation où divers mécanismes ont pu jouer, successivement ou simultanément. Du fait des convergences ou de l'évolution parallèle de certains caractères, les apomorphies ne pourront être utilisées qu'avec beaucoup de prudence pour décrire la structure et reconstituer l'histoire de la famille, à l'occasion d'une étude phylogénétique qui sera possible lorsqu'un plus grand nombre de taxons seront connus et décrits.

REMERCIEMENTS. Nous tenons à remercier Mme N. Coineau qui a bien voulu critiquer notre manuscrit et nous suggérer d'utiles modifications.

BIBLIOGRAPHIE

- BALAZUC J. et S. RUFFO, 1953. Due nuove specie del genere *Metacrangonyx* Chevreux delle acque interne del Nord Africa Francese. *Mem. Mus. civ. Stor. Nat. Verona*, 4 : 25-33.
- BARNARD J.L., 1976. Affinities of *Paraniphargus leleuporum* Monod, a blind anchialine amphipod (Crustacea) from the Galapagos Islands. *Proc. Biol. Soc. Washington*, 89 (36), 421-432.
- BOUSFIELD E.L., 1978. A revised classification and phylogeny of Amphipod crustaceans. *Trans. Roy. Soc. Canada*, 16 (4) : 343-390.
- BOUSFIELD E.L., 1982. Amphipoda. In *Synopsis and classification of living organisms*. 2 : 254-294.
- BOUSFIELD E.L., 1983. An updated phyletic classification and palaeohistory of the Amphipoda. In *Crustacean Phylogeny, Crustacean issues*, I.F.R. Schram Ed. 365 p.
- BOUTIN C. et N. COINEAU, 1987. *Iberobathynella* (Crustacea, Syncarida, Bathynellacea) sur le continent africain. Implications paléobiogéographiques. *C.R. hebdomadaire Acad. Sc., Paris*, 304, sér. III, 13 : 355-358.
- BOUTIN C. et M. MESSOULI, 1985. *Pachypodacrangonyx maroccanus* n.gen. n. sp., nouveau représentant du groupe *Metacrangonyx* (Crustacea, Amphipoda) dans les eaux souterraines du Maroc. *Comm. VIe colloque international sur les Amphipodes*, Ambleuse, 28 juin - 3 juillet 1985.
- BOUTIN C. et M. MESSOULI, 1988. *Longipodacrangonyx maroccanus* n. gen. n. sp., nouveau représentant du groupe *Metacrangonyx* (Crustacea, Amphipoda) dans les eaux souterraines du Maroc. *Crustaceana*, 13.
- CHEVREUX E., 1909. Amphipodes (Première série). *Arch. Zool. exp. gén.*, 2 (5) : 27-42.
- CHOUBERT G. et A. FAURE-MURET, 1962. Evolution du domaine atlasique marocain depuis les temps paléozoïques. In *Volume jubilaire P. Fallot. Bull. Soc. Géol. Fr.*, h.s., 1 : 447-544.
- KARAMAN G., 1981. Contribution to the knowledge of the Amphipoda. 118. Revision of genus *Metacrangonyx* Chevr., 1909. *Glas. Republ. Zav. Zast. Prirode, Prirond. Muz.*, Titograd, 14 : 31-46.
- KARAMAN G. et J.L. BARNARD, 1979. Classificatory revisions in gammaridean Amphipoda (Crustacea). I. *Proc. Biol. Soc. Wash.*, 92 (1) : 106-165.
- KARAMAN G. et G. PESCE, 1980. Researches in Africa by the Zoological Institute of l'Aquila, Italy. V. On three subterranean amphipods from North Africa (Amphipoda, Gammaridae). *Bull. Zool. Mus. Univ. Amsterdam*, 7 (20) : 197-207.
- MESSOULI M., 1984. Recherche de la faune aquatique souterraine des sources de la région de Marrakech. *Mem. C.E.A., Fac. Sci. Marrakech*, 42 p.
- MICHARD A., 1976. *Éléments de géologie du Maroc*. Notes. *Mém. Serv. géol. Maroc, Rabat* : 1-408.
- RUFFO S., 1954. *Metacrangonyx longicaudus* n. sp. (Amphipoda Gammaridae) delle acque sotterranee del Sahara Marocchino. *Mem. Mus. civ. Stor. nat. Verona*, 4 : 127-130.
- RUFFO S., 1982. Une nouvelle espèce de *Metacrangonyx* Chevreux (Amphipoda : Gammaridae) du désert de Sinaï. *Israël J. Zool.*, 31 : 151-156.
- RUFFO S., 1986. Amphipoda : groupe *Metacrangonyx*. In *Stygofauna Mundi*, L. Botosaneanu Ed., J.L. Brill (Leiden), 740 p.
- STOCK J.H., 1977. The taxonomy and Zoogeography of the Hadziid Amphipoda, with emphasis on the West Indian taxa. *Stud. Fauna Curaçao*, 177 : 1-130.
- STOCK J.H., 1980. Regression model evolution as exemplified by the genus *Pseudoniphargus* (Amphipoda). *Bijdr. Dierk.*, 50 (1) : 105-144.
- STOCK J.H. et B.L.M. RONDE-BROEKHUIZEN, 1986. A new species of *Pygocrangonyx*, an Amphipod genus with african affinities, from Fuerteventura. *Bijdr. Dierk.*, 56 (2) : 247-266.

CYCLE DE VIE DE *PLATYNOTHRUS PELTIFER* (KOCH) (ACARIEN, ORIBATE).

Influence de la température et mise en évidence d'un seuil thermique supra-optimal

*Life cycle of Platynothrus peltifer (Koch)(Acari, Oribatei).
Influence of temperature and the detection of a supra-optimal thermal threshold*

Georges TABERLY

Laboratoire de Biologie générale,
Université Paul Sabatier,

118 route de Narbonne, 31062 Toulouse Cédex, France

CYCLE DE VIE
INFLUENCE TEMPERATURE
SEUIL THERMIQUE SUPRA-OPTIMAL

RÉSUMÉ. — La durée des différentes stases immatures de *Platynothrus peltifer* a été déterminée, d'une part à la température fluctuante du laboratoire (20°C en moyenne) et, d'autre part, aux températures constantes de 27°C et 7°C. Le résultat le plus inattendu de ces expériences est l'énorme retard imposé à l'éclosion larvaire (jusqu'à 5 mois après la ponte) par la température de 27°C, les durées des autres stases n'étant pratiquement pas affectées. L'existence d'un seuil thermique supra-optimal a été envisagée. La température de 7°C retarde plus encore l'éclosion larvaire (jusqu'à 7 mois après la ponte); son maintien s'avère incompatible avec le déroulement complet de l'ontogenèse. L'oeuf, et plus précisément la prélarve enfermée à l'intérieur de l'oeuf, représente manifestement la forme de résistance de l'espèce aux conditions thermiques défavorables.

LIFE CYCLE
TEMPERATURE INFLUENCE
SUPRA-OPTIMAL
THERMAL THRESHOLD

ABSTRACT. — The duration of various immature stases of *Platynothrus peltifer* was determined : 1) at fluctuating laboratory temperature (mean temperature 20°C); 2) at constant temperatures of 27°C and 7°C. Temperature of 27°C considerably retards the larval emergence (up to 5 months after laying); durations of other stases are practically unchanged. Existence of a supra-optimal thermal threshold was envisaged. At 7°C the larval emergence occurs up to 7 months after laying but complete ontogenesis is impossible. The egg, more exactly the prelarva enclosed in the eggshell, undoubtedly represents the resistance form of the species towards unfavourable thermal conditions.

Ce travail fait suite à une note antérieure relative à *Trhypochthonius tectorum* (Taberly, 1987). Comme pour cette dernière espèce, certains élevages ont été conduits à la température du laboratoire, d'autres à des températures constantes arbitrairement choisies afin de montrer l'influence de la température sur la durée du développement.

1. ELEVAGES A LA TEMPERATURE DU LABORATOIRE

Les premières indications sur le cycle de vie de *Platynothrus peltifer* ont été fournies par Grandjean

(1950) qui donne les durées des stases nymphales de 2 individus élevés isolément, depuis la larve : 36 jours pour les 2 protonymphes, 42 et 44 j pour les deutonymphes, 50 et 70 j pour les tritonymphes. Quelques autres informations fragmentaires ont été apportées par Hartenstein (1962) qui note que 35 j s'écoulèrent depuis la ponte d'un oeuf jusqu'à l'éclosion de la larve, que 2 protonymphes extraites du sol donnèrent une deutonymphe 27 j après et qu'enfin une deutonymphe, suivie depuis son émergence, mit respectivement 31 et 24 j pour atteindre d'abord la stase tritonymphale, puis la stase adulte ; l'auteur conclut que la durée totale du cycle de vie, depuis la ponte jusqu'à l'apparition de l'adulte, doit être approximativement de 5 mois. Par ailleurs, Haarlov

(1960, p.88) indique, comme durée totale du développement de cette espèce, environ 332 j, mais il ne précise pas si cette observation concerne un ou plusieurs individus.

Ce sont là, à ma connaissance, les seules données relatives à la chronologie du développement de *P. peltifer* et résultant d'élevages effectués à la température de la pièce que l'on relève dans la littérature.

Au cours de l'année 1959, j'ai suivi, stase après stase, et depuis l'oeuf jusqu'à l'adulte, le développement complet de 16 individus élevés en cellules individuelles. Les oeufs, points de départ de chacun de ces cycles, provenaient d'exemplaires récoltés dans la région de Versailles; ils ont été pondus entre le 11 avril et le 6 mai, soit dans un intervalle d'environ 3 semaines. Les conditions d'élevage sont celles qui ont été rappelées dans la note relative à *T. tectorum*. La température, au laboratoire, ne descend guère au-dessous de 16°C et monte exceptionnellement, aux jours les plus chauds de l'été, à 24°C; elle est, en moyenne, de 20°C environ.

Le tableau I comparable aux tableaux I et III fournis pour *T. tectorum*, donne, pour chacun de ces 16 individus et exprimée en j, la durée de vie de l'oeuf, de la larve, de la protonymphe, de la deutonymphe, de la tritonymphe, ainsi que la durée du développement post-prélarvaire (de la naissance de la larve à l'éclosion de l'adulte) et celle du cycle total de développement (depuis la ponte de l'oeuf jusqu'à l'émergence de l'adulte). Je rappelle que, par durée de vie de l'oeuf, j'entends l'espace de temps qui s'écoule entre la date de ponte de l'oeuf et celle de l'éclosion de la larve bien qu'ici cette dernière

émerge, en fait, non de l'oeuf, mais de la prélarve déjà débarrassée de l'enveloppe de l'oeuf (des observations éthologiques se rapportant à *P. peltifer* feront l'objet d'une note ultérieure).

Comme pour les tableaux correspondants établis à propos de *T. tectorum*, la durée de vie de chaque stase immature active (larve et nymphes) s'étend depuis l'émergence jusqu'à l'exuviation qui libère la stase suivante, c'est-à-dire comprend la période pupale. Les chiffres portés sur une même ligne horizontale sont relatifs au même individu; les ? marquent des lacunes, la date précise d'émergence de la stase correspondante n'ayant pu être observée. Les individus se succèdent d'après la date de ponte de l'oeuf initial; ceux issus d'oeufs pondus le même jour ont été regroupés.

Le tableau IIA fait apparaître, pour chacune des colonnes figurant dans le tableau I, les valeurs extrêmes observées, la valeur moyenne calculée accompagnée de son erreur standard et la variabilité relative indiquée par le coefficient de variation.

Les variations individuelles sont importantes. Elles se manifestent au niveau de chaque stase. Leur amplitude apparaîtrait même plus étendue encore si les observations portaient sur un nombre plus élevé d'individus. C'est ainsi que je n'ai fait état, dans les tableaux I et IIA, que des individus pour lesquels les données les plus complètes sur le développement avaient pu être obtenues. En fait, de nombreux autres élevages ont été suivis mais ils n'ont donné lieu qu'à des résultats fragmentaires ne concernant parfois que 1 ou 2 stases seulement. Ces résultats s'intègrent, en général, entre les limites des varia-

Tabl. I. — Durée (en jours) des différentes stases et phases du développement de *Platynothis peltifer* à la température du laboratoire (20°C environ en moyenne).

Under laboratory conditions (mean temperature about 20°C) the duration (days) of various stases and developmental phases of Platynothis peltifer.

| Désignation de l'individu | Oeuf | Larve | Proto-nymphe | Deuto-nymphe | Trito-nymphe | Développement post-prélarvaire | Cycle total |
|---------------------------|------|-------|--------------|--------------|--------------|--------------------------------|-------------|
| 1 | 34 | 19 | 23 | 24 | 28 | 94 | 128 |
| 2 | 24 | 14 | 19 | 25 | 32 | 90 | 114 |
| 3 | 36 | 25 | 20 | 39 | 34 | 118 | 154 |
| 4 | 22 | 50 | ? | ? | 31 | 101 | 123 |
| 5 | 35 | ? | ? | 28 | 58 | 152 | 187 |
| 6 | 29 | 24 | 37 | 26 | 25 | 112 | 141 |
| 7 | 27 | 21 | 24 | 30 | 32 | 107 | 134 |
| 8 | 25 | 23 | 20 | 21 | 30 | 94 | 119 |
| 9 | 17 | 22 | 25 | 41 | 24 | 112 | 129 |
| 10 | 27 | 27 | 19 | 30 | 43 | 119 | 146 |
| 11 | 31 | 23 | 47 | 29 | 33 | 132 | 163 |
| 12 | 23 | 21 | 17 | 25 | 60 | 123 | 146 |
| 13 | 27 | 20 | 17 | 75 | 42 | 154 | 181 |
| 14 | 23 | 27 | 20 | 30 | 43 | 120 | 143 |
| 15 | 27 | 22 | 22 | 29 | 47 | 120 | 147 |
| 16 | 23 | 36 | 23 | 27 | 36 | 122 | 145 |

Tabl. II. — A, limites des variations et moyenne de la durée des différentes stases et phases du développement de *Platynothrus peltifer* à la température du laboratoire (20°C environ en moyenne), d'après les données du tabl. I. B, limites des variations et moyenne de la durée du stade pupal aux différentes stases du développement de *Platynothrus peltifer* à la température du laboratoire (20°C environ en moyenne).

A, limits of the variations and mean duration of the various stases and developmental phases of *Platynothrus peltifer* under laboratory conditions (mean temperature about 20°C) according to the data in Table I. B, limits of the variations and mean duration of the various pre-ecdysial resting-stages of *Platynothrus peltifer* under laboratory conditions (mean temperature about 20°C).

| A Désignation des stases et phases | Durée exprimée en jours | | | Coefficient de variation |
|------------------------------------|-------------------------|---------|-------------|--------------------------|
| | minimum | maximum | moyenne | |
| Oeuf | 17 | 36 | 26,8 ± 1,3 | 18,6% |
| Larve | 14 | 50 | 24,9 ± 2,1 | 32,5% |
| Protonympe | 17 | 47 | 23,7 ± 2,2 | 33,7% |
| Deutonympe | 21 | 75 | 31,9 ± 3,3 | 39,1% |
| Tritonympe | 24 | 60 | 37,3 ± 2,6 | 27,6% |
| Développement post-prélarvaire | 90 | 154 | 116,8 ± 4,7 | 15,2% |
| Cycle total | 114 | 187 | 143,7 ± 5,1 | 13,7% |

| B Désignation du stade pupal | Durée exprimée en jours | | | Coefficient de variation |
|------------------------------|-------------------------|---------|-----------|--------------------------|
| | minimum | maximum | moyenne | |
| larvaire (22)* | 2 | 10 | 5 ± 0,4 | 40 % |
| protonymphal (20)* | 2 | 8 | 5,1 ± 0,4 | 39,2% |
| deutonymphal (21)* | 4 | 10 | 6,5 ± 0,2 | 20 % |
| tritonymphal (16)* | 7 | 18 | 9,2 ± 0,7 | 30,4% |

* Nombre d'observations

tions inscrites au tableau IIA. Je relève cependant, sur mes fiches d'élevage : 11 et 12 j pour des durées de vie de l'oeuf et 9 j pour la durée de vie d'une deutonympe. Je rappelle par ailleurs que Grandjean a noté que 1 des 2 tritonymphes dont il a suivi l'évolution, a vécu 70 j. De telles variations hors du cadre établi d'après un nombre relativement restreint d'observations ne sauraient trop étonner. Plus exceptionnelle me paraît être la durée totale du cycle (332 j) indiquée par Haarlov. Dans les conditions où j'ai effectué mes élevages, le développement complet de l'oeuf jusqu'à l'adulte réclame environ de 4 à 6 mois et l'on peut estimer approximativement à 5 mois sa durée moyenne; il est nettement plus long que celui de *Trhypochthonius tectorum*.

Il en va, bien sûr, tout autrement dans la nature où les écarts de température, en fonction des saisons, sont d'une autre amplitude que ceux relevés au laboratoire; c'est ainsi que Block (1965) évalue que, dans la lande Pennine d'Angleterre, au climat sub-arctique, le développement complet de *P. peltifer* doit durer 11 ou 12 mois; une estimation du même ordre de grandeur (10 à 11 mois) est donnée, pour cette même espèce, par Weigmann (1975) à partir de récoltes effectuées dans les prairies avoisinant les rivages de la Mer du Nord dans le Schleswig-Holstein.

