

ISSN 0240-8759

Vie et Milieu

Life and Environment

Vol. 39 n° 1 - Mars 1989

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 (Brest), C. COMBES (Perpignan), C. DELAMARE DEBOUTTEVILLE (Paris), P. DRACH (Paris), C. DUBOUL-RAZAVET (Perpignan), J. FOREST (Paris), L. FOULQUIER (Cadaraçh), R.N. GIBSON (Oban-Argyll), C. HEIP (Gent), R. HESSLER (La Jolla), A. IVANOFF (Paris), G. JACQUES (Banyuls-sur-Mer), W. KÜHNELT (Vienne), M. KUNST (Prague), R. LABAT (Toulouse), M. LAMOTTE (Paris), L. LAUBIER (Paris), P. LUBET (Caen), R. MARGALEF (Barcelone), R.C. NEWELL (Plymouth), M. PAVANS de CECATTY (Lyon), J.M. PERÈS (Marseille), J. POCHON (Paris), S. POULET (Roscoff), P. REY (Toulouse), H. SAINT-GIRONS (Paris), M. VACHON (Paris).

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

ABONNEMENTS/SUBSCRIPTIONS 1989

	FRANCE	AUTRES PAYS
Un an (4 numéros) / <i>Annual subscription (4 issues)</i>	560 F	720 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

PRIMARY PRODUCTION IN THE OPEN ANTARCTIC OCEAN DURING THE AUSTRAL SUMMER. A REVIEW

Guy JACQUES

Laboratoire Arago, Université Pierre & Marie-Curie,
U. A. CNRS 117, F 66650 Banyuls-sur-Mer

ANTARCTIC OCEAN
PRIMARY PRODUCTION
REVIEW

OCEAN ANTARCTIQUE
PRODUCTION PRIMAIRE
SYNTHESE

ABSTRACT — The increasing number of cruises confirm the scarcity of the phytoplankton in the oceanic zone of the Antarctic Ocean, but patches of higher production appear in the marginal ice zone and in the frontal zones. We have to consider a multiparametric regulation of the primary production, especially with regard to factors that control the growth rate : mainly the temperature, because there is no justification for attributing a limiting role to the light. Not enough attention has been devoted to the factors regulating the biomass accumulation in the euphotic layer : grazing and sedimentation. The rapid lowering of silicates and of the Si/N and Si/P ratios in the northern part of the Antarctic control the level of production. Future programmes should focus on phytoplankton size distribution, because recent papers have emphasized the role of a rich and diverse pico- and nano- based microbial food web.

RÉSUMÉ — La pauvreté du phytoplancton dans la zone océanique de l'Océan Antarctique est confirmée mais des floraisons ont été décrites dans la zone marginale de la glace et les zones frontales. Nous devons considérer que plusieurs facteurs concourent à réguler la production primaire, particulièrement ceux qui contrôlent le taux de croissance : principalement la température, car il n'y a pas à attribuer un rôle majeur à la lumière. Une attention insuffisante a été portée aux facteurs dont dépend l'accumulation de biomasse végétale dans la couche euphotique : le broutage et la sédimentation. La décroissance des teneurs en silicates et des rapports Si/N et Si/P dans la partie nord de l'Antarctique contrôle le niveau de production. Les futurs programmes devront se focaliser sur la distribution en taille du phytoplancton, car des articles récents attirent l'attention sur un réseau trophique «microbien», riche et diversifié.

INTRODUCTION

The history of phytoplankton studies in the Antarctic Ocean is a long one : more than a century has passed since the botanist Hooke reported the ubiquity of diatoms in the Antarctic Ocean, after the expeditions of the *Erebus* and the *Terror* (1839-1843). However, in the 1960s there were practically no valid quantitative measurements for the open-ocean system, neither for biomass nor for phytoplankton production. Although Hart disputed as early as 1942 the validity of the idea that this was a rich ecosystem, most authors perceived it as a eutrophic region, even well into the 1970s. Moreover, the world distribution maps of primary production in most modern treatises reproduce this anomaly.

The idea of great richness rests on the observation of blooms in the areas frequently visited by the ships relieving the Antarctic bases, such as the approaches to the Antarctic Peninsula, the coastal regions, and the ice-edge. At

the beginning of the austral summer, the usual season of these missions, these areas are often the site of remarkable blooms, either in ice (epontic algae) or in open water.

But the idea of richness of the open sea grew mainly out of the intuitive association of a high primary production with high concentrations of nutrients. This nevertheless should not have led some authors to attribute to the Antarctic an annual production exceeding 200 gC. m^{-2} , a value close to the tropical coastal upwellings. At the Antarctic Divergence the annual irradiance is less than 300 kJ. cm^{-2} , whereas it greatly exceeds 600 kJ in the upwelling regions. And, above all, the solar radiation, which is very constant in the tropics, varies by a factor of 4 at middle latitudes and exhibits prolonged periods of light or of total darkness south 65°S . To reach a high level of primary production, often all that is needed is the simultaneous or successive appearance of nutrients and favorable light (as is the case with the spring bloom of temperate seas). Everyone thus expected the Antarctic

open sea to be very productive, at least during the spring/summer period when the ice is receding and the light is strong, even exceeding the tropical values. Such assumptions of a high primary production in summer have two effects on ideas about the pelagic system in the Antarctic :

— due to the immense area of open ocean (38 million km²), the marginal systems (convergences, continental sheet, marginal ice zone, the epontic environment) contribute little to the total production.

— given the low temperature of the water, its turbulence, and its richness in nutrients (especially silicates) it was only natural to believe pioneer observations of a simple food web : diatoms fully adapted to this environment (Margalef, 1978) and krill, a pivot towards the higher trophic levels of the Antarctic Ocean.

The seventies were marked by the beginning of intensive research of the Southern Ocean related to the increasing interest in the exploitation of krill. Multidisciplinary oceanographic cruises replaced the scattered measurements along the routes of relief ships.

REVIEW OF DATA AND DISCUSSION

1. The low production of the oceanic system

Recent reviews on Antarctic aquatic ecosystems (Fogg, 1977; El-Sayed, 1984; Jacques and Tréguer, 1986; Priddle *et al.*, 1986a; Tréguer and Jacques, 1986) clearly state that primary production in the Antarctic is low, as is shown strikingly by the graphs of optical characteristics of the oceanic waters (Fig. 1). Thus, such high values as 5.3 gC.m⁻².d⁻¹ in the Bransfield Strait (El-Sayed, 1970), 3.6 gC.m⁻².d⁻¹ near Deception Island (Mandelli and Burkholder, 1966), 3.2 gC.m⁻².d⁻¹ in the Gerlache Strait (El-Sayed, 1970), 2.8 gC.m⁻².d⁻¹ in the waters off Signy Islands (Horne *et al.*, 1969), 1.7 gC.m⁻².d⁻¹ (Bröckel, 1985) and 1.4 gC.m⁻².d⁻¹ (El-Sayed and Mandelli, 1965) in the coastal region of the Weddell Sea should be regarded as exceptional.

The mean values (Table I) reflect the real picture much more accurately. These data (also the mean estival production of 0.13 gC.m⁻².d⁻¹ calculated on the basis of three campaigns on the *Eltanin*; El-Sayed and Turner, 1977), are consistent with the estimation of an annual production of the order of 20 gC.m⁻² (Nemoto and Harrison, 1981). This is much less than the 100 gC proposed by Ryther (1963) and even than the range 25-80 gC indicated by Fogg (1977). If the data and future models confirm this order of magnitude, as is likely, the Southern Ocean might turn out to be the least productive plant ecosystem on the planet ! Its annual production is sometimes matched during a single day in the rich Peruvian upwelling system.

On the other hand, some investigators, using seasonal chemical and geochemical changes (O₂ accumulation, sedimentation rates, nutrient depletion rates), suggest

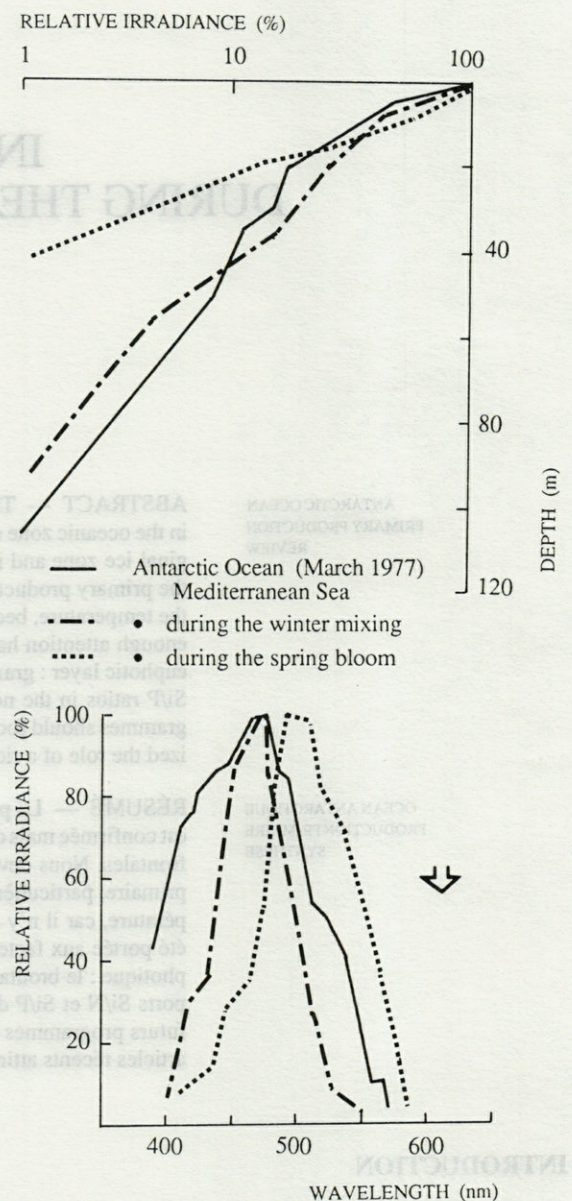


Fig. 1. — Optical properties of Antarctic oceanic area compared with Mediterranean waters. Above : Relative irradiance (quanta-meter). Below : Downwelling spectral irradiance (spectro-irradiance-meter). From Boutler, 1970 ; Morel and Prieur, 1978; Prieur *et al.*, 1978.

that the primary production is two to four times greater than the value calculated from the ¹⁴C uptake (Jennings *et al.*, 1984 ; Nelson and Smith, 1986). According to Rivkin and Putt (1987), the midday incubations can explain this strong discrepancy. If similar diel periodicity as observed in McMurdo Sound occurs in other polar areas, primary production would be significantly higher than previously estimated from ¹⁴C measurements.

As would be expected in a turbulent sea, the vertical distribution of phytoplankton is rather homogeneous. However, the vertical profiles of chlorophyll often show a slight maximum towards the base of the mixed layer.

Table I. — Primary production ($\text{gC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$) in various areas of the Antarctic Ocean.

Geographic area	Carbon fixation			Source of data
	Minimum	Mean	Maximum	
Weddell Sea				
<i>oceanic zone</i>	-	0.3*	-	Jennings <i>et al.</i> , 1984
		0.1		El-Sayed and Taguchi, 1981
<i>coastal areas</i>	0.08	0.7	1.7	Bröckel, 1985
		0.4		El-Sayed and Taguchi, 1981
		0.35		Marra and Boardman, 1984
Indian Sector	0.05	0.1	0.2	Jacques and Minas, 1981
	0.08	0.2	0.4	Miller <i>et al.</i> , 1985
Bellingshausen Sea	0.1	0.3	0.7	El-Sayed, 1970
Gerlache Strait	0.4	1.7	3.2	"
Bransfield Strait	0.4	2.8	5.3	"

* estimated from depletion of nutrients

Occasionally, when this layer is not very deep, the maximum biomass increases : in the open sea off the Antarctic continent, Hayes *et al.*, (1984) found a concentration of $1 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$ at 20 m, while the surface water was very poor. The maximum production is generally located at depths corresponding to 10 % of surface light intensity. Moreover, the Antarctic phytoplankton show an aptitude for photosynthesis at low light intensity. The fraction represented by the production below the depth defined by the 1 % surface light layer relative to the total production possibly rises to 15 % in the neritic regions of the Weddell Sea, and reaches more than 30 % in the open-sea stations of this same region (El-Sayed and Taguchi, 1981). Deep productivity maxima can be explained by lowlight adaptation of deep-living phytoplankton (Sakshaug and Holm-Hansen, 1986).

2. Antarctic Ocean : a series of ecosystems

Open sea

Low production is related to the open sea off the continental shelf, which constitutes the largest and the most homogeneous (and the poorest ?) ecological entity on the planet. This is true for the region between South America and the Antarctic coast of the Weddell Sea. The horizontal profiles of temperature, nutrients and chlorophyll fluorescence sometimes contrast very abruptly in this area, and biomass and production vary rather widely. This is not surprising in a region where many factors act together to create foci of high production, and thus gradients : the bottom topography, the mixing of water masses, the presence of numerous island/land masses and the narrowing of the ocean between South America and the Antarctic Peninsula. But a similar situation, though less marked, also exists in the more oceanic areas such as the southern Indian Ocean (Simon and Sarano, 1987). Low production thus remains the rule for the oceanic region, including the western part of the Antarctic Peninsula (the Bellingshausen Sea and the Drake Passage); the high values sometimes cited for the latter zone

are due to the fact that authors usually include the more productive part of the Scotia Sea. It seems therefore that biomasses of $0.05\text{--}0.3 \text{ mg Chl } a \cdot \text{m}^{-3}$ and productions of $0.1\text{--}0.3 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ actually are the rule in the open oceanic region.

Are there factors likely to lead to local or temporary growth of phytoplankton ? The formation of eddies has been described in the Scotia Sea near the Antarctic Divergence (Makarov *et al.*, 1970). But it is the contribution of spatial techniques, with the monitoring of drifting buoys and the utilization of radar altimetry, that has been decisive in this field. Eddy activity is strong, as the Southern Ocean is the only ocean that has regions of great variability far from the coasts, being mainly dependant of the bottom topography. Meanders and eddies, such as those described south of the Crozet Islands Plateau and the Antarctic Divergence, have amplitudes of the order of 80 km, wavelengths of 500 km, and periods of around 20 days (Daniault, 1984). Thus, their lifespans and dimensions are compatible with the scale of the patches of phytoplankton in this ocean (Okubo, 1978), where the rates of division are close to 0.3 doublings. d^{-1} (Holm-Hansen *et al.*, 1977). The positive effect of eddies on production can be due to decreased turbulence in the euphotic layer, increased temperature, high biomass import and partial retention (Heywood and Priddle, 1987) and slowing of the sedimentation, depending on the case. Indeed, in anticyclonic eddies, the rate of upwelling, of the order of $1 \text{ m} \cdot \text{d}^{-1}$ (Priddle *et al.*, 1986 a), may partially counterbalance this sinking. This may explain how the greater biomasses reported in this type of structure in the Indian Ocean are maintained (Jacques and Minas, 1981).

Frontal zones

Frontal systems have been the focus of attention of oceanographers for the past several years. They represent shifts in certain physical and chemical variables, which again result in profound changes in production and biological structure of ecosystems. A newer concept is that these fronts not only represent physical boundaries

for the communities, but in themselves constitute specific areas of enhanced biological activity.

The oceanic fronts have been the least studied. This applies particularly to the Southern Ocean : Subtropical Convergence, Subantarctic Front, Antarctic Polar Front, Antarctic Divergence. The multidisciplinary approach to studies of the functioning of this type of system requires suitable means and strategy, which the remoteness of these frontal zones makes it difficult to put into practice : repetition of observations, utilization of multiparametric profiles for a small-scale study, support of the remote sensing, which at present is almost limited to the study of temperatures and surface currents, etc...

What emerges most clearly from multiparametric continuous surface monitoring is that the underwater topography in the main affects the localization of the fronts and thus of the gradients nutrients (Hayes *et al.*, 1984). Thus, for the southern Indian Ocean, Simon and Sarano (1987) write «We should mention the close relationship between the southward inflexion of the Antarctic Convergence and the U shaped bathymetric profile : the slope of the Crozet and Kerguelen-Heard shelves coincide with abrupt drops in the concentrations of nutrients ».

The scarcity of phytoplankton is often associated with the Polar Front, as it is the confluence of Antarctic and Subantarctic surface waters. Recently, on a transect between South Africa and the Antarctic, Lutjeharms *et al.* (1985) demonstrated a peak of chlorophyll at the Polar Front which is probably a combination of convergences and divergences (Ostapoff, 1963). Another example is provided by the Antarctic Divergence, of which the location is far from clear. Few authors have suggested any biological effect of this front, until Hayes *et al.* (1984) found, in the eastern part of the Weddell Sea near 65°S, an elevated abundance of phytoplankton. The reason for this may be the increase of both the surface temperature and the lag time of development of the zooplankton, as has often been observed in the upwelling areas.

The neritic regions

The remarkable blooms encountered in inshore waters have contributed to the myth of Antarctic richness. One can mention extensive blooms of the colonial flagellate *Phaeocystis pouchetii* : one extending over nearly 600 km and up to 180 km off the continent south of the Ross Sea, and another observed in the Bransfield Strait with a concentration between 5 and 10 mg Chl *a*. m⁻³ (Bodungen *et al.*, 1981).

Hayes *et al.* (1984) suggested a relation between richness in phytoplankton and depths of less than 1000 m based on continuous monitoring of the surface profiles in the southern Atlantic Ocean between 10 and 70°W. They mention peaks of chlorophyll on the continental shelf south of the Drake Passage (1 mg. m⁻³ for *T. tumida*), on the Patagonian plateau (1.2 mg. m⁻³), in the southwestern sector of South Georgia (1 mg for *Corethron criophilum v. inerme*), near the icy Antarctic Brunt Plateau (4 mg for *Phaeocystis antarctica*), and near the

Southern Sandwich Isles in an open-pack zone. This relative richness of neritic areas is natural, since a good number of the factors likely to limit production in the open sea (vertical turbulence, «conditioning» of the water, etc...) disappear. The areas near the Antarctic continent are, on the other hand, those where the pack-ice is permanent, which constitutes *a priori* a favorable element, a question that will be now developed.

Marginal Ice Zone

In the Antarctic, unlike the Arctic, multi-annual sea-ice is not widespread. Every summer, therefore, the major part of the pack-ice, which covers 25 million km² at its maximum extent in September (7 % of the world's oceans), disappears. The climatic consequences of these exchanges between polar ice, ocean, and atmosphere have not been overlooked by physicists, who have launched two large international programs : in the 1970s the AIDJEX (Arctic Ice Dynamic Joint Experiment) project, devoted to the sectors with a heavy ice concentration, and in the 1980s, the MIZEX (Marginal Ice Zone Experi-

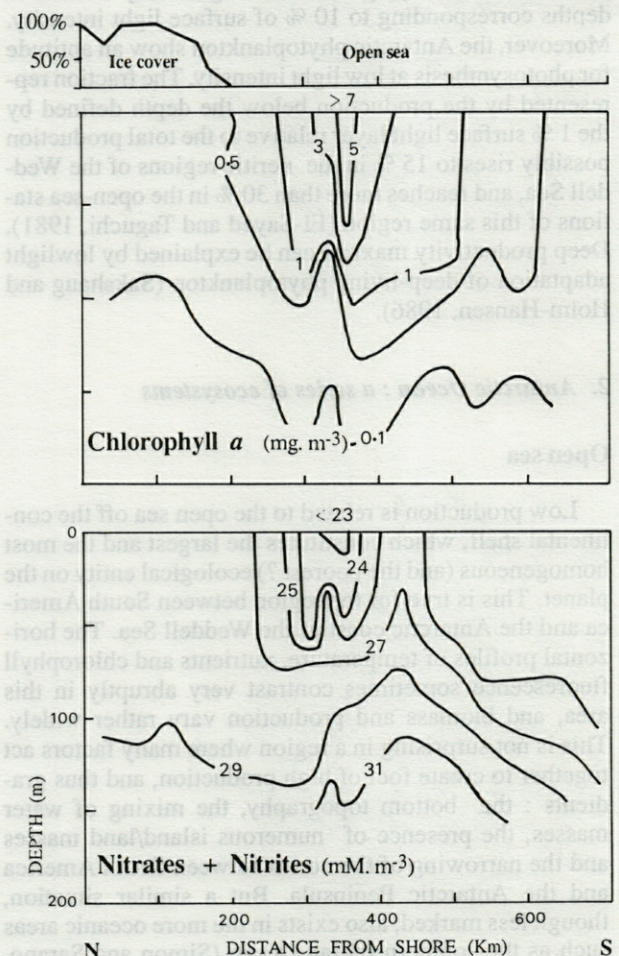


Fig. 2. - Distribution of chlorophyll and oxidized forms of nitrogen on a north-south transect through the ice-edge zone in the Weddell Sea at the end of November 1983. From Nelson *et al.*, 1984.

ment) program, also in the Arctic just devoted to the ice-edge zone.

This major oceanic frontal zone between sea-ice and open water profoundly affects the marine ecosystem. The marginal ice zone (MIZ) is considered to be a reservoir of biological resources : phytoplankton blooms (Fig. 2), abundance of young krill, concentrations of sea birds (particularly of the snowy petrel, *Pagodroma nivea*), penguins and whales. Note, however, that this hypothesis still needs support, since it has been documented only in rare cases in the Antarctic (El-Sayed, 1971; Alexander, 1980; Marra and Boardman, 1984; Smith and Nelson, 1985).

Several hypotheses have been advanced to explain why the MIZ is a locus of high primary production in the open sea :

— physical cause \Rightarrow stratification of the water column. The decrease of wind near the ice-pack and, mainly, the lowering of surface salinity through melting of the ice stabilizes the first 5 to 10 meters, bringing about a bloom. The triggering of upwellings at the boundary between the ice-pack and free water has also been pointed out.

— chemical cause \Rightarrow «conditioning» of the water by trace elements. These trace elements and chelators are produced by the bacterial and heterotrophic communities of the ice and are released into the water as the ice-pack is melting.

— biological cause \Rightarrow supply of algae from the pack-ice. As the ice melts, the phytoplankton communities growing in it are released. Either they constitute an inoculum which grows later, or they are an essential part of the growing phytoplankton stock.

Of all these hypothesized causes, which could have combined effects, it is the increased stability of the surface layer that most authors put forward, as the strong turbulence is considered the main limiting factor of Antarctic production. Such an effect is clearly advanced in the case of the Ross Sea, with a bloom extending 200 km out from the edge of the ice-pack (Smith and Nelson, 1985). Only a few studies, aside from Dunbar's (1981) on Arctic plankton, lend support to the concept of biological conditioning. Likewise, the role of epontic algae in the development of blooms is not very clear; however, estimates based on chlorophyll concentrations in the ice show that for some time after melting, epontic algae can represent a significant part of the biomass (El-Sayed and Taguchi, 1981; Smith and Nelson, 1985).

The second key question is to determine the impact of phenomena related to the MIZ on the biogeochemical cycles and biological production of Antarctica as a whole. The matter is of some importance, for though the extent of the MIZ at any given moment is tiny compared to the whole of the Antarctic Ocean, every year the ice-pack impacts an area of nearly 20 million km² in size.

A hypothesis would be to consider that, if turbulence is the sole factor limiting production in the open ocean, the retreat of the pack is accompanied, everywhere and

all summer long, by an intense phytoplankton bloom in the 50 to 100 km wide band stabilized by the melting of the ice. The data from recent studies dedicated to the MIZ, either in the Weddell Sea (the USSR-USA Polynya cruise of the *Mikhail Somov* in October-November 1981; the *Polarstern* cruise from January to March 1983; the Ameriez 1983 cruise of the R/V *Melville* and the USCGC *Westwind* in November-December 1983) or in the Ross Sea (the *Glacier* cruise in January-February 1983) provide a more realistic view :

— blooms associated with the MIZ do not always reach the exceptional values that have been cited. The average chlorophyll concentrations range from 1 to 5 mg.m⁻³.

— the increase of phytoplankton activity in the MIZ is probably limited in time and space. Several authors (El-Sayed and Taguchi, 1981; Glibert *et al.*, 1982) have not noted any increase of chlorophyll at the pack-ice limit at the height of summer. Therefore the enhancement of primary production is probably limited to the period when the pack is breaking up. The closer to the Antarctic continent, then, the later this bloom would be. Likewise, aside from the deep embayments of the Ross and Weddell seas, there is no evidence that stabilization by melting necessarily leads to a bloom. This seasonal aspect of the functioning of the MIZ is surely valid for all open seas : comparative data obtained in the Indian Ocean during the SIBEX (Second International BIOMASS Experiment) cruises show that the bloom happens in late November to early December; two months later the biochemical characteristics of the seston still show traces of their activity (Bedo, 1987).

Microbial communities of sea-ice

I shall be brief on the subject of communities of sea-ice, as that system is outside the scope of this report, which focuses on the open sea (see Bunt and Lee, 1970; Bunt and Wood, 1963; Palmisano and Sullivan, 1983 a, 1983 b; Palmisano *et al.*, 1987; Kottmeier *et al.*, 1984; Kottmeier and Sullivan, 1987). Such communities are of interest, however, because of their close association with the ice-melt zone just described, both in the physiology of the microalgae that live in this unusual environment (temperature -1.8°C; salinity 5 times that of seawater; irradiation equivalent to 1/100 of that reaching the surface) and because they constitute one part of the whole production in high latitudes ecosystems. The contribution of Sea Ice microbial communities to the overall production of the Southern Ocean has not actually been estimated.

3. Regulation of primary production

Nutrients

The very high concentrations of nutrients south of the Polar Front reduce the probability that they may regulate

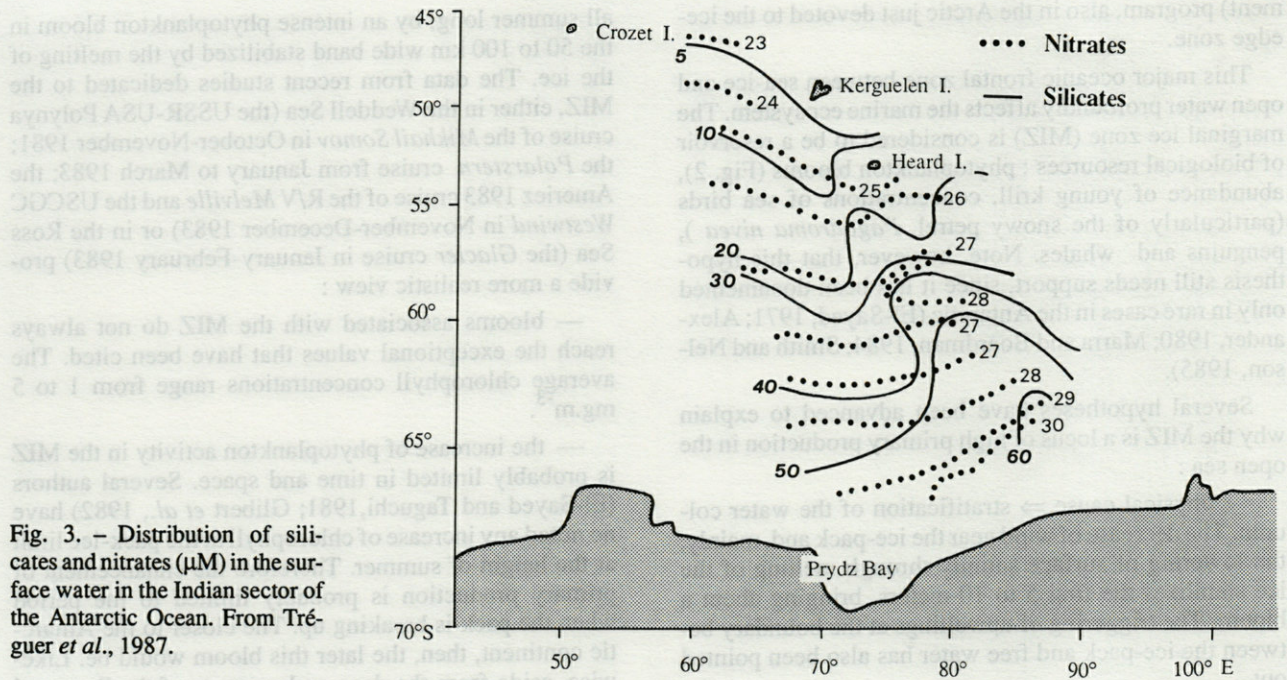


Fig. 3. — Distribution of silicates and nitrates (μM) in the surface water in the Indian sector of the Antarctic Ocean. From Tréguer *et al.*, 1987.

the growth of Antarctic phytoplankton. Even the lower values recorded ($0.5 \mu\text{M}$ for phosphates in the Weddell Sea; 6.7 and $7.5 \mu\text{M}$ for nitrates in, respectively, the Ross Sea and the Bransfield Strait) would still sustain a large bloom. Furthermore, no test has shown any enhancement of phytoplankton growth after enrichment (Hayes *et al.*, 1984; Jacques *et al.*, 1984).

Silicates and Si/N and Si/P ratios

This last statement requires some qualification in the case of silicates :

— because they show a sharply decreasing south-to-north gradient (Fig. 3). Their concentration in Antarctic surface water remains above $10 \mu\text{M}$, but the gradients are ecologically much more important than the absolute concentrations.

— because Antarctic diatoms have high cellular ratios $\text{Si}_{\text{part}}/\text{C}_{\text{part}}$ and $\text{Si}_{\text{part}}/\text{N}_{\text{part}}$. The latter is more than 2.4 in Subantarctic surface water compared to less than 0.5 in subtropical water (Copin-Montegut and Copin-Montegut, 1978). These microalgae require high silicate concentrations to achieve their optimal growth. The half-saturation constants, established at 0°C by Sommer (1986), are $60 \mu\text{M}$ for *Corethron criophilum* and $90 \mu\text{M}$ for *Nitzschia kerguelensis*, very close to those reported by Jacques (1983) at 5°C . For diatoms with a thinner siliceous frustule (*Thalassiosira subtilis* and *Nitzschia cylindrus*), the values were lower : $22 \mu\text{M}$ for *Chaetoceros neglectum*, $8 \mu\text{M}$ for *N. cylindrus*, and $6 \mu\text{M}$ for *T. subtilis*.

There is anecdotal evidence of «siliceous cysts» as consumers of silicates in the Antarctic. These are probably nanoplanktonic algae (Marchant and McEldowney, 1986). Concentrations of the order of 100 000 cells per

liter have been reported in the Weddell Sea. No evidence has ever been adduced that the ecosystem's overall production is limited by silica. However, the high silica requirement of Antarctic diatoms is indisputable. During one bloom in the Ross Sea extending up to 200 km from the marginal ice zone, Smith and Nelson (1985) found mean ratios of biogenic silica to organic carbon of 0.62 in phytoplankton in which *Nitzschia curta* was dominant. The very high ratios of silica to carbon compared with the oceanic mean of about 0.13 may represent an evolutionary change resulting from an environment regularly resupplied with silicates. It would be premature however to assume that this six-times-normal ratio applies to all Antarctic diatoms; but this observation makes increasingly more likely a biological hypothesis for explanation of the rapid decrease of silicates from the Antarctic Divergence. At the very least, these changes of the Si/N and Si/P ratios define interspecific competition between diatoms, since the growth of some of them can be limited by a lack of silicates. These ratios between nutrients also define the place of diatoms within the community. In the preceding example, *Corethron criophilum* and *Nitzschia kerguelensis* have an advantage in areas with a high Si/N ratio. But experimental proof of this idea is still needed, because the range of Si/N ratios used by Sommer (1986), from 3/1 to 400/1, is outside the classic variation in the Antarctic.

Nitrates and ammonium

The nitrate pool is greatly in excess of the needs of phytoplankton. Rönner *et al.* (1983) thought that it is recycled eight times before leaving the euphotic layer, in contrast to silica, which rapidly leaves the surface layer as particles (Le Jehan and Tréguer, 1985). The largest fraction (90 to 98 %) of inorganic nitrogen is found as ni-

trates, which is a very adequate nitrogen source in the euphotic zone even if ammonium ion is generally preferentially assimilated (Slawyk, 1979; Biggs, 1982). In the Scotia Sea (Olson, 1980; Glibert *et al.*, 1982), 50 to 95 % of the nitrogen requirement is probably met by the reserves in ammonium. The same has been verified for the Antarctic littoral near Mawson (Probyn and Painting, 1985). This experimental evidence, suggesting a nutrition largely based on the ammonium in a vast nitrate reservoir, is all the more puzzling, because the regenerated production is certainly underestimated, and urea must also be taken into account.