Les durées de vie des stases larvaire et nymphales, telles que je les ai définies et exprimées plus haut, comprennent les périodes pupales qui, à chacune de ces stases, succèdent à une période de vie active et se terminent à l'exuviation. En dépit des difficultés, déjà soulignées à propos de *T. tectorum*, pour déterminer les limites exactes du stade pupal, un certain nombre d'observations précises ont pu être faites (Tableau IIB). 9 individus seulement, parmi les 16 figurant au tableau I, ayant fourni une série complète de résultats, je fais état, dans le tableau IIB, de plusieurs autres résultats partiels; le nombre total d'observations ayant servi, pour chaque stase, à l'établissement des limites de la variation et au calcul de la moyenne (accompagnée de son erreur-standard), est mentionné entre parenthèses. Ici encore, les inégalités, d'un individu à l'autre, sont fortes. L'examen du tableau permet en outre de déceler une augmentation progressive de la durée moyenne du stade pupal de la larve à la tritonympe; l'accroissement est particulièrement sensible au niveau de cette dernière stase. Une constatation semblable résulte des observations faites par plusieurs auteurs à propos de diverses espèces : Sitnikova (1959) sur *Damaeus boreus*, Woodring et Cook (1962) sur *Ceratozetes cisalpinus*, Lebrun (1970) sur *Nothrus palustris*.

2. INFLUENCE DE LA TEMPERATURE SUR LA DUREE DU DEVELOPPEMENT

Afin d'étudier l'influence de la température sur la durée du développement post-embryonnaire, 2 niveaux de températures ont été choisis : l'un bas (7°C), l'autre élevé (27°C). Ces températures, fortement éloignées l'une de l'autre, s'écartent par ailleurs notablement des conditions thermiques moyennes du laboratoire. Pour chacune de ces 2 températures, 2 types d'expérience ont été institués; dans un premier type, le développement complet, de l'oeuf à l'adulte, a été suivi ou tenté d'être obtenu à la température expérimentale; dans un deuxième type, l'oeuf, placé dès la ponte à la température expérimentale, a été transféré, au bout d'un laps de temps variable et avant que ne naisse la larve, à la température du laboratoire où s'est poursuivi le développement.

a. Elevages à la température constante de 27°C

Immédiatement après la ponte, l'oeuf, déposé dans une cellule individuelle, est porté à l'étuve réglée à 27°C. La cellule est mouillée 2 fois par jour. En outre, afin d'éviter les risques de dessiccation brutale, l'ensemble des élevages est placé au-dessus d'un cristalliseur rempli d'eau qui maintient une atmosphère humide à l'intérieur de l'étuve.

Les oeufs mis en expérience et pondus entre le 7 et le 20 mars 1959, provenaient d'exemplaires recueillis à Versailles.

Les échecs ont été nombreux. Bien peu d'individus terminèrent leur développement en raison surtout de l'envahissement des cellules par les moisissures. Cela oblige à des changements de cellule d'autant plus fréquents que l'animal, transportant des spores avec ses pattes ou sur son dos, réinfecte très rapidement son nouvel habitat. Les moisissures, au moins certaines d'entre elles, ont vraisemblablement une action toxique; d'autre part, au cours des

multiples transferts, l'individu risque d'être blessé ou même perdu. C'est ainsi que sur les 35 larves dont l'éclosion a pu être obtenue, 28 parvinrent à la stase protonymphale, 19 à la stase deutonymphale, 13 à la stase tritonymphale et 10 seulement à la stase adulte. Les données fournies par ces 10 derniers individus sont condensées dans les tableaux III et IV A. Le tableau IV B relatif à la durée du stade pupal aux différentes stases tient compte d'un nombre plus grand d'observations.

A température constante, comme à la température fluctuante du laboratoire, la durée des différentes stases varie grandement d'un individu à l'autre. Ceci n'est pas particulier à *P. peltifer*; nous avons vu déjà qu'il en était ainsi chez *Trhypochthonius tectorum* et la même remarque a été faite par tous ceux qui ont procédé à des élevages d'une espèce quelconque d'Oribate, quelles que soient les conditions thermiques dans lesquelles les élevages ont été conduits.

Mais tandis que chez *T. tectorum* cette même température de 27°C avait eu pour effet de provoquer, par rapport aux élevages maintenus à la température du laboratoire, un net raccourcissement de toutes les phases du cycle de développement, le fait saillant qui ressort ici de la comparaison des tableaux I et II A d'une part, III et IV A d'autre part, est l'allongement considérable de la durée de vie de l'oeuf- et, partant, celle de la prélarve - de *P. peltifer* imprimé par le séjour à l'étuve. La larve qui, à la température du laboratoire, éclot environ 3 semaines à 1 mois après la ponte, n'apparaît, lorsque l'oeuf est soumis à la température de 27°C, qu'au bout de 3 à 5 mois. Une telle disproportion ne saurait s'expliquer par le jeu des variations individuelles : aucune des 35 larves dont l'éclosion a été obtenue à l'étuve, n'a subi, au niveau de l'oeuf, une durée d'incubation inférieure à 105 j alors que cette durée d'incubation n'a jamais été supérieure à 36 j pour les élevages pratiqués au laboratoire. Les 2 types d'élevage ont été conduits de la même façon et presque simultanément à partir d'oeufs ayant la même provenance. Le retard à l'éclosion de la larve ne peut donc être imputé qu'à l'élévation de température.

Tabl. III. - Durée (en jours) des différentes stases et phases du développement de *Platynothis peltifer* à la température constante de 27°C.

Duration (days) of various stases and developmental phases of Platynothis peltifer at a constant temperature of 27°C.

| Désignation de l'individu | Oeuf | Larve | Proto-nympe | Deuto-nympe | Trito-nympe | Développement post-prélarvaire | Cycle total |
|---------------------------|------|-------|-------------|-------------|-------------|--------------------------------|-------------|
| 1 | 105 | 18 | 20 | 23 | 20 | 81 | 186 |
| 2 | 105 | 22 | 24 | 30 | 50 | 126 | 231 |
| 3 | 105 | 19 | 69 | 18 | 27 | 133 | 238 |
| 4 | 105 | 13 | 12 | 23 | 30 | 78 | 183 |
| 5 | 105 | 15 | 18 | 28 | 19 | 80 | 185 |
| 6 | 105 | 12 | 17 | 16 | 38 | 83 | 188 |
| 7 | 105 | 12 | 44 | 22 | 22 | 100 | 205 |
| 8 | 128 | 13 | 22 | ? | ? | 94 | 222 |
| 9 | 128 | 13 | 45 | 52 | 65 | 175 | 303 |
| 10 | 153 | ? | ? | 17 | 41 | 98 | 251 |

Tabl. IV. - A, limites des variations et moyenne de la durée des différentes stases et phases du développement de *Platynothrus peltifer* à la température constante de 27°C, d'après les données du tableau III. B, limites des variations et moyenne de la durée du stade pupal aux différentes stases du développement de *Platynothrus peltifer* à la température constante de 27°C.

A, limits of the variations and mean duration of the various stases and developmental phases of *Platynothrus peltifer* at a constant temperature of 27°C according to the data in Table III. B, limits of the variations and mean duration of the various pre-ecdysial resting stages of *Platynothrus peltifer* at a constant temperature of 27°C.

| A Désignation des stases et phases | Durée exprimée en jours | | | Coefficient de variation |
|------------------------------------|-------------------------|---------|--------------|--------------------------|
| | minimum | maximum | moyenne | |
| Oeuf | 105 | 153 | 114,4 ± 5,2 | 13,7% |
| Larve | 12 | 22 | 15,2 ± 1,1 | 21,7% |
| Protonymphe | 12 | 69 | 30,1 ± 6,2 | 58,3% |
| Deutonymphe | 16 | 52 | 25,4 ± 3,6 | 40,5% |
| Tritonymphe | 19 | 65 | 34,6 ± 5,1 | 41,9% |
| Développement post-larvaire | 78 | 175 | 104,8 ± 1,6 | 27,6% |
| Cycle total | 183 | 303 | 219,2 ± 12,1 | 16,6% |

| B Désignation du stade pupal | Durée exprimée en jours | | | Coefficient de variation |
|------------------------------|-------------------------|---------|-----------|--------------------------|
| | minimum | maximum | moyenne | |
| larvaire (16)* | 2 | 9 | 4,3 ± 0,4 | 41,8% |
| protonymphal (18)* | 3 | 8 | 5,6 ± 0,3 | 23,2% |
| deutonymphal (12)* | 4 | 11 | 6,6 ± 0,6 | 31,8% |
| tritonymphal (10)* | 4 | 15 | 8,8 ± 1,1 | 35,2% |

* Nombre d'observations

Cette dernière, par contre, n'a que faiblement perturbé le cours du développement post-prélarvaire. Que ce développement soit considéré dans son ensemble, ou que l'on envisage séparément chacune des stases, les limites des variations et les durées moyennes ont des valeurs voisines. Les durées des stades pupaux (Tabl. II B et IV B) sont sensiblement les mêmes et, dans l'un et l'autre cas, croissent régulièrement de la larve à la tritonymphe.

Toutefois, à ne tenir compte que des durées moyennes calculées pour chaque stase et bien que les statistiques présentées ne portent que sur un nombre relativement restreint d'individus, il semble que l'on discerne, à 27°C, une légère accélération des processus ontogénétiques qui se succèdent depuis la larve. Cette tendance s'exprime dans le graphique I établi à partir des données consignées dans le tableau V (les valeurs ne diffèrent guère de celles fournies par les tableaux IIA et IVA mais résultent d'un nombre plus élevé d'observations). Elle ne se manifeste pas d'une manière continue et uniforme. Particulièrement accusée à la stase larvaire au niveau de laquelle s'inscrit l'écart le plus important, elle est beaucoup plus faible à la stase deutonymphale et à peine marquée à la stase tritonymphale. Paradoxalement, du moins en première analyse, la durée de vie protonymphale est, à 27°C, un peu plus longue

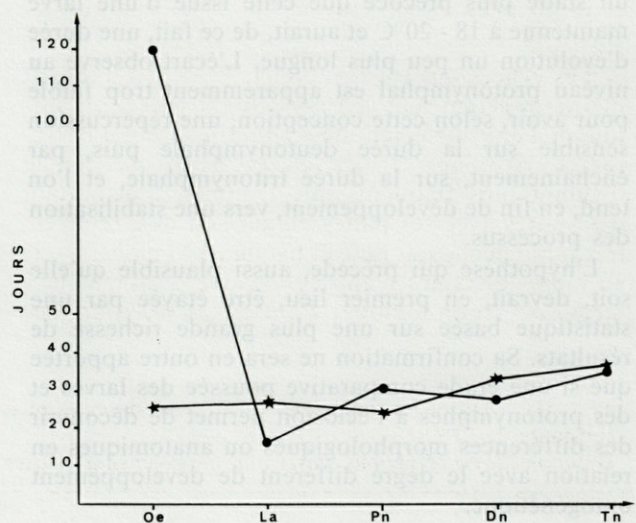


Fig. 1. — Cycles de développement comparés de *Platynothrus peltifer* à 20°C (★) et à 27°C (●) (d'après les données du tableau V. En ordonnées : durée moyenne des stades (en j). Oe : oeuf; La : larve; Pn : protonymphe; Dn : deutonymphe; Tn : tritonymphe.

Comparison of the life cycle of *Platynothrus peltifer* at 20°C (★) and 27°C (●), according to the data in Table V. Ordinate : mean duration (days) of each stage. Oe : egg; La : larva; Pn : protonymph; Dn : deutonymph; Tn : tritonymph.

Tabl. V. - Durées moyennes comparées des différentes stases du développement de *Platynothrus peltifer*.

Comparison of the mean duration of various stases of *Platynothrus peltifer*.

| Stases | A 20°C. environ | | A 27°C. | |
|------------|-----------------------|--------------------------|-----------------------|--------------------------|
| | Nombre d'observations | Durée moyenne (en jours) | Nombre d'observations | Durée moyenne (en jours) |
| Oeuf | 35 | 25,8 ± 1,1 | 33 | 119,1 ± 2,5 |
| Larve | 31 | 27 ± 1,5 | 23 | 16,2 ± 0,8 |
| Protonympe | 19 | 24,2 ± 1,9 | 17 | 30,4 ± 4,1 |
| Deutonympe | 20 | 33,7 ± 3,2 | 12 | 27,4 ± 3,2 |
| Tritonympe | 16 | 37,3 ± 2,6 | 9 | 34,6 ± 5,1 |

qu'à 20°C. La comparaison des moyennes établie par des méthodes statistiques montre que, sauf en ce qui concerne les larves, les différences ainsi observées ne sauraient être considérées comme significatives; cela se conçoit en raison, d'une part de l'insuffisance du nombre d'observations, d'autre part de l'amplitude des variations individuelles. Ces différences portent cependant, en elles, une indication. En somme, tout paraît se passer comme si, par suite de la longue durée d'incubation subie au niveau de l'oeuf, ou plus exactement de la prélarve, la larve naissait, à l'étuve, à un stade de son développement ontogénique plus avancé que celui auquel elle éclot au laboratoire de telle sorte que son évolution est plus rapidement achevée. Le même phénomène, en sens inverse et beaucoup moins accentué, se produirait à la protonympe; cette dernière, par suite d'une accélération de la vie larvaire, naîtrait, à l'étuve, à un stade plus précoce que celle issue d'une larve maintenue à 18 - 20°C et aurait, de ce fait, une durée d'évolution un peu plus longue. L'écart observé au niveau protonymphal est apparemment trop faible pour avoir, selon cette conception, une répercussion sensible sur la durée deutonymphale puis, par enchaînement, sur la durée tritonymphale, et l'on tend, en fin de développement, vers une stabilisation des processus.

L'hypothèse qui précède, aussi plausible qu'elle soit, devrait, en premier lieu, être étayée par une statistique basée sur une plus grande richesse de résultats. Sa confirmation ne sera en outre apportée que si une étude comparative poussée des larves et des protonymphes à l'éclosion permet de découvrir des différences morphologiques ou anatomiques en relation avec le degré différent de développement ontogénétique.

Il n'en reste pas moins que la manifestation la plus spectaculaire et la moins contestable de l'influence exercée par l'élévation de température sur le cours du développement est l'énorme retard imposé à l'éclosion larvaire. Une action aussi nette, pour une hausse de quelques degrés seulement, amène à envisager l'existence d'un *seuil thermique* au-delà duquel la perturbation observée acquiert, d'emblée, sa pleine intensité. Il est même vraisemblable que ce

seuil, dans le cas présent, doit être voisin de 27°C. En effet, Jalil (1971) ayant suivi, à la température constante de 25°C, le développement complet de 4 individus, rapporte que la durée moyenne de vie de l'oeuf n'a été que de 19 j; d'une manière générale d'ailleurs, les durées qu'il indique pour les différentes stases, larvaire et nymphales, rentrent dans le cadre des limites de variation que j'ai relevées dans mes élevages à la température du laboratoire (cf. tableau II A) et la durée moyenne totale du cycle de vie pour les 4 individus (170 j) est du même ordre de grandeur que celle que j'ai notée (4 à 6 mois) à 20°C.

Il est probable que d'autres espèces réagissent de la même manière aux températures élevées et qu'à chacune d'elles corresponde ainsi un seuil déterminé et précis. Je ne pense pas toutefois qu'un seuil aussi bas que celui qui caractérise jusqu'ici *P. peltifer* soit très répandu. Ainsi s'expliquerait, au moins dans une certaine mesure, l'observation rapportée par Karppinen (1955) qui, étudiant sur des prélèvements échelonnés tout le long de l'année, l'abondance relative des différentes espèces de Camisiidae présentes dans les sols finnois, note que *P. peltifer* se singularise par une raréfaction beaucoup plus marquée de ses représentants dans les récoltes faites pendant les mois les plus chauds. L'auteur insiste sur « l'effet désastreux » provoqué, sur cette espèce, par les hautes températures qui sévissent en été et en rend responsable la sécheresse qui accompagne inévitablement les fortes chaleurs estivales. Je ne crois pas que ce soit là la seule raison car les autres espèces de Camisiidae, pourtant sensibles elles aussi à la dessiccation, se présentent, dans les mêmes récoltes, avec une plus grande abondance. Je pense qu'il faut aussi en rechercher la cause dans le blocage du développement intervenu, lors de la stase prélarvaire, uniquement chez *P. peltifer*, le seuil thermique n'ayant été atteint que pour cette seule espèce. On peut peut-être aussi rapprocher de ce qui précède, les observations de Lebrun (1965) qui constate, au mois d'août, une baisse importante de la densité de la population de cette espèce dans la litière d'une forêt de Moyenne-Belgique.

b. Elevages à partir d'oeufs soumis dès la ponte à la température de 27°C, puis replacés, avant que ne naissent les larves, à la température du laboratoire où s'est poursuivi le développement

4 durées de séjour de l'oeuf, à l'étuve réglée à 27°C, ont été expérimentées : 47 j, 77 j, 108 j et 136 j. Les expériences, menées parallèlement à celles qui viennent d'être relatées (développement complet à l'étuve) et sur le même matériel (exemplaires de Versailles) n'ont porté que sur un nombre très restreint d'individus (tabl. VI).

Il convient d'envisager séparément les résultats des 2 premiers tests et ceux des 2 derniers.

1. Oeufs ayant séjourné à l'étuve (à 27°C) 108 et 136 j.

Les élevages menés jusqu'au bout à l'étuve ont montré que la durée de vie de l'oeuf (jusqu'à l'éclosion de la larve) pouvait, dans ces conditions, osciller entre 105 et 153 j. Les oeufs transférés à la température du laboratoire après un séjour de 108 ou 136 j à l'étuve ont eu une durée totale de vie du même ordre de grandeur (de 123 à 153 j). On peut donc penser que le maintien de ces oeufs à l'étuve

aurait permis l'éclosion des larves au bout du même laps de temps; le changement de conditions thermiques n'a vraisemblablement pas perturbé la marche du processus.

Par ailleurs, ce séjour à l'étuve n'a pas eu d'influence sensible sur la suite du développement. La durée du développement post-prélarvaire, établie dans 2 cas seulement (95 et 158 j), rentre dans le cadre des variations individuelles observées tant dans les élevages conduits à la température du laboratoire (90 à 154 j) que dans ceux effectués à la température constante de 27°C (78 à 175 j). Tout au plus, il semble que l'on puisse noter, comme dans ce dernier cas, un léger raccourcissement de la durée du stade larvaire.

Les résultats confirment donc, en somme, ceux déjà obtenus en maintenant les élevages à l'étuve : c'est au niveau de l'oeuf que se manifeste essentiellement l'action de la température.

2. Oeufs ayant séjourné à l'étuve (à 27°C) 47 et 77 j

Bien que rapportées en dernier, ces expériences sont en fait les premières qui aient été réalisées concernant l'influence d'une température élevée sur la chronologie de l'ontogenèse. En prolongeant le

Tabl. VI. - Durée (en jours) des différentes stases et phases du développement de *Platynothrus peltifer*, l'oeuf étant soumis, dès la ponte, à la température de 27°C puis replacé, avant que ne naisse la larve, à la température du laboratoire.
Duration (days) of various stases and developmental phases of Platynothrus peltifer : just after laying, eggs are maintained at 27°C and then prior to larval emergence, they are cultured at laboratory temperature.

| Durée du séjour de l'oeuf à 7°C. | Durée du séjour de l'oeuf au laboratoire (jusqu'à l'éclosion de la larve) | Oeuf (durée totale de vie) | Larve | Proto-nymphe | Deuto-nymphe | Trito-nymphe | Développement post-prélarvaire | Cycle total |
|----------------------------------|---|----------------------------|-------|--------------|--------------|--------------|--------------------------------|-------------|
| 51 | 16 | 67 | | | | | | |
| | 16 | 67 | 35 | 19 | 81 | | | |
| | 16 | 67 | 33 | 19 | 37 | 123 | 212 | 279 |
| | 18 | 69 | 53 | 38 | 47 | | | |
| 80 | 15 | 95 | | | | | | |
| | 19 | 99 | 24 | 28 | | | | |
| | 19 | 99 | 20 | | | | | |
| 111 | 2 | 113 | | | | | | |
| | 37 | 148 | 16 | 31 | | | | |
| | 48 | 159 | 17 | 48 | | | | |
| | 50 | 161 | ? | 18 | | | | |
| | 50 | 161 | | | | | | |
| 142 | 56 | 167 | ? | 12 | | | | |
| | 8 | 150 | | | | | | |
| | 11 | 153 | | | | | | |
| | 11 | 153 | 47 | 28 | ? | ? | 162 | 315 |
| | 11 | 153 | | | | | | |
| | 18 | 160 | | | | | | |
| | 36 | 178 | 20 | | | | | |
| | 46 | 188 | 36 | | | | | |
| | 52 | 194 | | | | | | |
| | 53 | 195 | | | | | | |
| 195 | 4 | 199 | | | | | | |
| | 7 | 202 | 17 | | | | | |
| | 10 | 205 | ? | | | | | |
| | 11 | 206 | 24 | | | | | |
| | 14 | 209 | | | | | | |
| | 14 | 209 | 25 | | | | | |

séjour de l'oeuf à l'étuve bien au-delà de la durée possible ou probable de vie de l'oeuf dans les conditions du laboratoire, il y avait lieu, en effet, de se demander si cette température de 27°C n'avait pas une action léthale. Nous savons qu'en fait il se produit simplement un ralentissement des processus qui aboutissent à l'éclosion larvaire. Ces premiers résultats auraient pourtant pu laisser croire à un arrêt brutal du développement car la durée du séjour de l'oeuf hors de l'étuve et jusqu'à l'éclosion de la larve (18 à 23 j) n'excède, ni n'est guère moindre, que le temps requis par un oeuf pour donner naissance à la larve (17 à 37 j) dans les conditions du laboratoire. Néanmoins, et bien que les expériences n'aient porté que sur 7 individus, le fait que la durée du séjour de l'oeuf hors de l'étuve reste, pour ces 7 individus, constamment inférieure à la moyenne de vie de l'oeuf au laboratoire (26,8 j) établie sur 16 individus (cf. tabl. II A) est l'indice qu'un début de développement s'est déjà produit alors que l'oeuf était soumis à la température de 27°C.

Ici encore on ne discerne aucune répercussion notable de ce séjour temporaire de l'oeuf à l'étuve, sur le cours du développement post-prélarvaire. L'examen de l'ensemble du tableau VI paraît toutefois révéler que la durée de la stase larvaire est d'autant plus abrégée que la durée du séjour de l'oeuf à l'étuve, et par conséquent la durée totale de vie de l'oeuf, a été plus longue. On pourrait être tenté de voir là une confirmation de l'hypothèse déjà émise à savoir que la larve peut éclore à des stades différents de son développement ontogénétique. On ne saurait cependant rien affirmer, tant le jeu des variations individuelles est étendu et le nombre d'individus expérimentés, par trop restreint.

c. Elevages à la température constante de 7°C

Aussitôt après leur ponte, des oeufs, déposés dans des cellules humidifiées et maintenues telles, ont été placés dans un réfrigérateur réglé de telle sorte que la température intérieure soit de 7°C en moyenne. Un certain nombre d'entre eux avortèrent. D'autres furent reportés, avant l'éclosion, à la température du laboratoire; leur étude sera faite plus loin. 13 enfin donnèrent naissance à des larves au bout d'un temps qui a varié de 102 à 218 j. La plupart de ces larves moururent après avoir vécu de 3 à 7 mois; 2 seulement parvinrent à la stase protonymphale, l'une après 76 j, l'autre après 147 j de vie larvaire. Les 2 protonymphes ainsi obtenues n'ont jamais dépassé ce cap; elles sont mortes l'une au bout de 2 mois, l'autre au bout de 7 mois.

Cette tentative d'élevage à 7°C s'est donc soldée, en définitive, par un échec. Il est possible, toutefois, d'en retirer quelques enseignements. En premier lieu, une basse température, tout comme et plus encore qu'une température élevée, a pour effet de retarder considérablement l'éclosion larvaire. C'est ainsi que, pour 4 des 13 oeufs ayant éclos, il fallut attendre 7 mois (211 j pour 3 d'entre eux et 218 j pour le 4ème) avant de voir apparaître la larve. Il est remarquable de constater qu'après une aussi longue période, l'oeuf possède encore des possibilités d'évolution. Par contre, cette durée d'incubation n'influe pas, ou plutôt n'a pas la possibilité de marquer son influence sur le cours de la vie larvaire. L'allongement anormal de cette dernière semble indiquer en effet que les larves, maintenues à 7°C ne subsistent plus que dans un état de vie ralentie qui paraît par ailleurs difficilement compatible avec la poursuite du développement.

Tabl. VII. - Limites des variations et moyenne de la durée de vie de l'oeuf de *Platynothrus peltifer* à la température constante de 7°C.

Limits of the variations and mean duration of the egg (from the time of egg deposition to larval emergence) of Platynothrus peltifer at a constant temperature of 7°C.

| Durée du séjour de l'oeuf à 27°C. | Durée du séjour de l'oeuf au laboratoire (jusqu'à l'éclosion de la larve) | Oeuf (durée totale de vie) | Larve | Proto-nympe | Deuto-nympe | Trito-nympe | Développement post-prélarvaire | Cycle total |
|-----------------------------------|---|----------------------------|-------|-------------|-------------|-------------|--------------------------------|-------------|
| 47 | 18 | 65 | 19 | 24 | | | | |
| | 18 | 65 | 32 | 22 | 23 | 43 | 120 | 185 |
| | 18 | 65 | 36 | 20 | 29 | 37 | 122 | 187 |
| 77 | 20 | 97 | 24 | 30 | | | | |
| | 20 | 97 | 18 | 28 | 71 | | | |
| | 20 | 97 | | | | | | |
| 108 | 23 | 100 | | | | | | |
| | 15 | 123 | | | | | | |
| | 24 | 132 | 21 | 45 | 33 | | | |
| 136 | 13 | 149 | | | | | | |
| | 13 | 149 | 26 | 19 | | | | |
| | 13 | 149 | | | | | | |
| | 13 | 149 | | | | | | |
| | 15 | 151 | 12 | 28 | 26 | 92 | 158 | 309 |
| | 17 | 153 | 13 | 23 | 24 | 35 | 95 | 248 |

Weigmann (loc.cit.) a également procédé à des élevages expérimentaux de *P. peltifer* à des températures variant au cours des saisons de manière à se rapprocher le plus possible des conditions climatiques qui règnent en Allemagne du Nord. Il n'a pas suivi de développement complet mais fournit simplement des renseignements fragmentaires à propos de telle ou telle stase : à 15°C, les durées moyennes de vie qu'il indique pour les oeufs, les larves et les protonymphes, sont à peu près semblables à celles que j'ai notées pour les élevages pratiqués à la température du laboratoire; à 10-11°C, les durées moyennes de vie larvaire, protonymphale et deutonymphale qu'il donne sont respectivement de 52 j, 48 j et 37 j, donc un peu plus longues que celles que j'ai relevées à la température du laboratoire; à température plus basse encore, à 8°C, la seule indication fournie par Weigmann concerne les deutonymphes dont il estime la durée moyenne de vie à 66 j.

A vrai dire, très peu d'auteurs ont expérimenté aux basses températures afin de rechercher l'incidence de ces dernières sur la durée de développement. Mentionnons cependant Woodring et Cook (1962) qui rapportent que la durée totale du cycle de vie de *Ceratozetes cisalpinus* peut, à 5°C, s'étendre jusqu'à 70 ou 80 j alors que, à 25°, sa valeur moyenne n'est que de 32 j. Ces mêmes auteurs signalent en outre que, à 4°C, les oeufs de *Oppia nova* peuvent encore éclore tandis que ceux de *Scheloribates laevigatus* meurent en moins d'une semaine. Citons également Lebrun (1977) qui, comparant les effets des températures constantes ou variables sur la durée du développement des oeufs - jusqu'à l'éclosion larvaire - de *Damaeus onustus*, note que : « les très basses températures (inférieures à 0°C) ralentissent à l'extrême ou même interrompent le processus ».

Il n'y a pas lieu de s'étonner d'une telle différence de comportement entre espèces elles-mêmes très différentes. Une meilleure connaissance des réactions propres à chaque espèce vis-à-vis de la température rendrait certainement service à ceux, si nombreux, qui travaillent sur l'écologie des Oribates.

d. Elevages à partir d'oeufs soumis dès la ponte à la température de 7°C puis replacés, avant que ne naissent les larves, à la température du laboratoire où s'est poursuivi le développement

Des oeufs placés immédiatement après la ponte au réfrigérateur réglé à 7°C en furent retirés, l'éclosion larvaire ne s'étant pas effectuée, au bout de 51 j, 80 j, 111 j, 142 j et 195 j (Tabl.VIII). Il ressort de ces expériences que :

1) alors que le maintien à 7°C ne permet pas le déroulement normal de l'ontogenèse, le report de l'oeuf à des conditions thermiques plus favorables, même après un séjour de 142 j à 7°C, est susceptible

de provoquer une reprise et une poursuite du développement qui peut aller jusqu'à son terme : l'apparition de l'adulte.

2) les durées des stases larvaires et nymphales auxquelles sont parvenus les individus, ne semblent pas être affectées par le fait que les oeufs ont été soumis, initialement, à une température que l'on peut considérer comme nettement inférieure à l'optimum thermique : ces durées sont du même ordre de grandeur et varient en général dans les mêmes limites que celles que l'on relève dans les élevages conduits entièrement à la température du laboratoire.

3) les individus nés d'oeufs « réfrigérés » paraissent toutefois se ressentir, à plus ou moins brève échéance, de cette réfrigération. Sans prétendre que cette dernière soit responsable de tous les échecs enregistrés dans la poursuite des élevages, il est, en effet, symptomatique de constater que le décès de la plupart des individus est intervenu à un stade d'autant plus précoce que l'oeuf avait été maintenu plus longtemps à la température de 7°C. Il est permis de penser qu'un séjour trop prolongé de l'oeuf à une basse température risque de compromettre l'achèvement de l'ontogenèse.

| Nombre d'observations | Durée exprimée en jours | | |
|-----------------------|-------------------------|---------|------------|
| | Minimum | Maximum | Moyenne |
| 13 | 102 | 218 | 154 ± 12,6 |

de provoquer une reprise et une poursuite du développement qui peut aller jusqu'à son terme : l'apparition de l'adulte.

2) les durées des stases larvaires et nymphales auxquelles sont parvenus les individus, ne semblent pas être affectées par le fait que les oeufs ont été soumis, initialement, à une température que l'on peut considérer comme nettement inférieure à l'optimum thermique : ces durées sont du même ordre de grandeur et varient en général dans les mêmes limites que celles que l'on relève dans les élevages conduits entièrement à la température du laboratoire.

3) les individus nés d'oeufs « réfrigérés » paraissent toutefois se ressentir, à plus ou moins brève échéance, de cette réfrigération. Sans prétendre que cette dernière soit responsable de tous les échecs enregistrés dans la poursuite des élevages, il est, en effet, symptomatique de constater que le décès de la plupart des individus est intervenu à un stade d'autant plus précoce que l'oeuf avait été maintenu plus longtemps à la température de 7°C. Il est permis de penser qu'un séjour trop prolongé de l'oeuf à une basse température risque de compromettre l'achèvement de l'ontogenèse.

e. Conclusions

Les quelques expériences ainsi réalisées aux seules températures arbitrairement choisies de 27°C et 7°C ne sauraient constituer une étude précise et complète de l'influence de la température sur le développement post-embryonnaire de *P. peltifer*. Une telle analyse exigerait non seulement l'emploi d'un matériel beaucoup plus abondant mais encore l'utilisation d'une gamme étendue d'échelons thermiques. Les résultats obtenus ne doivent être considérés que comme le point de départ de nouvelles recherches. Il est possible toutefois d'en dégager les faits suivants :

1) l'oeuf, et plus précisément la prélarve enfermée à l'intérieur de l'oeuf, représente manifestement la

forme de résistance de l'espèce aux conditions thermiques défavorables : le développement, qui peut s'interrompre à ce stade durant une longue période, est susceptible de reprendre normalement son cours dès que la température se rapproche de l'optimum thermique. Cette conclusion doit vraisemblablement s'étendre à l'ensemble des Oribates. Ainsi s'expliquerait la pauvreté de la plupart des récoltes faites en hiver - du moins dans les régions tempérées -, et parfois même en été, comparativement à celles de printemps ou d'automne.

2) la température de 27°C est certainement voisine, pour *P. peltifer*, du seuil thermique supra-optimal dont on a été amené à envisager l'existence. A cette température, cependant, l'ontogénèse est capable de s'effectuer, sans autre perturbation notable, dans la durée des différentes stases, qu'un abrègement de la vie larvaire corrélatif à un considérable allongement de la vie de l'oeuf. L'hypothèse d'une éclosion des larves, et peut-être aussi des autres stases, à des stades différents de la morphogénèse a été émise.

3) la température de 7°C paraît être trop éloignée de l'optimum thermique propre à *P. peltifer* (d'après Madge (1965), cet optimum thermique se situerait entre 10 et 14°C et ce, aussi bien en atmosphère saturée d'humidité qu'en air sec, mais cette estimation ne concerne que les adultes) pour permettre le déroulement complet de l'ontogénèse. Il est en outre possible qu'une exposition trop prolongée des oeufs à une basse température « sensibilise » en quelque sorte les individus auxquels ils donnent naissance au point que ces derniers, même replacés dans des conditions thermiques favorables à leur développement, meurent avant de pouvoir achever le cycle de leurs transformations.

TRAVAUX CITES

BLOCK W.C., 1965. The life histories of *Platynothrus peltifer* (Koch, 1839) and *Damaeus clavipes* (Hermann,

1804) (Acarina, Cryptostigmata) in soils of Pennine moorland. *Acarologia*, 7 (4) : 735-743.

GRANDJEAN F., 1950. Observations éthologiques sur *Camisia segnis* (Herm.) et *Platynothrus peltifer* (Koch) (Acariens). *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 2e s., 22 (2) : 224-231.

HAARLOV N., 1960. Microarthropods from Danish soils. Ecology, Phenology. *Oikos*, 3 : 1-176.

HARTENSTEIN R., 1962. Soil Oribatei V. Investigations on *Platynothrus peltifer* (Acarina : Camisiidae). *Ann. Entom. Soc. Amer.*, 55 (6) : 709-713.

JALIL M., 1972. A note on the life-cycle of *Platynothrus peltifer*. *J. Kansas Entomol. Soc.*, 45 (3) : 309-311.

KARPPINEN E., 1955. Ecological and transect survey studies on finnish Camisiids (Acar., Oribatei). *Ann. Zool. Soc. « Vanamo »*, 17 (2) : 1-80.

LEBRUN P., 1965. Contribution à l'étude écologique des Oribates de la litière dans une forêt de Moyenne-Belgique. *Mém. Inst. Roy. Sc. Nat. Belg.*, 153 : 1-96.

LEBRUN P., 1970. Ecologie et biologie de *Nothrus palustris* (C.L. Koch, 1839); 3ème note. Cycle de vie. *Acarologia*, 12 (1) : 193-207.

LEBRUN P., 1977. Comparaison des effets de températures constantes ou variables sur la durée de développement de *Damaeus onustus* (Acarina : Oribatei). *Acarologia*, 9 (1) : 136-143.

MADGE D.S., 1965. The behaviour of *Belba geniculosa* Oudemans and certain other species of oribatid mites in controlled temperature gradients. *Acarologia*, 7 (2) : 389-406.