Nevertheless, none of the above authors has hypothesized that primary production is limited by nitrate once the ammonium-area pool is exhausted. However a reduction in the nitrate pool is however often observed after a bloom, but a simple case of limiting values in the euphotic layer has been reported. In the Drake Passage in December 1984, Sommer and Stabel (1986) found nitrate concentrations of 2.2 to 4.3 μM , or one order of magnitude lower than usual, while phosphates and silicates were within the usual range. There was no concomitant phytoplankton bloom. Competition experiments with semicontinuous cultures on the same samples (Sommer, 1986) showed that the growth of the principal species was greatly slowed in the medium : to 35 % of maximum for *Nitzschia cylindrus*, 56 % for *Chaetoceros neglectus*, 73 % for *Thalassiosira subtilis*, 75 % for *Nitzschia kerguelensis*, and 88 % for *Corethron criophilum*. In their conclusion, the authors wondered whether this was an exceptional event or recurred in every annual cycle. If the values reported for nitrate are correct, this is a discovery that overturns the usual conception of the Antarctic system. It seems to me difficult to imagine such an «anomaly», even at a limited site where there is a bloom, such as the MIZ or a neritic area. In certain conditions, when the hydrological and chemical factors are well understood, the production can even be calculated from the reduction in the concentrations of nutrients. The work of Jennings *et al.* (1984) in the Weddell Sea was trail-blazing : water at about 75 m during the austral summer actually carries a record of the characteristics of the previous winter. The lowering of nutrients between winter and summer, which can thus be calculated, reflects the springtime phytoplankton growth. Using C/N/P/Si ratios of 62/11/1/2.5, which are well suited to Antarctic phytoplankton, these authors calculated the consumption of nutrients and the derived primary production (Table II).

Trace elements and chelators

The low production in the open sea has sometimes been attributed to a lack of trace elements which are essential for the growth of phytoplanktonic algae (the Barber effect). A «land effect» and an «island effect» have been invoked to explain the greater richness of water near the Antarctic continent or the Antarctic and Subantarctic islands. Likewise, the high production of some oceanic areas is said to be due to the «complementarity» of water masses, as in the vicinity of South Georgia, where the waters from the Weddell Sea and the Drake Passage mix. The «conditioning» of free water by sea-ice is also suggested as one possible cause of the enhancement of primary production in the MIZ.

These hypotheses are strengthened by the very low concentrations, sometimes at the threshold of detection, of vitamins, especially B₁₂, which is known to be essential for the growth of some diatoms (Carlucci and Cuhel, 1977; Fiala and Oriol, 1984). On the other hand, the concentrations of metals in the Antarctic Surface Water are clearly higher than in the central waters of the large oceans : 0.5 to 1.5 nM kg⁻¹ for cadmium, 0.7 to 1.7 nM for copper, and 10 to 17 nM for zinc. Orren and Monteiro (1985), who provided indisputable preliminary results in the South Africa – Antarctica – Marion Island area, stated that these would in no case regulate the primary production.

There is thus little reason for suggesting that phytoplankton production is limited by trace elements, a hypothesis we advanced in 1981 (Jacques and Minas). The experiments testing the hypothesis gave negative results (Jacques *et al.*, 1984; Hayes *et al.*, 1984). On the other hand, there are many other possible causes for the high production cited.

Limitation by light ?

Light and turbulence

Phytoplankton development depends above all on the availability of light. What matters is the amount of energy available to the algae and the manner in which this flow varies over the whole range of time scales. Which mechanisms control this energy flow do not matter as far as photosynthesis is concerned, though in fact they are very diverse in nature :

— rotation of the earth : seasonal, geographical and nyctemeral fluctuations.

Table II. – Primary production estimated from depletion of nutrients between winter and summer in the Weddell Sea. From Jennings *et al.*, 1984.

Nutrients	Observed reduction ($\mu\text{M} \cdot \text{m}^{-2}$)	Depletion rate ($\mu\text{M} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$)		Estimated primary production ($\text{mgC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$)
		90 days	60 days	
Silicate	850	9.5	14.2	282-486
Phosphate	27	0.30	0.45	223-335
Nitrate	300	3.4	5.1	223-335

- changes in the atmosphere such as clouds.
- alterations of the air/sea interface : presence of ice, sparking, state of the sea.
- optical properties of the water, which affect both the quantity of photons and the spectral composition.
- movements of algae in the vertical light gradient as a function of turbulence.

At the height of summer, photoinhibition phenomena are frequent in all types of terrestrial bodies of water. Such phenomena also occur in inland seas : the mean solar radiation in February/March on the southeastern coast of the Weddell Sea is thus $1100 \text{ J. cm}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ (Bröckel, 1985) ; this value is above the threshold of photoinhibition, which Holm-Hansen *et al.*, (1977) located, for Antarctic algae, at $800 \text{ J. cm}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$. Additionally, these two studies show that the maximum production is found between 50 and 25 % of surface light. We will choose a context where the mean solar radiation penetrating into the sea is well above the lower limiting values, without any marked inhibition phenomenon. This corresponds well with the situation achieved in most of the open ocean and in the ice-edge zone (50 to 70°S) at the end of spring and in the summer, with an incident radiation ranging from 200 to 400 $\text{J.cm}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$. This is exactly the situation in which it is important to look for

evidence of any limitation due to light, but this reasoning has not been followed up with any rigor.

Mixed layer and euphotic zone

The weak vertical stability of surface water, preventing the organisms from staying in the optimum light zone long enough for extensive production, is the guiding idea of researchers confronted with the ecology of the Antarctic. Any bloom is then attributed to increased stability. Though the concepts of mixed layer, critical depth, and euphotic zone have been advanced, nothing definite has been demonstrated, with the following two exceptions :

— In the Indian sector, Jacques and Minas (1981) proved that the critical depth in the Sverdrup's acceptation, was markedly deeper than the mixed layer (Fig. 4). The vertical mixing thus maintains the phytoplankton within the euphotic layer. Priddle *et al.* (1986 b) came to the same conclusion regarding the waters off South Georgia.

— In a general study, Priddle *et al.* (1986 a) wrote : «It would seem therefore on these theoretical considerations that the importance of energetic vertical mixing and a deep mixed layer in diminishing Antarctic marine phytoplankton production during the summer grazing

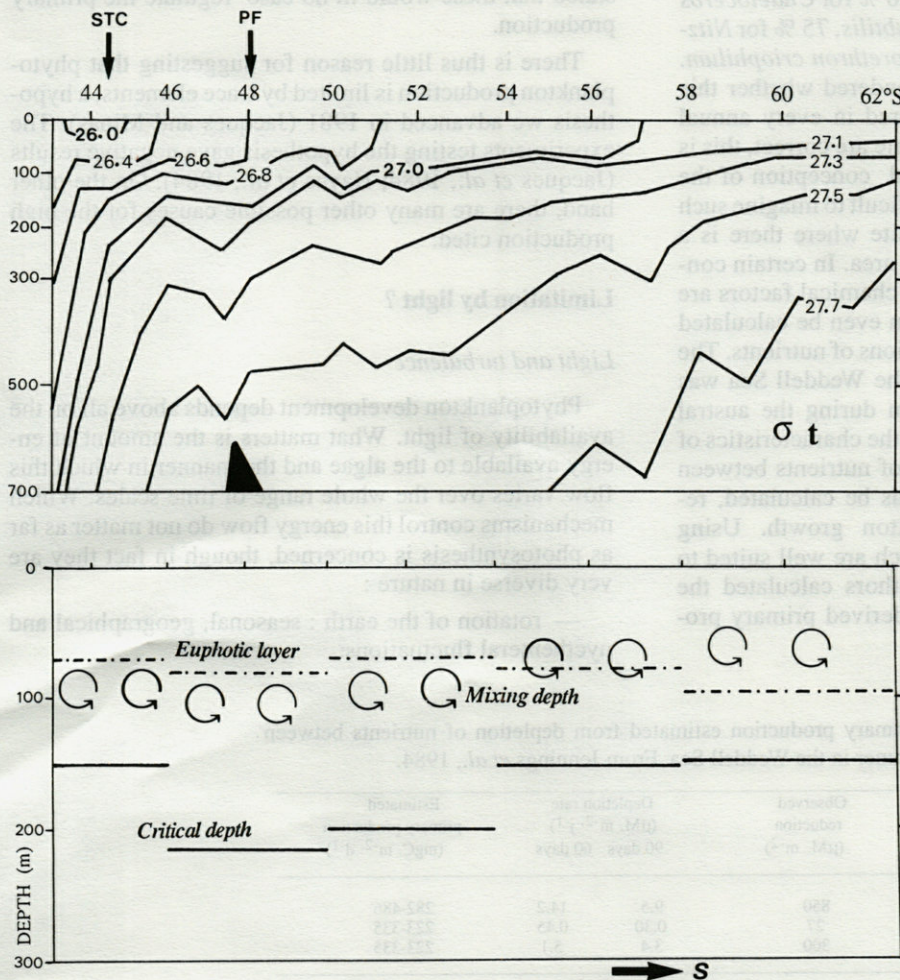


Fig. 4. - Euphotic layer, mixing layer and critical depth (below) in the southern Indian Ocean, compared with the density structure (above).

season has been overstated». That opinion was based on the application of Harris's (1978) model, which also permitted calculation of the critical depth:

$Z_{crit} = 21.7 / r$, where r is the ratio between the respiration rate and P_{max} .

Using values of r established for springtime diatomaceous plankton in a temperate sea (but no indications exists that values for r from lower latitudes can be readily applied to the Southern Ocean), Priddle *et al* (1986 a) established a range of variation of the critical depth thus defined from 278 to 493 m ! The Sverdrup's theory nevertheless is a correct skeleton, these two previous examples rather reflecting that recent knowledge on physiology and growth had not been taking in account in most of the Antarctic literature (Sakshaug, pers. comm.) :

- Losses by the way of sedimentation, grazing and extracellular production which have to be compensated by photosynthesis, as well as the dark respiration.
- The non-linearity of the P vs I curve when the irradiance is not low.
- The self-shading during the development of a bloom and the spectral distribution of irradiance.
- The rather large variation of the Chl/C ratio

Thereby, the «real» critical depth certainly is smaller than the one sensu Sverdrup. The paper of Sakshaug and Holm-Hansen (1984) demonstrating that planktonic bloom apparently do not term when the mixed layer exceeds about fifty meters, certainly show the right way. On the basis of a physiological model, Lancelot (pers. com.) as Bodungen *et al.* (1986) also voiced the same opinion : in the Prydz Bay area, the real critical depth reach about 30 m, deeper than previously calculated in neighbouring areas.

Rapid movements of phytoplankton in the euphotic layer

Rapid turbulent movements within the euphotic layer itself, with a time scale shorter than the division rate, represent the ultimate (?) way in which light can limit the growth of phytoplankton. This hypothesis (Jacques, 1983) has not been confirmed, quite the contrary. The list of publications showing that short-term fluctuations are not injurious to phytoplankton development has been growing for several years. Generally the photosynthetic efficiency is even enhanced. These studies include the following : Quéguiner and Legendre (1986) studying *Dunaliella tertiolecta* with a high-frequency light regime simulating waves; Abbott *et al.* (1982) investigating the effects of passing clouds on phytoplankton *in situ*; Marra (1978) comparing the effect of nycthemeral rhythm with a regime simulating Langmuir circulation. In three Antarctic diatoms (*Nitzschia turgiduloides*, *Corethron criophilum*, and *Stellarima microtrias*) Mortain-Bertrand (1988) showed that the amount of inorganic carbon incorporated in light, and also in darkness, was greater in a 2 h/2 h regime than in a 12 h/12 h, with a rather distinctly higher corresponding daily production.

Temperature

The permanent low water temperature impose another constraint to the phytoplanktonic growth. This factor was advanced long ago (Saijo and Kawashima, 1964) as the main regulator of primary production in Antarctica, since it determines the metabolic levels. Even at the height of summer the phytoplankton communities of the ice-edge zone are living at a temperature varying between -1.9 and -1.5°C, while those of the open ocean are between -1.5 and 3°C.

The primary productivity is principally affected by a decrease of photosynthesis at light saturation, as the dark reactions (P_{max} = the plateau of the curve of P vs I are regulated by enzymatic processes. But the low values of the parameters of the curves P vs I for the Antarctic concern both the P_{max} and a . In the Bransfield Strait, where the temperature is below 0°C, Tilzer *et al.* (1985) observed a photosynthetic capacity 4 to 7 times lower and a slope 2 or 3 times weaker than those found at lower latitudes (Platt and Jassby, 1976; Côté and Platt, 1983). Taking advantage of other measurements in the Scotia Sea and, again, in the Bransfield Strait, Tilzer *et al.* (1986) confirmed, and indeed clearly formulated for the first time, that temperature also acts on photosynthesis in limiting light.

The Antarctic algae thus have not developed specific mechanisms for overcoming the constraints due to low temperatures. Their enzymatic arsenal associated with the fixation of inorganic carbon is therefore similar to that of temperate species : RuBP carboxylase and PEP carboxykinase (Descolas-Gros and Fontugne, 1985). However, the affinity coefficient (K_m) for RuBP carboxylase is lowest at the temperature at which the Antarctic diatoms live, which allows them to fix carbon at these low temperatures (Descolas-Gros and De Billy, 1987); in this case, it is natural to speak of adaptation. It is thus possible to calculate the upper limit of photosynthesis if the absorption of available light by the pigments were complete : this would be, for water at 0°C, a little less than 200 mgC. m⁻². h⁻¹ (Tilzer *et al.*, 1985), which corresponds to about 2 gC.m⁻².d⁻¹. The growth rate, which reflects the algal metabolism, clearly shows the limits of development of Antarctic phytoplankton (Neori and Holm-Hansen, 1982). Eppley (1972) suggested that the maximal growth rate in nonlimiting light and with continuous supply of nutrients is described by the equation :

$\mu_{max} = 0.851 (1.066)^T$, T being the absolute temperature in ° Kelvin :

0.71 doubling per day at -1.9°C

0.85 doubling per day at 0.0°C

1.00 doubling per day at 2.5°C

1.17 doublings per day at 5.0°C

The real levels are generally a little below these theoretical maxima, as other regulating factors can intervene. It would be interesting to know if these levels can sometimes exceed the predicted values. Priddle *et al.* (1986 a) thought so, in view of the high biomasses sometimes encountered. The mean value of 1.23 in the southern Indian Ocean at a temperature around 1°C (Miller *et*

al., 1985) suggests that they were right, since this exceeds the theoretical μ_{max} of 0.91 division per day (this is even more true for its maximal value of 2.10 doublings per day). I think it would be premature to count on such capacities, as the growth rates mentioned above were established indirectly, by the use in particular of a carbon/chlorophyll conversion factor of 30.

Exploitation of the phytoplankton biomass

So far we have discussed the main factors controlling primary production. However, even with a low level of growth, phytoplankton can at times reach high concentrations. This is the case for the community of microalgae of ice. For this to happen, all that is needed is that the biomass produced be not eaten much by herbivores or that it undergo few physical losses through dispersal, sedimentation, etc...

Concerning grazing, the only proven fact is the coexistence of low concentrations of Chl *a* ($0.5 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$) in the areas where krill is concentrated, mostly in the seasonal pack-ice zone: east wind drift and eddies along the Antarctic Divergence. For krill, the mean value of 3 % of the phytoplankton biomass consumed per day is without meaning, because krill forms localized swarms in which they can reach concentrations of 6 000 individuals per m^3 and can totally exploit the phytoplankton biomass present. Although estimates of primary production have been revised downwards for the past several years, so have those of the stocks and production of krill, which have dropped by an order of magnitude (Hempel, 1985).

In the region of permanent sea-ice, mainly the shallower parts of the Weddell and Ross seas, the period of phytoplankton production is brief but intense (sometimes near $2 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$). The phytoplankton stock seems not to be much utilized by the classical pelagic food web: diatoms \Rightarrow small euphausiidae as *Euphausia crystallorophias* \Rightarrow pelagic fishes as *Pleuragramma antarcticum*. The largest fraction of the phytoplankton and epontic algae feeds the epibenthic fauna of echinoderms and suspension-feeding sponges. In this case, sedimentation is the main factor regulating the phytoplankton stock. There are two successive phenomena:

- blooming with an increase of the plant biomass in open water (melting of the ice), with no limiting factor except the physical regulating parameters.

- a heavy flow of organic material towards the sediment just after this phase of intense pelagic production.

Again it is in the oceanic ice free zone from the West Wind drift that our knowledge is most sparse, because biologists of the BIOMASS (Biological Investigations Of Marine Antarctic Systems and Stocks) program have devoted most of their efforts to the study of krill. Recent data have shown only that oceanic areas are occupied by a trophic web without krill (except around South Georgia) where the zooplankton community is quite similar to that of the north Atlantic: copepods, salps, small euphausiids. Although the krill-centered food web is unique

and constitutes an important potential resource, it concerns mainly the seasonal ice-pack.

In regions with a deep mixed layer, only a negligible amount of sedimenting particles are resuspended. Also, particularly in the case of the diatoms which predominate in the areas of bloom, sedimentation takes place rapidly. For isolated cells, rates of 1 to 10 m per day have been suggested (Whitaker, 1982; Jacques and Hoepffner, 1984); these rates increase for the colonial forms and can reach 50 to 100 m per day when the algae are incorporated in the fecal pellets which predominate in the sediment traps (Dunbar, 1985). The rapid sinking of diatoms is also attested to by the observation of cells several hundred meters deep which are still fluorescent (Grall and Jacques, 1982), by the content of sediment traps (Bodungen *et al.*, 1986), and also by the accumulation of diatomaceous frustules in sediments. This is true both at shallow depths (Kellog and Kellog, 1984) and in the Antarctic abysses. Thus, in Quaternary sediments of the southern Indian Ocean, especially the more recent ones, the siliceous biogenic fraction, represented mainly by diatom frustules, predominates (Labracherie *et al.* 1987). The community composition with predominance of *Nitzschia kerguelensis* is quite similar to actual. This species having a very thick siliceous frustule sediments rapidly and dissolves slowly, one of the major characteristics of the Antarctic system.

The rapid removal of diatoms from the euphotic layer, which has major consequences for the biogeochemical silica cycle, certainly might help to account for the low biomasses in the production layer. However this remains to be shown, as the observations of El-Sayed and Taguchi (1981) are not convincing. The hypothesis advanced in their study in the Weddell Sea cannot be generalized to the whole oceanic zone where the presence of cold winter water at the bottom of the euphotic layer provides great stability.

4. Microplankton and nanoplankton: towards a new trophic web?

We can now say that a significant fraction of the particulate primary production (auto- and heterotrophic) is due to organisms less than $2 \mu\text{m}$ in size (picoplankton) and that this production is at the base of «microbial loop», consisting of free-living auto- and heterotrophic bacteria, cyanobacteria, colorless nano- and picoflagellates or ones containing colored plastids, and microzooplankton. This food web is representative for oligotrophic conditions in which a sizeable fraction of the production is achieved through rapid recycling. The factor *f*, the ratio between nitrate-based production (so-called new production) and the total production, is often considered to be about 0.05. It is these small organisms (bacteria and, even more, microzooplankton) that provide up to 90 % of this recycling of nutrients; ammonium is reused by the phytoplankton as fast as it is released (regenerated production) (Glibert, 1982). These observations, originally made in tropical waters, raise questions of concepts and methods. The observations have grad-

Table III. – Relative contributions of various size fractions in the Antarctic phytoplankton.

Sector	Date	Parameter	Pico		Nano		Micro		Ref.	
			1µm	3	5	10	20	60		100
N et S Australia 100-153 °E 35 °N-67 °S	Summer 83-84	Chl <i>a</i>	14%	→←	56%	→←	19%	→←	11%	(1)
S Australia 120-160 °E 50-67 °S	Summer 80-81	Chl <i>a</i>		53%	→←	25%	→←	22%		(2)
Indian 40-120 °E		Chl <i>a</i>		30%	→←		70%			(3)
Weddell Sea 28-54 °W 63-78 °S	Febr.-March 77	Chl <i>a</i>			74%	→←	26%			(4)
S Australie 110-150 °E 47-60 °S	Summer 83-84	Chl <i>a</i>	24%	→←	36%	→←	41%			(5)
		PC	11%	→←	33%	→←	56%			
Weddell Sea 10-41 °E 70-78 °S	Febr.-March 83	PC		70%	→←	23%	→←	7%		(6)
Mawson-Cape Ann 52-64 °E 62-65 °S	March-Apr. 84	PC	70%	→←	23%	→←	7%			(7)
		N Upt.	40%	→←	27%	→←	33%			
Weddell Sea 10-41 °E 70-78 °S	Febr.-March 83	Pr. Pr.		88%	→←	7%	→←	5%		(6)

PC = Particulate Carbon; N Upt. = Nitrogen Uptake; Pr. Pr. = Primary Production

(1) Kosaki *et al.*, 1985 (2) Yamaguchi and Shibata, 1982 (3) Sasaki, 1984 (4) El-Sayed and Taguchi, 1981
(5) Hosaka and Nemoto, 1986 (6) Bröckel, 1985 (7) Probyn and Painting, 1985

ually been extended to higher latitudes (Stockner and Antia, 1986), but only recently to the polar seas.

The idea that the Antarctic waters are rich in phytoplankton has for a very long time been linked with the image of spectacular blooms of large diatoms and with the simple food chain diatoms ⇒ krill ⇒ whales. Although similar observations were made earlier, it was Bröckel, in 1981, who first clearly drew attention to the importance of nanoplankton in the Antarctic Ocean. Note that most of the studies cited here concluded that diatoms, including the nanoplankton fraction, predominate (Table III). Of these studies, that of Kosaki *et al.* (1985) gives the clearest view of the problem because of the large number of size classes studied, the high density of stations and the coverage of a very broad range of geographic latitudes. It thus appears that while the picoplankton fraction (whether this is defined as < 3 µm or < 1 µm), which predominates in tropical waters, is negligible in the Antarctic, the nanoplankton (3 to 20 µm) constitutes as much as 55 % of the chlorophyll biomass.

After having once thought of the Antarctic as an ocean inhabited by large diatoms, researchers now probably overestimate the importance of nanoplankton. The previous results rest only on size fractionation by filtration, a technique which is still open to question. In the Antarctic, as elsewhere, only the combined practice of differential filtration, observation of organisms *in vivo* in fluorescence microscopy, and flow cytometry will estab-

lish the precise place of nanoplankton. Finally, the research of Probyn and Painting (1985) (Table III) goes well beyond the simple distribution of phytoplankton into size classes, since it relates size structure and nitrogen assimilation pathways. In spite of very high NO₃ concentrations (20 to 30 µM), NH₄ meets 50 to 95 % of the nitrogen demand, with the order of preference ammonium > urea > nitrates being observed because it results in the lowest energetic cost (an extra proof of the light limitation?). This high flow of reduced nitrogen passes mainly through the nanoplankton, of which 62 % of the production is thus in a regenerated form, and through picoplankton, for which the percentage reaches 72 %. This high proportion of regenerated production, difficult to imagine heretofore, because of the nitrate reservoir (is this «repressed» in areas with high ammonium concentrations?), leads to the idea of a trophic web representing an alternative to the classic food chain (Fig. 5). A fraction of the flow of matter follows the classical pathway : microplanktonic diatoms ⇒ krill. It is now well established that though krill adapts its efficiency of retention to the size of the particles, its level of filtration is nevertheless halved for nanoplankton particles (Weber and El-Sayed, 1985 ; Quetin and Ross, 1985). As for the organic matter synthesized by the autotrophic nanoplankton and picoplankton, this enters a different, more complex, and poorly understood web where microprotozoans with a preponderance of ciliates play a role (Table IV) (Garrison *et al.*, 1984; Heinbokel and Coats, 1984).

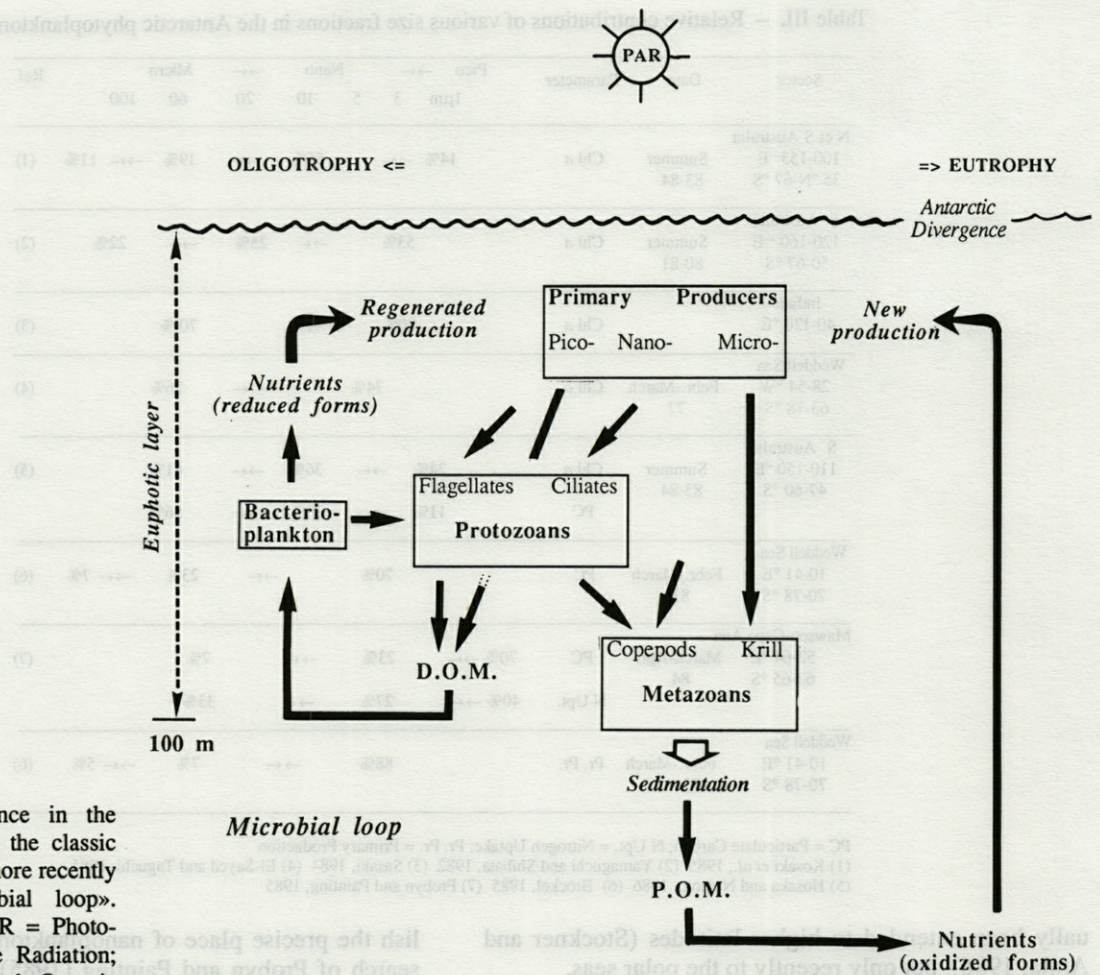


Fig. 5. - Coexistence in the Antarctic Ocean of the classic food web and the more recently discovered «microbial loop». Abbreviations : PAR = Photosynthetically Active Radiation; D.O.M. = Dissolved Organic Matter; P.O.M. = Particulate Organic Matter.

Table IV. - Biomass (mg C. m⁻³) of heterotrophs in the ice-edge zone northeast of the Antarctic Peninsula. From Garrison *et al.*, 1984.

	Ice	Water
Heterotrophic flagellates	0.40 to 100	0.20 to 10
Heterotrophic dinoflagellates	-	0.04 to 5
Choanoflagellates	0.03 to 0.80	0.00 to 0.40
Naked ciliates	≠ 0	0.30 to 3
Tintinnids	-	0.30 to 1.5
Métazoans	4 to 22	-

Differing in the groups and the sizes concerned at each trophic level, these two pathways, between which there are many still-undefined interrelations, also differ profoundly in their significance in terms of biogeochemical flow.

— The «microbial» cycle proceeds principally in the euphotic layer with rapid recycling through the excretion of microheterotrophes and bacterial mineralization. The most reduced forms of nutrients (ammonium for nitrogen) are quickly used by the autotrophes; the factor *f* thus stays very low. This type of system is a weak exporter of organic matter to the deep layers, inasmuch as it is dominated by highly buoyant organisms.

Classic food web

— The «classical» cycle is based principally on new production (factor *f* reaching 0.8) from upwelling mineral reserves at the antarctic divergence (nitrates for nitrogen). A large fraction of the organic matter mainly produced by large diatoms is exported into deep water and sediment through the rapid sinking of large diatoms and fecal pellets.

These two pathways (Hewes *et al.*, 1985) coexist in all ecological situations, but the magnitude of the flow passing through each of them varies. Recent studies show that the «macro» pathway is preponderant whenever the total primary production is high (blooms), and the «micro» pathway is preponderant in situations where plankton is scarce. But continuous surface monitoring operations have shown that the Antarctic Ocean does not violate the rule, which is becoming more and more evident, of high variability of structures in space and time. Also, as Platt and Harrison (1985) predicted, we should expect that each province of the Southern Ocean can occupy, at a given time, in a given place, at a given depth (as defined on axes *x*, *y*, *z*, and *t*), any position at all in the range extending from extreme oligotrophy to eutrophy. This view is much more realistic than one which

definitively classifies a given oceanic region as either eutrophic or oligotrophic.

CONCLUSION

Although the Southern Ocean has long fascinated scientists, it is only since the 1970s that it has been the object of intensive research with a view to exploiting its biological resources (BIOMASS Programme). In years to come, other matters of interest should intensify research on this ocean :

- Its impact on the climate, if only because of the freezing and melting of 20 billion tons of ice.

- Its influence on the general oceanic circulation, with the formation of Antarctic Intermediate Water and of Antarctic Deep Water.

- Its major role in the ocean fluxes of certain elements, especially silica, since it constitutes a silicon trap.

- The uniqueness of its trophic web, marked by the rarity of pelagic fish, the prominence of marine mammals, and the importance of birds.

- The physiological adaptations developed by the plants and animals that live there, because of the very low temperatures (-1.9 to 3°C).

Recent results have completely revised our notions about the Antarctic pelagic system. The overview presented here will be useful in defining future programs. These should take account of what ships can do (for example in penetrating pack-ice), of new technical methods (such as remote sensing, sediment traps, cytofluorometry), and of the existence of national and international programs relating to the effect of the ocean on climate (World Ocean Circulation Experiment) and the flow of matter in the ocean (Joint Global Ocean Flux Study).

A rather low primary production

Illusions about the fertility of the Antarctic Ocean are no longer subscribed to; but, in a classic swing of the pendulum, some researchers have probably gone too far in suggesting a value as low as 16 gC.m⁻¹.year⁻¹. Future research should show this level to be somewhat higher, for two reasons :

- Estimating production from standing stock and from short-term production experiments is inappropriate. The Antarctic is somewhat similar to a chemostat, and a correct estimate of production is achieved by measuring the biomass exported by the exiting flow. Indirect measurements (by collecting organic matter in sediment traps) or by monitoring the depletion of nutrients more accurately reflecting the biomass produced should be developed, as they integrate medium-scale production.

- The ice-edge zone is not adequately taken into account. An optimistic view would be to consider that the melting of the pack is accompanied by a bloom over the

20 million km² that it sweeps across. A more realistic examination of the data already shows that in the Weddell and Ross seas where the ice-pack is permanent, the bloom is limited to the period when the pack breaks up; this needs to be confirmed. It also remains to be seen if there is any systematic phytoplanktonic burst in the open sea at the end of spring, and this would require oceanographic cruises at that season. Taking into account this effect of the marginal ice zone will probably result in a moderate upward re-evaluation of overall production. The effect could be clearer in terms of flow of matter towards the deep layers and the sediment.

A heterogeneous ocean

Already composed of several well differentiated sub-systems, such as ice-communities and marginal ice-zone, the Antarctic Ocean, as teledetection and continuous profiles have shown, presents a heterogeneity over space and time that was unsuspected several years ago. This is true for the most oceanic part, and not only for the triangle South America - Antarctic Peninsula - Weddell Sea. This heterogeneity is manifested first by the presence of frontal systems, which were described long ago but are much more complex on a medium scale than has been thought, with, frequently, a combination of convergent and divergent structures. It is also manifested by the creation of abnormal oceanographic conditions in the circumpolar flow, by example quasi-permanent events with a long lifetime, associated with the bottom topography. This influence on surface hydrological phenomena (the direction of the current in Ekman's layer, or the position of fronts, eddies, and meanders) has been underestimated, particularly in the Antarctic. In tropical seas these eddy structures have a beneficial effect on the production when their direction of rotation «pumps up» underlying waters rich in nutrients. The scarcity of available data on the Antarctic Ocean also indicate a direct influence of these phenomena on the distribution of the phytoplankton. These observations should be supplemented by the use of remote sensing to locate these eddies; in addition, their mode of action remains to be elucidated, since it necessarily differs from that advanced for tropical waters.

Factors controlling primary production. The end of a paradox ?

A little too much attention has been devoted to the factors controlling the levels of cell growth at the expense of the factors regulating the levels of cell accumulation in the euphotic layer, and hence the development of the community: grazing, water column stability and sedimentation. There is no justification for attributing in summer, a limiting role to the light factor, though this is still the predominant view. The first argument is the thickness of the mixed layer, which in summer is close to that of the euphotic layer and in any case is much less

than the critical depth. The second argument lies in the fact that experimental studies all show that the rapid fluctuations of light that the algae undergo do not provoke a decrease in their photosynthetic activity compared with that in a stratified mass of water. Renewed consideration of this point of view would require the definition of new theories taking into consideration the combined effect of light and low temperature and modifying the critical depth concept.