SITNIKOVA L.G., 1959. En russe (Life cycles of some Oribatei and methods of their cultivation). *Zool. Zh.*, S.S.S.R., 38 (11) : 1663-1673.

TABERLY G., 1987. Compléments sur le cycle de vie de *Trhypochthonius tectorum* (Berlese) (Acarien, Oribate). Influence de la température. *Vie Milieu* 37 (3/4) : 221-228.

WEIGMANN G., 1975. Labor-und Freilanduntersuchungen zur Generationsdauer von Oribatiden (Acari : Oribatei). *Pedobiologia*, 15 : 133-148.

WOODRING J.P. and E.F. COOK, 1962. The biology of *Ceratozetes cisalpinus* Berlese, *Schelroribates laevigatus* Koch and *Oppia neerlandica* Oudemans (Oribatei) with a description of all stages. *Acarologia*, 4 (1) : 101-137.

Reçu le 30 juin 1986; received June 30, 1986.

Accepté le 2 septembre 1986; accepted September 2, 1986.

CRATOSTIGMA CAMPOYI N. SP. (ASCIDIACEA, PYURIDAE) EN MEDITERRANEE OCCIDENTALE OBSERVATIONS SUR LE GENRE CRATOSTIGMA C. ET F. MONNIOT, 1961.

C. campoyi n. sp. (Ascidiacea, Pyuridae) in the western Mediterranean.
Observations on the genus *Cratostigma* C. et F. Monniot, 1961.

A. RAMOS¹, X. TURON² et F. LAFARGUE³

¹ Instituto Maritimo-Pesquero del Mediterraneo, 03001 Alicante, Espagne

² Dept. Zoologia (Vertebrats), Fac. Biologia, Univ. Barcelona, av. Diagonal, 645, 08028 Barcelona, Espagne

³ Laboratoire Arago, Université P. et M. Curie, CNRS, UA 117, 66650 Banyuls-sur-Mer, France

ASCIDIEN
CRATOSTIGMA
MEDITERRANEE OCCIDENTALE
NOUVELLE ESPECE

RÉSUMÉ. — Trois espèces du genre *Cratostigma* ont été décrites jusqu'à présent : *C. singularis* (Van Name, 1913), *C. gravellophila* (Pérès, 1955) et *C. regularis* C. Monniot, 1963. Six exemplaires d'une espèce nouvelle *Cratostigma campoyi* ont été recueillis dans différentes localités de la côte méditerranéenne espagnole (Almeria, Gerona, Mallorca). Ce travail présente également une clé tubulaire de toutes les espèces actuelles du genre *Cratostigma*.

ASCIDIANS
CRATOSTIGMA
WESTERN MEDITERRANEAN
NEW SPECIES

ABSTRACT. — Three species of the genus *Cratostigma* have been described till now : *C. singularis* (Van Name, 1913), *C. gravellophila* (Pérès, 1955) and *C. regularis* C. Monniot, 1963. Six specimens of a new species have been found. Together with the description of this species, a tabular taxonomic key is given for all the known species of the genus *Cratostigma*.

INTRODUCTION

Le genre *Cratostigma* a été créé en 1961 par C. et F. Monniot pour y placer deux espèces dont l'une avait obligé en 1982 Arnback-Christie-Linde à modifier la diagnose du genre *Heterostigma* que cet auteur avait créé en 1924. C. et F. Monniot proposèrent de revenir à la diagnose du genre *Heterostigma* telle qu'elle fut définie par Arnback-Christie-Linde (1924, p.7) : « Branchial sac without folds, but in their place six longitudinal internal vessels. Spiral stigmata in the anterior part of the branchial sac, transverse slits of great length in the posterior part. Longitudinal interstigmatic vessels mostly absent. Dorsal lamina plain-edged. Tentacles simple. Reproductive organs : a single hermaphrodite gonad on the right side of the body ».

Ce genre doit son nom à la présence de protostigmates dans la partie postérieure de la branchie.

Le genre *Cratostigma* C. et F. Monniot, 1961 (p. 276) est ainsi défini : « Branchie garnie de 6 plis longitudinaux plus ou moins développés, en particulier le second à partir du raphé dorsal réduit à un sinus. Stigmates spiralés sur l'axe des plis, puis régulièrement recoupés simulant des stigmates longitudinaux. Raphé dorsal lisse. Tentacules simples, pas de velum. Gonades hermaphrodites ».

Ce genre renferme à ce jour 3 espèces : *Cratostigma singularis* (Van Name, 1945), *C. gravellophila* (Pérès, 1955) et *C. regularis* C. Monniot, 1963. Une série de campagnes de prélèvements réalisés sur la côte méditerranéenne espagnole par 2 des auteurs (A.R. et X.T.) a permis l'obtention de 6 exemplaires d'une espèce du genre *Cratostigma*, se différenciant des précédentes par quelques caractéristiques morphologiques et écologiques qui justifient la création d'une nouvelle espèce, *C. campoyi*. Sa structure branchiale diffère de celle des autres espèces du genre, notamment, par le nombre de sinus longi-

naux des plis et par la présence de protostigmates transverses dans la région postérieure, faits tendant à rapprocher le genre *Cratostigma* du genre *Heterostigma*.

MATERIEL EXAMINE

La récolte du matériel a été effectuée directement en plongée à l'aide du scaphandre autonome. La figure 1 signale les lieux où l'espèce a été trouvée.

- a) Cap de Gata (Almeria) 36°43, 3'N/02° 11,4'W
- 19/04/81, Algues photophiles en mode calme (*Halopteris scoparia*, *Padina*), à 5 m sur des parois verticales Est. Un exemplaire avec gonade mûre et larves (n° 244/DCAUA, holotype).
 - 03/01/82, Algues sciaphiles en mode calme (*Udotea*, *Peyssonnelia*), à 3 m, sur paroi verticale nord. Un exemplaire avec gonade en cours de développement (n° 461/DCAUA, paratype).
- b) Cabo de Tossa (Gerona) 41° 42,8' N/02° 55,1' E.
- 16/02/85, Algues sciaphiles en mode calme (*Codium*), à 16 m. Un exemplaire mûr (n° 063-H-4/DBAUB, paratype), sur une éponge.
 - 27/03/85, Algues photophiles en mode calme (*H. scoparia*) à 11 m. Un exemplaire mûr avec

larves (n° 075-B- 2/DBAUB, paratype), sur une ascidie (*Aplidium albicans*).

- 14/01/86, Algues photophiles en mode calme (*H. scoparia*) à 7 m. Un exemplaire mûr (n° 131-0-3/DBAUB) sur la roche à côté de *Polysyncraton bilobatum*.

c) Cap de Formentor (Mallorca) 39° 57,6'N/03° 12,5' E.

- 06/07/86, grotte semi-obscurité à Madrèporaires (*Madracis*, *Leptopsammia*, à 33 m dans une fissure. Un exemplaire dont la gonade a peu d'ovules et des lobules testiculaires en régression (col. Med. As. n° 199/DCAUA).

En même temps ont été examinés 7 exemplaires de *C. gravellophila*, 2 méditerranéens (col. MNHN S2 CRA) et 5 du Sénégal récoltés par l'un de nous (F.L.) au banc de Mbour (Dakar), 15/05/84, 8 m, sur sable grossier et fin gravier; la branchie du type de *C. regularis* (col. H. Masse); et deux exemplaires de *C. singularis* de Georges Bank (lat. 40° 46' N/long. 70° 00' W), 26 m, récoltés par C. et F. Monniot.

Matériel déposé dans les départements des Sciences de l'Environnement de l'Université d'Alicante (DCAUA), et de Biologie Animale de l'Université de Barcelone (DBAUB).

DERIVATIO NOMINIS : cette nouvelle espèce est dédiée au jeune zoologiste espagnol Dr Antonio Campoy, excellent ami et polychétologue, mort accidentellement sur le terrain lors d'une excursion d'écologie.

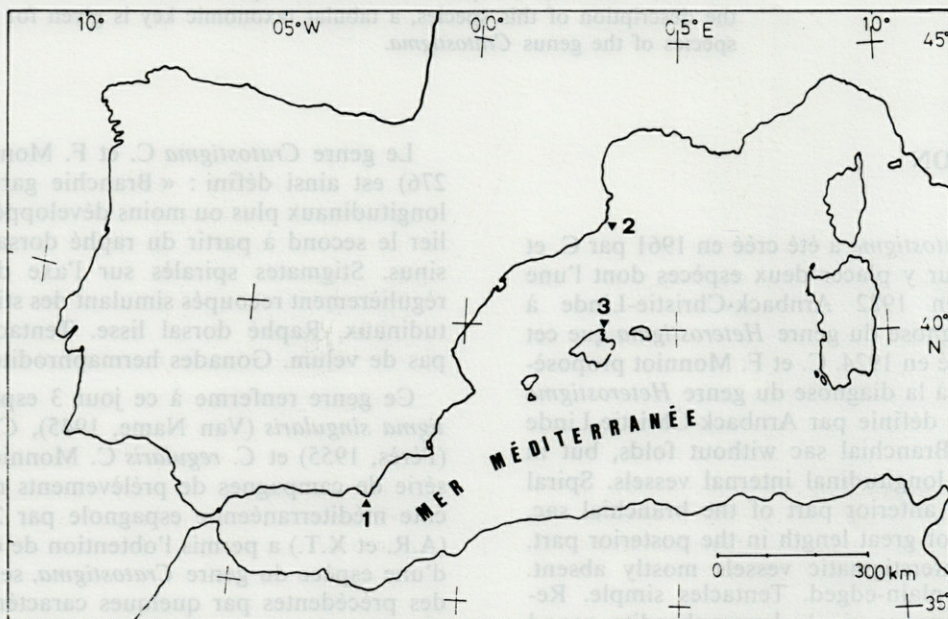


Fig. 1. — Localisation des stations. 1, Cap de Gata (Almeria). 2, Cap de Tossa (Gerona). 3, Cap Formentor (Mallorca).

Station map. 1, Cap de Gata (Almeria). 2, Cap de Tossa (Gerone). 3, Cap Formentor (Mallorca).

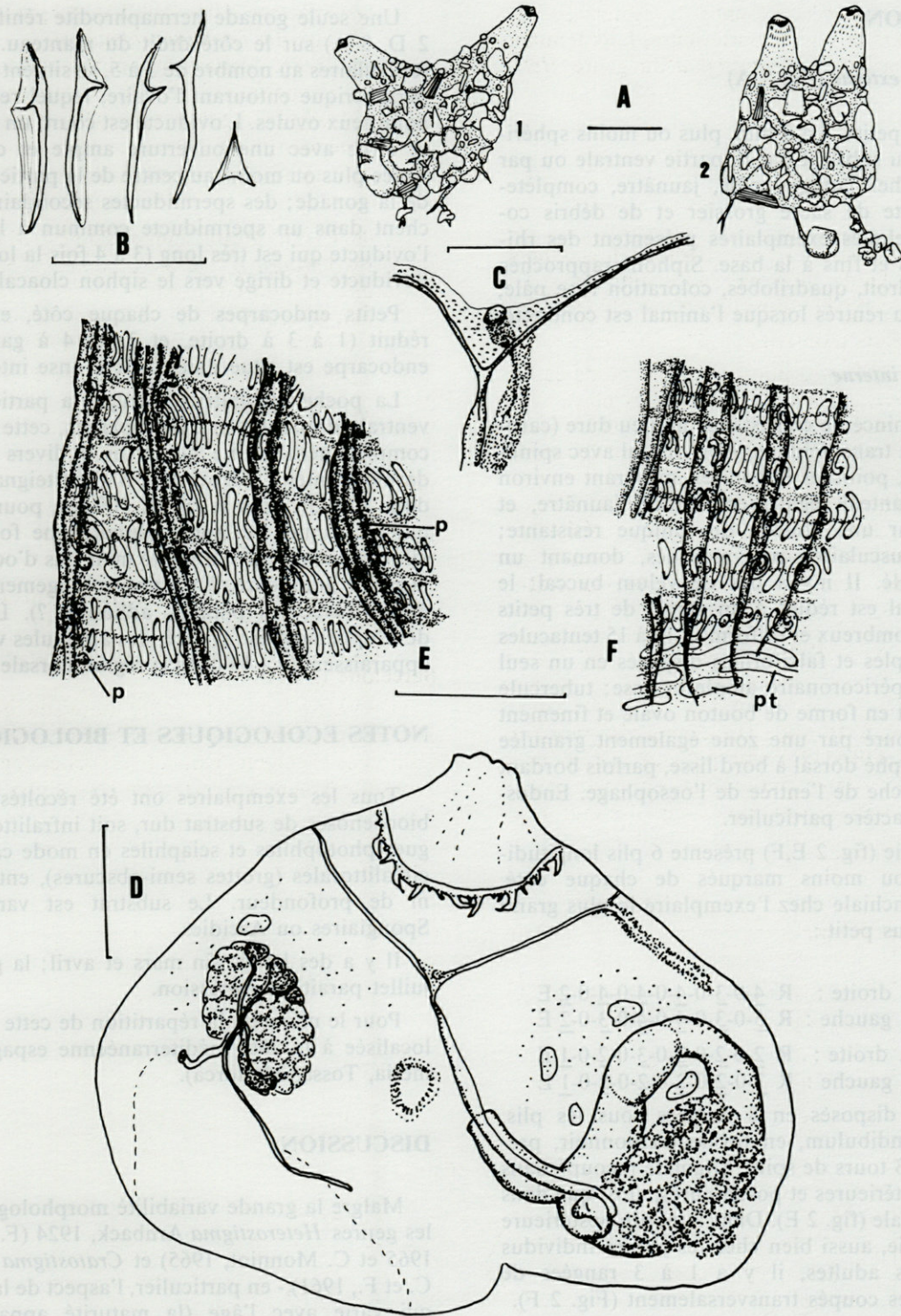


Fig. 2. — A, aspect extérieur de deux individus à siphons dressés. B, spinules. C, tubercule vibratile et aire pérítuberculaire. D, individu ouvert, la branchie enlevée. E, observer les papilles (p) visibles du 1^{er} au 4^e pli branchial près de certains sinus. F, au niveau de la partie branchiale gauche entre les 3^e et 6^e plis, remarquer les protostigmata transverses (pt). Echelle : A = 3 mm; B = 50 μ m; C,E,F = 500 μ m; D = 1 mm. (Holotype : B,E,D; paratype 075-B-2 : A1, C; paratype 063-H-4 : A2; n° 199 : E).

A, external aspect of two individuals with erect siphons. B, spinules. C, dorsal tubercle and peritubercular area. D, dissected individual with branchial sac removed. E, papillae (p) placed between the 1st and 4th branchial fold, in proximity to certain sinuses. F, transverse protostigmata (pt) in the left half of the branchial sac, between the 3rd and 6th branchial fold. Scale bars : A = 3 mm; B = 50 μ m; C,E,F = 500 μ m; D = 1 mm. (holotype : B,E,D; paratype 075-B-2 : A1,C; paratype 063-H-4 : A2; n° 199 : E).

DESCRIPTION

Morphologie externe (fig. 2 A)

Individus petits, 4 à 9 mm, plus ou moins sphériques; fixés au substrat par la partie ventrale ou par le côté gauche. Tunique pâle, jaunâtre, complètement couverte de sable grossier et de débris coquilliers; quelques exemplaires présentent des rhi-zoïdes courts et fins à la base. Siphons rapprochés ou à angle droit, quadrilobés, coloration rose pâle, apparents, ou rentrés lorsque l'animal est contracté.

Morphologie interne

Tunique mince de consistance un peu dure (cartilagineuse), et translucide; siphon buccal avec spinules (fig. 2 B), pointues et courtes, mesurant environ 60 μm . Manteau également mince, jaunâtre, et recouvert par une couche de tunique résistante; faisceaux musculaires peu marqués, donnant un aspect réticulé. Il n'y a pas de velum buccal; le velum cloacal est réduit à un cercle de très petits tentacules, nombreux et filiformes. 12 à 15 tentacules buccaux simples et falciformes disposés en un seul cercle. Aire péricoronaire ample et lisse; tubercule vibratile petit en forme de bouton ovale et finement granulé, entouré par une zone également granulée (fig. 2 C). Raphé dorsal à bord lisse, parfois bordant la partie gauche de l'entrée de l'oesophage. Endostyle sans caractère particulier.

La branchie (fig. 2 E,F) présente 6 plis longitudinaux plus ou moins marqués de chaque côté. Formule branchiale chez l'exemplaire le plus grand et chez le plus petit :

(9 mm) à droite : R 4-0-3-0-4-0-4-0-4-0-2 E
à gauche : R 5-0-3-0-4-0-4-0-3-0-2 E
(4 mm) à droite : R 2-0-2-0-3-0-3-0-2-0-1 E
à gauche : R 3-0-2-0-2-0-2-0-2-0-1 E

Stigmates disposés en 8 rangées sous les plis. Chaque infundibulum, en forme d'entonnoir, présente de 1 à 3 tours de spire. Stigmate recoupé dans les parties antérieures et postérieures, ainsi que dans la partie dorsale (fig. 2 E). Dans la partie postérieure de la branchie, aussi bien chez les jeunes individus que chez les adultes, il y a 1 à 3 rangées de protostigmates coupés transversalement (Fig. 2 F).

Le tube digestif (fig. 2 D) occupe le tiers inférieur du côté gauche; oesophage court et estomac allongé recouvert complètement par la glande hépatique; celle-ci est jaune verdâtre, et formée par des lobules simples tubulaires disposés en séries plus ou moins parallèles. L'intestin présente 2 anses, la 1ère un peu serrée et la 2e ouverte (en angle plus ou moins droit); grossissement peu marqué dans la partie médiane de l'intestin; l'anus à bord lisse débouche près du siphon cloacal.

Une seule gonade hermaphrodite réniforme (fig. 2 D, 3 A) sur le côté droit du manteau. Les acini testiculaires au nombre de 3 à 5, se situent à la partie périphérique entourant l'ovaire, lequel renferme de nombreux ovules. L'oviducte est court, un peu coudé et large avec une ouverture ample et cordiforme située plus ou moins au centre de la partie inférieure de la gonade; des spermiductes secondaires débouchent dans un spermiducte commun à la base de l'oviducte qui est très long (3 à 4 fois la longueur de l'oviducte et dirigé vers le siphon cloacal).

Petits endocarpes de chaque côté, en nombre réduit (1 à 3 à droite, et 3 ou 4 à gauche). Un endocarpe est situé dans la 1ère anse intestinale.

La poche incubatrice occupe la partie postéro-ventrale droite. Chez 2 exemplaires, cette région est complètement pleine de larves à divers stades de développement. Larves (fig. 3 C) atteignant 1 mm, dont 300 μm pour le tronc, 700 μm pour la queue qui est droite. Le tronc présente une forme ovale allongée, il y a un statocyste mais pas d'ocelle; dans la partie antérieure, il y a un prolongement ectodermique (avec les papilles adhésives?). Lorsque le développement est avancé, des ampoules vasculaires apparaissent (8 à 10 dans la région dorsale du tronc).

NOTES ECOLOGIQUES ET BIOLOGIQUES

Tous les exemplaires ont été récoltés dans des biocoenoses de substrat dur, soit infralittorales (Algues photophiles et sciaphiles en mode calme), soit circalittorales (grottes semi-obscurées), entre 3 et 33 m de profondeur. Le substrat est varié, roche, Spongiaires ou Ascidies.

Il y a des larves fin mars et avril; la gonade en juillet paraît en régression.

Pour le moment, la répartition de cette espèce est localisée à la côte méditerranéenne espagnole (Almeria, Tossa, Mallorca).

DISCUSSION

Malgré la grande variabilité morphologique dans les genres *Heterostigma* Arnback, 1924 (F. Monniot, 1965 et C. Monniot, 1965) et *Cratostigma* (Monniot C. et F., 1961) - en particulier, l'aspect de la branchie qui varie avec l'âge (la maturité apparente des gonades ne peut être une preuve de la fin du développement branchial) - la présence de 2 ou 3 sinus dans le second pli, ainsi que l'existence de 1 à 3 rangées de protostigmates transverses chez des individus adultes peuvent séparer *C. campoyi* des autres *Cratostigma*. *C. campoyi* semble proche des *Heterostigma*, et particulièrement de *H. fagei* C. et F. Monniot, 1961, qui présente des papilles disposées très près du sinus longitudinal (F. Monniot, 1965).

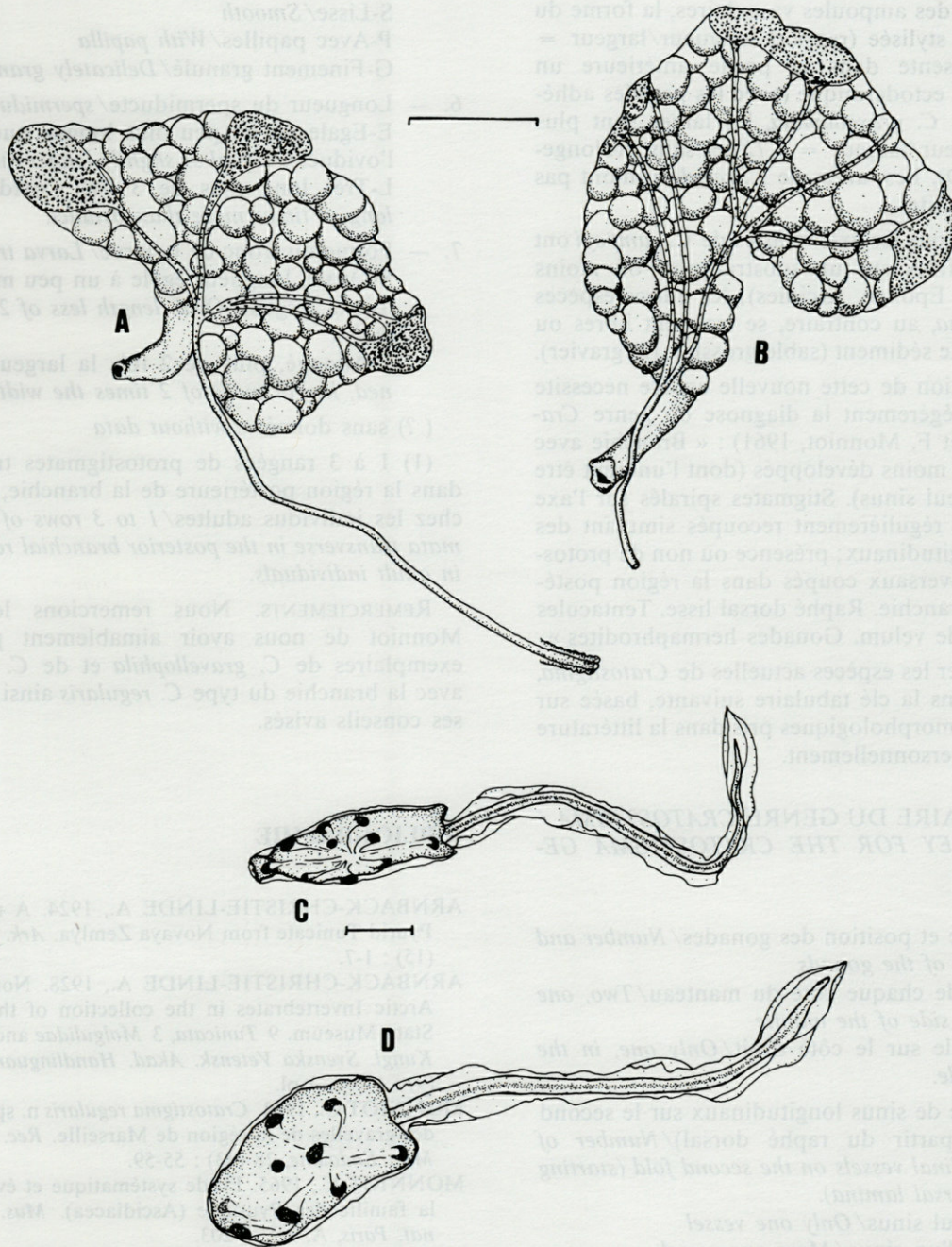


Fig. 3. — *Cratostigma campoyi* n. sp. A, gonade hermaphrodite; C, larve. B, D, *Cratostigma gravellophila* (Pérès, 1955); B, gonade hermaphrodite; D, larve. Echelle : A, B = 500 µm; C, D = 100 µm (paratype 075-B-2 : A, C).
Cratostigma campoyi n. sp. A, hermaphroditic gonad; C, larva. B, D, *Cratostigma gravellophila* (Pérès, 1955); B, hermaphroditic gonad; D, larva. Scale bars : A, B = 500 µm; C, D = 100 µm (paratype 075-B-2; A, C).

D'autres caractères peuvent appuyer la validité de cette espèce, comme la longueur du spermiducte (3 à 5 fois celle de l'oviducte) qui s'ouvre près du siphon cloacal. Pérès (1955), C. et F. Monniot (1961) et C. Monniot (1963) ne signalent aucun caractère remarquable des gonoductes chez *C. gravellophila* ni chez *C. regularis*; ceci nous permet de supposer que leurs spermiductes ne présentent pas cette disposition particulière. En effet, nous avons pu examiner

des exemplaires méditerranéens et du Sénégal de *C. gravellophila*, dont le spermiducte est à peine plus long que l'oviducte (fig. 3 B).

Les spinules sont différentes, pointues chez *C. campoyi*, tandis que chez *C. gravellophila* et *C. singularis* elles sont dépourvues de pointes.

Les larves de *C. campoyi* sont également un peu différentes. Lorsque l'état de développement est

avancé, il y a des ampoules vasculaires, la forme du tronc est très stylisée (rapport longueur/largeur = 2,76), et présente dans la partie antérieure un prolongement ectodermique (avec les papilles adhésives ?). Chez *C. gravellophila*, les larves sont plus ovales (longueur/largeur = 1,72) et sans prolongement (fig. 3 D). Les larves de *C. regularis* n'ont pas encore été décrites.

D'ailleurs, tous les exemplaires de *C. campoyi* ont été récoltés, fixés sur un substrat plus ou moins stable (roche, Eponge, Ascidies); les autres espèces de *Cratostigma*, au contraire, se trouvent libres ou ancrées dans le sédiment (sable grossier, fin gravier).

L'introduction de cette nouvelle espèce nécessite de modifier légèrement la diagnose du genre *Cratostigma* (C. et F. Monniot, 1961) : « Branchie avec 6 plis plus ou moins développés (dont l'un peut être réduit à un seul sinus). Stigmates spiralés sur l'axe des plis, puis régulièrement recoupés simulant des stigmates longitudinaux; présence ou non de protostigmates transversaux coupés dans la région postérieure de la branchie. Raphé dorsal lisse. Tentacules simples, pas de velum. Gonades hermaphrodites ».

Pour séparer les espèces actuelles de *Cratostigma*, nous proposons la clé tabulaire suivante, basée sur les caractères morphologiques pris dans la littérature ou observés personnellement.

CLE TABULAIRE DU GENRE *CRATOSTIGMA* / TABULAR KEY FOR THE *CRATOSTIGMA* GENERA

1. — Nombre et position des gonades/*Number and position of the gonads*
B-2, 1 de chaque côté du manteau/*Two, one in each side of the mantle*
R-1 seule sur le côté droit/*Only one, in the right side.*
2. — Nombre de sinus longitudinaux sur le second pli (à partir du raphé dorsal)/*Number of longitudinal vessels on the second fold (starting from dorsal lamina).*
I-Un seul sinus/*Only one vessel*
S-Plus d'un sinus/*More one vessel*
3. — Stigmate de l'infundibulum recoupé latéralement/*Stigmata of infundibulum laterally cut back.*
B-Des 2 côtés (dorsal et ventral)/*Both sides (dorsal and ventral)*
D-Seulement sur le côté dorsal/*Only on the dorsal side.*
4. — Spinules
P-Pointues/*Sharp-pointed*
N-Non pointues/*Not sharp-pointed*
5. — Tubercule vibratil et aire pérityberculaire/*Dorsal tubercule and peritybercular area*

S-Lisse/*Smooth*

P-Avec papilles/*With papilla*

G-Finement granulé/*Delicately granular*

6. — Longueur du spermiducte/*spermiduct length*
E-Egale ou un peu plus longue que celle de l'oviducte/*Equal or slightly longer than oviduct*
L-Très long plus de 3 fois l'oviducte/*Very long, 3 times more than oviduct.*
7. — Forme du tronc de la larve/*Larva trunk shape*
V-Ovale, longueur égale à un peu moins de 2 fois la largeur/*Oval, length less of 2 times the width.*
L-Allongé, plus de 2 fois la largeur/*lengthened, length more of 2 times the width.*
(?) sans données/*without data*

(1) 1 à 3 rangées de protostigmates transverses dans la région postérieure de la branchie, ainsi que chez les individus adultes/*1 to 3 rows of protostigmata transverse in the posterior branchial region, also in adult individuals.*

REMERCIEMENTS. Nous remercions le Dr C. Monniot de nous avoir aimablement prêté des exemplaires de *C. gravellophila* et de *C. singularis* avec la branchie du type *C. regularis* ainsi que pour ses conseils avisés.

BIBLIOGRAPHIE

- ARNBACK-CHRISTIE-LINDE A., 1924. A remarkable Pyurid Tunicate from Novaya Zemlya. *Ark. f. Zool.*, 16 (15) : 1-7.
- ARNBACK-CHRISTIE-LINDE A., 1928. Northern and Arctic Invertebrates in the collection of the Swedish State Museum. 9 Tunicata, 3 Molgulidae and Pyuridae. *Kungl. Svenska Vetensk. Akad. Handlingar*, Ser. 3, 4 (9) : 1-101, 3 pl.
- MONNIOT C., 1963. *Cratostigma regularis* n. sp., Ascidie des gravelles de la région de Marseille. *Rec. Trav. Stat. Mar. Endoume*, 28 (43) : 55-59.
- MONNIOT C., 1965. Etude systématique et évolutive de la famille des Pyuridae (Ascidacea). *Mus. nat. Hist. nat. Paris*, A, 36 : 1-203.
- MONNIOT C. et F. MONNIOT, 1961. Recherches sur les Ascidies interstitielles des gravelles à *Amphioxus* (2° note). *Vie Milieu*, 12 (2) : 269-283.
- MONNIOT F., 1965. Ascidies interstitielles des côtes d'Europe. *Mem. Mus. nat. Hist. nat. Paris*, A, 35 : 1-154, 10 pl.
- PERES J.M., 1955. Sur une ascidie nouvelle récoltée dans la gravelle de Castiglione (*Heterostigma gravellophila* n. sp.). *Bull. St. Aquicult. Pêche Castiglione*, n. sér. 7 : 299-303.
- VAN NAME W.G., 1945. North and South American Ascidiaceans. *Bull. Amer. Mus. nat. Hist.*, 84 : 1-476, 31 pl.

Reçu le 6 avril 1987; Received April 6, 1987

Accepté le 16 juin 1987; Accepted June 16, 1987.

PERIODE DE REPRODUCTION, PONTE ET DISTRIBUTION SPATIALE D'UNE POPULATION DE *BUFO BUFO SPINOSUS* DANS LE NORD-EST IBÉRIQUE

Breeding period, spawn and spatial distribution of a Bufo bufo spinosus population from N.E. of the Iberian peninsula.

R. CAMPENY et A. MONTORI

Càtedra de Vertebrat, Dept. Biologia Animal,
Facultat de Biologia, Universitat de Barcelona,
Av. Diagonal 645, 08028 Barcelona, Spain

AMPHIBIA
ANURA
BUFO BUFO SPINOSUS
REPRODUCTION
PONTE

RÉSUMÉ. — Une population de *Bufo bufo spinosus* près de Barcelone se reproduisant dans un étang artificiel de 1,25 ha est étudiée. La méthode de Schmidt-Koenig permet de vérifier la durée de la période de reproduction. Les campagnes réalisées tout au long de 1982 et 1983 indiquent que la reproduction commence en février et se termine début mars. Pendant cette période, les individus de cette espèce ne se répartissent pas au hasard, mais présentent une orientation nette qui disparaît quand la période de reproduction s'achève. La taille de la ponte observée est supérieure à celle qui est citée dans la bibliographie pour les populations du nord (*Bufo bufo bufo*). Nous n'avons observé aucune relation entre la longueur totale des exemplaires et le moment où ils se trouvent dans le lac tout au long de la période de reproduction.

AMPHIBIA
ANURA
BUFO BUFO SPINOSUS
REPRODUCTION
SPAWN

ABSTRACT. — This study deals with a breeding population of *Bufo bufo spinosus* living in an artificial pond (1.25 ha) near Barcelona. The Schmidt-Koenig method allows to verify the duration of the reproduction period. Fieldwork done throughout 1982 and 1983 indicates that reproduction begins in February and ends in early March. During this period, the individuals of this species are not randomly distributed, but show a clearly oriented migration that ceases at the end of the reproduction period. The observed size of egg masses is greater than that reported in the literature for northern populations of *Bufo bufo bufo*. No relation has been observed between the total length of the individuals and the time when they are found in the pond during the reproduction period.

INTRODUCTION

La période de reproduction du Crapaud commun *Bufo bufo* a été le sujet de nombreuses études en Europe Centrale et du Nord. Cependant il n'existe pas de données sur la reproduction des populations plus méridionales de l'aire de répartition, bien que *Bufo b. spinosus* soit un des taxons les plus fréquents dans ces régions.

Dans un travail antérieur (Campeny et Montori, 1985), se trouvent quelques données sur la structure d'une population en reproduction de *Bufo b. spinosus* située à 30 km au nord de Barcelone.

Pour tenter de préciser la durée de la période de reproduction, la méthode de Schmidt-Koenig (1975) a été utilisée pour la première fois. Cette méthode estime le degré de groupement des Crapauds dans le lac à partir des données obtenues le long du transect.

Dans le présent travail, nous tentons d'approfondir quelques aspects de la biologie de *Bufo b. spinosus*, comme les relations entre le comportement de reproduction et le milieu. Des paramètres écologiques tels que la proportion des sexes (sex-ratio), le nombre de captures pendant la période de reproduction, l'importance de la ponte, la localisation des amplexus et la distribution des exemplaires autour

de l'étang de ponte apportent des informations sur la biologie de la reproduction de ce Crapaud dans ces régions plus méridionales.

MATERIEL ET METHODES

La zone d'étude, sur la commune d'Argentona (prov. de Barcelone) est décrite dans un travail antérieur (Campeny et Montori, 1985). Il s'agit d'un étang artificiel dépourvu de végétation aquatique et qui mesure approximativement 1 125 ha. Cet étang est utilisé comme zone de reproduction par un petit peuplement de *Bufo b. spinosus* (Campeny et Montori, op. cit.).

Des campagnes journalières sont réalisées pendant la période de reproduction de 1982 et 1983 : le plus grand nombre possible d'individus, sont capturés et marqués, le poids, la longueur totale, le sexe et la localisation dans le lac sont notés. Pendant toutes les campagnes, la durée, l'heure et la méthodologie de capture sont maintenus constants pour pouvoir comparer les résultats des différentes prospections.