Nutrients have been dismissed a little too soon as having no limiting effect. This assessment should be re-examined first with regard to nitrogen. That would obviously be the case if observations of very low concentrations of nitrates, such as those found by Sommer and Stabel (1986), were found elsewhere. But it is necessary to clarify whether an excess of ammonium blocks utilization of nitrates. It would also be necessary to verify whether the rapid lowering of silicates, and thus of the Si/N and Si/P ratios, goes beyond simple regulation of the composition of the flora to control the level of production in the northern part of the Antarctic Ocean. Recently, Martin *et al.* (1987) presented direct evidence in support of an iron-as-the-limiting-factor in the north-east Pacific Subarctic and suggested that Fe deficiency may also limit growth in the Southern Ocean: to prove its limiting effect, clean methods of sampling and experimentation will be required.

Temperature is therefore really still the main factor that sets the upper limit of cellular growth of Antarctic phytoplankton, which has a division rate of usually less than 0.5 per day.

The existence of high concentrations of phytoplankton would require that the pressure of grazing remain low for a long enough period, given the low growth rates. This is a little-known field in Antarctica. Grazing pressure is certainly strong on certain occasions, not only from swarms of krill but also from copepods, which sometimes consume the equivalent of 50 % of the primary production (Bodungen *et al.*, 1986). But the most constant factor in the decrease of the phytoplankton stock is certainly its elimination outside the euphotic layer by direct sedimentation (diatoms with heavy siliceous frustules have a high sinking rate) and by vertical mixing. Turbulence therefore remains an important factor, not so much for its direct action in the euphotic layer, as for that in the underlying water, where it provides rapid elimination of material coming from the surface water.

Size structure of the phytoplankton community, and its consequences for the food web

The study of size distributions within the phytoplankton community and of their consequences for the food web and the flow of matter need to be emphasized in future programs. It will be necessary to make sure that this study is based on differential filtrations by normalizing the types of filters and the porosities used, as that will constitute the only basis of comparison with other

oceanic regions. But it will also be necessary to combine these observations with fluorescence microscopy of the live material and, above all, flow cytometry. The latter will be necessary because it combines the study of dimensional characteristics with that of fluorescent properties, which can account especially for the chlorophyll concentration and the cell-division cycle. Antarctic «oligotrophy» (if this term is used for primary production only) is quite different in nature from the oligotrophy of tropical oceans, which applies to nutrients as well as to phytoplankton. Whereas autotrophic picoplankton (< 2 µm) predominates there, it is very scarce in the Antarctic Ocean. In Antarctica the prevalent fraction is either nanoplankton (< 20 µm), in conditions of low production, or microplankton (> 20 µm) when there are blooms. In any case, it is diatoms that play the main role in both these size classes.

Matter circulates in two possible pathways, as follows:

— In a «microbial loop», with rapid recycling taking place principally within the euphotic layer itself. This type of system is a weak exporter of organic matter to the deep layers. The associated food web extends to copepods, with an intermediate level of protozoans.

— In a «classical» cycle, based principally on new production from mineral reserves welling up to the surface at the Antarctic Divergence. A large fraction of the organic matter is exported to deep water and the sediment. This food web is centered on krill.

Acknowledgments — We thank Dr Sakshaug for the English corrections and the constructive comments of the manuscript.

REFERENCES

- FABBOTT M.R., P.J. RICHERSON and T.M. POWELL, 1982. *In situ* response of phytoplankton fluorescence to rapid variations in light. *Limnol. Oceanogr.*, **27** : 218-225.
- ALEXANDER V., 1980. Interrelationships between the seasonal sea ice zone and biological regimes. *Cold Reg. Sci. technol.*, **2** : 157-178.
- BEDO A., 1987. Caractérisation et relation du seston avec la structure hydrologique dans le secteur est-indien de l'Océan Antarctique. Contribution à la définition de l'environnement trophique du krill (*Euphausia superba* Dana). Thèse 3^e cycle Univ. P et M. Curie : 1-102.
- BIGGS D.C., 1982. Zooplankton excretion and NH₄⁺ cycling in near-surface waters of the Southern Ocean. I. Ross Sea, austral summer, 1977-1978. *Polar Biol.*, **1** : 55-67.
- BODUNGEN B.(von), M.M. TILZER and J.R.E. LUTJEHARMS, 1981. Observations on the nutrients, chlorophyll and primary production of the Southern Ocean south of Africa. *S. Afr. J. Antarct. Res.*, **10** : 3-14.
- BODUNGEN B.(von), V.S. SMETACECK, M.M. TILZER and B. ZEITSCHERL, 1986. Primary production and sedimentation during spring in the Antarctic Peninsula region. *Deep-Sea Res.*, **33** : 177-194.
- BOUTLER J., 1970. Photométrie sous-marine: mesures effectuées pendant la mission «Medipro I». *Inv.Pesq.*, **35** : 147-154.

- BRÖCKEL K.(von), 1981. The importance of nanoplankton within the pelagic Antarctic ecosystem. *Kiel Meer.*, **5** : 61-67.
- BRÖCKEL K.(von), 1985. Primary production data from the south-eastern Weddell Sea. *Polar Biol.*, **4** : 75-80.
- BUNT J.S and C.C. LEE, 1970. Seasonal primary production in Antarctic sea-ice at McMurdo Sound in 1967. *J. Mar. Res.*, **28** : 304-320.
- BUNT J.S. and E.J.F. WOOD, 1963. Microalgae and Antarctic sea-ice. *Nature*, **199** : 1254-1255.
- CARLUCCI A.F. and R.L. CUHEL, 1977. Vitamins in the South Polar seas : distribution and significance of dissolved and particulate vitamin B12, thiamine and biotin in the Southern Indian Ocean. In *Adaptations within Antarctic ecosystems*. G.A. Llano Ed., Smithsonian Institute, Washington DC, 115-128.
- COPIN-MONTEGUT C. and C. COPIN-MONTEGUT, 1978. The chemistry of particulate matter from the south Indian and Antarctic Ocean. *Deep-Sea Res.*, **25** : 911-931.
- COTE B and T. PLATT, 1983. Day-to-day variations in the spring - summer photosynthetic parameters of coastal phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, **28** : 320-344.
- DANIAULT N., 1984. Apport des techniques spatiales à la connaissance des courants de surface. Applications à l'océan Antarctique. Thèse Doc Ing, UBO Brest : 1-117.
- DESCOLAS-GROS C. and G. DE BILLY, 1987. Temperature adaptation of RuBP carboxylase : kinetic properties in marine Antarctic diatoms. *J. Exp. Mar. Biol.*, **108** : 147-158.
- DESCOLAS-GROS C. and M. FONTUGNE, 1985. Carbon fixation in marine phytoplankton : carboxylase activities and stable carbon-isotope ratios; physiological and paleoclimatological aspects. *Mar. Biol.*, **87** : 1-6.
- DUNBAR M. J., 1981. Physical causes and biological significance of polynyas and other open water in sea ice. In *Polynyas in the Canadian Arctic*. I. Stirling, H. Cleator Ed., Can Wildlife Serv, Ottawa. Occ. Pap. n°45.
- DUNBAR R. B., 1985. Sediment trap experiments on the Antarctic continental margin. *Ant.J.U.S.*, **19** : 70-71.
- EL-SAYED S.Z., 1970. On the productivity of the Southern Ocean (Atlantic and Pacific sectors). In *Antarctic ecology*. M.W. Holdgate Ed., Academic Press, London New York, 1 : 119-135.
- EL-SAYED S.Z., 1971. Observations on phytoplankton bloom in the Weddell Sea. In *Biology of the Antarctic Seas* (Ant. Res. Ser. IV). G.A. Llano, I.E. Wallen Ed., Amer Geophys Union, Washington, 17 : 301-312.
- EL-SAYED S.Z., 1984. Productivity of the Antarctic waters - A reappraisal. In *Marine Phytoplankton and Productivity*. O. Holm-Hansen, L. Bolis, R. Gilles Ed., Springer-Verlag, Berlin, 19-34.
- EL-SAYED S.Z. and E.F. MANDELLI, 1965. Primary production and standing crop of phytoplankton in the Weddell Sea and the Drake passage. *Ant. Res. Ser.*, **5** : 87-106.
- EL-SAYED, S.Z. and S. TAGUCHI, 1981. Primary production and standing crop of phytoplankton along the ice-edge in the Weddell Sea. *Deep-Sea Res.*, **28** : 1017-1032.
- EL-SAYED S.Z. and J.T. TURNER, 1977. Productivity of the Antarctic and tropical subtropical regions : a comparative study. In *Proc SCOR/SCAR Polar Ocean Conf*, Montréal, 1974. M.J. Dunbar Ed., Artic Inst North Am, 463-504.
- EPPLEY R.W., 1972. Temperature and phytoplankton growth in the sea. *Fish.Bull.*, **70** : 1063-1085.
- FIALA M. and L. ORIOL, 1984. Vitamine B12 et phytoplankton dans l'Océan Antarctique. Distribution et approche expérimentale. *Mar. Biol.*, **79** : 325-332.
- FOGG G.E., 1977. Aquatic primary production in the Antarctic. *Philosophical Trans. R. Soc. Lond.*, **B, 279** : 27-38.
- GARRISON D.L., K.R. BUCK and M.W. SILVER, 1984. Microheterotrophs in the ice-edge zone. *Ant.J. U. S.*, **19** : 109-110.
- GLIBERT P.M., 1982. Regional studies of daily, seasonal and size fraction variability in ammonium remineralization. *Mar. Biol.*, **70** : 209-222.
- GLIBERT P.M., D.C. BIGGS and J.J. McCARTY, 1982. Utilization of ammonium and nitrate during austral summer in the Scotia Sea. *Deep-Sea Res.*, **29** : 837-850.
- GRALL J.R. and G. JACQUES, 1982. Communautés phytoplanktoniques antarctiques. In *Production pélagique dans le secteur antarctique de l'Océan Indien*. Campagne océanographique MD 21 / Antiprod II (mars 1980). G. Jacques Ed., CNFRA, 53 : 111-129.
- HARRIS G.P., 1978. Photosynthesis, productivity and growth: the physiological ecology of phytoplankton. *Ergeb. Limnol.*, **10** : 1-171.
- HART T.J., 1942. Phytoplankton periodicity in Antarctic waters. *Discovery Rep.*, **21** : 261-356.
- HAYES P.K., T.M. WHITAKER and G.E. FOGG, 1984. The distribution and nutrient status of phytoplankton in the southern Ocean between 20° and 70° W. *Polar Biol.*, **3** : 153-165.
- HEINBOKEL J.F. and D.W. COATS, 1984. Reproductive dynamics of ciliates in the ice-edge zone. *Ant.J.U.S.*, **19** : 111-113.
- HEMPEL G., 1985. Antarctic marine food webs. In *Antarctic nutrients cycles and food webs*. W.R. Siegfried, P.R. Condy and R.M. Laws Ed., Proc 4th SCAR Symp Antarct Biol. Springer, Berlin, 266-270.
- HEWES C.D., O. HOLM-HANSEN and E. SAKSHAUG, 1985. Alternate carbon pathways at lower trophic levels in the Antarctic food web. In *Antarctic nutrients cycles and food webs*. W.R. Siegfried, P.R. Condy and R.M. Laws Ed., Proc 4th SCAR Symp. Antarct Biol. Springer, Berlin, 277-283.
- HEYWOOD R.B. and J. PRIDDLE, 1987. Retention of phytoplankton by an eddy. *Cont. Shelf Res.*, **7** : 937-955.
- HOLM-HANSEN O., S.Z. EL-SAYED, G.A. FRANCESCHINI and R.L. CUHEL, 1977. Primary production and the factors controlling phytoplankton growth in the Southern Ocean. In *Adaptations within Antarctic ecosystems*. G.A. Llano Ed., Smithsonian Institute, Washington DC, 11-50.
- HORNE A.J., G.E. FOGG and D.J. EAGLE, 1969. Studies *in situ* of the primary production of an area of inshore Antarctic sea. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, **49** : 393-405.
- HOSAKA N. and T. NEMOTO, 1986. Size structure of phytoplankton carbon and primary production in the Southern Ocean south of Australia during the summer of 1983-84. *Mem. Natl Inst. Polar Res.*, **40** : 15-24.
- JACQUES G., 1983. Some ecophysiological aspects of the Antarctic phytoplankton. *Polar Biol.*, **2** : 27-33.
- JACQUES G. and M. MINAS, 1981. Production primaire dans le secteur indien de l'océan Antarctique en fin d'été. *Océanol. Acta*, **4** : 33-41.
- JACQUES G. and N. HOEPPFNER, 1984. Vitesse de sédimentation du phytoplankton néritique subantarctique. *C-r. Acad.Sci. Paris*, **299** : 581-584.
- JACQUES G., M. FIALA and L. ORIOL, 1984. Démonstration, à partir de tests biologiques, de l'effet négligeable des éléments traces sur la croissance du phytoplankton antarctique. *C-r. Acad. Sci. Paris*, **298** : 527-530.
- JACQUES G. and P. TREGUER, 1986. L'Océan Antarctique. In *Ecosystèmes Pélagiques Marins*. G. Jacques and P. Tréguer Ed., Masson, Coll. Ecologie 19, 101-162.
- JENNINGS Jr J.C, L.I. GORDON and D.M. NELSON, 1984. Nutrient depletion indicates high primary productivity in the Weddell Sea. *Nature*, **309** : 51-54.

- KELLOG D.E. and T.B. KELLOG, 1984. Diatoms from the McMurdo ice shelf, Antarctica. *Ant. J.U.S.*, **19** : 76-77.
- KOSAKI S., M. TAKAHASHI, Y. YAMAGUSHI and Y. ARUGA, 1985. Size characteristics of chlorophyll particles in the Southern Ocean. *Trans. Tokyo Univ. Fish.*, **6** : 85-97.
- KOTTMEIER S.T. and C.W. SULLIVAN, 1987. Late winter primary production and bacterial production in sea ice and sea water west of the Antarctic Peninsula. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, **36** : 287-298.
- KOTTMEIER S.T., A.M. MUSCAT, L.L. CRAFT, J.E. KASTENDIEK and C.W. SULLIVAN, 1984. Ecology of sea-ice microbial communities in McMurdo Sound, Antarctica in 1983. *Ant. J.U.S.*, **19** : 129-131.
- LABRACHERIE M., J.L. TURON, I. PHILIPPS, J. DUPRAT, A. PUJOS-LAMY, M. PARRA, J.J. PICHON and P. IPPOLITO, 1987. Descriptions sédimentologiques et données biostratigraphiques. In *Caractéristiques biologiques, chimiques et sédimentologiques du secteur indien de l'océan austral (Plateau de Kerguelen)*. M. Fontugne and M. Fiala Ed., Rapp Camp Mer, TAAF 84-01, 191-324.
- LE JEHAN S. and P. TREGUER, 1985. The distribution of inorganic nitrogen, phosphorus, silicon and dissolved organic matter in surface and deep waters of the Southern Ocean. In *Antarctic nutrients cycles and food webs*. W.R. Siegfried, P.R. Condy and R.M. Laws Ed., Proc 4th SCAR Symp. Antarct Biol. Springer, Berlin, 22-29.
- LUTJEHARMS J.R.E., N.M. WALTERS and B.R. ALLANSON, 1985. Oceanic frontal systems and biological enhancement. In *Antarctic nutrients cycles and food webs*. W.R. Siegfried, P.R. Condy and R.M. Laws Ed., Proc 4th SCAR Symp. Antarct Biol. Springer, Berlin, 11-21.
- MAKAROV R.R., A.G. NAUMOV and V.V. SHEVTSOV, 1970. The biology and the distribution of the Antarctic krill. In *Antarctic ecology*. M.W. Holdgate Ed., Academic Press, London, New York 1, 173-176.
- MANDELLI E.F. and P.R. BURKHOLDER, 1966. Primary productivity in the Gerlache and Bransfield Straits of Antarctica. *J. Mar. Res.*, **24** : 15-27.
- MARCHANT H.J. and A. McELDOWNEY, 1986. Nanoplanktonic siliceous cysts from Antarctica are algae. *Mar. Biol.*, **92** : 53-57.
- MARGALEF R., 1978. Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. *Oceanol. Acta*, **1** : 493-509.
- MARRA J., 1978. Effect of short-term variations in light intensity on photosynthesis of a marine phytoplankton: a laboratory simulation study. *Mar. Biol.*, **46** : 191-202.
- MARRA J. and D.C. BOARDMAN, 1984. Late winter chlorophyll a distribution in the Weddell Sea. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, **19** : 197-205.
- MARTIN J.M., S.E. FITZWATER and R.M. GORDON, 1987. Iron, Liebig's law and northeast Pacific Subarctic phytoplankton. JGOFS North Atlantic Planning Workshop, 130-131.
- MILLER D.G.M., I. HAMPTON, J. HENRY, R.W. ABRAMS and J. COOPER, 1985. The relationship between krill food requirements and phytoplankton production in a sector of the southern Indian Ocean. In *Antarctic nutrients cycles and food webs*. W.R. Siegfried, P.R. Condy and R.M. Laws Ed., Proc 4th SCAR Symp. Antarct Biol. Springer, Berlin, 362-371.
- MOREL A. and L. PRIEUR, 1978. Généralités sur l'optique marine. In *Campagne Antiprod I - Marion-Dufresne, 1-28 mars 1977*. G. Jacques Ed., CNEXO, Rés. Camp. Mer, **16** : 39-68.
- MORTAIN-BERTRAND A., 1989. Effects of light fluctuations on the growth and productivity of antarctic diatoms in culture. *Polar Biol.*, **9** : sous presse
- NELSON D.M. and W.O. SMITH, 1986. Phytoplankton bloom dynamics of the western Ross Sea ice edge. II. Mesoscale cycling of nitrogen and silicon. *Deep-Sea Res.*, **33** : 1389-1412.
- NELSON D.M., L.I. GORDON and W.O. SMITH, 1984. Phytoplankton dynamics of the marginal ice zone of the Weddell Sea, November and December 1983. *Ant. J.U.S.*, **19** : 105-106.
- NEMOTO T. and HARRISON G., 1981. High latitude ecosystems. In *Analysis of marine ecosystems*. A.R. Longhurst Ed., Academic Press, London, New York, 95-107.
- NEORI A. and O. HOLM-HANSEN, 1982. Effect of temperature on rate of photosynthesis in Antarctic phytoplankton. *Polar Biol.*, **1** : 33-38.
- OKUBO A., 1978. Horizontal dispersion and critical scales for phytoplankton patches. In *Spatial pattern in plankton communities*. J.H. Steele Ed., Plenum Press, New York, 21-42.
- OLSON R.J., 1980. Nitrate and ammonium uptake in Antarctic waters. *Limnol. Oceanogr.*, **25** : 1064-1074.
- ORREN M.J. and P.M.S. MONTEIRO, 1985. Trace element geochemistry in the Southern Ocean. In *Antarctic nutrients cycles and food webs*. Edited by W.R. Siegfried, P.R. Condy and R.M. Laws, Proc 4th SCAR Symp. Antarct Biol. Springer, Berlin, 30-37.
- OSTAPOFF F., 1963. A note on vertical motions in the region of the Antarctic Circumpolar Current. *Monthly Weather Rev.*, **91** : 727-729.
- PALMISANO A.C. and C.W. SULLIVAN, 1983 a. Sea-ice microbial communities (SIMCO). 1. Distribution, abundance and primary production of ice microalgae in McMurdo Sound, Antarctica in 1980. *Polar Biol.*, **2** : 171-177.
- PALMISANO A.C. and C.W. SULLIVAN, 1983 b. Physiological response micro-algae in the ice-platelet layer to ambient low-light conditions. In *Antarctic nutrients cycles and food webs*. W.R. Siegfried, P.R. Condy and R.M. Laws Ed., Proc 4th SCAR Symp. Antarct Biol. Springer, Berlin, 84-88.
- PALMISANO A.C., J. BEELER SOO HOO, R.L. MOE and C.W. SULLIVAN, 1987. Sea ice microbial communities. VII. Changes in under-ice spectral irradiance during the development of Antarctic sea ice microalgal communities. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, **35** : 165-173.
- PLATT T. and W.G. HARRISON, 1985. Biogenic fluxes of carbon and oxygen in the ocean. *Nature*, **318** : 55-58.
- PLATT T. and A.D. JASSBY, 1976. The relationship between photosynthesis and light for natural assemblages of coastal marine phytoplankton. *J. Phycol.*, **12** : 421-430.
- PRIDDLE J., I. HAWES and J.C. ELLIS-EVANS, 1986 a. Antarctic aquatic ecosystems as habitats for phytoplankton. *Biol. Rev.*, **61** : 199-238.
- PRIDDLE J., R.B. HEYWOOD and E. THERIOT, 1986b. Some environmental factors influencing phytoplankton in the Southern Ocean around South Georgia. *Polar Biol.*, **5** : 65-79.
- PRIEUR L., A. MOREL and M. MATSUMOTO, 1978. Données de l'analyse spectrale. In *Campagne Antiprod I - Marion-Dufresne, 1-28 mars 1977*. G. Jacques Ed., CNEXO, Rés. Camp. Mer **16**, 101-149.
- PROBYN T.A. and S.J. PAINTING, 1985. Nitrogen uptake by size-fractionated phytoplankton in Antarctic surface waters. *Limnol. Oceanogr.*, **30** : 1327-1332.
- QUEGUINER B. and L. LEGENDRE, 1986. Phytoplankton photosynthetic adaptation to high frequency light simulating those induced by sea surface waves. *Mar. Biol.*, **90** : 483-491.

- QUETIN L.B. and R.M. ROSS, 1985. Feeding by Antarctic krill, *Euphausia superba* : does size matter ? In Antarctic nutrients cycles and food webs. W.R. Siegfried, P.R. Condy and R.M. Laws Ed., Proc 4th SCAR Symp. Antarct Biol. Springer, Berlin, 372-377.
- RIVKIN R.B. and M. PUTT, 1987. Diel periodicity of photosynthesis in polar phytoplankton: influence on primary production. *Science*, **238** : 1285-1288.
- RÖNNER U., F. SORENSON and O. HOLM-HANSEN, 1983. Nitrogen assimilation by phytoplankton in the Scotia Sea. *Polar Biol.*, **2** : 137-147.
- RYTHER J.H., 1963. Geographical variations in productivity. In *The Sea II*. M.N. Hill, Wiley and Sons Ed., New York, 347-380.
- SAIJO Y. and T. KAWASHIMA, 1964. Primary production in the Antarctic Ocean. *J. Oceanogr. Soc. Japan*, **19** : 190-196.
- SAKSHAUG E. and O. HOLM-HANSEN, 1984. Factors governing pelagic production in polar oceans. In *Marine phytoplankton and productivity*. O. Holm-Hansen, O.L. Bolis and R. Gilles Ed., Springer, 1-18.
- SAKSHAUG E. and O. HOLM-HANSEN, 1986. Photoadaptation in Antarctic phytoplankton : variations in growth rate, chemical composition and *P* versus *I* curves. *J. Plankt. Res.*, **8** : 459-473.
- SASAKI H., 1984. Distribution of nano and microplankton in the Indian sector of the Southern Ocean. In *Proceedings of the sixth Symposium of Polar Biology*. T. Hioshiai and M. Fukuchi Ed., Natl Inst Polar Res, 38-50
- SIMON V. and F. SARANO, 1987. Concentrations en sels nutritifs de l'eau de surface dans le secteur indien de l'Océan Austral (campagne Apsara II - Antiprod III, 1984). In *Caractéristiques biologiques, chimiques et sédimentologiques du secteur indien de l'océan austral (Plateau de Kerguelen)*. M. Fontugne and M. Fiala Ed., Rapp Camp Mer, TAAF 84-01, 87-103.
- SLAWYK G., 1979. ¹³C and ¹⁵N uptake by phytoplankton in the Antarctic upwelling area : results from the Antiprod I cruise in the Indian Ocean sector. *Austr. J. Mar. Fresh. Res.*, **30** : 431-448.
- SMITH W.O. and D.M. NELSON, 1985. Phytoplankton bloom produced by a receding ice edge in the Ross Sea spatial coherence with the density field. *Science*, **227** : 163-166.
- SOMMER U., 1986. Nitrate- and silicate-competition among Antarctic phytoplankton. *Mar. Biol.*, **91** : 345-351.
- SOMMER U. and H.H. STABEL, 1986. Near surface nutrient and phytoplankton distribution in the Drake passage during early december. *Polar Biol.*, **6** : 107-110.
- STOCKNER J.G. and N.J. ANTIA, 1986. Algal picoplankton from marine and freshwater ecosystems : a multidisciplinary perspective. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **43** : 2472-2503.
- TILZER M.M., B von BODUNGEN and V. SMETACEK, 1985. Light-dependance of phytoplankton photosynthesis in the Antarctic Ocean : implications for regulating productivity. In *Antarctic nutrients cycles and food webs*. W.R. Siegfried, P.R. Condy and R.M. Laws Ed., Proc 4th SCAR Symp Antarct Biol. Springer, Berlin, 60-69.
- TILZER M.M., M. ELBRÄCHTER, W.W. GIESKES and B. BEESE, 1986. Light-temperature interactions in the control of photosynthesis in Antarctic phytoplankton. *Polar Biol.*, **5** : 105-111.
- TREGUER P. and G. JACQUES, 1986. L'océan Antarctique. *La Recherche*, **178** : 746-755.
- TREGUER P., P APPRIOU, G. BORDIN, P. CUET, S. LE JEHAN and P. SOUCHU, 1987. Caractéristiques physiques et chimiques des masses d'eaux du secteur indien de l'océan Austral au sud du Front Polaire (Mer d'Amery) (Campagne Apsara II - Antiprod III, 1984). In *Caractéristiques biologiques, chimiques et sédimentologiques du secteur indien de l'océan austral (Plateau de Kerguelen)*. M. Fontugne and M. Fiala Ed., Rapp Camp Mer, TAAF 84-01, 54-74.
- WEBER L.H. and S.Z. EL-SAYED, 1985. Spatial variability of phytoplankton and the distribution and abundance of krill in the Indian sector of the southern ocean. In *Antarctic nutrients cycles and food webs*. W.R. Siegfried, P.R. Condy and R.M. Laws Ed., Proc 4th SCAR Symp. Antarct Biol. Springer, Berlin, 284-293.
- WHITAKER T.M., 1982. Primary production of phytoplankton off Signy Island, South Orkneys, the Antarctic. *Proc. R. Soc. London*, **B 214** : 169-189.
- YAMAGUCHI Y. and Y. SHIBATA, 1982. Standing stock and distribution of phytoplankton chlorophyll in the Southern Ocean south of Australia. *Trans. Tokyo Univ. Fish.*, **5** : 111-128.

Reçu le 4 octobre 1988 ; received October 4, 1988
 Accepté le 11 janvier 1989 ; accepted January 11, 1989

STRUCTURE DE LA POPULATION DE *POMATOSCHISTUS MICROPS* (KRØYER, 1838) POISSONS, GOBIIDES, lagune de Mauguio (France)

*Structure of the Pomatoschistus microps population
(Krøyer, 1838), Pisces, Gobiidae,
in the lagoon of Mauguio (France)*

J.L. BOUCHEREAU, J.C. JOYEUX, J.P. QUIGNARD

Laboratoire d'Ichtyologie et de Parasitologie Générale, U.S.T.L.,
Place Eugène Bataillon, 34060 Montpellier Cédex

GOBIIDES
TAILLE
AGE
SEX-RATIO
LAGUNE
GOLFE DU LION
STRUCTURE DE POPULATION
RECRUTEMENT

GOBIIDAE
SIZE
AGE COMPOSITION
SEX-RATIO
LAGOON
GULF OF LION
POPULATION STRUCTURE
RECRUITMENT

RESUME – A partir d'un échantillonnage, réalisé dans la lagune de Mauguio, durant deux ans, on a étudié la structure de la population de *Pomatoschistus microps*, au point de vue de la taille des individus, de l'âge et du sex-ratio. Les polygones de fréquence des tailles sont, pour les deux sexes, homogènes et leur évolution temporelle très analogue. Selon l'année, soit les tailles maximales sont semblables dans les deux sexes, soit les mâles sont plus grands que les femelles. Le recrutement des 0+ se fait en été. La mortalité des grands spécimens est diffuse mais plus accentuée au début et en fin de saison de ponte. La population est composée au maximum de trois classes d'âge. Le sex-ratio est en faveur des femelles. Ce déséquilibre s'accroît en période de ponte. Le nombre relatif des mâles tend à augmenter dans les grandes classes de taille. Enfin, des variations structurales interannuelles liées aux facteurs hydroclimatiques sont décelables.

ABSTRACT – The structure of a population of *Pomatoschistus microps* in the lagoon of Mauguio was studied for two years. For both sexes, the length-frequency distributions are homogeneous and change in a very similar way over time. In one year, maximum length was similar for both sexes, in another males were larger than females. Recruitment of the 0+ age class continues all summer. The mortality of large specimens also occurs throughout the year, but is particularly noticeable in spring and autumn, at the beginning and end of the breeding season. The population consists of three age-classes at most. The sex-ratio is permanently in favour of females. This lack of balance is more pronounced during the breeding season. Finally interannual variations in population structure connected with hydroclimatic factors are evident.

INTRODUCTION

Ce travail est consacré à trois aspects (taille des individus, âge et sex-ratio) de la structure de l'écophase benthique d'une population de *Pomatoschistus microps*. Ce Poisson est un petit Gobie (64 mm, sur les côtes britanniques, Jones et Miller, 1966) commun sur les côtes atlantiques de la Norvège au Maroc (Miller, 1986). En Méditerranée, sa présence est limitée au golfe du Lion. Sur toute l'étendue de son aire de répartition, il occupe les estuaires, les lagunes salées, ainsi que la frange marine littorale. En Méditerranée il est rare dans ce dernier biotope.

Dans la lagune de Mauguio, des 6 espèces de Gobies signalées (Quignard et Zaouali, 1980 et 1981; Bourquard, 1985; Joyeux, 1986), *P. microps* est numériquement la plus abondante. Ce Gobie laguno-sédentaire et à comportement nidificateur, quoique non commercialisé, fait l'objet d'une pêche importante (Quignard *et al.*, 1983; Joyeux, 1986). Il est capturé en même temps que les Athérines, les Anguilles, et autres Poissons à forte valeur marchande.

Si les travaux consacrés à la biologie de *P. microps* sont relativement nombreux en Europe du nord (Miller, 1984), en Méditerranée, seul Hervé (1978) aborde la biologie de ce Poisson.

MILIEU

La lagune de Mauguio (fig. 1), située sur la côte méditerranéenne française (Languedoc), a une surface de 3 166 ha. Sa profondeur maximum est de 1,30 m (moyenne : 0,80 m). Elle est en relation avec la mer par un chenal de 1 050 m de long, d'une profondeur de 1,50 m environ. De plus, elle communique avec le canal du Rhône à Sète et avec la lagune de Pérols. La salinité varie entre 37,5 ‰ environ à l'entrée du chenal et 10 ‰ dans la zone nord-est où l'on note des arrivées d'eau douce (Quignard *et al.*, 1983). Le fond est dans l'ensemble vaseux avec peu de cailloux mais des débris coquilliers parfois abondants (*Cerastoderma glaucum*). Au nord-est, on note la présence discontinue d'un herbier de *Potamogeton pectinatus* et sur la frange sud on trouve *Gracilaria verrucosa* et encore quelques *Zostera noltii* et *Ruppia maritima*. Partout abondent les Algues vertes des genres *Ulva*, *Enteromorpha*, *Chaetomorpha* et *Ulvopsis*. Enfin, cette lagune, très eutrophe, est sujette, de l'été au début de l'automne, à des crises dystrophiques.

METHODES ET MATERIEL

Les Gobies étudiés proviennent d'échantillonnages régulièrement faits, 1 à 2 fois par semaine, entre octobre 1985 et octobre 1987. L'engin de pêche utilisé est la «capéchade», sorte de grand verveux (Quignard et Farrugio, 1981) à mailles très petites (4 à 10 mm) et pourvu d'une paradière. Cet engin passif (fig. 2) couramment employé par les pêcheurs est calé à l'aide de pieux de bois, entre 0,30 et 1,30 m de profondeur. Donc, seule, la frange littorale très peu profonde n'a pas été explorée.

Les spécimens récoltés ont été congelés. Dans les plus brefs délais, après décongélation, ils ont été sexés d'après la forme de la papille urogénitale et mesurés (Lt = longueur totale en mm). Pour tracer les polygones de fréquence des tailles, les mâles comme les femelles ont été regroupés par mois en classes de 2 mm. Au total, 25 363 *P. microps* ont été étudiés dont 7 438 mâles et 17 925 femelles.