La période de reproduction et de migration est déduite, d'une part de l'observation directe sur le terrain, et d'autre part des résultats obtenus par l'étude de la distribution des adultes dans le lac. Celle-ci est effectuée à partir de cartes établissant la localisation des individus capturés chaque jour. On calcule en degrés sexagésimaux, pour chaque individu capturé, de combien il s'est écarté du nord magnétique pris comme point de référence (0°). Les individus mâles et femelles sont traités conjointement. Logiquement, s'il existe une zone de ponte dans l'étang pendant la période de reproduction, les individus se trouvent plus groupés autour de cette zone. Le groupement cesse avec la période de reproduction.

Les données sont réunies en ensembles de 1,2,3,4,5 et 6 jours, semaine et mois. Dans chaque ensemble, la matinée et l'après-midi sont séparées quand cela est possible. L'ensemble des données est étudié conjointement pour toute la journée.

Nous appliquons le test de distribution unidirectionnel de Schmidt-Koenig (1975). Dans ce programme les données directionnelles sont enregistrées dans le cercle où l'on dessine la déviation pour une série de vecteurs d'angle α . La direction moyenne de l'échantillon est obtenue par : $\tan \alpha = \frac{\sum \sin \alpha}{\sum \cos \alpha}$. L'ambiguïté de la valeur de la tangente est résolue suivant la disposition des données dans le cercle et par le signe du sinus et du cosinus. La longueur du vecteur moyen « a », correspond à la formule : $a = R/n$, « R » étant la longueur du vecteur qui en résulte : $R = \frac{(\sum \sin \alpha)^2 + (\sum \cos \alpha)^2}{\sum \cos \alpha}$.

La longueur du vecteur moyen est une mesure de la concentration. Si toutes les données de l'échan-

tillon sont réunies dans un même point, $a = 1$; si les données sont distribuées idéalement au hasard, $a = 0$. La longueur du vecteur moyen montre, une fois consultées les tables de signification correspondantes, si la distribution est due au hasard ou non.

Le regroupement par jours permet d'observer exactement à quel moment la signification de la distribution non due au hasard, disparaît. Les données considérées quotidiennement ou tous les 2 jours ne sont pas suffisantes pour certaines périodes étudiées, tandis que des groupements trop grands donnent peu de renseignements.

Pour déterminer les variations de la longueur totale des individus capturés au cours d'une période de temps donnée, des corrélations (Spearman) entre le temps, calculées en jours dès le premier exemplaire observé dans l'étang, et la longueur totale moyenne des individus mâles et femelles capturés chaque jour en 1982 et 1983, sont établies.

Le nombre d'ovules que porte chaque femelle est estimé après dissection, à partir du volume total de l'ovaire, le nombre d'oeufs par unité de volume étant connu.

RESULTATS

En 1982 le premier individu mâle est observé le 18 janvier ; la première femelle apparaît le 19 janvier en même temps que 4 mâles qui luttent pour réaliser l'amplexus. Après un amplexus de 20 minutes, et l'abandon de la femelle, aucune ponte ne se produit. De nouvelles femelles toutes en amplexus sont visibles à partir du 22 du même mois. La recherche de pontes dans la zone ne donne pas de résultats. Un nouvel amplexus sans ponte est observé le 23.

Le 24 janvier, le premier amplexus avec ponte est observé au point indiqué sur la carte (Fig. 1A). La ponte commence à 11 h 45, se poursuit à 17 h lors du coucher du soleil. Le jour suivant on calcule à partir du volume de la ponte que celle-ci comporte 10 000 oeufs. Aucune autre ponte n'a lieu ensuite, bien que des amplexus soient observés. Tous les points d'observation d'amplexus sont indiqués (Fig. 1A). Le 23 mars, une grande quantité de têtards de 12-14 mm (longueur totale) apparaît en position verticale contre la berge du lac.

En 1983 les premiers individus en amplexus (Fig. 1B) s'observent le 19 janvier. Aucune ponte n'est décelée. Les amplexus suivants, également sans ponte, ont lieu le 24 du même mois. Jusqu'au 11 février, aucune autre femelle en amplexus n'est remarquée. Il en a été de même jusqu'au 23 février. Les 24, 25, 26 et 27 février 1983 sont constatés de nombreux amplexus. Sur les figures 2 A et B on peut observer le nombre d'exemplaires capturés par jour et par transect en 1982 et 1983. Les amplexus les plus nombreux coïncident avec les jours qui suivent les

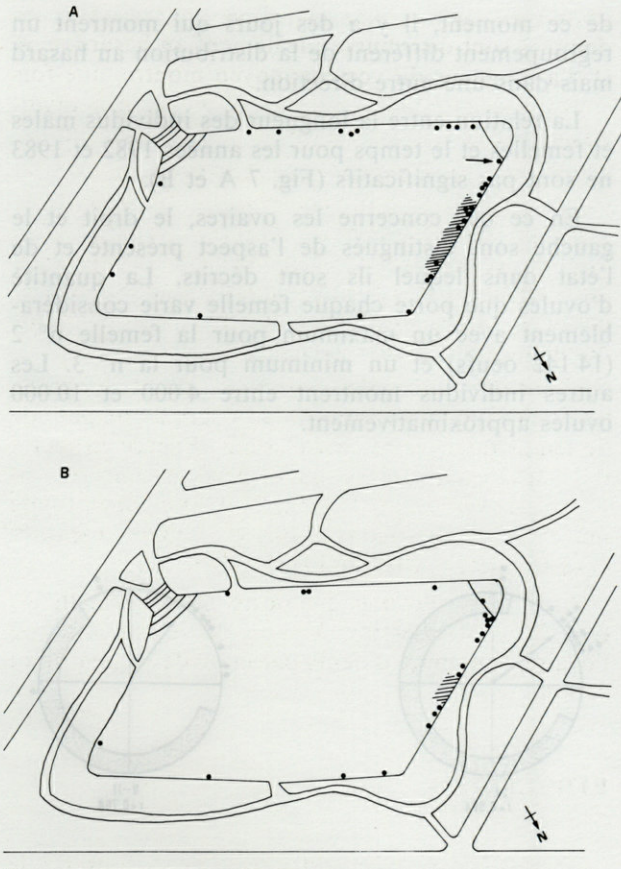


Fig. 1. — A, situation des amplexus observés dans le lac en 1982. La localisation de la ponte contrôlée est indiquée par une flèche. La zone d'ombre indique le lieu d'observation des têtards après éclosion. B, situation des amplexus observés dans le lac en 1983. La zone d'ombre indique le lieu d'observation des têtards après éclosion. A, amplexus localization at the pond in 1982. The arrow indicates the situation of the controlled spawn. The dark zone shows the place where tadpoles appeared after hatching. B, amplexus localization at the pond in 1983. The dark zone shows the place where tadpoles appeared after hatching.

pluies et avec les jours où l'on enregistre une plus grande migration. La relation entre les données météorologiques et la reproduction font l'objet d'un travail en préparation.

De nombreux individus ont été vus de manière sporadique les jours suivants, jusqu'au 9 mars, jour où l'on a observé la dernière femelle. En aucun cas, de nouvelles pontes n'ont été repérées, bien que le 30 mars des têtards de 12-14 mm de longueur totale sont apparus dans la zone indiquée figure 1B.

Pendant toute la période d'observation, tous les mâles, à l'exception d'un, ont été trouvés dans l'étang, attendant l'arrivée des femelles. Un mâle observé hors de l'eau se dirigeait vers l'étang. Dans d'autres populations, il est très fréquent d'observer une grande quantité de mâles hors de l'eau, en migration de reproduction et se rapprochant des

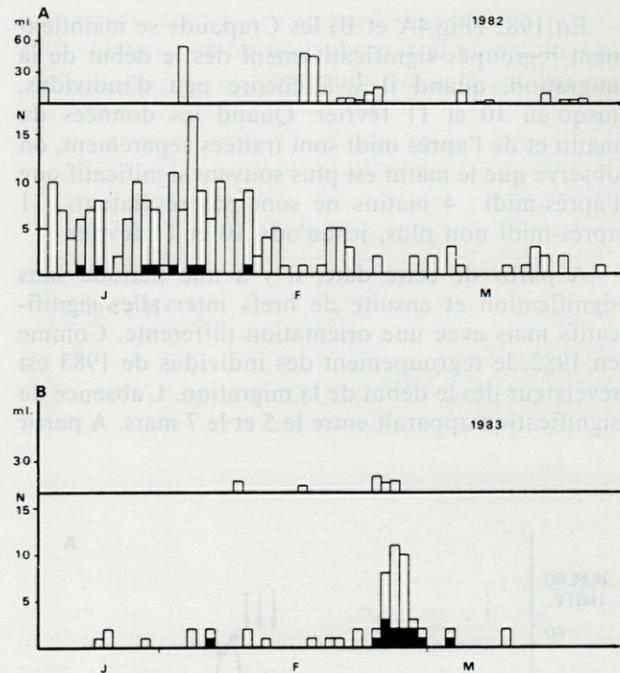


Fig. 2. — A, pluie (ml) en 1982 (diagramme supérieur) tout au long de la période d'étude et nombre d'individus (diagramme inférieur) observés dans le lac (noir, femelles; blanc, mâles). B, pluie (ml) en 1983 (diagramme supérieur) pendant la période d'étude et nombre d'individus (diagramme inférieur) observés dans le lac (noir femelle, blanc mâles).

A, rain in 1982 (upper diagram) throughout the studied period and number of observed individuals (lower diagram) in the pond (black, females; white, males). B, rain in 1983 (upper diagram) throughout the studied period and number of observed individuals (lower diagram) in the pond (black, females; white, males).

zones de ponte, déjà en amplexus. Il est intéressant de remarquer que toutes les femelles observées étaient en amplexus.

Nous avons peu de données au sujet des périodes de ponte pour les années 1980 et 1981, années de recherches préalables. En 1980, on a observé des pontes le 12 février et une grande quantité d'adultes qui se trouvaient déjà dans le lac depuis le 8 février (Cordero *in verbis*). En 1981, les visites ont été effectuées avec plus de régularité, et on a dénombré le nombre d'individus observés lors de chaque visite. Le 10 février on a trouvé 2 mâles et 1 femelle. Le nombre d'exemplaires observés à chaque visite est consigné figure 4.

Des diagrammes de distribution circulaire selon la méthode décrite à partir des données obtenues sur le terrain pendant 1982 et 1983 sont établis. Le vecteur moyen pour chacune des journées est représenté pour des groupes de jours, semaines et mois, et on l'a orienté dans la direction indiquée par la tangente (Fig. 3B).

En 1982 (Fig.4A et B) les Crapauds se maintiennent regroupés significativement dès le début de la migration, quand il y a encore peu d'individus, jusqu'au 10 et 11 février. Quand les données du matin et de l'après midi sont traitées séparément, on observe que le matin est plus souvent significatif que l'après-midi : 4 matins ne sont pas révélateurs, 11 après-midi non plus, jusqu'aux 10 et 11 février.

A partir de cette date, il y a une période sans signification et ensuite de brefs intervalles significatifs mais avec une orientation différente. Comme en 1982, le regroupement des individus de 1983 est révélateur dès le début de la migration. L'absence de signification apparaît entre le 5 et le 7 mars. A partir

de ce moment, il y a des jours qui montrent un regroupement différent de la distribution au hasard mais dans une autre direction.

La relation entre la longueur des individus mâles et femelles et le temps pour les années 1982 et 1983 ne sont pas significatifs (Fig. 7 A et B).

En ce qui concerne les ovaires, le droit et le gauche sont distingués de l'aspect présenté et de l'état dans lequel ils sont décrits. La quantité d'ovules que porte chaque femelle varie considérablement avec un maximum pour la femelle n° 2 (14 142 oeufs) et un minimum pour la n° 3. Les autres individus montrent entre 4 000 et 10 000 ovules approximativement.

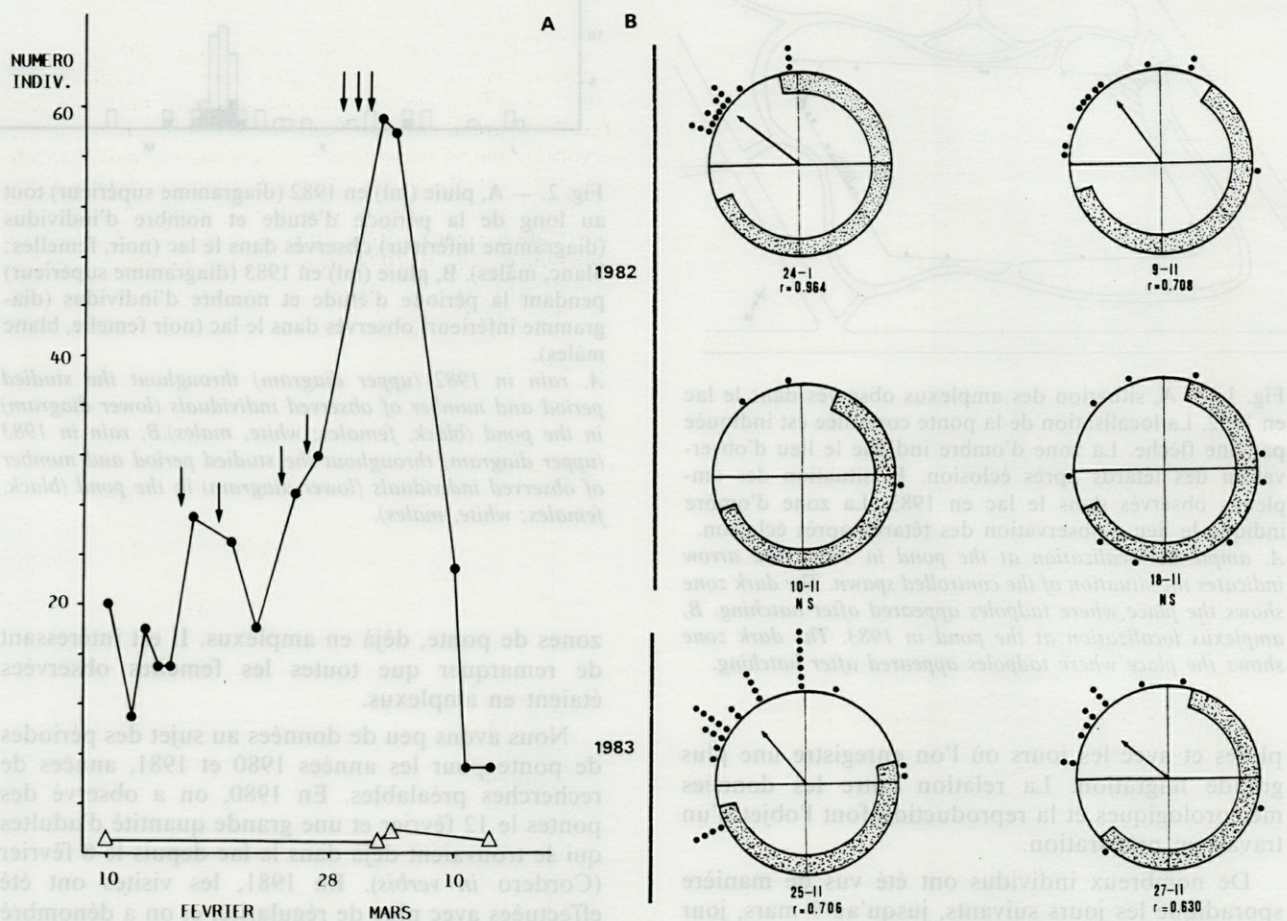


Fig. 3. — A, nombre d'individus observés dans le lac pendant les campagnes réalisées en 1981. (●) mâles (Δ) femelles (↓) jours de pluie. B, représentation graphique de quelques groupements en 1982 et 1983. Chaque point noir correspond à une capture ou observation. (24-I) : l'un des jours avec amplexus nombreux. (9-II) : dernier jour avec groupement significatif et observation de la dernière femelle. (10-II et 18-II) : jours sans signification. (25-II et 27-II) : jours avec beaucoup d'amplexus en 1983, (N.S.) : groupement non significatif. (r) : longueur moyenne du vecteur (zone ombrée) : zone à l'ombre pendant le transect.

A, numbers of individuals observed in the pond during the field work in 1981 (●) males (Δ) females (↓) raining days. B, graphic representation of some of the aggregations in 1982 and 1983. Each black point corresponding to one capture. (24-I) : a day in which a high number of amplexus was observed. (9-II) : last day with significant aggregation and observation of the last female. (10-II and 18-II) : non significant days. (25-II and 27-II) : days with a high number of amplexus in 1983. (N.S.) : no significance. (r) : length of average vector (Dark zone) : zone with shadows in the time of the transect each day.

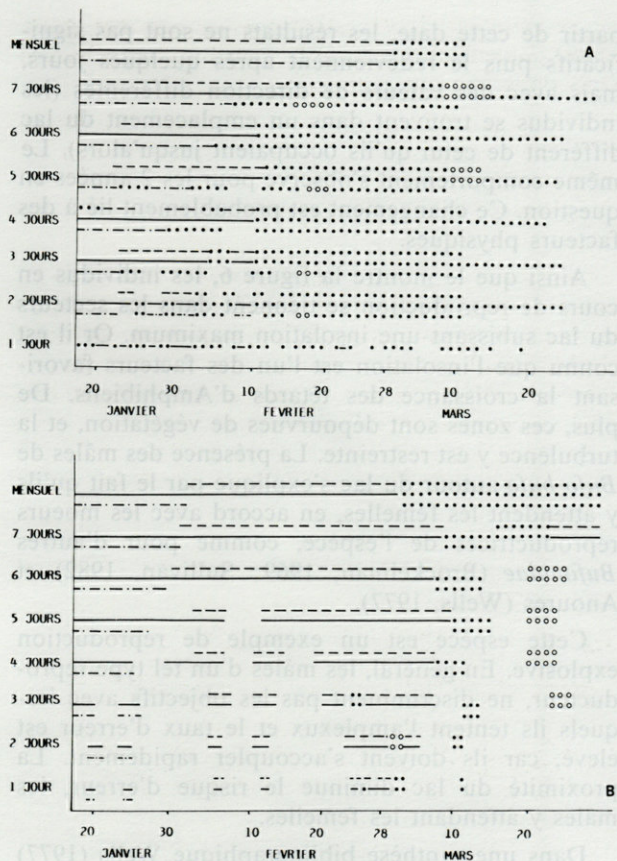


Fig. 4. — A, représentation graphique pour 1982 des périodes pendant lesquelles la distribution des individus dans le lac était significativement différente ou non, due au hasard. (—) : distribution significativement différente due au hasard pour toute la journée. (-.-.-) : significatif pour les données de l'après-midi. (.....) : périodes de distribution non significativement différentes dues au hasard. (o o o) : distribution significative dans un autre sens (- - -) : significatif pour le matin. B, représentation graphique pour 1983 des périodes pendant lesquelles la distribution des individus dans le lac était significativement différente ou non due au hasard. Pour l'interprétation, voir fig. 4 A.