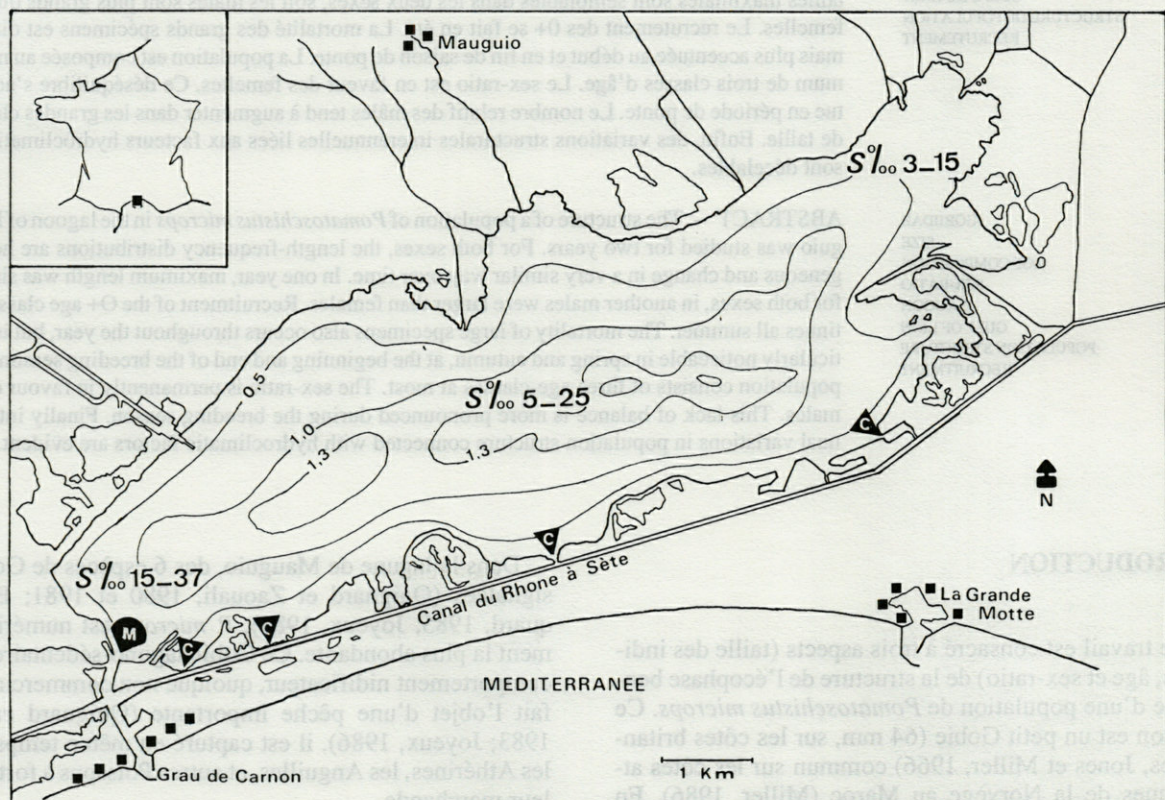


Fig. 1. — La lagune de Mauguio. Situation géographique, salinité et bathymétrie. M : communication avec la mer; C : communication avec le canal du Rhône à Sète.

The lagoon of Mauguio. Geographic situation, salinity and bathymetry. M : channel lagoon-sea; C : communication lagoon channel "Rhône to Sète".

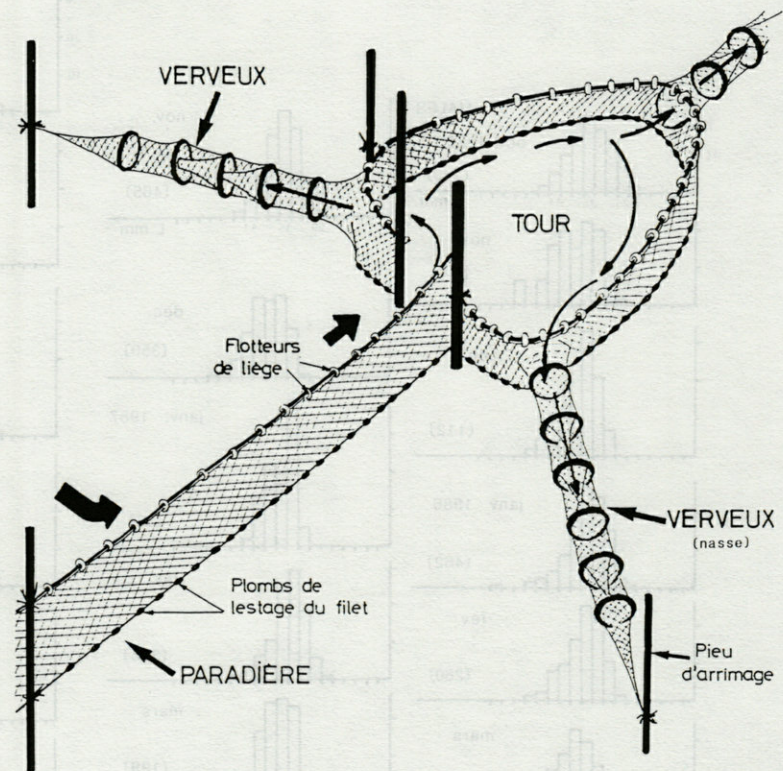


Fig. 2. — Engin de capture (capéchade). Les flèches indiquent le sens de déplacement du Poisson.
Catching gear (capechade). Direction of fish moving is arrowed.

RESULTATS

Les polygones de fréquence des tailles sont, chez les mâles comme chez les femelles (Fig. 3), unimodaux et assez symétriques par rapport au mode, exception faite chez les mâles de mai et juillet 1986. Les queues et têtes de distribution sont parfois très développées, ceci surtout en été. Les tailles extrêmes observées sont comprises entre 19 et 53 mm (mâle) et entre 20 et 49 mm (femelle). Nous n'avons trouvé des mâles de plus de 49 mm qu'en 1986. En 1987, la taille maximale est la même pour les 2 sexes ($L_t = 49$ mm). C'est durant les printemps 1986 et 1987 et la fin de l'été 1987 que les spécimens femelles les plus grands ont été pêchés. Chez les mâles le phénomène est moins net. Pourtant, dans l'un ou l'autre sexe, les individus des classes 41 et au-delà sont proportionnellement (Tabl. II) abondants de mars à juin, et surtout en mai. Les plus petits spécimens sont présents en été, de juin à septembre essentiellement. On les retrouve dans les échantillons de janvier ou de février selon l'année.

La moyenne et le mode de chaque polygone (Tabl. I) quel que soit le sexe, ont des valeurs très proches. Les modes mensuels, chez les femelles comme chez les mâles, sont compris entre les classes de taille 33-39 mm. La classe modale représente quasiment toujours, au minimum, 20 % des individus des échantillons; 60 % et plus de ceux-ci se trouvent inclus entre les bornes 33-39 mm. Les modes les plus élevés (37-39 mm) sont prin-

taniers : mars à juin, et les plus bas (33-35 mm) estivaux : (mai), juin à août. Il faut souligner la présence de modes ayant de basses valeurs en plein hiver : janvier, février.

Les moyennes (fig. 4) suivent la même évolution temporelle que les valeurs modales. Les minima sont enregistrés en été et en plein hiver. Dans ce dernier cas, les minima de 1987 sont plus accentués que ceux de 1986. Donc, dans l'ensemble, les modes et les moyennes augmentent de l'été (juillet) au printemps (avril-mai). Cette progression est interrompue par un «accident» hivernal ponctuel. Notons que les valeurs modales et moyennes (Tabl. I, fig. 3 et fig. 4) de mars à juin 1987 sont nettement inférieures à celles enregistrées en 1986 pour la même période. Enfin, les variances des moyennes (Tabl. I) sont particulièrement élevées en été de mai à septembre.

Les polygones de fréquence des tailles ne permettent pas d'appréhender directement l'âge des individus de nos échantillons. Pourtant, nous verrons dans la discussion qu'il est possible d'estimer que la population de Manguio est constituée d'individus appartenant aux classes d'âge 0+ à 1+ et peut-être 2+ d'après les travaux de Miller (1975).

Le sex-ratio (nombre de femelle/nombre de mâle) de la population de Manguio est fortement déséquilibré en faveur des femelles (Tabl. III). On note globalement sur 2 ans la présence d'un mâle pour 2,4 femelles. Ce déséquilibre s'accroît en période de reproduction. Il passe, en effet (Tabl. III) de 1 mâle pour 1,9 femelles durant la période où la population ne manifeste aucune activité

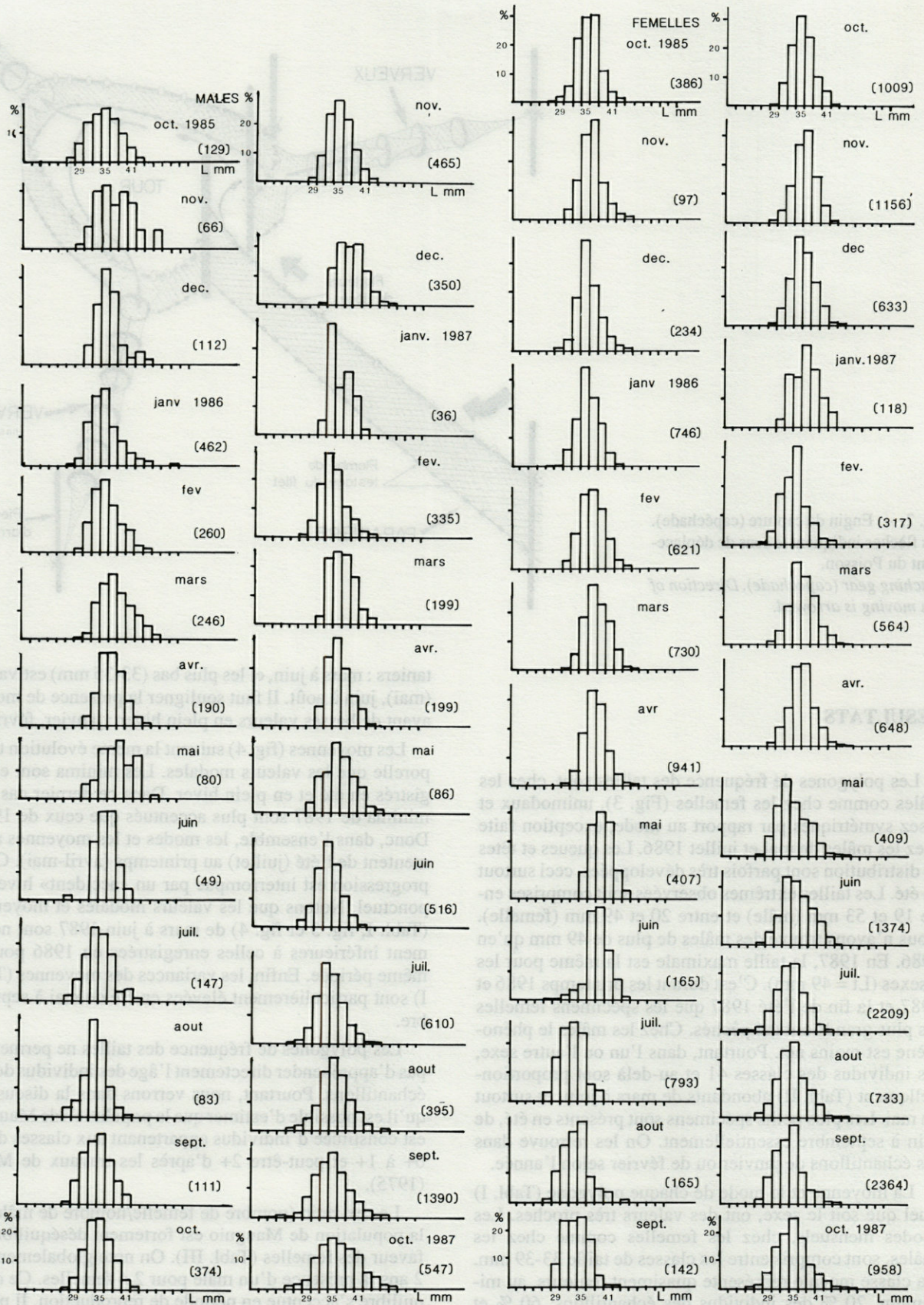


Fig. 3. - Polygones mensuels de fréquence des tailles des mâles (à gauche) et des femelles (à droite).
 Monthly length frequency distribution of mâles (left) and of femelles (right).

Tabl. I. — Longueurs moyennes mensuelles et écart-types.
Monthly length means and standard deviations.

MOIS	MALES			FEMELLES			
	Moyenne	Variance	Effectif	Moyenne	Variance	Effectif	
OCT	85	34,7	11,17	129	35,5	7,29	386
	86	34,7	9,03	374	35,5	7,17	1009
	87	36,5	19,63	547	34,9	12,99	958
NOV	85	36,2	12,18	66	36,4	6,79	97
	86	35,3	7,80	465	36,3	6,49	1156
DEC	85	35,8	8,89	112	35,8	6,78	234
	86	35,3	8,21	350	36,0	7,22	633
JANV	86	35,1	13,15	462	35,9	6,83	746
	87	35,2	6,71	36	36,9	8,74	118
FEV	86	35,8	12,58	260	36,9	7,66	621
	87	34,0	9,48	335	34,2	8,19	317
MARS	86	37,9	13,85	246	38,1	7,60	730
	87	36,1	7,46	199	36,4	9,31	564
AVR	86	37,0	9,12	190	37,8	6,18	941
	87	35,5	7,39	199	36,1	8,28	648
MAI	86	38,6	16,88	80	39,1	6,35	407
	87	35,8	12,25	86	34,4	11,38	409
JUIN	86	35,8	6,30	49	38,4	7,98	165
	87	33,4	8,43	516	35,4	11,60	1374
JUIL	86	34,0	10,32	147	33,2	10,86	793
	87	34,1	9,27	610	34,0	10,31	2209
AOUT	86	33,5	7,52	83	33,6	9,71	165
	87	35,2	12,15	395	34,6	11,67	733
SEPT	86	34,1	9,79	111	33,7	7,73	142
	87	34,6	14,88	1390	33,8	11,08	2364

sexuelle (par ex. novembre et février) à 1 mâle pour 3,6 femelles en pleine période de ponte (par ex. mai-juillet). Dans les petites classes de taille (19 à 31 mm) le sex-ratio varie d'un échantillon à l'autre mais souvent les femelles dominent. Entre $L_t = 33$ mm et $L_t = 45$ mm, les

femelles sont toujours plus nombreuses que les mâles. Au-delà, les mâles deviennent parfois prépondérants et sont seuls présents en 1985-86. Cependant, il faut souligner la stabilité générale du sex-ratio d'une année à l'autre.

DISCUSSION

1. Structure des polygones

Dans cette étude nous admettons qu'il n'existe pas de migration de *P. microps* entre la lagune et la mer. Nous n'avons d'ailleurs jamais constaté un tel phénomène, fort improbable étant donné la température de l'eau (Jones et Miller, 1966; Healey, 1972). Par contre, des échanges plus ou moins diffus peuvent exister avec les estuaires (Cadoule, Salaison, etc...), la lagune voisine de Pérols et le Canal du Rhône à Sète.

Les polygones de fréquence des tailles ont, dans les deux sexes, des structures et une évolution très analogues. Ils sont caractérisés, surtout chez les femelles, par leur allure subgaussienne. Cette homogénéité paraît être caractéristique du milieu étudié car elle ne se retrouve pas sur les côtes d'Europe du Nord. Les polygones publiés par Miller (1975), Van der Gaag (1979), Fouda et Miller (1981) sont en effet, à certaines périodes, polymodaux. On peut envisager que la structure des polygones obtenus pour la population de Mauguio résulte de biais dans l'échantillonnage. Cette hypothèse doit être prise en considération pour les classes de taille inférieures à 29 mm. La faible représentation de ces petites classes de taille est certainement due à la sélectivité de l'engin de pêche mais aussi à la non exploration de la frange littorale très peu profonde. Au-delà de 29 mm, la capéchade est suffisamment performante, étant donné la maille des nasses, pour rejeter toute influence de la méthode d'échantillonnage sur la structure observée. Soulignons que les plus petits individus pêchés ($L_t = 19$ mm) correspondent à la taille admise (Padoa, 1953) pour le début de la

Tabl. II. — Pourcentage des grands individus ($L_t = 40$ mm) dans les échantillons mensuels.
Percentage of large specimens (total length $L_t = 40$ mm) in monthly samples.

SEXE	ANNEE	OCTOBRE	NOVEMBRE	DECEMBRE	JANVIER	FEVRIER	MARS	AVRIL	MAI	JUIN	JUILLET	AOUT	SEPTEMBRE	OCTOBRE
MALES	1985-1986	6,2	4,6	8,9	9,6	13,5	27,2	14,7	33,7	4,1	5,5	1,2	3,6	4,5
	1986-1987	4,5	5,5	5,7	2,7	4,1	7,0	7,0	12,7	1,7	3,7	8,9	8,0	22,1
FEMELLES	1985-1986	4,9	8,2	6,9	5,9	14,0	25,1	16,4	34,6	25,5	5,0	4,2	1,4	6,2
	1986-1987	6,2	7,1	7,9	15,2	2,5	11,2	8,6	6,3	10,5	3,6	6,4	5,4	8,6

rents. La persistance de la structure unimodale est facilitée par la disparition progressive dès la fin du printemps des grands individus (Fig. 3).

L'évolution des divers paramètres caractéristiques des distributions des tailles peut être, le plus souvent expliquée par quelques événements biotiques et/ou abiotiques précis. Les minima estivaux des modes et des moyennes (mai à septembre) sont engendrés par le recrutement de juvéniles O+, nés à partir de la fin du mois d'avril et la diminution du nombre des grands individus (Tabl. I et II, fig. 3) à partir de la fin du mois de mai. Cet affaiblissement du stock des grands adultes au début de la saison de ponte résulte d'une mortalité due aux effets conjugués de la limite d'âge (ce sont probablement des 2+) et de l'effort consenti pour une ultime reproduction. Les minima hivernaux sont essentiellement dus à l'arrivée de petits individus. Le facteur température semble jouer ici un rôle important. En effet, ces minima sont moins marqués en 1986 qu'en 1987, année où le mois de janvier fut particulièrement rude (2^e et 3^e décades de janvier 1986 : + 9,5 et 5,9; 1987 : - 3,3 et 3,4) avec chutes de neige et gel des lagunes.

L'impact des basses températures sur la mortalité des individus âgés a déjà été mis en évidence dans les mers septentrionales par Healey (1972), Fonds (1973) et Miller (1975). L'apparition de petits spécimens en plein hiver est peut-être explicable par le rôle de refuge que peuvent jouer les zones « profondes » échantillonnées de Mauguio pour les individus vivant dans quelques cm d'eau à la périphérie de la lagune et dans les estuaires de la côte nord (Fig. 1). De tels déplacements hivernaux ont été décrits dans le nord de l'Europe par Jones et Miller (1966), Healey (1972), Fouda et Miller (1981). L'importance du froid hivernal de janvier-février 1986 a des conséquences sur la structure générale ultérieure de la population. Les modes et les moyennes de mars à mai 1987 sont nettement inférieurs à ceux de 1986.

2. Age

Il est difficile, étant donné la structure des polygones, de déterminer le nombre de cohortes constituant la population et l'âge des *P. microps* de la lagune de Mauguio. Pourtant, l'évolution de ceux-ci, entre fin avril et août-septembre de 1986, permet de proposer un schéma de structure d'âge de cette population. Dès mai-juin, de petits individus immatures apparaissent (Lt = 19 à 27 mm) si bien que, comme nous l'avons vu, la moyenne générale diminue. Ce recrutement non massif (pas de mode) est constitué d'individus nés à partir de fin avril et sont donc des O+. Les plus grands *P. microps* formant l'essentiel des modes (35 à 39) sont pour la majorité des adultes (gonades développées) nés l'année précédente, donc au moins des 1+ ayant passé un hiver. Les très grands spécimens mâles et femelles de plus de 42-43 mm (maximum 53 mm pour les mâles et 49 mm pour les femelles) qui se raréfient à partir de mai-juin, sont certainement des 2+ ayant survécu à un 2^e hiver. Cette hypothèse est plausible si l'on se réfère aux travaux réalisés dans l'Atlanti-

que nord par Jones et Miller (1966), Healey (1972), Miller (1975 et 1984), Fouda et Miller (1981), Evans et Tallmark (1985). Pourtant, il ne faut pas éliminer la possibilité que les grands spécimens soient des 1+ nés en début de ponte. D'après ces données, on peut donc admettre, avec certitude, qu'à partir de juin-juillet, la population benthique de *P. microps* de Mauguio est composée de juvéniles O+ et d'adultes 1+, et qu'au début de la saison de ponte, en mai au moins, trois classes d'âge, O+, 1+ et 2+, sont représentées.

3. Sex-ratio

Le sex-ratio peut être déterminé génétiquement ou épigénétiquement. Mais bon nombre de facteurs peuvent secondairement le modifier. Parmi ceux-ci nous pouvons retenir : une longévité naturelle différente sur toutes ou partie des classes d'âge ou de taille; une pêche sélective en relation avec des différences morphologiques. En plus de ces facteurs, certains événements comportementaux peuvent biaiser l'échantillonnage par rapport à la population globale réelle, en engendrant des ségrégations spatio-temporelles. Enfin, une croissance différente entre mâle et femelle peut jouer un rôle, le comportement et la capturabilité étant le plus souvent en étroite corrélation avec la taille.

Le sex-ratio global (Tabl. III) de *Pomatoschistus microps* calculé sur 24 mois dans la lagune de Mauguio est très déséquilibré. On trouve en moyenne 1 mâle pour 2,4 femelles. Un tel déséquilibre n'est pas en général. Chez *P. microps*, il n'a été signalé que par Dunker et Ladiges (1960) et par Magnhagen (1986). De plus, Miller (1984) indique que pour les 26 espèces de Gobies étudiées à ce jour, le rapport 1:1 est le plus fréquent et que là où il y a déséquilibre, celui-ci peut être parfois en faveur des mâles (*Pomatoschistus norvegicus*, in Gibson et Ezzi, 1981).

A Mauguio, la dominance des femelles s'accroît durant la saison de ponte : 1 mâle pour 3,6 femelles (Tabl. III). Cet aspect saisonnier a déjà été décrit chez *P. microps* (Healey, 1972; Magnhagen, 1986) et chez d'autres Gobies (Swedmark, 1958; Hesthagen, 1977; Miller, 1982, 1984). Il est évidemment à mettre en relation avec le comportement nidificateur des mâles. Durant la reproduction, ceux-ci sont mobilisés dès leur 1^{ère} année d'existence pour assurer la fécondation et le gardiennage des oeufs. Ils se déplacent peu au-delà d'un périmètre très délimité autour du nid et de ce fait sont peu capturés par les engins de pêche passifs que sont les capéchades. Cette disparité entre le nombre de mâles et de femelles capturables durant la période de ponte est également accentuée par le fait que les femelles à la recherche d'un partenaire, se déplaçant beaucoup, ont plus d'occasions de se faire capturer. De plus, leur embonpoint, dû au développement des gonades et au parasitisme (Maillard, 1976), les rend très vulnérables aux engins d'échantillonnage.

Si nous considérons la taille des individus, le sex-ratio évolue en fonction de celle-ci (Tabl. III). Le très fort

sex-ratio constaté globalement sur 2 ans pour toutes les classes de taille inférieures à 44 mm est difficilement explicable. La croissance ne semble pas pouvoir être mise en cause, il n'y a pas d'évolution nette du sex-ratio entre 22 et 46 mm. Les histogrammes de fréquence des tailles et les moyennes obtenues pendant 24 mois, très semblables dans les 2 sexes, ne révèlent pas une croissance différentielle importante. Healey (1972), Fouda et Miller (1981) ont d'ailleurs trouvé qu'en Europe du nord, les croissances des mâles et des femelles sont sensiblement égales. De même, nous devons écarter la possible influence d'une ségrégation spatiale ou temporelle. De plus, comme nous l'avons précédemment signalé, les auteurs qui ont décrit des déplacements chez *P. microps* (Kunz, 1969; Jones et Miller, 1966; Miller, 1975; Fouda et Miller, 1981) ne font jamais état d'une quelconque ségrégation sexuelle. On peut évidemment mettre en cause une certaine sélectivité des engins de récolte. Si cette sélectivité existe bien durant la période de ponte, étant donné le comportement de ces Gobies, on ne peut plus retenir cette hypothèse durant les autres mois de l'année, où la morphologie comme le comportement des mâles et des femelles, semblent les mêmes. On constate d'ailleurs que les mâles dominent dans les classes de taille inférieures à 33 mm, de novembre à février. La seule hypothèse admissible pour interpréter ce sex-ratio est une forte mortalité des mâles due à une différence de sensibilité écophysiological ou de prédation (Giles, 1984) dont les effets se manifestent, quelle que soit la saison, à partir de la classe de taille 32-33 mm. De fortes mortalités d'un sexe ou de l'autre ont déjà été mises en évidence chez d'autres espèces (Kostyuchenko, 1970; Gibson et Ezzi, 1978, 1981).

Le brusque accroissement du nombre relatif des mâles dans les grandes classes de taille et leur seule présence au-delà de 46 mm en 1985-86 peuvent être attribuées à un effort primaire et secondaire (Miller, 1984) de reproduction plus important chez les femelles que chez les mâles. Sur les côtes anglaises Fouda et Miller (1981) n'ont jamais trouvé de mâles plus grands que les femelles, ce qui les amène à réfuter toute corrélation directe entre mortalité et ponte. Le sex-ratio en 1987 est déséquilibré en faveur des femelles quelle que soit la saison. Ceci peut être mis en relation avec la mortalité hivernale, déjà mentionnée, des individus âgés; celle-ci affecte aussi bien les mâles que les femelles et élimine, en partie ou totalement, les classes de taille supérieures à 45-47 mm, composées essentiellement de mâles en 1986.

Il est donc très difficile de déceler les facteurs responsables du sex-ratio. Malgré cela, nous pouvons évoquer la signification et les éventuelles conséquences de celui-ci au niveau du succès reproductif de cette population.

Les femelles de *P. microps* sont peu fécondes (Healey, 1972; Miller, 1986) et cette faible fécondité individuelle (quelques centaines à 3 000 oeufs environ par ponte) est dans l'absolu un facteur limitant. Mauguio étant une lagune vaseuse peu profonde, en plus de la prédation, s'ajoutent les risques de destruction des pontes par

envasement ou déplacement des coquilles (nids), lors des coups de vent. Ces facteurs négatifs peuvent être en grande partie compensés par la «surproduction» de femelles. Cette situation n'a évidemment de valeur opérationnelle qu'à partir d'un nombre minimum de mâles disponibles pour la ponte et de leur aptitude à féconder et à garder les oeufs. De toute façon, le grand nombre relatif de femelles permet d'optimiser l'action des mâles en leur facilitant l'accès aux génitrices (compétition entre mâle peu importante, opportunités de fécondation accrues après éclosion ou destruction des nids...). En contre-partie, ce sex-ratio déséquilibré présente des inconvénients. L'abondance des femelles mûres peut inciter les mâles à désertir leur nid, surtout en fin de développement des oeufs (Keenleyside, 1983) d'où une mortalité embryonnaire par manque de soins. De plus, cette surproduction de femelles augmente la compétition entre celles-ci (compétition for sperm) et limite leurs possibilités de choix vis-à-vis des géniteurs et des nids. Ces derniers aspects ont d'autant plus d'importance au niveau du succès reproducteur que, dans Mauguio, les mâles ont essentiellement à leur disposition pour nidifier des petites coquilles de *Cerastoderma glaucum*. Le facteur «taille maximale» des nids potentiels peut donc être limitant pour une partie de la population des génitrices.

Bien d'autres facteurs environnementaux abiotiques et biotiques interviennent certainement en minimisant ou exagérant les conséquences du sex-ratio sur la reproduction, mais nous n'avons pas actuellement de données suffisamment précises pour évaluer leur importance.

CONCLUSION

Dans la lagune saumâtre de Mauguio, prospère, sur les fonds vaseux ou sablo-vaseux, une population sédentaire de *Pomatoschistus microps*. Cette population, durant sa phase épibenthique est très homogène au point de vue des tailles.

Entre les sexes, il existe des différences de longévité sinon de croissance mais celles-ci ne paraissent pas permanentes. Ces différences interannuelles peuvent être mises en relation avec les facteurs hydroclimatiques conjugués aux effets des investissements reproductifs assez différents entre mâles et femelles.

La présence possible de grands mâles a une signification adaptative en ce qui concerne le succès reproductif des femelles, les grands mâles étant, généralement, plus aptes à assurer un gardiennage de qualité (défense du nid, nombre d'oeufs gardés) que les petits.

Les phénomènes de recrutement et de mortalité semblent suffisamment concomitants et discrets pour que l'unimodalité des polygones des fréquences des tailles ne soit pas perturbée. De plus, la croissance rapide des recrues (0+) en plein été participe également à maintenir cette homogénéité.

Les modes et les moyennes présentent une évolution très nette au cours de l'année. Bas en plein été, ils pro-

gressent généralement jusqu'à la saison de ponte suivante. Cette croissance quasiment continue, mais essentiellement pré et post hivernale, optimise la résistance au froid et détermine, chez cette espèce, le niveau du succès reproductif, la fécondité comme la «qualité» du gardiennage étant proportionnels à la taille des individus.

Si l'unimodalité des polygones ne permet pas de distinguer nettement les classes d'âge, l'évolution de leur structure indique, malgré tout, qu'une classe d'âge est fortement dominante, mais que deux ou trois peuvent exister.

La population de *P. microps* de Mauguio peut être considérée comme ayant encore des potentialités permettant une vie pluriannuelle, mais elle se comporte dans la réalité, par suite de la dominance d'un groupe d'âge et de la longévité aléatoire, comme une espèce annuelle. Au point de vue reproductif, elle représente, de ce fait, un cas typique d'itéroparité contractée.

La caractéristique la plus forte de la population de Mauguio est le déséquilibre du sex-ratio en faveur des femelles. Celui-ci s'établit très tôt et se maintient le plus souvent quels que soient la saison et l'âge. Pourtant, des différences peuvent exister d'une année à l'autre. La surproduction de femelles est un facteur contribuant au succès reproductif des *P. microps* de Mauguio, mais elle peut s'accompagner d'un gaspillage, potentiellement non négligeable, d'ovocytes et d'oeufs.

Malgré une apparente simplicité, la structure de l'écophase benthique des *P. microps* de Mauguio est complexe et changeante, d'une saison à l'autre, et d'une année à l'autre, en fonction du cycle vital et des conditions du milieu.

BIBLIOGRAPHIE

- BOURQUARD C., 1985. Structure et mécanisme de mise en place, de maintien et d'évolution des peuplements ichthyiques lagunaires du golfe du Lion. Thèse 3^e cycle, U.S.T.L. Montpellier, 337 p.
- DUNKER G. et W. LADIGES, 1960. Die Fische der Nordmark. Abhand. Verhandl. Naturwiss. Vereins. Hamburg. N.F. Bd III. Suppl. : 432 p.
- EVANS S. et B. TALLMARK, 1985. Niche separation within the mobile predator guild on marine shallow soft bottom. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 23 : 279-286.
- FONDS M., 1973. Sand gobies in the Dutch Wadden Sea (*Pomatoschistus*, Gobiidae, Pisces). *Netherl. J. Sea Res.*, 6 : 417-478.
- FOUDA M. et P.J. MILLER, 1981. Age and growth of the common goby, *Pomatoschistus microps* on the South Coast of England. *Estuar. coast mar. Sci.*, 12(2) : 121-129.
- GIBSON R.N. et I.A. EZZI, 1978. The biology of a scottish population of Fries Goby *Lesueurigobius friesii*. *J. Fish. Biol.*, 12(4) : 371-389.
- GIBSON R.N. et I.A. EZZI, 1981. The biology of the Norway Goby *Pomatoschistus norvegicus* (Collett), on the west coast of Scotland. *J. Fish. Biol.*, 19(6) : 697-719.
- GILES N., 1984. Implications of parental care of offspring for the anti predator behaviour of adult male and female Three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus* L. *Fish Reproduction*. Acad Press Inc. London Ltd : 275-289.
- HAELEY M.C., 1972. On the population ecology of the common goby in the Ythan estuary. *J. Nat. Hist.*, 6 : 133-145.
- HERVE P., 1978. Ichthyofaune comparée de deux étangs littoraux du Roussillon : Canet-St Nazaire et Salses-Leucate. Thèse 3^e cycle Univ. P. et M. Curie, Paris, 253 p.
- HESTHAGEN I.H., 1977. Migrations, breeding and growth in *Pomatoschistus minutus* (Pallas)(Pisces, Gobiidae) in Oslofjorden. *Sarsia*, 63 : 17-26.
- JONES D. et P.J. MILLER, 1966. Seasonal migrations of the common Goby *Pomatoschistus microps* (Krøyer), in Morecambe Bay and elsewhere. *Hydrobiologia*, 27 : 515-528.
- JOYEUX J.C., 1986. Les Gobies de l'étang de Mauguio (Poissons Téléostéens, Perciformes, Gobiidés). Systématique, écobiologie et pêche. D.E.A., P. Valéry, Montpellier, 73 p.
- KEENSLEYSIDE M.H.A., 1983. Mate desertion in relation to adult sex-ratio in the biparental Cichlid Fish. *Animal Behaviour*, 31 : 683-688.
- KUNZ Y., 1969. Salinity preference and salinity tolerance of the katadromous teleost *Pomatoschistus (Gobius) microps*, Kroyer. *Proc. E. Ir. Acad.*, 68(6) : 77-88.
- KOSTYUCHENKO V.A., 1970. On the regulation of Gobiidae fishery in the Azov Sea. *Trudy VSES, Nauchno. Issled. Inst. Morsk. ryb. Khoz Okeanogr.*, 71 : 51-67.
- MAGNHAGEN C., 1986. Activity differences influencing food selection in the marine fish *Pomatoschistus microps*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 43(1) : 223-227.
- MAILLARD C.P., 1976. Distomatoses de poissons en milieu lagunaire. Thèse d'Etat, USTL Montpellier, 383 p.
- MILLER P.J., 1975. Age structure and life-span in the common Goby *Pomatoschistus microps*. *J. Zool. Lond.*, 177 : 425-448.
- MILLER P.J., 1982. A new *Pomatoschistus* from the Mediterranean and redescription of *P. tortonesei* Miller, 1968. *Senckenberg biol.*, 62 : 5-19.
- MILLER P.J., 1984. The tokology of gobiid fishes. In : *Fish Reproduction Strategies and tactics*. Ed. G.W. Potts and R.J. Wootton, London : Acad. Press : 119-153.
- MILLER P.J., 1986. Gobioides. In : *Fishes of the North-eastern Atlantic and the Mediterranean*. Ed. Whitehead P.J.P., M.L. Bauchot, J.C. Hureau, J. Nielsen, E. Tortonese. UNESCO. III : 1019-1085.
- PADOA E., 1953. Sottordine Gobiiformes. Famiglia Gobiidae in Uova, Larve e stadi Giovanili di Teleostei. *Fauna Flora Golfo Napoli*, 38 : 648-678.
- QUIGNARD J.P. et H. FARRUGIO, 1981. Les pêcheries fixes lagunaires : caractéristiques et possibilités. *Pêche maritime*, 1238 : 289-293.
- QUIGNARD J.P., C. MAZOYER-MAYERE, R. VIANET, R. MAN-WAI, M.K. BENHARRAT, 1983. Un exemple d'exploitation lagunaire en Languedoc : l'étang de l'Or (Mauguio). Pêche et production halieutique. *Science Pêche*, 336 : 3-23.
- QUIGNARD J.P. et J. ZAOUALI, 1980. Les lagunes périméditerranéennes. Bibliographie ichthyologique annotée. Première partie : les étangs français de Canet à Thau. *Bull. Off. Natn. Pêches Tunisie*, 4(2) : 293-360.
- QUIGNARD J.P. et J. ZAOUALI, 1981. Les lagunes périméditerranéennes. Bibliographie ichthyologique annotée. Deuxième partie : les étangs français d'Ingril à Porto-Vecchio. *Bull. Off. Natn. Pêches Tunisie*, 5(1) : 41-96.

SWEDMARK M., 1958. Sur la variation géographique de *Gobius minutus*, Pallas. I - Biologie et croissance. *Arch. Zool. exp. gén., Notes et Revues*, 95(1) : 32-51.

VAN der GAAG M., 1979. Aantallen, verdeling, groei en voedselop name van twee grondelsoorten op het Balgzand in 1975 en 1976. Intern Report n 1977-9, Netherlands Institute for Sea Research, Texel, 80 p.

Reçu le 2 février 1988; received February 2, 1988
Accepté le 9 mai 1988; accepted May 9, 1988

HAELLY M.C., 1972. On the population ecology of the common goby in the Ythan estuary. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 52 : 133-142.

HERVE P., 1978. Ichthyofaune comparée de deux étangs littoraux du Roussillon : Canal St Nazaire et Salès-Lacoste. Thèse de cycle Univ. P. et M. Curie, Paris, 253 p.

NESTHAGEN H., 1977. Migrations, breeding and growth in *Pomatoschistus minutus* (Pallas) (Pisces: Gobiidae) in Ostfjord, Norway. *Env. Biol. Fish.* 3 : 17-26.

JONES D. et P.J. MILLER, 1969. Seasonal migrations of the common Goby *Pomatoschistus minutus* (Pallas) in Morecambe Bay and elsewhere. *Hydrobiologia* 37 : 513-528.

JOYEUX J.C., 1986. Les Gobies de l'étang de Mangnio (Pyrénées-Orientales, France). *Systématique, écologie et pêche*. D.E.A. P. Vieilles, Montpellier, 73 p.

KERNSELYSTE M.H.A., 1983. Male description in relation to adult sex-ratio in the dipercal Cichlid fish. *Animal Behaviour* 31 : 683-688.

KUHN Y., 1989. Salinity preference and salinity tolerance of the katadromous teleost *Pomatoschistus (Gobius) minutus*. *Hydrobiologia* 188(1) : 77-88.

KOSTYUCHENKO V.A., 1970. On the regulation of Gobiidae fishery in the Azov Sea. *Vysly Vses. Nauchno. Issled. Inst. Morya, Ryb. Khoz. Okeanogr.* 71 : 31-67.

MAGNAGHENI C., 1986. Activity differences influencing food selection in the marine fish *Pomatoschistus minutus*. *Comp. Biochem. Physiol.* 93B(1) : 223-227.

MALLARD C.P., 1976. Distomatozoa de poissons en milieu lagunaire. Thèse d'Etat, Univ. Montpellier, 383 p.

MILLER P.J., 1975. Age structure and life span in the common Goby *Pomatoschistus minutus*. *J. Zool. Lond.* 171 : 425-448.

MILLER P.J., 1982. A new *Pomatoschistus* from the Mediterranean and redescription of *P. minutus* Miller, 1968. *Env. Biol. Fish.* 62 : 3-19.

MILLER P.J., 1984. The topology of gobiid fishes. In: Fish production strategies and tactics. Ed. G.W. Potts and K.J. Wootten. London: Acad. Press: 119-153.

MILLER P.J., 1986. Gobiidae. In: Fishes of the North-eastern Atlantic and the Mediterranean. Ed. Whitehead P.J.P., Mill. *Bull. J.C. Hureau, J. Nielsen, E. Tonnese. UNESCO.* III : 1019-1083.

BADOLÉ E., 1957. *Sorologie Gobiiformes. Familis Gobiidae in Uova. I. nve e stadi giovanili di teleostei. Forum Pisci. Golfo Napoli* 38 : 648-678.

QUIGNARD J.P. et H. FARRUGIO, 1981. Les pêches lagers lagunaires : caractéristiques et possibilités. *Pêche maritime* 1238 : 289-293.

QUIGNARD J.P., C. MAZOUYER-MAYRE, R. VIANET, R. MAN-WAL M.K. BENHARAT, 1983. Un exemple de exploitation lagunaire en Langedoc : l'étang de Tor (Munéville). *Pêche et production halieutique. Sciences Pêche* 336 : 3-23.

QUIGNARD J.P. et J. ZAOUALI, 1980. Les lagunes pélagiques méditerranéennes. *Bibliographie ichthyologique annuelle. Première partie : les étangs français de Canal à Tran. Bull. Off. Nat. Pêche Tunisie* 4(2) : 293-300.

QUIGNARD J.P. et J. ZAOUALI, 1981. Les lagunes pélagiques méditerranéennes. *Bibliographie ichthyologique annuelle. Deuxième partie : les étangs français d'Algérie à Porto-Vecchio. Bull. Off. Nat. Pêche Tunisie* 5(1) : 41-96.

BOURQUARD C., 1988. Structure et mécanisme de mise en place de mâles et d'évolution des peuplements ichthyofauniques de l'étang de Tor. Thèse 3^e cycle, U.S.T.L. Montpellier, 337 p.

DUNKER G. et W. LADIGES, 1960. Die Fische der Nordmark. *Abhand. Verh. dt. Naturwiss. Vereins Hamburg* N.F. Bd III, Suppl. : 455 p.

EVANS S. et B. TATELMARK, 1985. Niche separation within the mobile predator guild on marine shallow soft bottom. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 23 : 279-286.

FONDS M., 1973. Sand gobies in the Dutch Wadden Sea (*Pomatoschistus Gobiidae*, Pisces). *Netherlands J. Sea Res.* 6 : 417-428.

FOUDA M. et P.J. MILLER, 1981. Age and growth of the common goby, *Pomatoschistus minutus*, on the South Coast of England. *Estuar. Coast Mar. Sci.* 13(2) : 121-129.

GIBSON R.N. et I.A. EZZEL, 1978. The biology of a Scottish population of Fries Goby *Lemniscostus friesii*. *J. Fish Biol.* 12(4) : 371-380.

GIBSON R.N. et I.A. EZZEL, 1981. The biology of the Norway Goby *Pomatoschistus norvegicus* (Göteborg), on the west coast of Scotland. *J. Fish Biol.* 19(6) : 697-719.

SCANNING ELECTRON MICROSCOPE STUDY OF EGG SHELL DEVELOPMENT IN *TRIOPS CANCRIFORMIS* (BOSEC) (CRUSTACEA, NOTOSTRACA)

S. TOMMASINI, F. SCANABISSI SABELLI and M. TRENTINI

Department of Experimental Evolutionary Biology,
University of Bologna, Via Belmeloro, 8
40 126 Bologna, Italy

OEUF
COQUE
MICROSCOPE A BALAYAGE
MORPHOLOGIE
NOTOSTRACA

EGGSHELL
SCANNING ELECTRON MICROSCOPY
MORPHOLOGY
NOTOSTRACA

RESUME – Le développement de l'enveloppe tertiaire de l'oeuf du Notostracé *Triops cancriformis* a été étudié au microscope électronique à balayage. La coque est secrétée comme une strate unique qui se délamine en deux, puis en trois strates définitives. La cuticule embryonnaire a été identifiée au-dessous de la couche interne de la coque.

ABSTRACT – The development of the eggshell of Notostracan *Triops cancriformis* is examined with the SEM. The eggshell is initially composed of one layer, then, this layer is delaminated in two and finally three layers. The embryonic cuticle is recognized beneath the inner layer of eggshell.

INTRODUCTION

Different species of Crustacean Phyllopods (Anostraca, Notostraca and Conchostraca) live in temporary pools of freshwater. The animals living in such an environment, subject to abrupt variations like dehydration, drying up and wide thermic excursions, have to face numerous adaptations, one of the most significant consists of rather long cryptobiosis (even a number of years) during which the larval stage survives. This capacity is greatly due to the particular type of shell enveloping the embryo (Mazzini *et al.*, 1984 for a review).

Eggshell formation in Crustacean Phyllopods has been studied with a Transmission electron microscope, above all in Anostraca (Linder, 1960; Morris and Afzelius, 1967; Anderson *et al.*, 1970; Garreau de Loubresse, 1974; Mazzini, 1978); the structure and morphology of the shell by SEM has been observed mainly in relation to their taxonomy (Mura *et al.*, 1978; Gilchrist, 1978; Alonso and Alcaraz, 1984; Mura, 1986; Mura and Thiery, 1986). As to the Notostraca by SEM, already laid and dried eggs have been studied (Gilchrist, 1978; Alonso and Alcaraz, 1984; Thiery, 1985), while our research is aimed at studying the development of the *Triops cancriformis* eggshell, whose follicular duct cell ultrastructure, which synthesizes the material (Trentini and Sabelli Scanabissi, 1982), has already been studied by us. So much

in order to check any possible structural differences between the supposed subitaneous and resting eggs (Linder, 1960 ; Hempel-Zawitkowska, 1967; Belk and Cole, 1975; Bandu and Bowland, 1985).

MATERIAL AND METHODS

The specimens were collected in the spring of 1986 and 1987 in rice-fields, flooded for almost a month, in the Province of Ferrara, from maleless populations (Zafagnini and Trentini, 1980) and laboratory bred.

The genital system of rudimentary hermaphrodite females consists of two ovaries and an uterus which run along the animal's body ; the uterus, by means of two short ducts, leads into the ovigerous pockets, a modification of the eleventh pair of feet (fig. 1).

The eggs examined were taken : 1) from the ducts, 2) from the ovigerous pockets, 3) outside, at various ages (hours, days, up to over a year) from deposition, in water and dry.

The eggs received no treatment either with ultrasound or with solvent since they showed no traces of surface dirt, having always been taken either from the animal's body or in water; only those preserved in dry places received brief ultrasound treatment. They were mounted

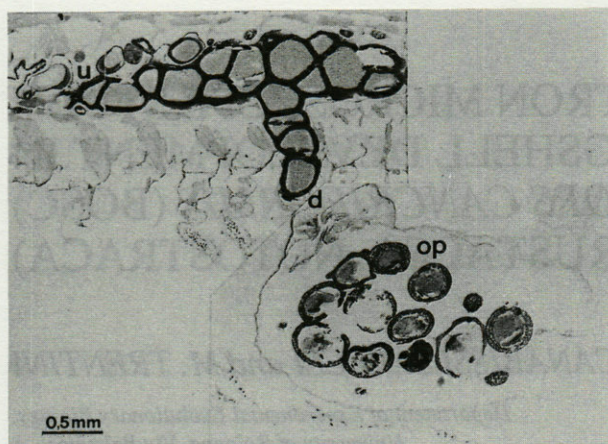


Fig. 1. — Section of reproductive apparatus in *Triops cancriformis*. d = duct ; op = ovigerous pocket ; u = uterus.

and sectioned in order to observe the internal structure on a two-sided adhesive tape, metalized with gold and observed with a Philips 515 SEM.

RESULTS

Observation of the eggshell of *T. cancriformis* by SEM was carried out at various stages of maturation in order to verify their formation. The oocytes, which having matured in the follicles, on moving down the uterus meet the eggshell material secreted by the tubule cells (Trentini and Sabelli Scanabissi, 1982). The eggs are massed together in the uterus and completely enveloped by the secretion, a reddish fluid (Longhurst, 1955), then, along a short duct, deposited in the ovigerous pockets (fig. 1), where they remain for the whole intermoult, lasting about a week, in the laboratory, after which they are deposited outside with the moult.

In the earliest phase, the shell is still soft and sticky, the surface smooth and it has no particular pattern or

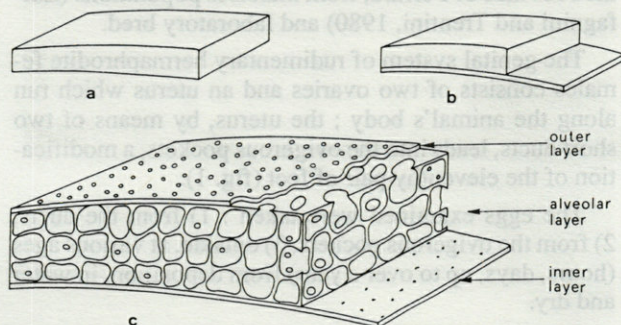


Fig. 2. — Three-dimensional representation of three layers development of *Triops cancriformis* eggshell. a = newformed and unstratified eggshell; b = inner layer formation; c = final eggshell.

structure; in section it is like a layer of about $9\ \mu\text{m}$ shapeless and compact (Fig. 2a; Plate I,1). In the subsequent 10-12 hours it delaminates into two distinct layers, the outer one of about $7\ \mu\text{m}$ and the inner about $2,5\ \mu\text{m}$ (Fig. 2b; Plate I,2). The maturing process continues when numerous circular craters, up to $20\ \mu\text{m}$ in diameter, open on the surface (Plate I, 3); at the same time numerous alveoli form in the outer layer and these stratify in successive planes from the outside inwards, thus causing an increase in the shell of up to $25\ \mu\text{m}$ (Plate I,5). The inner layer, instead, is not at all affected by the formation of the alveoli and remains compact and constant in thickness (Plate I,7). When the formation of alveoli is begun, the typical craters of the preceding phase are obliterated (Plate I,4) and the surface appears uniformly covered with pores (Plate I,6) which affect only a new external layer of about $1\ \mu\text{m}$, which can only now be observed and which may delaminate in dried eggs, while still remaining perforated (Plate I,8). In the final stage, then, the sectioned shell is formed of three layers: 1) perforated outer layer (Plate I, 6,8); 2) alveolar layer (no longer three series of alveoli with holes passing between one chamber and another (Plate I, 5,8,10); 3) inner layer of $2,5\ \mu\text{m}$, which may frequently detach itself from the alveolar layer (Fig. 2c; Plate I,9,10). The time required for the shell to mature is estimated, for eggs laid in water, at about 36-48 hours. From our observations it comes out that the shell maturation process starts, and may even be completed, in the ovigerous pockets. The eggs recently passed into the ovigerous pockets are deposited in water, the shell not completely developed, but this in no way prejudices their survival since they, too, continue shell development in the same manner. If the eggs deposited in water meet with drying, eggshell maturity is reached more rapidly, presumably due to direct exposure to the air.

With the deposition, the eggs begin the segmentation until the embryo is formed and, subsequently, the larval stages. Our experimental data demonstrate that the embryonic development is unrelated to eggshell formation and it is stopped by drying at any stage (i.e.: egg, gastrula, nauplius, metanauplius). The successful hatching and its rapidity are related to the embryonic stage reached before drying (Hempel-Zawitkowska, 1967).

The embryo produces, in the first hours after deposition, a cuticular membrane (Plate I,2,7); at the hatching the metanauplius (Longhurst, 1955) is enclosed in another larval envelope (hatching membrane) (Plate I,9), which continues to envelope the metanauplius even for some hours after the emergence from the eggshell.

DISCUSSION

Our scanning studies on the *T. cancriformis* eggshell, observed during the maturing process up to hatching, have shown, partially rectifying known data (Gilchrist, 1978; Trentini and Sabelli Scanabissi, 1982; Thiery,

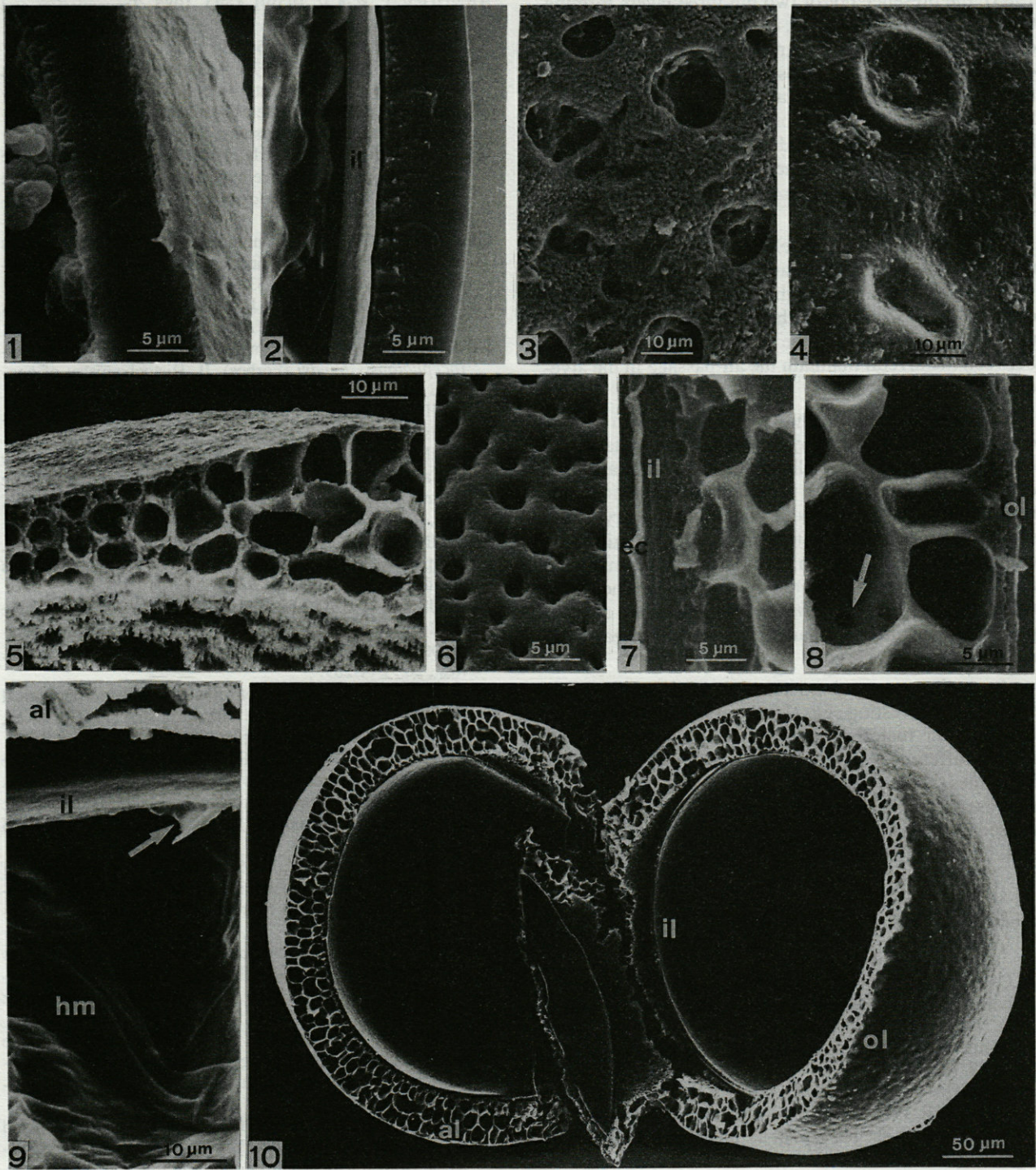


Plate I. - 1, unistratified eggshell; 2, inner layer formation; 3, eggshell surface with craters; 4, eggshell with obliterated craters; 5, cross section of increasing eggshell thickness after alveolar layer formation; 6, eggshell surface with characteristic pores of final stage; 7,8, cross sections of three layers and embryonic cuticle. Arrow = hole in alveolar layer; 9, cross section of embryonated egg showing alveolar and inner layer and hatching membrane. Arrow = embryonic cuticle; 10, general view of final eggshell showing the three typical layers, after metanauplius hatching. al = alveolar layer; ec = embryonic cuticle; hm = hatching membrane; il = inner layer ; ol = outer layer.

1985), the presence not of two but three layers forming the eggshell. The inner layer, identified by the same authors as embryonic cuticle, is really the inner layer of the eggshell. In fact, we have observed that this originates at the beginning of shell maturation and is preserved up to hatching and, when the embryo develops, the true embryonic cuticle is clearly evident beneath it. The study of embryonic cuticle and other larval membranes (i.e. hatching membrane) will be the object of following investigations.

A second aspect is the relationship one can see between the deep craters appearing at the beginning of alveolar layer formation and the passage of air inside the compact layer. Confirming this, such craters later disappear, while only pores on the surface and wide openings between the alveoli maintain the air passage in the alveolar layer.

The particular architecture of the eggshell in *T. cancriformis* is, as in other Phyllopods living in astatic waters, highly adaptative (Belk and Cole, 1975; Mazzini *et al.*, 1984). In fact, the shell is protective in function, thus maintaining survival in special conditions like drying up, sudden changes of temperature, ultraviolet radiation; the embryo can also remain in cryptobiosis for many years and the eggs may be scattered by wild fauna. The cyclic infestations of *T. cancriformis* on rice-fields are also explainable even after antiparasitic treatment or early exsiccation.

As to the supposed existence in *T. cancriformis* of subitaneous or resting eggs (Linder, 1960; Belk and Cole, 1975), in the material examined we found no morphological differences in the eggshell. The different hatching times, which probably induced some authors to suppose the existence of two types of eggs, are probably caused by the different maturing stages of the embryo and, in the second time, by laid eggshells.

REFERENCES

- ALONSO M. & M. ALCARAZ, 1984. Huevos resistentes de crustáceos eufilepodos no cladóceros de la península ibérica: Observación de la morfología externa mediante técnicas de microscopía electrónica de barrido. *Oecologia aquatica*, 7: 73-78.
- ANDERSON E., J.H. LOCHHEAD, M.S. LOCHHEAD & E. HUEBNER, 1970. The origin and structure of the tertiary envelope in thick-shelled eggs of the brine shrimp, *Artemia*. *J. Ultrastruct. Res.*, 32: 497-525.
- BANDU V.H. & A.E. BOWLAND, 1985. Transmission and scanning electron microscopy of tadpole shrimp eggs. *Proc. Electr. Micr. Soc. South Afr.*, 15: 123.
- BELK D. & G.A. COLE, 1975. Adaptation biology of desert temporary-pond inhabitants. In N.F. Hadley ed., *Environmental physiology of desert organisms*. Dowden, Hutchinson and Ross, Inc., Stroudsburg, Pa.: 207-226.
- GARREAU de LOUBRESSE N., 1974. Etude chronologique de la mise en place des enveloppes de l'oeuf d'un Crustacé Phyllopoide: *Tanyastix lacunae*. *J. Microscopie*, 20: 21-38.
- GILCHRIST B.M., 1978. Scanning electron microscope studies of the eggshell in some Anostraca (Crustacea: Branchiopoda). *Cell Tiss. Res.*, 193: 337-351.
- HEMPEL-ZAWITKOWSKA J., 1967. Natural history of *Triops cancriformis* (Bosc). *Zool. Pol.*, 17(3): 173-239.
- LINDER H.J., 1960. Studies on the freshwater fairy shrimp *Chirocephalus bundyi* (Forbes). II. Histochemistry of egg-shell formation. *J. Morphol.*, 107: 259-284.
- LONGHURST A.R., 1955. A review of the Notostraca. *Bull. British Mus. Zool.*, 3: 1-57.
- MAZZINI M., 1978. Scanning electron microscope morphology and amino-acid analysis of the egg-shell of encysted brine shrimp, *Artemia salina* Leach (Crustacea, Anostraca). *Monit. zool. ital. (N.S.)*, 12: 243-252.
- MAZZINI M., G. CALLAINI & C. MENCARELLI, 1984. A comparative analysis of the evolution of the egg envelopes and the origin of the yolk. *Boll. Zool.*, 51: 35-101.
- MORRIS J.E. & B.A. AFZELIUS, 1967. The structure of the shell and outer membranes in encysted *Artemia salina* embryos during cryptobiosis and development. *J. Ultrastruct. Res.*, 20: 244-259.
- MURA G., 1986. Scanning electron microscope morphological survey on the egg shell in the Italian Anostracans (Crustacea, Branchiopoda). *Hydrobiologia*, 134 (3): 273-286.
- MURA G., F. ACCORDI & M. RAMPINI, 1978. Studies on the resting eggs of some fresh water fairy shrimps of the genus *Chirocephalus*: biometry and scanning electron microscopic morphology (Branchiopoda, Anostraca). *Crustaceana*, 35 (2): 190-194.
- MURA G. & A. THIERY, 1986. Taxonomical significance of scanning electron microscopic morphology of the Euphyllipods' resting eggs from Morocco. *Vie Milieu*, 36 (2): 125-131.
- THIERY A., 1985. Ponte et ultrastructure de l'oeuf chez *Triops granarius* Lucas (Crustacea, Notostraca): adaptations à l'assèchement de l'habitat. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 22: 3024-3028.
- TRENTINI M. & F. SABELLI SCANABISSI, 1982. Follicle duct cell ultrastructure and eggshell formation in *Triops cancriformis* (Crustacea, Notostraca). *J. Morphol.*, 172: 113-121.
- ZAFFAGNINI F. & M. TRENTINI, 1980. The distribution and reproduction of *Triops cancriformis* (Bosc) in Europe (Crustacea, Notostraca). *Monitore zool. Ital. (N.S.)*, 14: 1-8.

Reçu le 4 janvier 1988; received January 4, 1988

Accepté le 12 février 1988; accepted February 12, 1988

RELATIONS TROPHIQUES FEUILLES DE CHENE VERT (*Q. ilex* L.) - COLLEMBOLLES

Influence de la qualité du matériel foliaire sur la biologie d'*Onychiurus zschokkei* Handschin et *Folsomia candida* Willem

Trophic relations evergreen oak leaves (Quercus ilex L.) - Collembola *The influence of leaf material quality on the biology* *of Onychiurus zschokkei Handschin and Folsomia candida Willem*

N. SADAKA*, N. POINSOT-BALAGUER** et J. TALIN**

*Université Cadi Ayyad, Faculté des Sciences, Département de Biologie, Marrakech, Maroc

**Université de Provence, Centre St Jérôme,

Laboratoire de Biosystématique et Ecologie Méditerranéenne,
UA 1152, 13397 Marseille Cédex 13, France

COMPORTEMENT ALIMENTAIRE
PARAMETRES BIOLOGIQUES
COLLEMBOLLES
FEUILLES DE CHENE VERT

RESUME – Le comportement alimentaire de deux espèces de Collemboles, *Onychiurus zschokkei* Handschin et *Folsomia candida* Willem, nourries de feuilles de Chêne vert (*Quercus ilex* L.) fonctionnelles et à quatre stades de décomposition a été étudié. Les paramètres biologiques pris en compte - la mue, appréciée par le nombre d'exuvies et la durée du cycle d'intermue, la fécondité et le taux de mortalité - mettent en évidence la qualité de la nourriture sur la biologie de ces Microarthropodes. C'est en présence des feuilles les plus dégradées, les plus riches en azote, que les deux premiers paramètres sont optimisés. Le rendement est cependant plus élevé chez le Collembole *F. candida* nourri avec des feuilles de Charme qu'avec des feuilles de Chêne vert, de même qu'il est plus élevé que celui d'*O. zschokkei* nourri dans les mêmes conditions. Il s'explique par la présence importante de tanins dans les feuilles de Chêne vert, dont la teneur est particulièrement élevée dans les feuilles fonctionnelles et qui provoquent la mort des Collemboles. Le lessivage des feuilles de la litière est indispensable à la libération des substances inhibitrices de l'activité des organismes du sol.

FEEDING BEHAVIOUR
BIOLOGICAL PARAMETERS
COLLEMBOLA
EVERGREEN OAK LEAVES

ABSTRACT – Feeding behaviour of two species of Collembola, *Onychiurus zschokkei* Handschin and *Folsomia candida* Willem, reared on living evergreen oak leaves and leaves at four stages of decomposition, has been studied. Biological parameters such as ecdyses-assessed by counting the number of exuviae and duration of instar cycles-fecundity and rate of mortality, have showed the role of the quality of nutriments on the biology of these Microarthropods. The two first parameters were optimized when leaves were very decayed and when the nitrogen content was very high. However, performance was higher for *F. candida* feeding on hornbeam leaves than feeding on evergreen oak leaves. It was also higher than that of *O. zschokkei* feeding under the same conditions. This results might be because the amount of tanins within evergreen oak leaves, amount particularly important in the living leaves and causing death of Collembola even for low concentrations. Leaching of evergreen oak leaves was indispensable to the liberation of inhibiting compounds of soil organisms activity.

INTRODUCTION

La qualité des aliments présents dans la litière et dans le sol influence la capacité d'occupation de l'espace par les Microarthropodes. La compétition inter et intraspéci-

fique est à l'avantage des espèces les plus adaptables, c'est-à-dire qui ont les plus grandes tolérances physiologiques (Petersen and Luxton, 1982).

Seuls des modèles expérimentaux permettent d'apprécier le rôle de la nourriture sur la biologie d'une es-

pèce. Un ou plusieurs Microarthropodes sont mis en présence de cultures de micro-organismes connues ou de matériel végétal analysé. Le comportement alimentaire de quelques espèces de Collembolés (en particulier *F. candida* W., espèce parthénogénétique à taux de reproduction élevé) a été apprécié par des expériences qui consistent à les nourrir de micro-organismes tels que des Champignons, des Levures, des Algues (Snider, 1971; Usher et coll., 1971; Joosse and Testerink, 1977; Booth and Anderson, 1979; Zettel, 1982; Arpin et coll., 1986).

Les résultats développés dans le présent travail concernent l'impact de la qualité des feuilles de Chêne vert, fonctionnelles et à divers stades de décomposition, sur la biologie d'*Onychiurus zschokkei* H. et *Folsomia candida* W.

MATERIEL D'ETUDE ET METHODES

Le comportement alimentaire de *Folsomia candida* W. dont la souche nous a été aimablement fournie par G. Vannier (Laboratoire d'Ecologie générale M.N.H.N. Brunoy) est étudié comparativement à celui d'*Onychiurus zschokkei* H. Cette espèce forme d'importantes populations dans les litières des forêts de Chênes verts de la région méditerranéenne (Sadaka et Poinsot-Balaguer, 1987).

Les feuilles de Chêne vert données comme nourriture aux Collembolés représentent 7 états différents :

- feuilles fonctionnelles de 1 an, 2 ans et + 2 ans
- feuilles de la litière à 4 stades de décomposition déterminés (Tabl. I).

Les cellules d'élevage sont constituées par des boîtes de Pétri stériles (5 cm de diamètre) dont le fond est recouvert d'un disque de filtre en fibre de verre Whatman. A l'intérieur sont introduites 4 rondelles de feuilles de Chêne vert de 0,6 cm de diamètre, séchées préalablement à l'étuve à 40°C, et des Collembolés (20 individus par boîte). Le milieu est maintenu humide par adjonction périodique régulière d'eau distillée.