A, 1982. Periods when individual distribution in the pond was significantly different from chance or not. (—) : distribution significantly different from chance regarding the whole data (-.-.-) : distribution significantly different from chance regarding the morning data. (.....) distribution significantly different from chance regarding only afternoon data. (o o o) : distribution not significantly different from chance. (- - -) : distribution significantly different from the chance in a different section. B, 1983 : periods when individual distribution in the pond was significantly different from chance or not. Symbols like fig. 4 A.

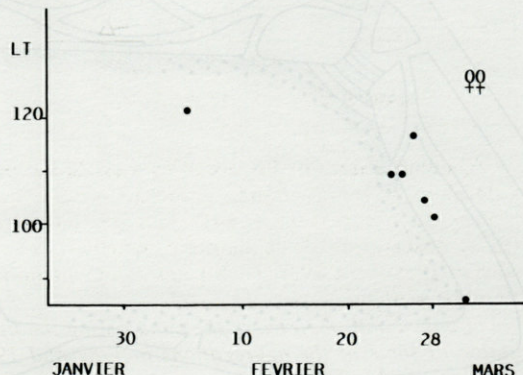
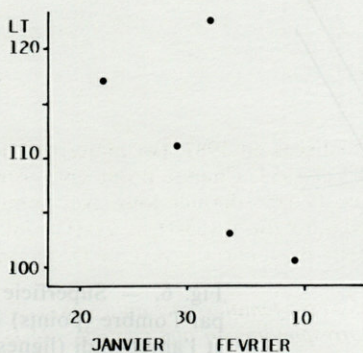
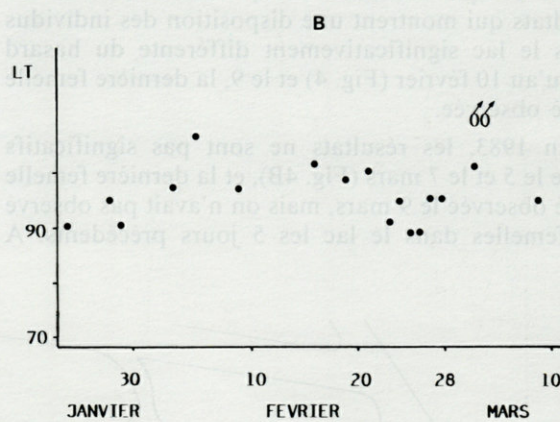
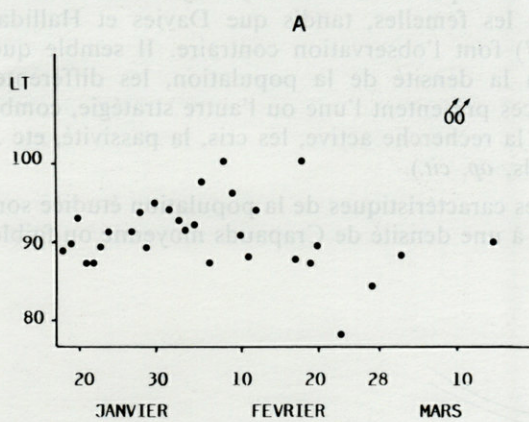


Fig. 5. — A, longueur totale moyenne des Craudaux de l'étang pendant la période de reproduction en 1982. B, longueur totale moyenne des Craudaux capturés dans l'étang pendant la période de reproduction en 1983. A, total average length of toads in the pond throughout the breeding period in 1982; B, total average length of captured toads in the pond throughout the breeding period in 1983.

DISCUSSION

La période de reproduction de *Bufo bufo spinosus* commence très tôt dans la zone d'étude. En Angleterre, la migration a lieu pendant la 2ème quinzaine de mars et les premiers jours d'avril (Angel 1946, Smith 1941). La reproduction s'étend jusqu'au début de mai (Verrel, 1983). Cooke (1982) détecte la première ponte le 8 mars. Reading (1984) observe les Crapauds dans l'eau le 26 janvier, mais la première ponte ne se produit pas avant le 8 mars.

Au Pays de Galles, le début de la migration a été observé pendant les premiers jours de mars ou avril (Gittins, 1983; Gittins *et al.*, 1980, Harrison 1985; Wisniewski *et al.*, 1981), les premières pontes le 15 avril (Wisniewski *et al.*, 1981) et la fin de la migration la dernière quinzaine d'avril (Gittins *et al.*, 1980, Wisniewski *et al.*, 1980).

Selon Guyétant (1975), en France la reproduction débute le 30 mars et les 1, 2 et 3 avril. Heusser (1969) en Suisse tombe en accord avec ces observations car la migration reproductrice se produit les derniers jours de mars ou les premiers jours d'avril.

La méthode d'étude de la distribution des Crapauds dans le lac se révèle appropriée pour indiquer avec une précision de quelques jours la fin de la saison de reproduction.

En ce qui concerne 1982, nous obtenons des résultats qui montrent une disposition des individus dans le lac significativement différente du hasard jusqu'au 10 février (Fig. 4) et le 9, la dernière femelle a été observée.

En 1983, les résultats ne sont pas significatifs entre le 5 et le 7 mars (Fig. 4B), et la dernière femelle a été observée le 9 mars, mais on n'avait pas observé de femelles dans le lac les 5 jours précédents. A

partir de cette date, les résultats ne sont pas significatifs puis le redeviennent après quelques jours, mais avec des valeurs de direction différentes (les individus se trouvent dans un emplacement du lac différent de celui qu'ils occupaient jusqu'alors). Le même comportement s'observe pour les 2 années en question. Ce changement est probablement lié à des facteurs physiques.

Ainsi que le montre la figure 6, les individus en cours de reproduction se tiennent dans les secteurs du lac subissant une insolation maximum. Or il est connu que l'insolation est l'un des facteurs favorisant la croissance des têtards d'Amphibiens. De plus, ces zones sont dépourvues de végétation, et la turbulence y est restreinte. La présence des mâles de *Bufo bufo* autour du lac s'explique par le fait qu'ils y attendent les femelles, en accord avec les moeurs reproductrices de l'espèce, comme pour d'autres *Bufo* (Brockelman, 1969; Sullivan, 1982) et *Anoures* (Wells, 1977).

Cette espèce est un exemple de reproduction explosive. En général, les mâles d'un tel type reproducteur, ne discriminent pas les objectifs avec lesquels ils tentent l'amplexus et le taux d'erreur est élevé, car ils doivent s'accoupler rapidement. La proximité du lac diminue le risque d'erreur, les mâles y attendant les femelles.

Dans une synthèse bibliographique Wells (1977) considère que le mâle de *Bufo bufo* cherche activement les femelles, tandis que Davies et Halliday (1977) font l'observation contraire. Il semble que, selon la densité de la population, les différentes espèces présentent l'une ou l'autre stratégie, combinant la recherche active, les cris, la passivité, etc ... (Wells, *op. cit.*).

Les caractéristiques de la population étudiée sont dues à une densité de Crapauds moyenne ou faible.

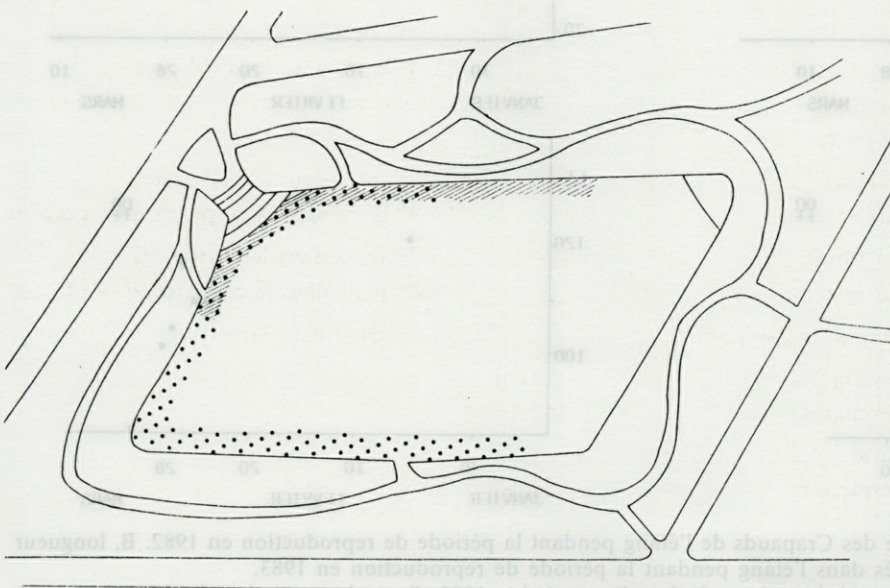


Fig. 6. — Surface occupée par l'ombre (points) le matin, et l'après-midi (lignes).
Shading surface in the morning (points) and the afternoon (lines).

La recherche active est très rare et ce sont les femelles qui choisissent les mâles.

Il arrive que les mâles de *Bufo bufo* sortent sur terre pour attendre les femelles; l'amplexus se produit alors hors de l'eau. Nous n'avons observé ce phénomène qu'une seule fois. Ceci confirme la passivité des mâles en accord avec Gittins *et al.* (1980a), qui trouvent 71 % des femelles déjà en amplexus quand elles arrivent dans les zones de ponte. La stratégie mise en oeuvre pourrait provenir d'un sex-ratio nettement favorable aux mâles.

Cependant, il n'est pas certain que la disproportion entre le nombre d'individus de chaque sexe soit réelle. Selon Oldman (1966), il y a bien une plus grande quantité de mâles alors que Guttman et Wilson (1973) affirment que la différence est seulement apparente, car les mâles restent longtemps dans le lac, tandis que les femelles arrivent, pondent et partent tout de suite. Davies et Halliday partagent la même opinion. Heusser (1969) considère en plus que les femelles ne fréquentent pas chaque année les bassins de reproduction.

Le sex-ratio que nous avons enregistré est de 1 : 25 pour 1982 et de 1 : 4 pour 1983. Cette grande différence peut s'expliquer par les retours successifs à l'étang de quelques femelles pendant 1983 (Campeny et Montori, en prép.), retours pouvant précéder une longue phase d'activité. Ceci a dû également être le cas en 1982 (Gittins *et al.*, 1980b; Davies et Halliday, 1977; Heusser 1969 et Wisniewski *et al.*, 1980).

La zone de ponte, située au nord-ouest du Lac, correspond à la plus ensoleillée (Fig. 8); il en est de même pour *Rana temporaria* au Montseny (Pascual et Montori, 1982) où la reproduction commence dans la zone nord du lac. D'autre part, Guyetant (1975 et 1976) avait déjà indiqué que l'absence de végétation et la faible turbulence favoriseraient l'emplacement de la ponte.

La profondeur peut être un facteur qui s'ajoute à l'insolation lors du choix du lieu de reproduction (Cooke, 1975). La zone nord-ouest quand l'eau occupe un niveau maximum atteint une profondeur comprise entre 60 et 80 cm. Les zones sud-ouest,

Tabl. I. — Nombre et aspect des ovules que portait chaque femelle trouvée déjà morte en 1982 et 1983.
Number and aspect of the ovule corresponding to each dead female which have been found during 1982 and 1983.

| Date | Ovaire | Aspect des ovules | Nombre d'ovules | Observations |
|----------|--------|--|-----------------|-------------------------------------|
| 24-I-82 | droit | noirs, bien développés | 4905 | |
| | gauche | noirs, bien développés | 3320 | |
| 2-II-82 | droit | la plupart jaunes et petits, quelques noirs. | 2954 | |
| | gauche | idem. | 2363 | |
| 5-III-82 | droit | la plupart noires et petits, quelques jaunâtres. | 8295 | ovules dans les oviductes |
| | gauche | idem. | 2626 | |
| 28-II-83 | droit | la plupart blancs et petits, quelques noirs. | | 1509 œufs dans les oviductes |
| | gauche | disposés en cordons. Noirs. | | œufs dans le corps (droit + gauche) |
| 28-II-83 | droit | gris, quelques noirs | 4133 | œufs dans les oviductes |
| | gauche | cordons d'œufs noirs | 14142 | œufs dans le corps (droit + gauche) |
| 28-II-83 | droit | idem antérieur (droit) | 5551 | œufs dans les oviductes |
| | gauche | idem antérieur (gauche) | 4683 | œufs dans le corps (droit + gauche) |
| 28-II-83 | droit | la plupart blancs, quelques noirs. | 1972 | œufs dans le corps. |
| 1-III-83 | droit | noirs, bien développés | 3174 | |
| | gauche | noirs, bien développés | 2117 | |
| 5-III-83 | droit | noirs, bien développés | 5158 | |
| | gauche | noirs, bien développés | 1906 | |

sud-est et nord-est ont des profondeurs qui varient respectivement entre 50 et 80, 40 et 120 et 70 et 120 cm, avec de fortes modifications de profondeur sur un espace limité. La zone nord-ouest est la plus grande avec une profondeur très régulière. Celle-ci entre dans le spectre des profondeurs fréquentées par les Crapauds.

Nous n'avons pas détecté de différences significatives dans la longueur totale des individus capturés (mâles et femelles) tout au long de la période de reproduction (Fig. 7A et B), ce qui diffère des résultats de Gittins *et al.* (1980b). Ces derniers affirment que les plus petits mâles sont les premiers à arriver au lac; la longueur totale moyenne des femelles ne varie pas au cours de la période de reproduction.

Le petit nombre de nos exemplaires de la population étudiée pourrait expliquer cette divergence.

Les histogrammes de longueur totale des mâles et des femelles (Campeny et Montori, 1985) montrent que la distribution est normale pour les 2 années. Gittins *et al.* (1980b) obtiennent également une distribution normale des mâles et des femelles. Remarquons que ces histogrammes renseignent sur la composition du peuplement en longueur, mais non sur l'âge. A partir de la maturité sexuelle, il n'existe pas de relation entre la longueur du corps et l'âge (Guyétant, 1967; Hemelaar, 1981; Gittins *et al.*, 1982).

La quantité d'ovules que porte chaque femelle varie considérablement (Tabl. I). Elle est supérieure au nombre d'oeufs observés par divers auteurs : 2 600 (Heusser et Meisterhans, 1969; Smith, 1951; Sofianidou et Schneider, 1985) ou inférieure (Davies et Halliday, 1967). Cependant, selon Angel (1946) ou Dottrens (1963), le nombre d'oeufs pour cette espèce varie de 2 000 à 7 000. Nous avons compté un nombre nettement plus élevé; rappelons, de plus, que la ponte observée en 1982 était formée de 10 000 oeufs.

CONCLUSIONS

La période de reproduction de *Bufo bufo spinosus* commence très tôt dans la zone d'étude. Sa durée varie selon l'année et oscille entre un et deux mois. On considère comme période de reproduction le temps qui s'écoule entre l'apparition du premier mâle dans le lac (moment qui coïncide avec le premier jour à groupement significatif) et le moment où disparaît le groupement des mâles. Ce moment coïncide à peu près avec l'observation de la dernière femelle dans l'eau.

Pendant la période de reproduction, une tendance au groupement des individus de cette population dans une zone précise du lac (zone nord-ouest

principalement), s'observe. Normalement, les pontes ont lieu dans ces zones de plus grande insolation et de profondeur peu variable. Ces zones coïncident le plus souvent avec celles où il y a un plus grand regroupement des mâles.

Aucune relation entre la longueur des individus et le moment où ils ont été capturés pour la première fois n'a pu être mise en évidence.

Le nombre d'ovules comptabilisés est supérieur à ce qui est enregistré dans la littérature; cependant les auteurs font référence aux oeufs et non aux ovules. D'autre part, le nombre d'oeufs est toujours inférieur au nombre d'ovules que porte chaque femelle. Néanmoins, la ponte contrôlée par les auteurs comprend à peu près 10 000 oeufs, nombre bien supérieur à ceux cités dans la bibliographie.

REMERCIEMENTS. Les auteurs remercient M.G. Guidou pour la traduction du manuscrit.