Tabl. I. — Morphologie des feuilles de la litière.
Survey of morphology of litter leaves.

STADES	
L1	I Feuilles jaunes, intactes, dures, épaisses et apparemment pas décomposées. La face inférieure est uniformément recouverte d'une couche de poils.
	II Feuilles jaunes, dures, épaisses, peu décomposées. Les poils de la face inférieure sont attaqués par les champignons.
L2	III Feuilles brunes, minces et souples, en voie de décomposition. Rares poils sur la face inférieure.
L3	IV Feuilles brunes, minces et très souples, cassantes mais reconnaissables. Absence de poils sur la face inférieure.

RESULTATS

1. *Onychiurus zschokkei*

A. Mue

Les expériences réalisées ont pour but de voir l'influence de la qualité de la nourriture sur le nombre de mues (apprécié par le nombre d'exuvies) et sur le cycle d'intermue.

Comme tous les Aptérygotes, les Collembolés muent durant toute leur vie. La mue se manifeste par des transformations anatomiques et physiologiques et notamment par un arrêt de l'alimentation. Dans les élevages, il est facile de constater, d'une part, l'existence de périodes de jeûne succédant à des périodes d'alimentation, d'autre part, que les individus en train de muer ont le tube digestif vide.

a. nombre d'exuvies

Au terme de 26 semaines d'expérience (Tabl. IIA), les Collembolés élevés en présence de feuilles fraîches muent plus lentement et moins fréquemment que ceux en présence des feuilles de la litière. Au sein de ces dernières, c'est en présence de feuilles de l'état III que le nombre d'exuvies est le plus important.

Par ailleurs, si on examine la répartition hebdomadaire de ces exuvies (Fig. 1 et 2), le maximum est enregistré à la 18^e semaine tandis qu'un autre pic, moins important, se situe entre la 11^e et la 13^e semaine, et ceci aussi bien en présence des feuilles fonctionnelles que des feuilles de la litière.

Il semble donc que la qualité de la nourriture ingérée a une influence sur le nombre d'exuvies mais n'a pas d'effet sur leur répartition dans le temps.

Remarque : le nombre important d'exuvies au début de l'expérience pourrait provenir d'un stress résultant de la mise en conditions expérimentales.

Tabl. II. — A, nombre total d'exuvies, nombre d'oeufs pondus et nombre de morts chez *O. zschokkei* en fonction de l'état des feuilles consommées au cours de 26 semaines d'élevage; B, durée de l'intermue de 2 individus A et B en fonction de l'âge et de la qualité du substrat trophique : Chêne vert et Charme (témoin).

A, total number of ecdyses, eggs laid and dead individuals of *O. zschokkei* in relation to the stage of ingested leaves during 26 weeks of rearing; B, duration of instars of two individuals A and B in relation to age and quality of trophic substrate : evergreen oak and hornbeam (as control).

A	Feuilles fonctionnelles			Feuilles de la litière			
	1 an	2 ans	+2ans	Etat I	Etat II	Etat III	Etat IV
Etat de la feuille de chêne							
Nombre d'exuvies	94	106	123	126	144	167	137
Nombre d'oeufs pondus	6	36	57	44	47	58	51
Nombre de morts	36	28	14	6	6	3	2

B	Etat de la feuille de chêne vert	Nombre moyen de jours		Durée moyenne de l'intermue en jours
		entre 2 mues consécutives individu A	entre 2 mues consécutives individu B	
	1 an	21	20,3	20,7
	2 ans	19,7	20,3	20
	+2 ans	19	19,7	19,3
	Etat I	19	19,3	19,1
	Etat II	17,7	19	18,3
	Etat III	18	18,3	18,1
	Etat IV	19	19,3	19,1
	Témoin (glucose+levure)	13,7	14	13,8

b. Cycle d'intermue

Pour évaluer le cycle d'intermue d'*O. zschokkei*, nous avons suivi les dates des mues de 2 individus A et B, placés chacun dans une cellule d'élevage. L'opération a été conduite en 7 séries, correspondant aux 7 catégories de feuilles à tester. Parallèlement, nous avons considéré 2 autres individus A' et B' élevés sur un milieu nutritif à base de glucose (1 ‰) et d'extrait de levure (0,2 ‰) constituant le témoin (Tabl. IIB).

La durée du cycle d'intermue n'est pas influencée par la qualité des feuilles; elle est la même, que la nourriture soit constituée de feuilles fonctionnelles ou mortes. Par contre, la différence avec le témoin est significative, la durée d'intermue étant plus longue avec les feuilles qu'avec la levure.

B. Fécondité

Chez *O. zschokkei*, les premières pontes n'ont lieu qu'à partir de la 17^e semaine après le début de l'expérience et ceci quel que soit l'âge ou l'état de la feuille. Les pontes s'étalent sur 3 semaines.

La qualité du matériel foliaire ingéré a une influence sur le nombre d'oeufs pondus - les feuilles fonctionnelles

âgées d'un an ont une influence néfaste sur la fécondité - mais elle n'affecte pas la durée d'incubation des oeufs dont l'éclosion a lieu 22 à 24 j après leur ponte. Toutefois, tous les oeufs pondus ne sont pas arrivés au terme de leur développement, certains ayant été mangés par les individus en élevage (Tabl. IIA).

Le taux de mortalité est assez élevé parmi les juvéniles (50 à 60 %) en présence de n'importe quelle catégorie de feuilles. Ceux qui survivent ont un développement et une croissance normaux.

C. Taux de mortalité

Quels que soient l'âge et la qualité de la feuille ingérée, on a observé des morts plus ou moins instantanées dès le début de l'expérience, tandis que d'autres ne surviennent que quelques semaines plus tard. Ainsi, parmi les individus destinés à se nourrir de feuilles fonctionnelles, certains sont morts 1 ou 2 jours après le début de l'expérience. Au moment de leur mort, ils enflent considérablement et leur tube digestif est coloré en vert, ce qui prouve qu'ils ont bien mangé les feuilles.

La grande mortalité survenue parmi les individus élevés sur les feuilles de 1, 2 et + 2 ans, surtout pendant les

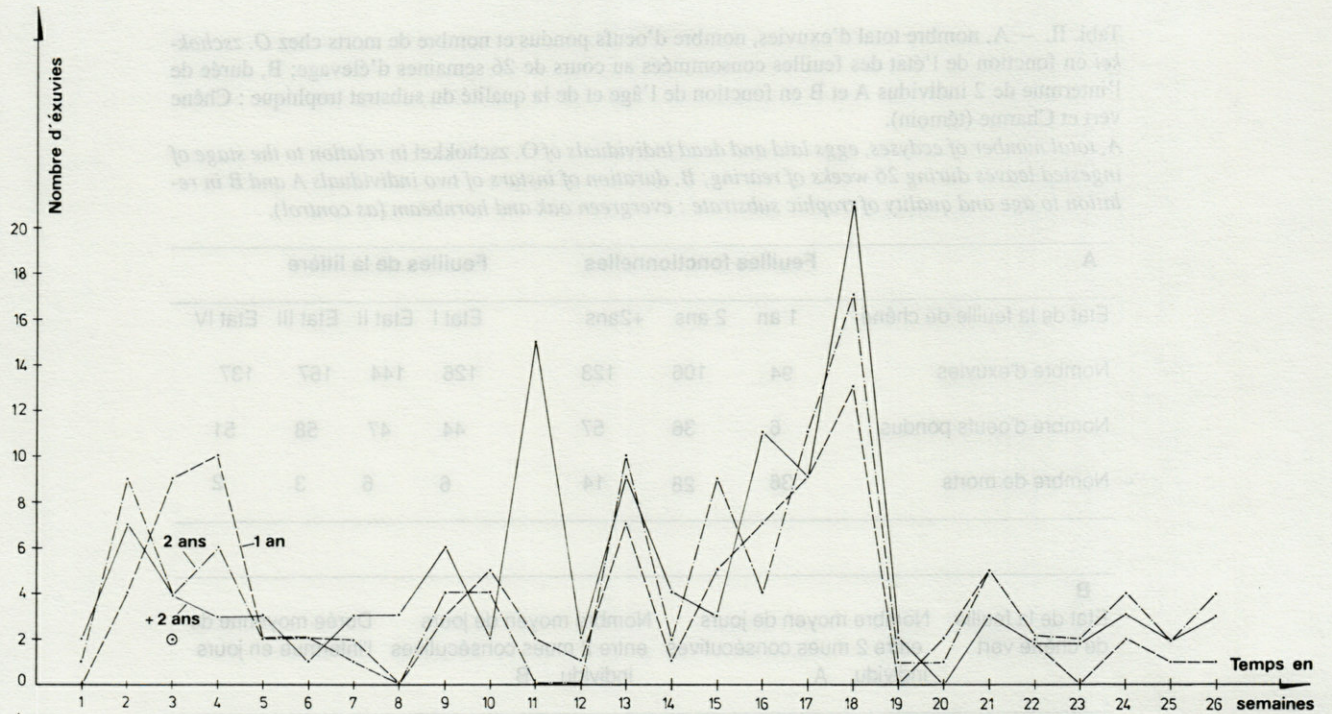


Fig. 1. — Répartition hebdomadaire du nombre d'exuvies du Collembole *Onychiurus zschokkei* élevé en présence de feuilles fonctionnelles de Chêne vert.

Weekly assessment of number of *Collembola ecdyses* *Onychiurus zschokkei* feeding on living evergreen oak leaves.

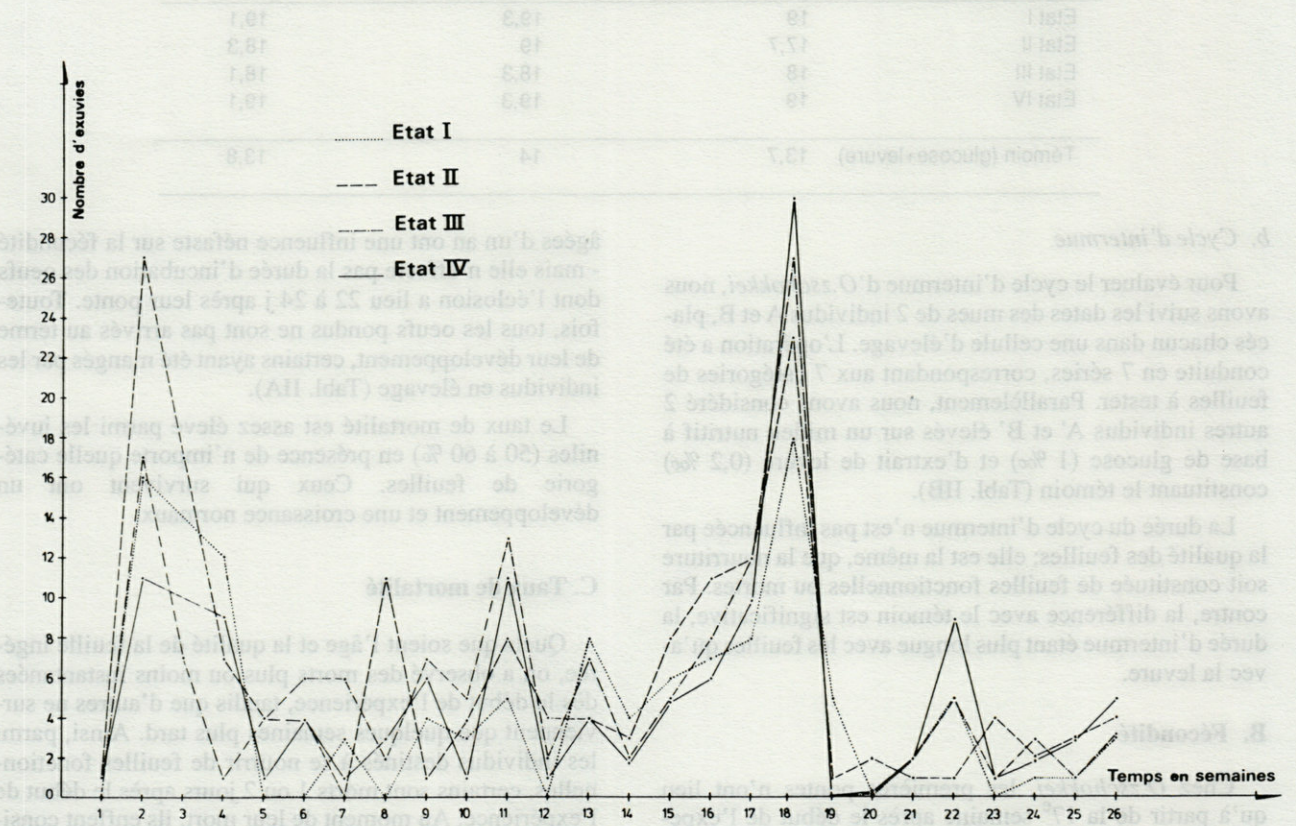


Fig. 2. — Répartition hebdomadaire du nombre d'exuvies du Collembole *Onychiurus zschokkei* élevé en présence de feuilles de la lièrre de Chêne vert à divers stades de décomposition.

Weekly assessment of number of *Collembola* *Onychiurus zschokkei* feeding on evergreen oak litter leaves at various stages of decomposition.

4 premières semaines de l'expérience, serait due à la toxicité des tanins contenus dans les feuilles. Après ces 4 semaines, la mortalité est devenue beaucoup plus faible, probablement à la suite de la détoxification des feuilles par lessivage (eau ajoutée régulièrement dans les cellules d'élevage) et par action de la microflore (Tabl. IIA).

Une étude histologique, menée parallèlement, a montré dans les feuilles vivantes une grande quantité de cellules taniques, tandis que dans les feuilles de la litière, les poches à tanins ont tendance à se vider progressivement au fur et à mesure de leur séjour au sol (Sadaka, 1986; Racon et coll., 1987).

L'hypothèse de l'empoisonnement par les tanins a été vérifiée par une expérience qui consiste à mettre les Collembolles en présence de solutions d'extraits de tanins condensés et hydrolysables à différentes concentrations (Sadaka, 1986).

2. *Folsomia candida*

Ce Collembolle parthénogénétique est un matériel de choix car il a une très grande fécondité. Chaque femelle peut, en moyenne, pondre 40 oeufs à 24°C (Marshall and Kevan, 1962).

Les élevages ont été réalisés sur des feuilles fonctionnelles et de la litière de Chêne vert, mais aussi sur de la litière de Charme (*Carpinus betulus*). Le Charme a été utilisé pour 2 raisons : d'une part, la souche de *F. candida* a été élevée originellement sur cette essence et d'autre part, il constitue un témoin pour notre expérience.

Le tableau III résume les résultats pour les 3 paramètres étudiés, à savoir la mue, la fécondité et le taux de mortalité. Il montre que :

— Le nombre d'exuvies relevé est très faible par rapport à celui d'*O. zschokkei*. Cela est dû au fait que *F. can-*

*did*a ingère assez souvent son exuvie (60 % des cas selon Thibaud, 1977).

— Le nombre d'oeufs pondus par *F. candida* élevé en présence de feuilles de Chêne vert est beaucoup plus faible que celui des individus élevés sur des feuilles de litière de Charme. Le nombre d'oeufs pondus en présence de feuilles fraîches de Chêne vert est plus bas que celui en présence de feuilles de litière. Tous les oeufs pondus sont arrivés au terme de leur développement au bout de 10 à 12 j, mais tous les juvéniles sont morts 2 à 3 j après leur sortie de l'oeuf, et ceci pour tous les substrats, feuilles fraîches et litière, Chêne vert et Charme.

— Comme pour *O. zschokkei*, on enregistre une grande mortalité parmi les individus se nourrissant de feuilles fonctionnelles de Chêne, tandis que pour les individus élevés en présence de feuilles de litière de Charme, la mortalité est presque nulle.

DISCUSSION

Les expériences concernant le comportement alimentaire de quelques espèces de Collembolles, principalement *F. candida*, ont montré l'importance de la qualité de la nourriture dans la croissance et la régulation des populations édaphiques (Joose and Testerink, 1977; Usher et coll., 1971). Elles ont permis une hiérarchisation des valeurs nutritives du matériel ingéré, valeurs appréciées au niveau des constituants essentiels. Une augmentation de la quantité d'azote disponible (sous forme d'asparagine) dans des cultures de Champignons donnés comme nourriture peut stimuler indirectement la croissance (augmentation du rythme des mues) et la fécondité de *F. candida* (Booth and Anderson, 1979). La présentation de 3 types de régime, le 1^{er} fait de levure, le 2^e riche en protéines et le 3^e pauvre en protéines montre que les régimes

Tabl. III. — Bilan de la mue, de la fécondité et de la mortalité de *F. candida* nourri de feuilles de Chêne vert et de Charme (témoin) après 26 semaines d'élevage.

Balance of moulting, fecundity and mortality of F. candida feeding on evergreen oak leaves and hornbeam leaves as control after 26 weeks of rearing.

Etat de la feuille de chêne vert	Nombre d'exuvies	Nombre d'oeufs	Nombre de morts
1 an	7	68	24
2 ans	10	62	17
+2 ans	16	138	12
Etat I	16	120	4
Etat II	13	118	2
Etat III	14	168	2
Etat IV	13	158	2
témoin: charme	12	384	1

alimentaires ont des effets différents sur la croissance, la durée des stades, la mortalité, la fécondation et la taille d'*Onychiurus justus* D. (Snider, 1971). Le nombre d'oeufs et la fréquence des mues sont trois à quatre fois plus importants chez les *Isotoma viridis* nourris de Tétramine que ceux nourris avec l'Algue *Pleurococcus* (Zettel, 1982).

En ce qui concerne la consommation de litière, une hiérarchisation prenant en compte l'importance des substances phénoliques a été établie. C'est ainsi que Touchot (1981) a montré que les femelles de *F. candida* élevées sur des feuilles de litière de Charme produisent une descendance plus nombreuse que celles élevées sur litière de Chêne pédonculé *Quercus robur* L. Le développement post-embryonnaire correspondant à l'élevage sur du Charme s'effectue de façon optimale alors que celui des individus élevés sur du Chêne est bloqué au niveau des premiers stades immatures, probablement en raison des substances phénoliques toxiques contenues dans ces feuilles.

Kühnelt (1963) a montré que les Invertébrés du sol étaient plus nombreux dans la litière de Hêtre pauvre en tanins (cas des feuilles brunes contenant 0,03 g de tanins/20 g de feuilles sèches) que dans la litière riche en tanins (cas des feuilles jaunes avec 0,11 g de tanins/20 g de feuilles sèches).

Arpin et coll. (1986) ont établi une hiérarchisation des litières feuillues. Le groupe le plus performant est constitué par le Tremble, le Frêne et l'Orme, le moins performant étant constitué par le Bouleau. De même, les aiguilles de Pin sont plus consommées que les feuilles de Chêne pédonculé.

Les expériences menées avec le Chêne vert montrent l'importance de l'état du végétal. Il est indispensable de donner des précisions autres que «litière fraîchement tombée» ou «feuilles sur l'arbre» (Mangenot et Toutain, 1980). En effet, les conditions environnementales et le lessivage modifient considérablement l'état du végétal et en particulier, agissent sur les substances phénoliques en exerçant un rôle de détoxifiant.

Une feuille juvénile est différente d'une feuille prête à tomber (dans le cas du Chêne vert, il y a 2 ans d'écart), une feuille tombée sur le sol depuis 8 j n'est pas la même que celle tombée depuis 8 mois, surtout en ce qui concerne son contenu en tanins. En effet, les tanins constituent une fraction dont l'importance est fondamentale car ils jouent le rôle d'antibiotiques et leurs produits d'oxydation ont des effets inhibiteurs sur certains systèmes enzymatiques (Mangenot et Toutain, 1980). Ils diminuent la «palatabilité» du végétal et même à des concentrations faibles, ils peuvent être franchement toxiques pour les Microarthropodes (Sadaka, 1986). Les végétaux verts en contiennent plus ou moins, ce qui explique le comportement alimentaire des Microarthropodes du sol vis-à-vis d'eux. Des Collembolles absorbent sans dommage le parenchyme des aiguilles vertes de Pin (Poinsot-Balaguer, 1982; Arpin et al., 1986) alors que l'ingestion de feuilles de Chêne vert fonctionnelles leur

est toxique. Elles contiennent en effet 0,49 g de tanins pour 20 g de matière sèche (Racon et al., 1987). La détoxification est nécessaire pour permettre l'action des micro-organismes et une meilleure utilisation par les Microarthropodes.

Les résultats obtenus dans ce travail mettent encore en évidence la différence existant entre les espèces végétales dites «améliorantes» dont les litières sont favorables à l'activité biologique (elles sont riches en azote et en hydrosolubles facilement biodégradables : peptides, polysaccharides) et une espèce, telle que le Chêne vert, dont la litière a une composition moins favorable à la biodégradation.

BIBLIOGRAPHIE

- FARPIN P., DAVID J.F., GUITTONEAU G.G., KILBERTUS G., PONGE J.F. et VANNIER G., 1986. Influence du peuplement forestier sur la faune et la microflore du sol et des humus. II. Microbiologie et expériences au laboratoire. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 23 (2) : 119-153.
- BOOTH R.G. and ANDERSON J.M., 1979. The influence of fungal food quality on the growth and fecundity of *Folsomia candida* (Collembola Isotomidae). *Oecologia*, 38 : 317-323.
- JOOSSE E.N.G. and TESTERINK G.J., 1977. The role of food in the population dynamics of *Orchesella cincta* L. (Collembola). *Oecologia*, 29 : 189-204.
- KUNHELT W., 1963. Über den Einfluss den Mycels von *Clitocybe infundibuliformis* auf die Streufauna. In «Soils organism», Doeksen J., Van der Drift J. Ed., North Holland, Amsterdam : 281-288.
- MANGENOT F. et TOUTAIN F., 1980. Les litières. In «Actualités d'écologies forestières», Pesson E. Ed. Gauthier-Villars, Paris : 1-67.
- MARSHALL V.G. and KEVAN D.K., 1962. Preliminary observations on the biology of *Folsomia candida* Willem 1902 (Collembola, Isotomidae). *Canad. Entomol.*, 94 (6) : 575-586.
- PETERSEN H. and LUXTON M., 1982. A comparative analysis of soil fauna populations and their role in decomposition process. In : «Quantitative ecology of microfungi and animals in soil and litter», Ed. Petersen H. *Oikos*, 39 (3) : 287-388.
- POINSOT-BALAGUER N., 1982. Contribution à l'étude des relations trophiques Microarthropodes-matière organique : relations Collembolles-litière de pin. *Ecol. Med.*, 8 (3) : 1-10.
- RACON L., SADAKA N., GIL G., LE PETIT J., MATHERON R., POINSOT-BALAGUER N., SIGOILLOT J.C. and WOLTZ P., 1988. Changes in tannic compounds in evergreen oak leaves. Histological and chemical analysis. *Canad. J. Bot.*, 66 : 663-667.
- SADAKA N., 1986. Contribution à l'étude des relations trophiques Collembolles-feuilles de Chêne vert-micro-organismes. Thèse 3^e cycle, Ecologie. Univ. Provence, 134 p.
- SADAKA N. et POINSOT-BALAGUER N., 1986. Dynamique des populations d'*Onychiurus zschokkei* Handschin dans la litière de Chêne vert de la Gardiole de Rians. *Ecol. Med.*, 12 : 9-13.
- SNIDER R.J., 1971. Dietary influence on the growth and fecundity of *Onychiurus justus* Denis (Onychiuridae : Collembola). In : Organismes du sol et production primaire. Proceedings

- of the 4th Colloquium Pedobiologiae, Dijon (France), September 14-19, 1970. Ed. INRA Paris : 225-234.
- THIBAUD J.M., 1977. Intermue et température léthales chez les Insectes Collembolles Arthropléones Isotomidae, Entomobryidae et Tomoceridae. *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, 14 (2) : 267-278.
- TOUCHOT F., 1981. Relations fonctionnelles «microflore-microfaune» dans un micro-écosystème simplifié : feuilles de Chêne ou de Charme, micro-organismes, Collembolles. Essai de modélisation. D.E.A. Univ. Nancy I, 98 p.
- USHER M.B., LONGSTAFF B.C. and SOUTHALL D.R., 1971. Studies on populations of *Folsomia candida* (Insect : Collembola). The productivity of populations in relation to food and exploitation. *Oecologia*, (7) : 68-79.
- ZETTEL J., 1982. Dietary influence on the biology and metabolism of *Isotoma viridis*. *J. Insect Physiol.*, (28) : 453-458.

Reçu le 14 mai 1987; received May 14, 1987
Accepté le 19 août 1987; accepted August 19, 1987

LES PUCES (SIPHONAPTERA) DES ILES CANARIES

Description de *Xenopsylla guancha* n. sp.

The Fleas (Siphonaptera) from Canary Islands

Description of Xenopsylla guancha n. sp.

J.-C. BEAUCOURNU⁽¹⁾, J.-A. ALCOVER⁽²⁾ et H. LAUNAY⁽³⁾

⁽¹⁾ Laboratoire de Parasitologie, Faculté de Médecine,
Av. Léon Bernard, 35043 Rennes Cédex, France

⁽²⁾ Departament de Zoologia (Vertebrats),
Facultat de Biologia, Barcelona 7, Espagne

⁽³⁾ Institut de Parasitologie de l'Ouest,
Av. Léon Bernard, 35043 Rennes Cédex, France

PUCES
INSECTA
SIPHONAPTERA
ILES CANARIES
XENOPSYLLA GUANCHA n. sp.

FLEAS
INSECTA
SIPHONAPTERA
CANARY ISLANDS
XENOPSYLLA GUANCHA n. sp.

RESUME – 13 espèces de Pucés sont actuellement connues des Iles Canaries, 3 étant citées pour la première fois : *Nosopsyllus barbarus* (Jordan et Rothschild, 1912), *Stenoponia tripectinata tripectinata* (Tiraboschi, 1902), *Echidnophaga murina* (Tiraboschi, 1903). Une *Xenopsylla* est nouvelle : elle appartient au groupe *conformis* où elle se caractérise, entre autres, par la chétotaxie du tibia III.

ABSTRACT – 13 species of fleas are actually known from the Canary Islands, three of them are mentioned for the first time : *Nosopsyllus barbarus* (Jordan et Rothschild, 1912), *Stenoponia tripectinata tripectinata* (Tiraboschi, 1902), *Echidnophaga murina* (Tiraboschi, 1903) and a new *Xenopsylla* : it belongs to the *conformis* group and is characterised particularly by the chetotaxy of the third tibia.

Tout peuplement insulaire est d'une approche passionnante ; toutefois lorsqu'il s'agit d'Insectes parasites, les espèces potentielles sont dépendantes à la fois des données climatiques (pour les Pucés, macro- comme microclimat sont importants) et des hôtes insulaires actuels ou, plus rarement, éteints.

Géologiquement, les îles Canaries sont rattachables au bloc africain, tandis que Madère et ses satellites sont bétiques. Les biogéographes, entomologistes en particulier, insistent sur le fait qu'il ne s'agit pas pour ces archipels de peuplements accidentels mais bien d'isolats de faunes continentales, qu'ils en soient une population détachée ou le berceau (Mateu, 1961 ; Vandel, 1961a, 1961b) : l'influence «africaine» est particulièrement nette pour les îles de Lanzarote et de Fuerteventura, les plus proches du bloc continental entre Agadir et Cap Juby (au nord de Tarfaya)(Jeannel, 1956). Cette zone littorale marocaine correspond d'ailleurs à l'enclave macaronésienne, où flore et faune (au niveau des Invertébrés du moins) montrent une communauté de «groupes» avec les îles Canaries : nous en verrons plus loin un exemple nouveau. Classiquement on admet que, au moins ces dernières îles, furent longtemps soudées au bloc africain. La datation de la cassure entre le continent

et l'archipel ne fait pas l'unanimité : par exemple, Furon (1941) en tant que géologue la situe au Pliocène, tandis que les biogéographes comme Jeannel (*op. cit.*), Jodot (1951), la repoussent au Miocène. Récemment, toutefois, des géologues (Araña et Carracedo, 1978; Lopez-Ruiz, 1982; Coello, 1985) ont nié l'existence de toute connexion dans le passé entre les Canaries et le Continent.

En ce qui concerne les hôtes, bien qu'ils puissent apparaître d'introduction récente⁽¹⁾ (Rat, Souris), nos prélèvements, par la découverte d'une espèce endémique appartenant à un groupe inféodé aux Gerbilles, inconnues sur ces îles, montrent que leur implantation doit être très ancienne. Chiroptères et Oiseaux sont évidemment des cas particuliers, mais n'ont pas été l'objet de recherches suffisantes.

La liste que nous commentons ici, reprend les rares données bibliographiques, mais s'appuie surtout sur les récoltes effectuées par l'un de nous (J.A.A.) lors de brèves missions en 1985 et 1986. Il ne peut s'agir donc que d'une contribution à la faune des Canaries et non d'un catalogue, d'autant plus que certains hôtes (Musa-

(1) Voire contemporaine comme l'Ecureuil de Getulie, *Atlantoxerus getulus* introduit en 1965 (Machado, 1985).

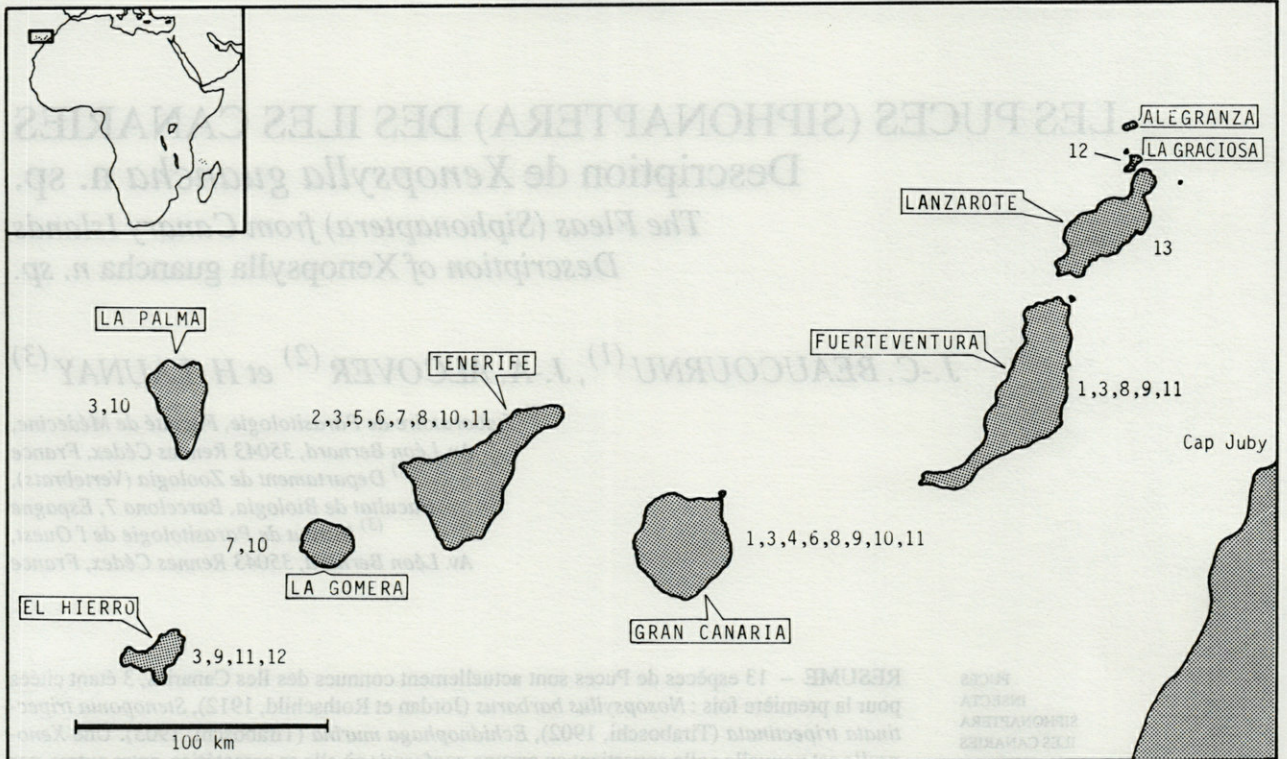


Fig. 1. — Carte de l'archipel des Canaries; les numéros placés près des diverses îles indiquent les Siphonaptères connus (cf. n° du texte)

Map of Canary Islands ; the numbers close to islands-drawings point out the known Siphonaptera (cf. number-text).

raignes, Lapins) n'ont pas encore été étudiés : 13 Puces (Fig. 1) sont actuellement répertoriées dont 3 nouvelles pour ces îles et une nouvelle pour la Science.

Des 8 familles représentées dans la région paléarctique occidentale, 4 seulement figurent dans nos relevés. Les Hystrihopsyllidae (*sensu stricto*), sur *Crocidura* et les Ischnopsyllidae, sur Chauves-souris, pourraient ou devraient se rencontrer également dans cet archipel.

FAMILLE CERATOPHYLLIDAE

1. *Nosopsyllus barbarus* (Jordan et Rothschild, 1912)

— Gran Canaria : Ingenio, 12.4.86, sur *Rattus rattus*, 1 mâle⁽²⁾

— Fuerteventura : La Oliva, 20.4.86, sur *R. rattus*, 1 mâle, 1 femelle, sur *Mus musculus*, 1 mâle, 1 femelle.

Espèce nouvelle pour l'archipel. C'est un parasite de Muridés, primitivement localisé à l'Afrique du Nord.

(2) Il est en règle générale, imprudent d'identifier comme *barbarus* un mâle isolé qui pourrait se révéler comme appartenant au cosmopolite *N. fasciatus*. Notre exemplaire est remarquablement typé.

Quelques stations sont connues de diverses îles de la Méditerranée occidentale (Beaucournu et Alcover, 1984).

Un *Nosopsyllus* sp. est signalé par Baez et Rodriguez-Rodriguez (1986) de Tenerife. Il s'agit vraisemblablement soit de cette espèce, soit de *N. fasciatus* qui n'a encore jamais été capturé aux Canaries : ce fait est curieux étant donnée la vaste dispersion de ce taxon, mais s'expliquerait si *N. barbarus* était le seul représentant du genre dans l'archipel : jusqu'à présent aucune île, à l'exception de la Sardaigne, n'a montré en sympatrie ces 2 espèces (Beaucournu et Alcover, *op. cit.*).

2. *Dasyipsyllus gallinulae gallinulae* (Dale, 1878)

Parasite des Passereaux présentant un nid à forte hygrométrie, cette Puce n'est connue aux Canaries que par un mâle de Tenerife (Baez *rec.*). Cet exemplaire, identifié par l'un de nous, fut signalé par Guigen *et al.* (1984) et Baez et Rodriguez-Rodriguez (1986).

La présence dans l'archipel de divers *Ceratophyllus* est possible (dans les nids d'Hirondelles, Passereaux chanteurs, Pigeons, Laridés, Puffins, Cormoran huppé...), mais il faut relever que pour la zone paléarctique occidentale, dès la Péninsule ibérique, le nombre d'espèces, comme la densité de leurs stations, diminuent no-

tablement lorsqu'on va vers le sud. Elles disparaissent en zone afro-tropicale.

FAMILLE LEPTOPSYLLIDAE

3. *Leptopsylla segnis* (Schönherr, 1816)

— La Palma : Mazo, 22.7.85, sur *R. rattus*, 1 femelle.
— El Hierro : Tanganasoga, 15.8.86, sur *R. rattus*, 10 femelles; Valver 11.8.86, sur *R. rattus*, 5 mâles, 2 femelles.

— Gran Canaria : Ingenio, 12.4.86, sur *R. rattus*, 5 femelles; Picos Almagro-Saldar, 11.4.86, sur *R. rattus*, 1 femelle.

— Fuerteventura : La Oliva, 20.4.86, sur *R. rattus*, 3 mâles, 9 femelles, sur *Mus musculus*, 1 mâle.

Cette Puce, cosmopolite, mais sans doute d'origine paléarctique (Asie occidentale) est inféodée aux 2 hôtes notés ici.

Elle était déjà signalée de Tenerife (Zapatero Ramos *et al.*, 1982).

Il faut noter, en ne considérant que ce seul genre, que 2 autres espèces polytypiques sont présentes au Maroc occidental sur divers Muridés selvatiques : *L. algira* Jordan et Rothschild 1912 et *L. taschenbergi* (Wagner, 1898).

FAMILLE CTENOPHTHALMIDAE

4. *Stenoponia tripectinata tripectinata* (Tiraboschi, 1902)

— Gran Canaria : Picos Almagro-Saldar, 11.4.86, sur *Mus musculus*, 2 femelles.

— *S. tripectinata* est un élément nouveau pour l'archipel; sa prévalence y est certainement plus importante qu'il n'y paraît ici.

La forme nominative circumméditerranéenne est présente dans toutes les îles où on l'a recherchée. Elle était signalée également de Madère et des Açores; comme dans notre prélèvement elle n'y est connue que par des femelles.

S. t. tripectinata est inféodée aux Muridae; les nombreuses autres sous-espèces le sont aux Gerbillidae.

FAMILLE PULICIDAE

C'est, de loin, la mieux représentée aux îles Canaries.

5. *Ctenocephalides canis* (Curtis, 1826)

Puce de *Canidae* et, avec le Chien, introduite un peu partout dans le monde. Elle est citée de Tenerife (Baez et Rodriguez-Rodriguez, 1986).

6. *C. felis felis* (Bouché, 1835)

C. felis s.l. est cité par Baez et Rodriguez-Rodriguez (1986) de Gran Canaria et de Tenerife : ces exemplaires, qui sont passés entre nos mains, sont à rattacher à la forme nominative. L'introduction dans l'archipel de *C. f. strongylus* (Jordan, 1925) afro-tropicale, ne peut être écartée.

7. *Pulex irritans* Linné, 1758

Sur le continent européen les hôtes primaires sont et demeurent le Blaireau et les Canidés. En Afrique du nord, l'hôte essentiel semble être le vicariant qu'est l'Homme.

P. irritans est signalée de Gomera (May, 1912)⁽³⁾ et de Tenerife (Baez et Rodriguez-Rodriguez, 1986). Sa prévalence dans l'archipel est certainement plus élevée.

8. *Echidnophaga gallinacea* (Westwood, 1875)

Syn. : *Echidnophaga tenerifensis* Gil Collado, Rodriguez-Rodriguez et Zapatero-Ramos 1982, Syn. nov.

— Tenerife : Santa Cruz, 6.12.46, sur *Gallus domesticus*, 4 femelles (Fernandez *rec.*; J.C.B., *vid.*).

— Gran Canaria : Ingenio, 12.4.86 sur *R. rattus*, 5 mâles, 8 femelles

— Fuerteventura : La Oliva, 20.4.86 sur *Erinaceus algirus*, 2 mâles, 26 femelles, sur *R. rattus*, 1 femelle.

E. gallinacea a une répartition intertropicale débordant çà et là vers les zones tempérées chaudes (Maroc par ex.); elle a même été récoltée une fois dans les Iles britanniques sur des Bergeronnettes (*Motacilla*) en migration. Elle est peu spécifique piquant aussi bien les Oiseaux (en particulier la volaille) que divers Mammifères.

Le premier signalement dans les îles est celui de Gil-Collado (1948) à Tenerife. Par la suite, Gil-Collado *et al.* (1982) la retrouvent sur *Rattus norvegicus* dans la même île, à Taco (Zapatero Ramos *et al.*, 1982), et la décrivent sous le nom de *Echidnophaga tenerifensis* n. sp.⁽⁴⁾. Enfin, Machado (1985) la signale de Fuerteventura sur *Atlantoxerus getulus*.

9. *Echidnophaga murina* (Tiraboschi, 1903)

— El Hierro : Faro de Orchilla, 14.7.85, sur *Mus musculus*, 6 femelles.

— Gran Canaria : Picos Almagro-Saldar, 11.4.86, sur *R. rattus*, 3 mâles, 9 femelles.

— Fuerteventura : La Oliva, 20.4.86, sur *R. rattus*, 5 femelles (en syntopie avec *E. gallinacea*).

Nouvelle pour les Iles Canaries. De répartition presque exclusivement méditerranéenne, elle est en particu-

(3) Référence aimablement signalée par le Dr. A. Machado (Tenerife).

(4) La confusion venant de l'utilisation d'un milieu de montage inadéquat pour les siphonaptères (Polyvinyl-lactophenol).

lier connue de la plupart des îles méditerranéennes et d'une station au Maroc.

Sa spécificité est plus étroite que celle de *E. gallinacea*. Elle parasite les petits Mammifères terrestres : Rongeurs, Hérissons et petits Mustélinés.

10. *Xenopsylla brasiliensis* (Baker, 1904)

— La Palma : Mazo, 22.7.85 sur *R. rattus*, 4 mâles, 1 femelle.

— La Gomera : Barranco de Avalo, 9.7.85, sur *R. rattus*, 7 mâles, 6 femelles.

— Gran Canaria : Ingenio, 12.4.86, sur *R. rattus*, 3 mâles, 6 femelles.

X. brasiliensis, en dépit de son nom⁽⁵⁾, est primitivement afro-tropicale. Toutefois son tropisme pour les Rats a étendu son aire de répartition en divers autres points de la zone intertropicale (Brésil, Inde, Sri-Lanka, par ex.).

La première et seule citation concernant les Canaries est celle de Najera (1942) qui, sans aucun commentaire, l'indique sur une carte au niveau de l'île de Tenerife. Bien que les autres espèces cartographiées par cet auteur pêchent lourdement par excès ou par défaut, il n'y a pas lieu de mettre en doute cette identification, la morphologie de cette Puce la rendant, hors de la zone afro-tropicale, impossible à confondre.

Sa présence dans l'Archipel est intéressante. Sur le plan épidémiologique c'est un bon vecteur, de la peste bien sûr, mais aussi du typhus murin. Sur le plan biogéographique, c'est le seul Siphonaptère afro-tropical connu de ces îles et il faut noter qu'elle est ici parfaitement acclimatée : tous nos prélèvements proviennent de Rats selvatiques. Ceci est d'autant plus notable qu'actuellement aucun Rongeur tant synanthrope (et en particulier portuaire) que selvatique ne l'a livré au Maroc ou en Mauritanie.

11. *Xenopsylla cheopis* (Rothschild, 1903)

— El Hierro : Valverde, 11.8.86, sur *R. rattus*, 1 mâle, 2 femelles; Pozo de Sabinosa, 13.8.86, sur *R. rattus*, 2 femelles.

— Gran Canaria : Barranco de Tauro, 13.8.86, sur *R. rattus*, 1 mâle, 8 femelles.

— Fuerteventura : La Oliva, 25.4.86, sur *R. rattus*, 7 mâles, 8 femelles sur *Atlantoxerus getulus* 1 femelle.

Egalement d'origine afro-tropicale, *X. cheopis* montre une plus grande plasticité écologique car elle est signalée, au moins dans les ports, de toutes les régions chaudes et tempérées chaudes du globe, Mauritanie et Maroc en particulier. Zapatero-Ramos *et al.* (1982) l'ont citée, en abondance, de Tenerife sur *Rattus norvegicus*.

Comme pour l'espèce précédente, nos récoltes proviennent de Rats selvatiques.

12. *Xenopsylla gratiosa* Jordan et Rothschild, 1923

L'une des rares espèces du genre à être inféodée aux Oiseaux, ici les Puffins (*Calonectris* et *Puffinus*). Elle a été décrite de La Graciosa, îlot situé à l'extrémité nord de Lanzarote⁽⁶⁾. Récemment, Machado (*in litt.*) l'a retrouvée sur El Hierro.

Répartition : celle de son hôte principal, *Calonectris diomedea*, soit le bassin méditerranéen et une partie de l'Atlantique Est.

13. *Xenopsylla guanchara* n. sp.

Matériel étudié

Mâle holotype, femelle allotype, 2 mâles et 4 femelles paratypes sur *Mus musculus* (*Rod., Muridae*), Arrieta, Ile de Lanzarote (29° 15 N, 13° 30 O) (Archipel des Canaries), 16.4.86; 1 femelle paratype sur *Mus musculus*, Orzola, Ile de Lanzarote, 15.4.86 ; 1 mâle, 1 femelle paratypes sur *Rattus rattus*, même lieu et date que ci-dessus.

Le nom *guanchara* évoque l'antique peuplement humain des Iles Canaries, les Guanches.

Holotype, allotype et quelques paratypes sont dans les collections du premier auteur, ultérieurement déposées au laboratoire d'entomologie du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris (France); 2 couples de paratypes sont déposés respectivement au Departamento de Zoologia, Facultat de Biologia, Barcelona et au Centro Coordinador de Estudios entomologicos Canarios (Dr. A. Machado Carillo), I.B.C.E.R., La Laguna, Tenerife, Islas Canarias (Espagne).

Description

Xenopsylla du groupe *conformis* (*cf.* Hopkins et Rothschild, 1953), proche en particulier de *X. ramesis* (Rothschild, 1904), immédiatement séparable de toutes les espèces du groupe par la chétotaxie du tibia III.

Capsule céphalique (Fig. 2)

Bord géral sans lobe bien marqué. Oeil développé. Pièces buccales courtes, plus courtes que les palpes maxillaires chez les mâles comme chez les femelles. Sillon occipital du mâle rectiligne, oblique, très profond à la partie postérieure, pratiquement dépourvu des micro-soies présentes chez les espèces affines. Rangée occipitale de 4 ou 5 soies coupée par un intervalle de largeur très variable entre l'avant dernière et la dernière soie; chez 2 exemplaires (1 mâle, 1 femelle) la rangée occipitale est continue (comme par ex. chez *X. regis* (Rothschild, 1903); chez 3 autres (dont l'holotype et l'allotype), une petite soie occupe cet intervalle. Présence d'une soie oculaire et d'une soie générale. Sillon antennaire bordé par une douzaine de micro-soies et 2 à 3

(5) A quelques années près elle se nommerait *X. vigeta* (Rothschild 1909), *terra typica* : Sierra Leone.

(6) Nous rectifions ici l'assertion erronée, qui désignait Graciosa de l'archipel des Açores, comme *terra typica* (Beaucornu *et al.*, 1982; Guiguen *et al.*, 1984).

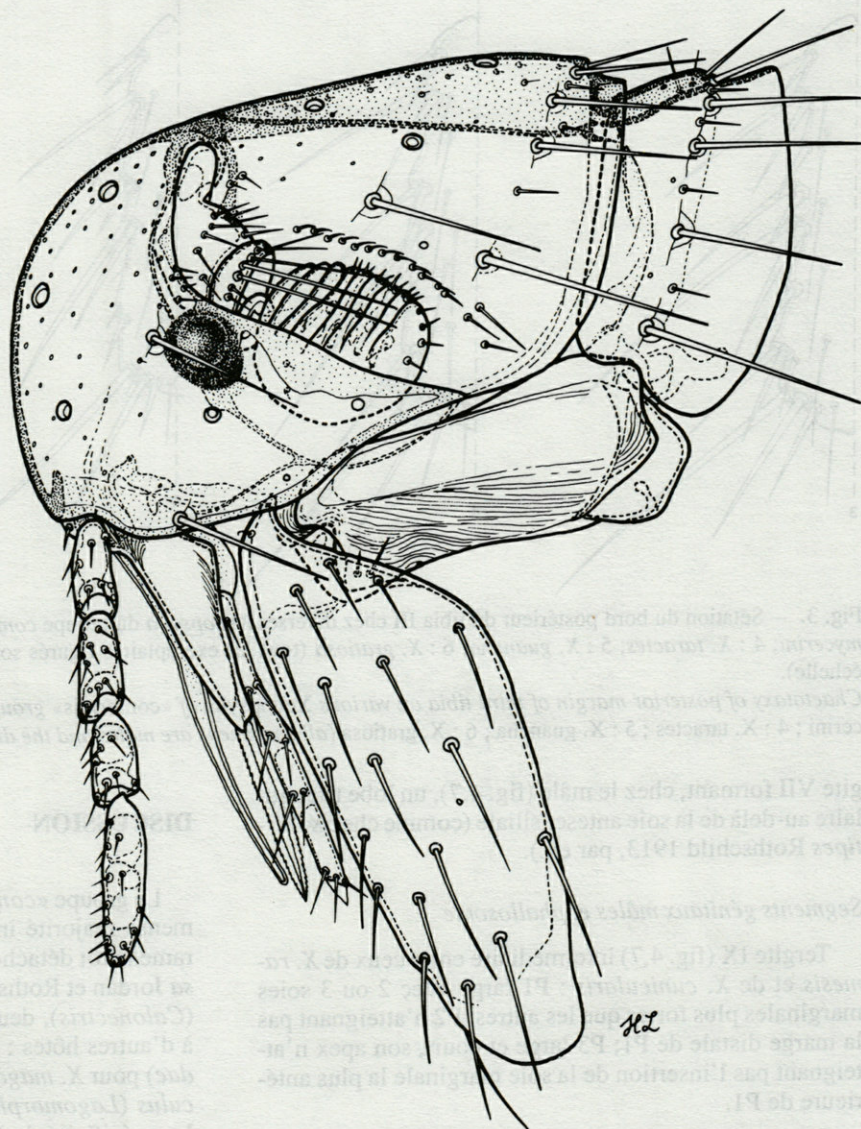


Fig. 2. — *Xenopsylla guancha*, holotype : capsule céphalique, prothorax, coxa et fémur I.

Xenopsylla guancha, holotype : head, prothorax, coxa and first femur.

plus longues chez les mâles; chez les femelles, 2 microsoies constantes, une antérieure et une postérieure.

Thorax

Metepimeron portant 2 rangées de 3 à 5 soies (4 et 4 en général). Patte III : fémur portant 1 soie externe antérieure et 2 au niveau du lobe postéro-ventral; à sa face interne une rangée de 3 à 6 soies (5 en général); chez quelques exemplaires on note une discrète angulation de la marge antéro-ventrale, angulation qui paraît être réminiscente de la «dent» trouvée à cet emplacement chez *X. gratiosa*. Bord postérieur du tibia (fig. 3,5) portant 2 minuscules soies fines (et non pas 1) à distance l'une de l'autre, entre les encoches marginales 4 et 5; la 2^e petite soie est sans aucun doute l'homologue de la 2^e soie forte de la 5^e encoche marginale, encoche qui n'en porte qu'une chez *X. guancha* n. sp., au lieu de 2 chez les autres espèces. Cette disposition est pratiquement celle que l'on retrouve chez *X. gratiosa* (fig. 3, 6), seul représen-

tant de son groupe, mais phylétiquement dérivée du groupe «conformis»; dans ce dernier groupe il y a entre les encoches marginales 4 et 5, soit une soie forte (chez *X. conformis*, Wagner 1903 (fig. 3,3), par ex.), soit une seule minuscule et fine soie (chez *X. ramesis* ou *X. taractes* Jordan et Rothschild 1913 (fig. 3,4), par ex.). Segment 2 du tarse portant apicalement une soie très longue atteignant au moins les 4/5 du segment 5; une 2^e soie atteint seulement la base ou le 1/3 basal du segment 4. 4 soies latérales sur le segment tarsal 5, bien développées; 3 à 6 petites soies plantaires (généralement 5); griffes tarsales de même structure que chez *X. ramesis*.

Segments abdominaux non modifiés

Comme chez *X. ramesis*, toutefois les stigmates sont un peu plus grands que chez les espèces affines⁽⁷⁾. Ter-

(7) Chez *X. cunicularis* Smit 1957, cependant, la taille de l'atrium est très variable en fonction de sa vaste répartition, d'Essaouira (Maroc) au sud de Toulouse, (France).

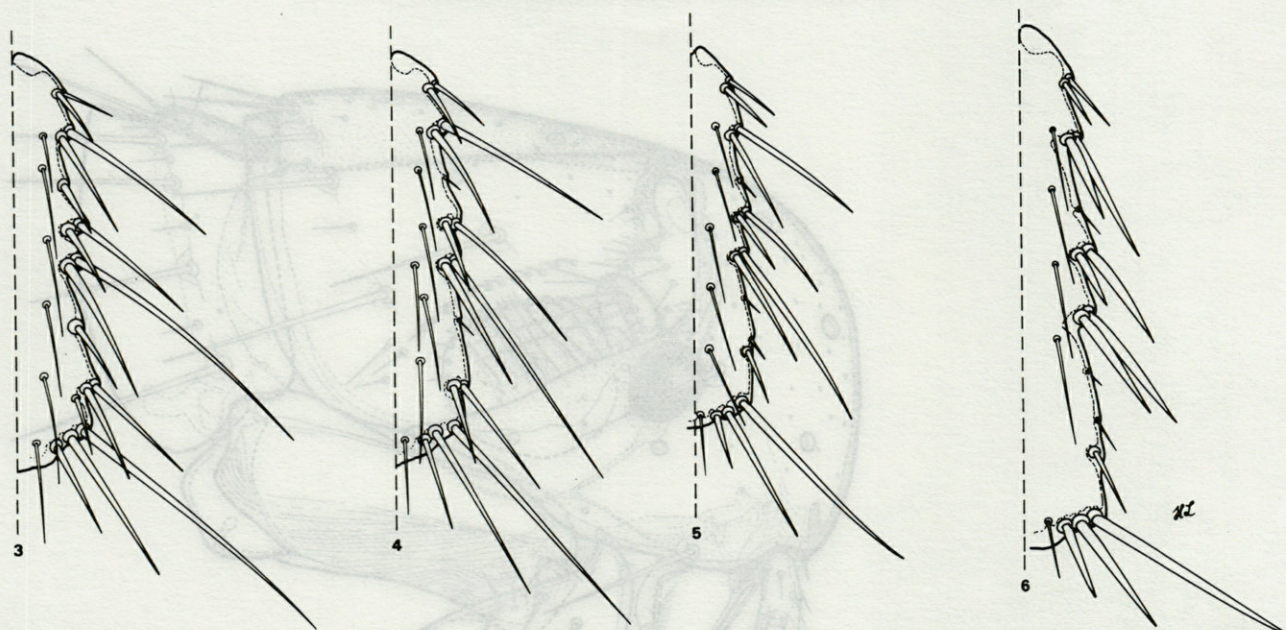


Fig. 3. — Sétation du bord postérieur du tibia III chez diverses *Xenopsylla* du groupe *conformis* et chez *X. gratiosa*. 3 : *X. conformis mycerini*; 4 : *X. taractes*; 5 : *X. guanacha*; 6 : *X. gratiosa* (tous les exemplaires figurés sont des mâles et les dessins sont à la même échelle).

Chaetotaxy of posterior margin of third tibia on various Xenopsylla of «conformis» group and on X. gratiosa. 3 : *X. conformis mycerini*; 4 : *X. taractes*; 5 : *X. guanacha*; 6 : *X. gratiosa* (all specimens are males and the drawings are in the same scale).

gite VII formant, chez le mâle (fig. 4,7), un lobe triangulaire au-delà de la soie antesensiliale (comme chez *X. hirtipes* Rothschild 1913, par ex.).

Segments génitaux mâles et phallosome

Tergite IX (fig. 4,7) intermédiaire entre ceux de *X. ramesis* et de *X. cunicularis* : P1 large avec 2 ou 3 soies marginales plus fortes que les autres; P2 n'atteignant pas la marge distale de P1; P3 large et court, son apex n'atteignant pas l'insertion de la soie marginale la plus antérieure de P1.

Sternite IX caractéristique : le bras distal s'élargit graduellement jusqu'au 3/4 de sa longueur; apex triangulaire et doucement arrondi; sétation classique.

Phallosome (fig. 4) séparé de celui de *X. ramesis* (fig. 9) par l'association d'une plaque pénienne étroite, montrant son maximum de largeur du 1/5 proximal, le profil antérodorsal de l'apex et la forme des lobes latéraux.

Segments génitaux femelles et spermathèque

Sternite VII et Tergite VIII comme chez *X. ramesis*. *Ductus obturatus* (fig. 5) court, s'insérant très près de la *perula*, ce qui rapproche *X. guanacha* de *X. ramesis* et l'oppose à *X. blanci*. Spermathèque proche de celle de *X. blanci* Smit, 1957, c'est-à-dire caractérisée par la base de la *hilla* particulièrement globuleuse; de plus, chez les 2 exemplaires où cet organe est bien orienté, il semble y avoir une légère striction entre cette base et la partie cylindrique de la *hilla*. Pigmentation de la *bulga* ne débordant pas sur la *hilla*.

Dimensions (Insectes montés) : mâle 1,2 à 1,3 mm; femelle 1,3 à 2 mm.

DISCUSSION

Le groupe «*conformis*», paléarctique, est dans son immense majorité inféodé aux *Gerbillidae*. En dehors du rameau tôt détaché, et original, représenté par *X. gratiosa* Jordan et Rothschild 1923, parasite d'Oiseaux marins (*Calonectris*), deux espèces seulement se sont adaptées à d'autres hôtes : *Ellobius talpinus* (*Rodentia, Arvicolidae*) pour *X. magdalinae* Ioff 1935 et *Oryctolagus cuniculus* (*Lagomorpha, Leporidae*) pour *X. cunicularis*⁽⁸⁾. La spécificité de *X. guanacha* pour les Muridés est donc déjà, en soit, intéressante.

La découverte d'un membre de ce groupe sur Lanzarote est passionnante car on peut y voir une indication paléobiogéographique. La submersion du «continent atlantidien» et, au moins, la séparation des Canaries du bloc africain, serait, si elle a eu lieu, *a minima* datable du Pliocène. C'est donc vraisemblablement vers cette période qu'il faut situer la spéciation, et/ou l'inféodation aux *Muridae*, de *X. guanacha*. Les Gerbilles apparaissent, en tant que formes primitives, à cette même époque. Les *Muridae*, sont non seulement quelque peu plus anciens, mais aussi manifestement plus plastiques dans leur écologie; leur survie dans un archipel bouleversé par des phénomènes tectoniques et volcaniques est tout à fait envisageable. Nous ne pouvons malheureusement savoir si le parasitisme des *Muridae* par *X. guanacha* fut initial ou représente un phénomène de capture par insularisation de cette population et/ou disparition de *Gerbillidae* pri-

(8) Il est avéré, à l'heure actuelle, que *X. blanci* est bien parasite de gerbilles et non de la souris *Mus spretus* comme il avait été suggéré (Blanc in Smit, 1957; Lewis, 1972).

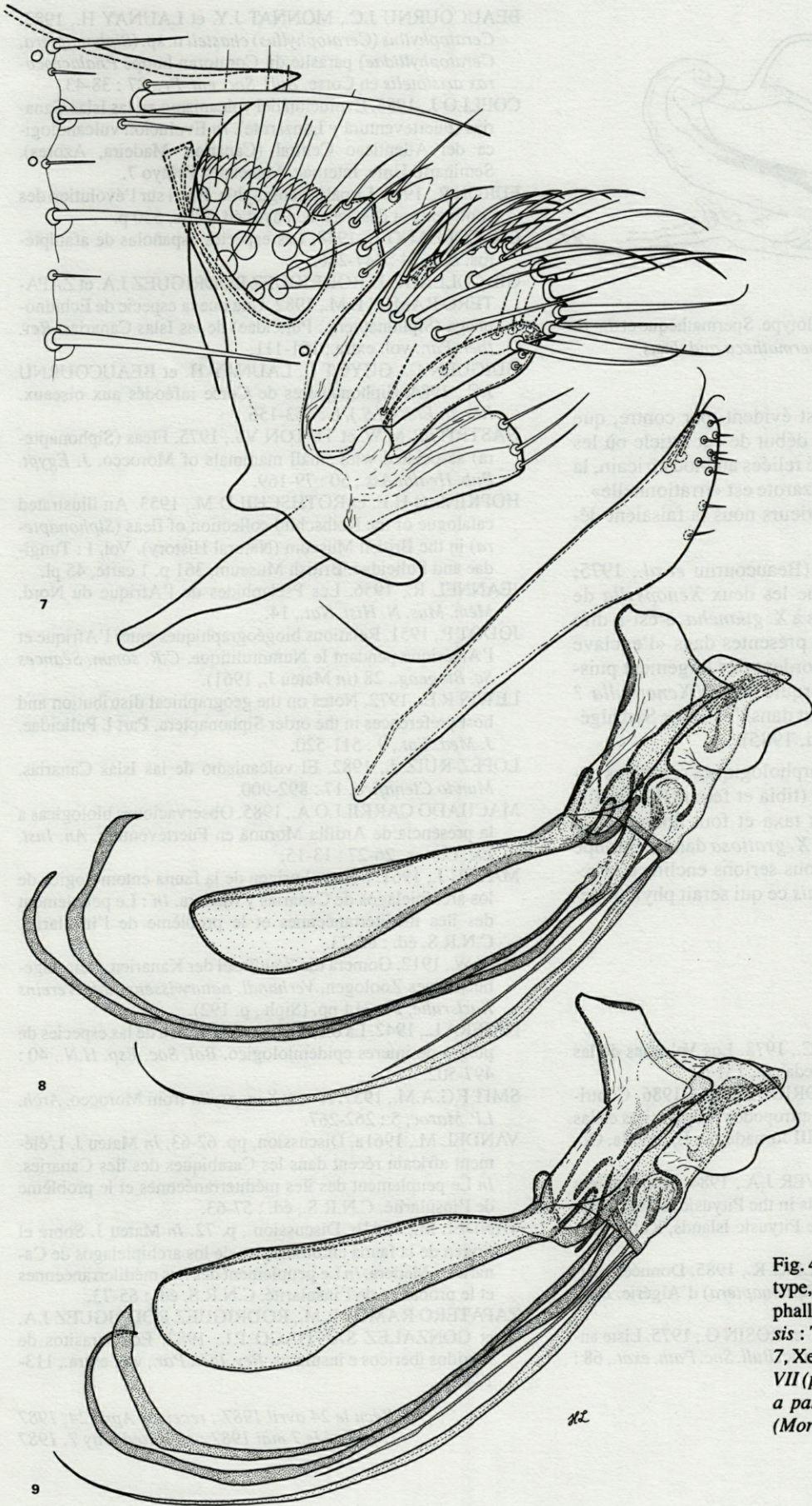
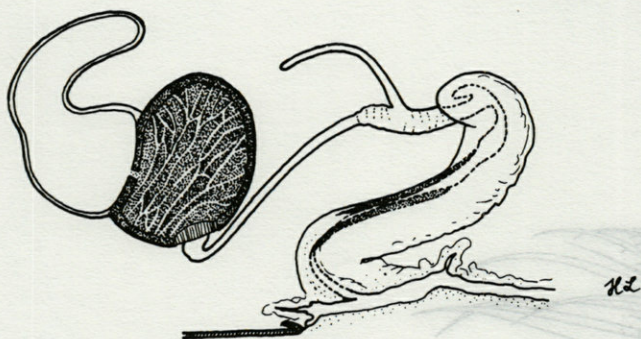


Fig. 4. — *Xenopsylla guancha* : 7, holotype, tergite VII (partim), segment IX; 8, phallosome d'un paratype; 9, *X. ramesis* : Tandrara (Maroc), phallosome.
7, *Xenopsylla guancha* : holotype, tergite VII (part), segment IX; 8 : phallosome of a paratype; 9 : *X. ramesis* : Tandrara (Morocco), phallosome.



10

Fig. 5. — *Xenopsylla guancha*, allotype. Spermatheque et ducti. *Xenopsylla guancha*, allotype. Spermatheca and ducts.

mitives dans l'Archipel. Il est évident, par contre, que dans l'hypothèse évoquée au début de cet article où les Canaries n'auraient jamais été reliées au bloc africain, la présence de *X. guancha* à Lanzarote est «irrationnelle»... sauf si des prélèvements ultérieurs nous la faisaient découvrir au Maroc.

Pour mémoire, rappelons (Beaucornu *et al.*, 1975; Hastriter et Tipton, 1975) que les deux *Xenopsylla* de Rongeurs les plus apparentées à *X. guancha*, c'est-à-dire *X. ramesis* et *X. blanci*, sont présentes dans «l'enclave macaronésienne» mais la débordent très largement puisque la première atteint la Turquie et une *Xenopsylla* ? *blanci* est signalée du Tademaït dans l'extrême Sud algérien (Beaucornu et Kowalski, 1985).

Enfin les convergences morphologiques signalées entre *X. gratiosa* et *X. guancha* (tibia et fémur III) confirment l'étroite parenté de ces taxa et font douter de la justification de l'isolement de *X. gratiosa* dans un groupe autonome. Pour notre part, nous serions enclins à la replacer dans le groupe *conformis* ce qui serait phylétique-ment plus compréhensible.