BIBLIOGRAPHIE

- ANGEL F., 1946. Reptiles et Amphibiens. Faune de France. Ed. Paul Lechevalier. Paris.
- CAMPENY R. et MONTORI A., 1985. Estructura de una población reproductora de *Bufo bufo spinosus* Daudin 1803, en el NE Iberico. *P. Dept. Zool. Barcelona*, 11 : 66-77.
- COOKE A.S., 1975. Spawn site selection and colony size of the frog (*Rana temporaria*) and the toad (*Bufo bufo*). *J. Zool. Lond.*, 175 : 29-38.
- DAVIES N.B. et T.R. HALLIDAY, 1977. Optimal mate selection in the toad *Bufo bufo*. *Nature* (London), 269 : 56-58.
- DOTTRENS E., 1963. Batraciens et reptiles d'Europe. Ed. Delachaux et Niestlé, Neuchatel.
- GITTINS S.P., PARKER A.G. et SLATER F.M., 1980. Population characteristics of the common toad *Bufo bufo* visiting a breeding site in Mid-Wales. *J. Anim. Ecol.*, 49 : 161-173.
- GITTINS S.P., J.E. STEEDS & R. WILLIAMS, 1982. Population age structure of the common toad *Bufo bufo* at a lake Mid-Wales determined from annual growth rings in the phalanges. *British J. Herpet.*, 6 : 249-252.
- GUYETANT R., 1967. Etude de l'alimentation de jeunes batraciens Anoures durant la saison estivale. *Ann. Scient. Univ. Besançon, Zool. et Physiol. Anim.*, 3 : 69-78.
- GUYETANT R., 1975. Etude des interactions intraspécifiques chez les têtards de quelques amphibiens anoures. Conséquences physiologiques. Thèse Doct. Univ. Besançon.
- GUYETANT R., 1976. Les groupements de reproduction chez quelques amphibiens anoures et leur conséquence sur la vie larvaire. *Vie Milieu*, 26 (1C) : 91-114.
- HAMELAAR A.J.M., 1981. Age determination of male *Bufo bufo* (Amphibia, Anura) from the Netherlands, based on the year rings in phalanges. *Amphibia Reptilia*, 3/4 : 223-233.

- HEUSSER H. & K. MEISTERHANS, 1969. Zur populations dynamik der Kreuzkröte *Bufo calamita*. *Vierteljahrshf. naturf. Ges. Zurich*, 114 : 269-277.
- PASCUAL X. & A. MONTORI, 1982. Características del ciclo biológico de *Rana temporaria* L. (Amphibia, Anura) en Santa Fe del Montseny (Barcelona). *P. Centr. Pir. Biol. Exp.*, 13 : 51-54.
- SCHMIDT-KOENIG K., 1975. Migration and Homing in animals. Springer Verlag, N.Y.
- SMITH M., 1951. The British amphibian and reptiles. Collins, London, 318 p.
- VERRELL P.A., 1983. An unusual population of toads *Br. Herp. Soc. Bull.*, 8 : 31-32.
- WISNIEWSKI P.J., L.M. PAULL, D.G. MERRY & F.M. SLATER, 1980. Studies on the breeding migration and intramigratory movements of the common toad (*Bufo bufo*) using panjet dye-marking techniques. *British J. Herpet.*, 6 : 71-74.
- WISNIEWSKI P.J., L.M. PAULL & F.M. SLATER, 1981. The effects of temperature on the breeding migration and spawning of the common toad (*Bufo bufo*). *British J. Herpet.*, 6 : 119-121.

Reçu le 27 août 1985; received August 27, 1985.

Accepté le 4 février 1987; accepted February, 1987.

Yves COINEAU et Biruta KRESLING. Les inventions de la nature et la bionique. 100 pages. Hachette, Paris 1987.

L'homme n'a rien inventé : ou plutôt il a tout réinventé. Hasard ou nécessité, élaborées inconsciemment ou délibérément copiées, les inventions technologiques, et les formes et les fonctions de la nature présentent des analogies qui sont décrites dans l'ouvrage d'Yves Coineau et Biruta Kresling : de la conquête des milieux aquatique, terrestre et aérien, à la structure des matériaux technologiques et biologiques; de l'analyse de la richesse des systèmes naturels à une nouvelle stratégie de l'évolution des techniques.

Reprenant de nombreux exemples de l'exposition « Inventions de la nature et innovations industrielles » au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris (1985-1986), cette équipe franco-allemande nous propose un ouvrage clair de 100 pages doté d'une excellente iconographie, au texte accessible par tous, même aux plus jeunes, qui suscitera certainement des vocations dans cette science nouvelle qu'est en France, la bionique.

Un regret cependant, celui d'avoir volontairement limité cette présentation au seul secteur de la bionique des structures et de la mécanique. Cela peut néanmoins laisser espérer un second tome.

Michel Blot

« STYGOFUNA MUNDI », ouvrage collectif coordonné par Lazare Botosaneanu, Editions E.J. Brill, Leiden (Pays-Bas), 1986, 740 pages, 1 dépliant H.T. Relié, format 22,5 x 30,5 cm.

Un ouvrage monumental qui fera date dans l'histoire de l'hydrobiologie continentale et littorale. La stygofaune regroupe en effet toutes les espèces animales qui peuplent le « stygal », c'est-à-dire l'ensemble des divers biotopes aquatiques souterrains. Les eaux souterraines sont, bien sûr celles des lacs et des cours d'eau qui se trouvent dans les grottes, mais aussi et surtout celles qui remplissent les fentes et les fissures des roches « perméables en grand » principalement des terrains karstiques, ainsi que celles qui imprègnent les terrains « perméables en petit », c'est-à-dire l'eau des nappes phréatiques et des alluvions des vallées, enfin l'eau interstitielle des sables littoraux.

ANALYSES D'OUVRAGES

Le sous-titre en anglais précise le contenu et l'objectif de *Stygofauna mundi* : « Une synthèse faunistique, biogéographique et écologique de la faune mondiale qui peuple les eaux souterraines, y compris les milieux interstitiels marins ». Or il se trouve que la plupart des grands groupes zoologiques possèdent des représentants dans des biotopes aquatiques souterrains, et l'ouvrage ne comporte pas moins de 86 chapitres, ordonnés à partir des Protozoaires jusqu'aux Vertébrés, Poissons et Amphibiens urodèles. Dans les divers embranchements du règne animal les espèces « stygobies » sont cependant en nombre très variable, aussi certains chapitres traitent d'un phylum entier alors que d'autres, plus nombreux, sont consacrés à une classe ou à un ordre, ou plus souvent à une famille et parfois à un genre.

Dans une introduction générale, L. Botosaneanu expose d'abord la façon dont l'ouvrage a été conçu et réalisé, grâce à la collaboration de 65 spécialistes des divers groupes taxonomiques. Viennent ensuite des considérations sur la diversité des biotopes souterrains aquatiques, avec des références aux auteurs qui ont parfois proposé des classifications de ces biotopes, tout en soulignant leur continuité (Husmann, Thienemann, Ginot et Decou). Le coordinateur expose ensuite les raisons qui l'ont conduit à inclure dans ce traité le domaine interstitiel littoral. Il présente enfin, avec des commentaires parfois critiques, la structure qu'il a choisie et proposée à tous les auteurs, afin de préserver au maximum l'unité de l'ensemble tout en rassemblant le maximum de données.

Chaque chapitre comporte en effet, à l'exception de ceux qui traitent d'une espèce isolée ou d'un très petit groupe d'espèces, 5 parties :

— Un texte général consacré à un groupe zoologique qui insiste sur les caractères des espèces « stygobies », lorsqu'il renferme par ailleurs des formes de surface ou seulement « stygophiles ». Ce texte comporte généralement 2 ou 3 pages, quelquefois moins (une page pour les Spongiaires, 1/2 page pour le groupe d'Amphipodes *Metacrangonyx*) ou plus (4 pages pour les Copépodes Harpacticoides dulçaquicoles, 6 pour les Crustacés Décapodes).

— Une série d'illustrations qui présentent, sur 1 ou 3 pages le plus souvent, l'habitus des divers genres de stygobiontes appartenant au groupe traité.

— Une liste exhaustive des divers taxons stygo-

bies connus dans le monde entier, et qui constitue le corps du chapitre. Les espèces ou sous-espèces sont numérotées et leur position systématique (ordre, famille, genre) est indiquée, ainsi que leur(s) descripteur(s), leur localisation géographique et le type d'habitat dans lequel elles ont été récoltées.

— Des notes placées en fin de liste apportent des précisions sur certains taxons, qui ne pouvaient figurer dans le tableau des espèces, et des compléments ou « notes supplémentaires » ajoutées dans le courant de l'année 1985, afin de mettre à jour les listes faunistiques établies antérieurement, la rédaction des divers chapitres s'étant déroulée au cours des 5 années qui ont précédé la publication.

Finalement, L. Botosaneanu a réussi un ouvrage remarquable, à la fois exhaustif et synthétique, « up to date », pratique et original. Une coopération internationale harmonieuse entre de nombreux spécialistes (65) était indispensable pour mener à bien un tel projet; c'est à L. Botosaneanu qu'en revient en grande partie le mérite puisqu'on lui doit la conception de l'ensemble, ainsi que la part qu'il a prise à la rédaction en signant l'introduction et 6 chapitres. Il faut noter une particularité du livre dont les diverses contributions sont rédigées en anglais, en français ou en allemand : si l'anglais prédomine, 19 chapitres, soit près de 25 % sont en français et 5 en allemand, et le coordinateur explique dans l'introduction que s'il a laissé cette possibilité aux auteurs, c'était non seulement pour leur permettre, le cas échéant, de s'exprimer plus facilement, mais aussi par principe, car il ne considère pas comme souhaitable l'hégémonie absolue d'une langue dans le domaine des sciences. L. Botosaneanu a lui-même montré l'exemple en signant 3 chapitres en anglais, 2 en français et 1 en allemand, et il a été suivi par plusieurs auteurs. Cette option du coordinateur mérite d'être soulignée, et les lecteurs francophones ne pourront que s'en réjouir.

« *Stygofauna mundi* » est exhaustif puisque toutes les formes animales aquatiques et véritablement souterraines connues s'y trouvent réunies, depuis les Protozoaires jusqu'aux Vertébrés, et synthétique puisque chaque groupe est présenté avec ses caractères zoologiques et écologiques, taxonomiques et biogéographiques. Le traité est à jour : il comporte un chapitre consacré aux Remipedia, groupe de Crustacés encore peu connus, car découverts dans les années 80, qui constitue une Classe tout à fait remarquable en raison de leur ressemblance avec des formes fossiles anciennes, ainsi qu'avec l'archétype des Crustacés primitifs tel qu'on l'avait imaginé il y a déjà plus d'un demi siècle. De même figure l'Ordre des Mictacea (Crustacés Péracarides) dont les représentants, provenant du benthos marin profond ou des grottes sous-marines, sont connus depuis 1985.

La présentation matérielle de l'ouvrage est tout à fait réussie et il est visible que le coordinateur, ainsi que les éditeurs, y ont apporté un soin particulier.

La typographie est claire et agréable, la mise en page est aérée avec un texte disposé sur 2 colonnes; les illustrations enfin sont généralement grandes, soignées et regroupées en planches occupant une page entière. Le livre est d'un emploi facile puisque la table des matières, placée au début, permet de trouver rapidement les groupes zoologiques classés dans l'ordre habituel de la systématique. Son prix (204 \$ US) est justifié, non seulement par la qualité du contenu et de la présentation, mais par son volume : 740 p. d'un grand format, imprimées sur un papier fort, dans une solide reliure cartonnée.

Il convient de souligner l'originalité de ce traité, le premier du genre qui présente l'ensemble de la faune aquatique souterraine dulçaquicole ou littorale du monde. Le précédent essai de synthèse taxonomique sur la faune souterraine remonte en effet à plus de 50 ans et ne traitait que des animaux des cavernes. Etant donné qu'une grande partie des stygobiontes actuellement connus proviennent des eaux interstitielles et que les découvertes faites depuis 30 ans dépassent largement en nombre l'ensemble de celles qui ont précédé, on perçoit aisément l'intérêt d'un ouvrage qui n'a pas d'équivalent. Il faut noter aussi que « *Stygofauna mundi* » contient un premier essai de division du monde en grandes provinces stygobiologiques, L. Botosaneanu ayant défini, sur l'ensemble des continents, 9 grandes provinces comportant chacune 6 à 12 régions parfois divisées elles-mêmes en zones plus restreintes figurées sur des cartes dans le dépliant hors-texte. Cette approche est intéressante à plusieurs points de vue : d'une part elle permet d'envisager l'origine paléobiogéographique des stygobiontes d'une façon plus synthétique, des taxons stygobies qui caractérisent une même région ayant probablement une histoire récente si non une origine commune liée à l'histoire géologique régionale, et des taxons plus ubiquistes une plus grande ancienneté. D'autre part, elle fait apparaître une inégale richesse stygobiologique des diverses régions du monde, qui reflète bien souvent l'importance très variable des efforts de prospection, plus que les caractéristiques vraies de régions encore peu connues, où le champ des recherches est encore immense.

Il paraît utile enfin de préciser que « *Stygofauna mundi* » dont l'intérêt est évident pour tous les biologistes qui s'intéressent a priori aux espèces souterraines, est également un ouvrage important pour tout zoologiste qui étudie la phylogénie des groupes aquatiques et les modalités de l'évolution des formes animales. Aussi l'ouvrage mérite-t-il de figurer dans toutes les bibliothèques de biologie. Il me paraît par ailleurs indispensable dans tout laboratoire d'hydrobiologie, et cela pour plusieurs raisons différentes :

— D'une part il apparaît de plus en plus que l'étude de la stygofaune permet de définir des espèces ou des communautés utilisables comme indicateurs biologiques de la qualité des eaux sou-

terraines, et que sa connaissance peut être utile aux aménageurs et aux écologistes qui s'intéressent à la surveillance de l'environnement là où les nappes phréatiques et les cours d'eau sont susceptibles de subir l'impact d'activités polluantes;

— D'autre part la faune stygobie abonde très souvent dans les sédiments des cours d'eau et également dans ceux des lacs, et nous avons pu le constater maintes fois, des représentants de ces biocénoses interstitielles parviennent souvent à la surface des sédiments et sont entraînés par le courant. Ainsi des animaux stygobies rejoignent le

benthos ou le plancton des cours d'eau et représentent, lorsqu'ils sont consommés par les prédateurs des eaux de surface, un apport d'énergie aux écosystèmes limniques dont l'importance est en général méconnue. De même que les divers compartiments du « stygal » sont, le plus souvent, en relation les uns avec les autres, la stygofaune n'est que très partiellement séparée de la limnofaune superficielle, et mérite d'être prise en compte par l'hydrobiologiste qui envisage une approche synthétique d'un écosystème aquatique, continental ou littoral.

Claude Boutin

Tous droits de traduction, d'adaptation et de reproduction 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.

Directeur gérant de la publication : J. SOYER

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 × 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 × 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, 1988, 38 (1)

SOMMAIRE - SUMMARY

| | | |
|---|-----------------------------------|-----|
| Les facteurs limitants des peuplements sessiles sublittoraux en Baie de Concarneau (Sud-Finistère) <i>Sublittoral rocky bottom communities in the Concarneau area, and their limiting ecological factors</i> | A. CASTRIC-FEY | 1 |
| La biologie larvaire chez les Invertébrés marins : une question d'actualité (Notes de lecture et commentaires) <i>Larval biology in marine Invertebrates : a topical question (reading comments)</i> | M. BHAUD | 9 |
| Dynamique des peuplements méiobenthiques sublittoraux. I. Les facteurs du milieu <i>Dynamics of sublittoral meiobenthic communities. I. Environmental factors</i> | F. de BOVEE | 25 |
| Découverte de <i>Nannocandona faba</i> Eckman (Ostracoda, Candoninae) en basse Autriche. Son origine et son adaptation au milieu interstitiel <i>Discovery of Nannocandona faba Eckman (Ostracoda, Candoninae) in Austria. Its origin and adaptation to interstitial habitats</i> | P. MARMONIER et D. DANIELOPOL | 35 |
| Conditions physicochimiques d'enkystement de Chrysophycées et Dinophycées en milieu lacustre <i>Chemical conditions of Chrysophyceae and Dinophyceae encystments in a lake</i> | J.C. ROMAGOUX et F. RESTITUITO | 49 |
| Oceanographic investigations on the Red Sea waters in front of Al-Ghardaqa. II. Nutrients <i>Oceanographic investigations on the Red Sea waters in front of Al-Ghardaqa. II. Nutrients</i> | M.A.H. SAAD and M.M. KANDEEL | 59 |
| <i>Metacrangonyx gineti</i> n. sp. d'une source du Haut-Atlas marocain et la famille des Metacrangonyctidae n. fam. (Crustacés Amphipodes Stygobies) <i>Metacrangonyx gineti</i> n. sp., a new species of the genus <i>Metacrangonyx</i> Chevreux, 1909, from a spring in the High-Atlas, Morocco, and the family <i>Metacrangonyctidae</i> n. fam. (Crustacea, Amphipoda) | C. BOUTIN et M. MESSOULI | 67 |
| Cycle de vie de <i>Platynothrus peltifer</i> (Koch) (Acarien, Oribate). Influence de la température et mise en évidence d'un seuil thermique supra-optimal <i>Life cycle of Platynothrus peltifer (Koch) (Acari, Oribatei). Influence of temperature and the detection of a supra-optimal thermal threshold</i> | G. TABERLY | 85 |
| <i>Cratostigma campoyi</i> n. sp. (Asciadiacea, Pyuridae) en Méditerranée Occidentale. Observations sur le Genre <i>Cratostigma</i> C. et F. Monniot, 1961 <i>Cratostigma campoyi</i> n. sp. (Asciadiacea, Pyuridae) in the western Mediterranean. Observation on the genus <i>Cratostigma</i> C. et F. Moniot, 1961. | A. RAMOS, X. TURON et F. LAFARGUE | 95 |
| Période de reproduction, ponte et distribution spatiale d'une population de <i>Bufo bufo spinosus</i> dans le Nord Est Ibérique <i>Breeding period, spawn and spatial distribution of a Bufo bufo spinosus population from N.E. of the Iberian peninsula.</i> | R. CAMPENY et A. MONTORI | 101 |
| Analyses d'ouvrages - Book reviews | | 111 |