BIBLIOGRAPHIE

- ARANA V. et CARRACEDO J.C., 1978. Los Volcanes de las Islas Canarias. I. Tenerife, Rueda ed., 151 p.
- BAEZ M. et RODRIGUEZ RODRIGUEZ J.A., 1986. Contribucion al conocimiento de los artopodos zooparasitos en las Islas Canarias. Actas de las VIII Jornada A e E, Sevilla, Octubre 1986, 1085-1090.
- BEAUCOURNU J.C. et ALCOVER J.A., 1984. Siphonaptera from small terrestrial mammals in the Pityusic Islands. Biogeography and Ecology of the Pityusic Islands, Kubier ed., 1984, 377-392.
- BEAUCOURNU J.C. et KOWALSKI K., 1985. Données nouvelles sur les puces (*Insecta, Siphonaptera*) d'Algérie. *Bull. Soc. Path. exot.*, 78 : 378-392.
- BEAUCOURNU J.C., LEGER N. et ROSIN G., 1975. Liste annotée des Siphonaptères du Maroc. *Bull. Soc. Path. exot.*, 68 : 83-90.
- BEAUCOURNU J.C., MONNAT J.Y. et LAUNAY H., 1982. *Ceratophyllus (Ceratophyllus) chasteli* n. sp. (*Siphonaptera, Ceratophyllidae*) parasite du Cormoran huppé *Phalacrocorax aristotelis* en Corse. *Bull. Soc. ent. Fr.*, 87 : 38-43.
- COELLO J., 1985. Evolucion del volcanismo en las Islas Canarias (Fuerteventura y Lanzarote). In Evolucion vulcanologica del Atlantico Central (Canarias, Madeira, Azores). Seminario Univ. Internac. Menendez Pelayo 7.
- FURON R., 1942. La paléogéographie. Essai sur l'évolution des continents et des océans. Payot éd. Paris, 530 p.
- GIL COLLADO J., 1948. Las especies españolas de afanipteros. *Eos*, 24 : 247-256.
- GIL COLLADO J., RODRIGUEZ RODRIGUEZ J.A. et ZAPATERO RAMOS L.M., 1982. Una nueva especie de Echinophaga (*Siphonaptera : Pulicidae*) de las Islas Canarias. *Rev. Iber. Par.*, vol. extra., 101-111.
- GUYOT C., GUYOT I., LAUNAY H. et BEAUCOURNU J.C., 1984. Siphonaptères de Corse inféodés aux oiseaux. *Rev. fr. Ent. (N.S.)*, 6 : 153-156.
- HASTRITER M.W. et TIPTON V.J., 1975. Fleas (*Siphonaptera*) associated with small mammals of Morocco. *J. Egypt. Pub. Health Ass.*, 50 : 79-169.
- HOPKINS G.H.E. et ROTHSCHILD M., 1953. An illustrated catalogue of the Rothschild collection of fleas (*Siphonaptera*) in the British Museum (Natural History). Vol. I : Tungiidae and Pulicidae. British Museum, 361 p, 1 carte, 45 pl.
- JEANNEL R., 1956. Les Psélaphides de l'Afrique du Nord. *Mém. Mus. N. Hist. Nat.*, 14.
- JODOT P., 1951. Relations biogéographiques entre l'Afrique et l'Amérique pendant le Nummulitique. *C.R. somm. Séances Sc. Biogéog.*, 28 (in Mateu J., 1961).
- LEWIS R.E., 1972. Notes on the geographical distribution and host preferences in the order Siphonaptera. Part I. Pulicidae. *J. Med. Ent.*, 9 : 511-520.
- LOPEZ-RUIZ J., 1982. El volcanismo de las Islas Canarias. *Mundo Científico*, 17 : 892-900.
- MACHADO CARRILLO A., 1985. Observaciones biologicas a la presencia de *Ardilla Moruna* en Fuerteventura. *An. Inst. Est. Canar.*, 26-27 : 13-15.
- MATEU J., 1961. Sobre el origen de la fauna entomologica de los archipiélagos de Canarias y Madera. In : Le peuplement des îles méditerranéennes et le problème de l'insularité. C.N.R.S. éd. : 65-73.
- MAY W., 1912. Gomera die Waldinsel der Kanarien. Reisetagebuch eines Zoologen. *Verhandl. naturwissenschaft. Vereins Karlsruhe*, 24, 214 pp. (*Siph.*, p. 192).
- NAJERA L., 1942. La distribucion geografica de las especies de pulgas de interes epidemiologico. *Bol. Soc. Esp. H.N.*, 40 : 497-502.
- SMIT F.G.A.M., 1957. A new *Xenopsylla* from Morocco. *Arch. I.P. Maroc*, 5 : 262-267.
- VANDEL M., 1961a. Discussion, pp. 62-63. In Mateu J. L'élément africain récent dans les Carabiques des îles Canaries. In Le peuplement des îles méditerranéennes et le problème de l'insularité. C.N.R.S., éd. : 57-63.
- VANDEL M., 1961b. Discussion, p. 72. In Mateu J. Sobre el origen de la fauna entomologica de los archipiélagos de Canarias y Madera. In Le peuplement des îles méditerranéennes et le problème de l'insularité. C.N.R.S. éd. : 65-73.
- ZAPATERO RAMOS L.M., RODRIGUEZ RODRIGUEZ J.A. et GONZALEZ SANTIAGO P.I., 1982. Ectoparasitos de muridos ibericos e insulares. *Rev. Iber. Par.*, vol. extra., 113-124.

Reçu le 24 avril 1987 ; received April 24, 1987
 Accepté le 7 mai 1987 ; accepted May 7, 1987

CONTRIBUTION A LA BIOLOGIE DE *PERIPATUS ACACIOI* MARCUS ET MARCUS (ONYCHOPHORA, PERIPATIDAE)

VI. La mue à la naissance

Contribution to the biology of Peripatus acacioi Marcus and Marcus (Onychophora, Peripatidae).

VI. On the ecdysis at birth

S. CAMPIGLIA et R. LAVALLARD

Departamento de Fisiologia geral,
Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo,
CP 11461, CEP 05421, São Paulo, Brasil

PERIPATUS ACACIOI
PARTURITION
MUE A LA NAISSANCE
PREMIERES INTERMUES

RESUME – Chez le jeune de l'espèce brésilienne *Peripatus (Macroperipatus) acacioi*, l'exuviation à la naissance s'effectue sur une partie du corps déjà sortie de l'organisme maternel et doit être considérée comme postnatale. Les durées moyennes des 12 premières intermues chez 10 mâles et 10 femelles n'indiquent pas de différence significative en fonction des sexes, mais les 2 premières intermues, respectivement de 11,9 et de 14,7 jours en prenant l'exemple des mâles, sont significativement plus courtes que les intermues ultérieures qui augmentent de 17,4 à 21,2 jours avec la croissance des animaux. Chez 13 femelles gravides, la durée moyenne de 28 intermues ayant donné lieu à 41 naissances est de $21,04 \pm 3,31$ jours, ne montrant pas de différence significative avec celle de 71 intermues normales, sans parturitions, égale à $22,01 \pm 3,33$ jours. Chez les parturientes, la fréquence des naissances en fonction des 21 jours d'intermue est aléatoire et, au cours d'une même intermue, 2 parturitions peuvent être séparées par un délai de plusieurs jours. Il en résulte que l'intermue des femelles gravides n'est pas modifiée par les parturitions et que l'élaboration de la cuticule rejetée à la naissance est indépendante du cycle d'intermue maternel, l'exuviation du jeune devant être déclenchée par la parturition.

PERIPATUS ACACIOI
PARTURITION
ECDYSIS AT BIRTH
FIRST INTERMOULT PERIODS

ABSTRACT – In the Brazilian species, *Peripatus (Macroperipatus) acacioi*, the birth-ecdysis takes place outside the body of the mother and should be considered as post-natal. The mean duration of the first 12 instars for 10 males and 10 females showed no significant difference as a function of sex. However, the first 2 intermoult periods, respectively 11.9 and 14.7 days for the male examples, were significantly shorter than the subsequent intermoult, which lengthened from 17.4 to 21.2 days while the animals grew. In 13 gravid females, the mean duration of 28 intermoult periods with 41 births was 21.04 ± 3.31 days, while that of 71 intermoult periods without birth was 22.01 ± 3.33 days. No significant difference exists between these two means. The frequency of births as a function of the 21 days mean intermoult period in the mothers showed no preferential distribution, and 2 births could be separated by several days during the same intermoult period. The intermoult periods of the gravid females are not altered by giving birth. The pre-natal formation of the cuticule is not related to the intermoult cycle of the parturient. Ecdysis at birth must be initiated by parturition itself.

INTRODUCTION

Bien que l'existence des mues chez les Onychophores soit établie depuis Steel (1896), il faut attendre Manton (1938) pour savoir que les exuviations se font suivant une fréquence régulière durant toute la vie de l'animal. En ce

qui concerne la première exuviation, cet auteur précise, chez *Peripatopsis sedgwicki*, qu'elle a lieu avant la naissance, l'exuvie restant dans l'utérus maternel jusqu'à la parturition, quand elle est évacuée en même temps que le nouveau-né. Chez *Peripatopsis moseleyi* au contraire, selon Holliday (1944), le jeune est mis bas couvert de mucus, les antennes et les lobopodes englués n'ayant que

des mouvements limités; mais quelques minutes après la naissance, le jeune effectue une exuviation, dévore l'exuvie, puis manifeste une activité normale semblable à celle de l'adulte.

Chez *Peripatus acacioi*, nous avons seulement remarqué (Lavallard et Campiglia, 1975b) que lors de la naissance, la partie du jeune récemment libérée reste humide de mucus pendant quelques minutes, alors que les appendices des segments plus antérieurs sont déjà secs et doués de mouvements normaux. Mais chez plusieurs espèces des îles de la Trinité et Tobago, Read (1985) a dernièrement observé que «the birth is followed by a drop of white, cloudy, viscous material which is consumed by the young after birth. This contains the first exuvium which is shed as birth is taking place». Ayant eu l'occasion de suivre cette mue à la naissance chez l'une des espèces étudiées par Read, nous avons ensuite réexaminé la parturition chez *Peripatus acacioi* et de fait, chez le jeune en cours de naissance, la partie postérieure encore humide de mucus se trouve recouverte de cuticule exuviale tandis que les régions sèches plus antérieures ont déjà mué.

En relation avec cette donnée nouvelle, nous avons d'abord accompagné, chez le jeune de *Peripatus acacioi*, la chronologie de la mue à la naissance en fonction de sa sortie progressive de l'organisme maternel. Par ailleurs, dans l'intention d'interpréter la grande variation que nous avons notée dans la période allant de la naissance à la première mue postnatale (Lavallard et Campiglia, 1975b), nous avons déterminé la durée moyenne des 12 premières intermues dans les deux sexes. Enfin, la réalisation d'une mue à la naissance fait penser à une éventuelle correspondance entre le cycle d'intermue de la mère et l'élaboration cuticulaire du nouveau-né; aussi avons nous relevé, chez des femelles parturientes, d'une part la durée moyenne des intermues normales et celle des intermues ayant donné lieu à parturition, d'autre part la fréquence des naissances en fonction des différents jours de l'intermue. Ce sont les résultats de ces considérations que nous rapportons dans cette 6^e contribution à la biologie de *Peripatus acacioi*, nos contributions précédentes abordant quelques caractères biométriques essentiels (Lavallard et Campiglia, 1973; Campiglia et Lavallard, 1973), l'étude descriptive de l'habitat (Lavallard *et al.*, 1975), les conditions d'un élevage au laboratoire (Lavallard et Campiglia, 1975a) et le déroulement des naissances dans un tel élevage (Lavallard et Campiglia, 1975b).

MATERIEL ET METHODES

Nos observations concernant les 1^{ères} intermues portent sur 10 jeunes mâles et 10 jeunes femelles, suivis dès la naissance et gardés dans l'élevage principal à une température de 18°C. Pour comparer les intermues normales aux intermues des parturitions et pour situer les mues à la naissance dans les intermues des parturientes, nous avons retenu 13 femelles gravides qui, maintenues sépa-

rément à une température de 20°C, ont assuré 41 naissances. L'exuviation à la naissance est examinée sur 7 parturitions détectées dès l'apparition de la tête du jeune dans l'orifice génital maternel. Tous ces animaux appartiennent à l'espèce *Peripatus (Macroperipatus) acacioi* décrite par Marcus et Marcus (1955) et réétudiée par Froehlich (1968). Cette espèce, localisée dans la région de Ouro Preto, Etat de Minas Gerais, Brésil, est maintenant protégée grâce à la création de la Station écologique du Tripui.

Les Onychophores ingérant l'exuvie en fin d'exuviation, nous avons utilisé, pour établir la fréquence des mues, une méthode de marquage de la cuticule décrite précédemment (Lavallard, 1968, 1977), qui permet de connaître la date de la mue avec une erreur inférieure à 5 %. La date des naissances est notée au cours de la visite quotidienne destinée à relever la date des mues chez les femelles gravides. Pour des raisons exposées dans notre 2^e contribution (Campiglia et Lavallard, 1973), nous exprimons la taille des animaux par leur poids déterminé au mg près.

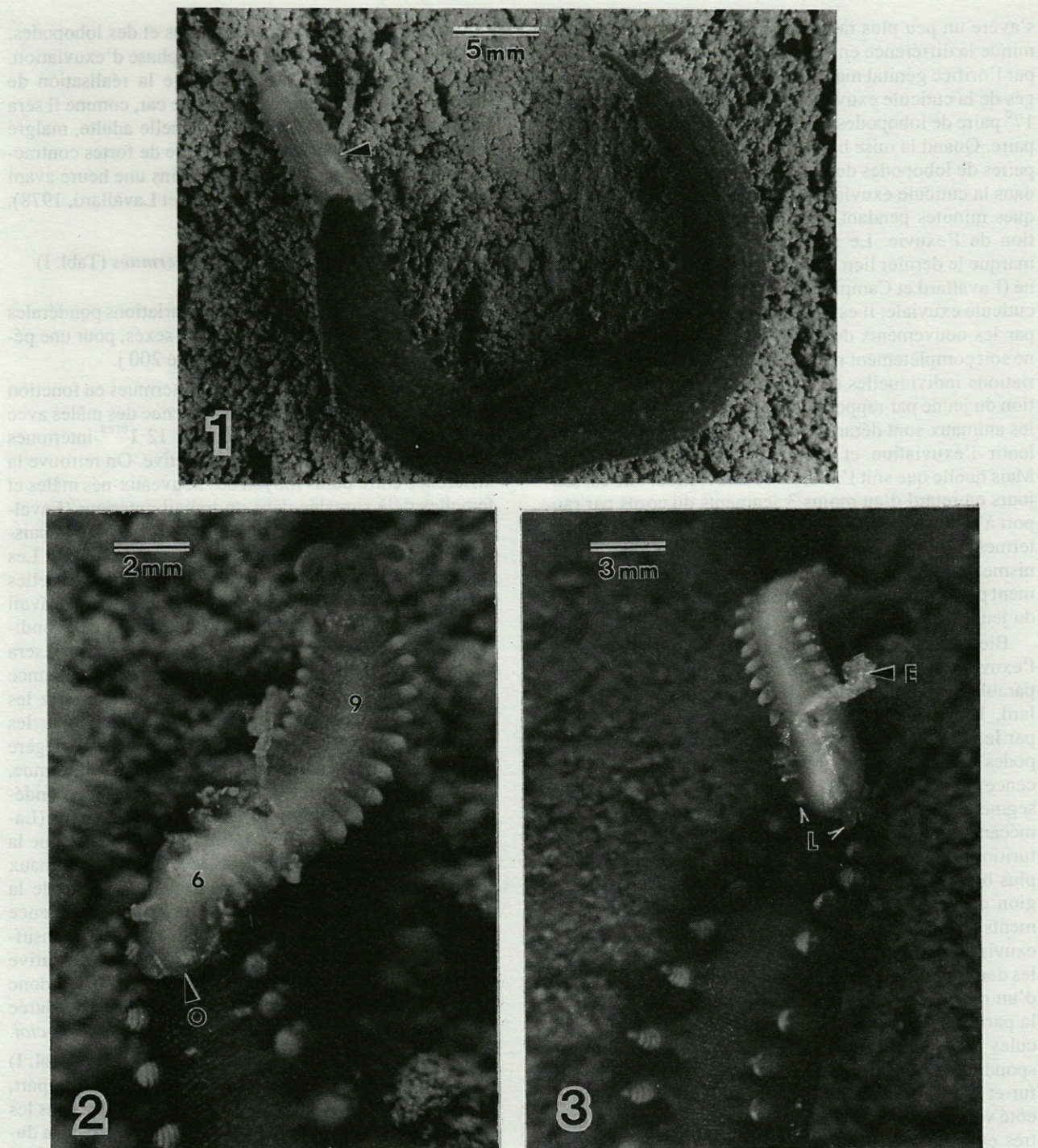
Dans la présentation des données numériques, les moyennes sont suivies de leur écart-type σ , la comparaison de ces moyennes étant réalisée par le test T de Fisher.

RESULTATS

1. Parturition et exuviation du nouveau-né (Pl. I)

Chez *Peripatus acacioi*, la durée de la parturition est comptée entre l'instant où les antennes du jeune apparaissent dans l'orifice génital de la parturiente et celui où son extrémité postérieure se sépare complètement de l'organisme maternel. Elle est de 30 à 45 mn (Lavallard et Campiglia, 1975b), pouvant atteindre 1 h dans quelques rares cas. En raison de cette variation, il est préférable de comparer les chronologies de la parturition et de l'exuviation à la naissance, non pas en termes d'horaire, mais en nombre de segments du corps sortis de l'utérus maternel ou dégagés de la cuticule exuviale. En arrière de la région céphalique qui comprend successivement les segments des antennes, des mandibules et des papilles orales, chaque segment du corps est marqué par une paire d'appendices locomoteurs ou lobopodes.

L'exuviation, chez le jeune en cours de naissance, commence avec un certain retard par rapport à sa sortie de l'orifice génital de la parturiente : toute la partie antérieure du corps jusqu'à la 8^e paire de lobopodes se trouve déjà hors de l'utérus quand se termine le dégagement exuvial de la région céphalique et commence celui de la 1^{ère} paire de lobopodes. A la libération de la 11^e paire de lobopodes par l'orifice génital, correspond le dégagement exuvial de la 3^e paire de lobopodes, ce qui indique un retard initial de l'exuviation par rapport à la parturition de l'ordre de 8 segments. Mais l'exuviation



Pl. I. — 1, vue dorsale d'une parturition chez *Peripatus acacioi*, montrant un jeune dont la région céphalique et les 14 1^{ers} segments porteurs de lobopodes sont déjà sortis de l'organisme maternel. La flèche indique la zone de déhiscence de la cuticule exuviale, en avant de laquelle le jeune a déjà mué; les 6 segments postérieurs à cette zone sont encore recouverts par la cuticule exuviale, brillante, humide de mucus; 2, en vue ventrale, détail d'une parturition montrant, chez le jeune, que sur les 15 segments à lobopodes sortis de l'orifice génital maternel (0), les 9 premiers (9) qui ont déjà mué, sont propres et secs, au contraire des 6 segments suivants (6) encore revêtus de cuticule exuviale et englués de mucus; 3, même matériel que dans la fig. précédente, montrant une paire de lobopodes (L) qui vient de se libérer de l'utérus maternel. Bien qu'engluée de mucus, l'exuvie (E) est ici reconnaissable.

1, parturition in *Peripatus acacioi*. The cephalic region and the 14 subsequent pairs of lobopods of the young already lie outside the mother. In front of the exuvial dehiscence (arrow), moulting is terminated while the segments behind this point remain encased in the exuvial cuticle which is covered with mucus. 2, ventral aspect of a young during parturition. Among the 15 pairs of lobopods lying outside the genital orifice (o) of the mother, the 9 first (9) are already free from the exuvium, clean and dry. The 6 succeeding segments (6) are still encased in the exuvial cuticle and covered with mucus; 3, same material as fig. 2, showing a pair of lobopods (L) just leaving the genital orifice. Although glued by mucus, the exuvium (E) is recognizable.

s'avère un peu plus rapide que la parturition, ce qui diminue la différence entre le nombre de segments libérés par l'orifice génital maternel et celui des segments dégagés de la cuticule exuviale. Par ex., à la parturition de la 17^e paire de lobopodes correspond l'exuviation de la 12^e paire. Quand la mise bas se termine, les 3 ou 4 dernières paires de lobopodes du nouveau-né restent encore prises dans la cuticule exuviale dont elles se dégagent en quelques minutes pendant que l'animal commence l'ingestion de l'exuvie. Le filament d'origine imprécise qui marque le dernier lien entre la parturiente et le nouveau-né (Lavallard et Campiglia, 1975b), n'appartient pas à la cuticule exuviale; il est rompu dès la fin de la parturition par les mouvements du nouveau-né, avant que l'exuvie ne soit complètement rejetée. Il y a naturellement des variations individuelles dans ce déroulement de l'exuviation du jeune par rapport à la parturition, en particulier si les animaux sont dérangés ou manipulés, ce qui peut ralentir l'exuviation et inhiber l'ingestion de l'exuvie. Mais quelle que soit l'allure de l'exuviation, elle est toujours en retard d'au moins 3 segments du corps par rapport à la parturition quand celle-ci prend fin. En d'autres termes, l'exuviation a entièrement lieu hors de l'organisme maternel; elle doit être regardée comme un événement postnatal malgré sa réalisation pendant la naissance du jeune.

Bien que d'une durée plus courte, le déroulement de l'exuviation chez le jeune en cours de naissance est comparable à celui de l'adulte décrit précédemment (Lavallard, 1977). L'exuviation s'effectue d'avant en arrière, par le jeu des muscles de la paroi du corps et des lobopodes qui rompent progressivement une ligne de déhiscence sagittale dorsale (Fig. 1) et dégagent un par un, les segments du corps. On y retrouve l'accélération de ses mécanismes qui rend l'exuviation plus rapide que la parturition et le dégagement exuvial d'un segment d'autant plus bref que sa localisation est plus postérieure. La région du corps en phase d'exuviation comprend 3 segments successifs à des stades différents du dégagement exuvial. Les segments situés en arrière de cette région, les derniers sortis de l'organisme maternel, sont couverts d'un mucus assez abondant à rôle lubrifiant vis-à-vis de la parturition (Fig. 1 à 3); ils sont revêtus de deux cuticules superposées, dont la future exuvie, ce qui correspond à la période préexuviale du cycle d'intermue. Au fur et à mesure de son rejet, l'exuvie est accumulée du côté ventral par les lobopodes non encore dégagés, mais très engluée par le mucus, elle est difficilement reconnaissable (Fig. 3). Les segments plus antérieurs à la région du corps en phase d'exuviation, qui ont déjà mué, secs, nettoyés de tout mucus par le rejet de l'exuvie (Fig. 2), présentent une grande liberté de mouvement de leurs appendices; il ne sont plus revêtus que d'une seule cuticule à épaisseur incomplète qui correspond à la période postexuviale du cycle d'intermue. A cet égard, il faut souligner que la réalisation d'une exuviation à la naissance implique un cycle prénatal d'élaboration cuticulaire qui fournit la cuticule exuviale.

Durant la parturition, la femelle adulte reste immobile mais le jeune manifeste des alternances de constriction

et de turgescence de la paroi du corps et des lobopodes, surtout au niveau des 3 segments en phase d'exuviation. Ces mouvements assurent davantage la réalisation de l'exuviation que la mise bas du jeune car, comme il sera commenté dans la discussion, la femelle adulte, malgré son immobilité apparente, est le siège de fortes contractions utérines qui surviennent au moins une heure avant le début de la parturition (Campiglia et Lavallard, 1978).

2. Durée moyenne des premières intermues (Tabl. I)

Le tableau I permet de suivre les variations pondérales en fonction des intermues, dans les 2 sexes, pour une période initiale de croissance de plus de 200 j.

En ce qui concerne la durée des intermues en fonction des sexes, la comparaison de la moyenne des mâles avec celle des femelles pour chacune des 12 1^{ères} intermues ne révèle aucune différence significative. On retrouve la différence entre poids moyen des nouveaux-nés mâles et femelles déjà signalée dans un travail antérieur (Lavallard et Campiglia, 1975b) et qui établit que dès la naissance, les femelles sont plus grandes que les mâles. Les poids moyens à la naissance des mâles et des femelles présentées sont supérieurs à ceux donnés dans le travail cité ci-dessus; mais cela doit être attribué à des conditions différentes d'élevage au laboratoire, comme il sera commenté dans la discussion. De même, la croissance pondérale est plus forte chez les femelles que chez les mâles, comme cela a déjà été mis en évidence par les courbes de croissance pondérale des 2 sexes; la légère baisse du poids des mâles durant la 1^{ère} et la 2^e intermue, correspond à un aspect normal de la croissance pondérale initiale signalé à propos de ces mêmes courbes (Lavallard et Campiglia, 1975a). Enfin, il fut montré que la durée de l'intermue augmente avec la taille des animaux (Lavallard, 1977), mais dans cette partie initiale de la croissance qui comprend les 200 1ers jours, la différence de taille entre les mâles et les femelles est encore insuffisante pour se traduire par une différence significative quant à la durée moyenne des intermues. Il n'y a donc pas de différence en fonction des sexes dans la durée moyenne des 12 1^{ères} intermues chez *Peripatus acacioi*.

La comparaison des 12 premières intermues (Tabl. I) met en évidence 2 phénomènes distincts. D'une part, dans le cas des intermues III à XII, on constate, dans les 2 sexes, une augmentation faible et progressive de la durée moyenne de l'intermue; elle provient de la croissance des individus et traduit l'influence de la taille des animaux déjà évoquée plus haut. En ce qui concerne les intermues III à XII, il n'y a pas de différence significative entre les durées moyennes de 2 intermues successives. D'autre part, dans le cas des 2 1^{ères} intermues, on constate que leur durée moyenne est nettement plus courte que celle des intermues III à XII. Pour $P \leq 0,05$, la différence entre les durées moyennes des intermues III et II est significative puisque $t = 3,81$ chez les mâles et $t = 3,05$ chez les femelles. La différence entre les durées moyennes des intermues II et I est encore plus marquée avec $t = 5,25$ chez les mâles et $t = 6,87$ chez les femelles.

Tabl. I. — Durée moyenne des 12 premières intermues, numérotées de I à XII, chez 10 mâles et 10 femelles de *Peripatus acacioi*, et poids moyen des animaux à la naissance et à la fin des intermues. *Mean duration of the 12 first intermoult periods, numbered from I to XII, in 10 mâles and 10 females of Peripatus acacioi, and mean weight of the animals at birth and at the end of the intermoult periods.*

Séquence des intermues	M â l e s		F e m e l l e s	
	Moyenne $\pm \sigma$ de la durée d'intermue, en jours	Moyenne $\pm \sigma$ du poids des animaux, en milligrammes	Moyenne $\pm \sigma$ de la durée d'intermue, en jours	Moyenne $\pm \sigma$ du poids des animaux, en milligrammes
Naissance		58,7 \pm 5,60		69,3 \pm 8,56
I	11,9 \pm 0,74	56,6 \pm 9,66	11,8 \pm 0,79	70,2 \pm 10,32
II	14,7 \pm 1,42	54,7 \pm 6,96	14,9 \pm 1,10	70,4 \pm 10,67
III	17,4 \pm 1,58	60,5 \pm 8,64	16,7 \pm 0,95	78,0 \pm 14,61
IV	17,3 \pm 1,16	65,7 \pm 11,10	16,3 \pm 0,82	84,6 \pm 18,54
V	17,0 \pm 1,70	74,8 \pm 13,93	16,8 \pm 0,92	93,3 \pm 20,89
VI	17,5 \pm 1,08	82,3 \pm 14,17	16,6 \pm 1,43	107,5 \pm 20,15
VII	18,2 \pm 1,62	87,5 \pm 14,50	17,7 \pm 1,64	114,8 \pm 24,86
VIII	18,5 \pm 1,72	92,1 \pm 15,97	18,3 \pm 1,77	125,9 \pm 27,28
IX	19,7 \pm 1,83	97,1 \pm 22,52	18,7 \pm 1,77	130,4 \pm 30,19
X	19,9 \pm 1,97	101,6 \pm 16,71	19,3 \pm 1,34	132,1 \pm 29,41
XI	20,4 \pm 2,17	107,5 \pm 16,15	19,7 \pm 2,21	140,7 \pm 31,92
XII	21,2 \pm 3,33	112,7 \pm 15,06	19,8 \pm 1,48	157,5 \pm 29,81

La faible valeur de l'écart-type de ces moyennes indique qu'il s'agit bien de processus cycliques réguliers comparables à des cycles d'intermue. Mais la moindre durée des 2 1^{ères} intermues suggère que ces cycles ne sont pas équivalents, du point de vue fonctionnel, aux 10 cycles suivants et à tous les cycles d'intermue ultérieurs : par ex., la réduction de l'intermue I par rapport aux intermues III à VI est de l'ordre de 30 %, avec une possible incidence sur l'élaboration de la première cuticule postnatale.

3. Durée moyenne des intermues chez les femelles gravides

Pour comparer les intermues pendant lesquelles ont lieu des naissances avec les intermues normales n'ayant pas donné signe de parturition, nous avons utilisé 13 femelles gravides ayant mis bas 41 nouveau-nés au cours de 28 intermues différentes. Parmi ces dernières, une intermue comporta 3 parturitions, 11 intermues donnèrent lieu à 2 parturitions et 16 intermues n'en présentèrent qu'une seule. La durée moyenne de ces 28 intermues était de 21,04 \pm 3,31 j.

Chez ces mêmes 13 femelles gravides, nous avons aussi calculé que la durée moyenne de 71 intermues normales, sans parturition, était de 22,01 \pm 3,33 j. L'application du test T n'ayant pas révélé de différence significative entre ces deux moyennes, il en résulte que la mise bas des nouveau-nés n'altère pas la durée de l'intermue chez les parturientes.

4. Fréquence des naissances durant l'intermue des parturientes (Tabl. II)

Pour dresser le tableau II, nous avons utilisé le même matériel que dans le paragraphe précédent, c'est-à-dire les 13 femelles gravides ayant fourni 41 nouveau-nés au cours de 28 intermues. Ce tableau présente la fréquence de ces 41 parturitions en fonction des 21 j qui correspondent à la durée moyenne de l'intermue chez les parturientes. Il va de soi que, pour l'homogénéité des résultats, les variations de cette fréquence dues aux différences individuelles des intermues ont été corrigées en fonction d'une durée unique d'intermue égale à 21 j.

Les naissances se produisent tout au long de l'intermue des parturientes, sans distribution préférentielle (Tabl. II). La mue à la naissance ne dépend donc pas du cycle d'intermue de la parturiente. Ce résultat est confirmé en considérant, dans les 11 intermues ayant donné lieu à 2 parturitions, le délai séparant ces dernières. L'in-

Tabl. II. — Fréquence des naissances en fonction des 21 j d'intermue chez les parturientes de *Peripatus acacioi*. *Frequency of births as a function of the 21 days mean intermoult period in the mothers of Peripatus acacioi.*

jour après la mue	nbre de naissances	jour après la mue	nbre de naissances	jour après la mue	nbre de naissances
1er	2	8e	1	15e	3
2	1	9	0	16	2
3	2	10	4	17	3
4	1	11	4	18	1
5	2	12	3	19	1
6	1	13	2	20	0
7	2	14	2	21	4

tervalle le plus fréquent entre les 2 naissances fut de 3 j, correspondant à 5 intermues; 2 intermues présentèrent un intervalle de 2 j. Des intervalles respectivement de 8 et 9 j furent relevés une fois seulement, de même qu'un intervalle d'une journée et 2 naissances dans la même journée. Dans le cas de l'intermue ayant comporté 3 parturitions, un intervalle de 7 j sépara une première naissance des deux autres qui eurent lieu dans la même journée.

Il résulte de ces données que si 2 naissances peuvent être séparées par un intervalle de plusieurs j au cours d'une même intermue de la parturiente, non seulement les mécanismes de l'élaboration cuticulaire des jeunes correspondants ne montrent pas de relation avec le cycle d'intermue maternel, mais encore, ils sont indépendants entre eux.

DISCUSSION

La mue à la naissance observée chez des Onychophores caraïbes constitue un processus original de double délivrance du nouveau-né, à la fois de l'utérus maternel et de la cuticule exuviale. Le mucus qui revêt cette cuticule exuviale, facilite la parturition en lubrifiant l'orifice génital maternel et le corps du jeune. Le rejet de cette cuticule exuviale assure le nettoyage du nouveau-né et par suite, l'autonomie de ses mouvements. La mue à la naissance échappa si longtemps à l'attention des observateurs, probablement parce que la couche de mucus qui recouvre la partie encore non muée du jeune, englué et dissimule l'exuvie. Elle a été remarquée pour la première fois par Read (1985) chez 6 espèces différentes des îles de la Trinité et Tobago. Son existence chez une espèce de la Région sud-est du Brésil suggère qu'il s'agit sans doute d'un processus commun à tous les Peripatidae néo-tropicaux.

La mue à la naissance doit être regardée comme postnatale, parce qu'elle a lieu hors de l'organisme maternel. Il fut montré chez l'adulte (Lavallard, 1977) qu'à un moment donné, le rejet de la cuticule exuviale n'a lieu qu'au niveau de 3 segments successifs qui représentent la région du corps en phase d'exuviation. En avant de cette région, l'exuviation est terminée; en arrière, elle n'est pas encore commencée. Chez le jeune en cours de naissance, cette région se différencie toujours sur une partie du corps déjà sortie de l'utérus maternel. Même en cas d'accélération maximale de l'exuviation, à la fin de la parturition, les 3 derniers segments du nouveau-né sont encore enserrés dans la cuticule exuviale; ils n'entrent donc en phase d'exuviation qu'après la fin de la parturition; dans le cas particulier de ces 3 derniers segments, l'exuviation est alors intégralement postnatale.

Durant la mise bas, l'immobilité presque totale de la parturiente et les mouvements intenses de la paroi du corps et des lobopodes chez le jeune, ont fait attribuer à ce dernier, la part active de la parturition. Morrison (1946) écrit que la femelle ne fait aucun mouvement et qu'aucune activité péristaltique ne peut être notée tandis

que le jeune, au contraire, fait des efforts énergiques pour se libérer lui-même : la partie de son corps qui vient juste de sortir (6 mm) forme une bande très pâle, presque blanche, séparée du reste du corps par une bande sombre (2 mm), ces bandes représentant des régions respectivement en extension et en contraction. Read (1985) informe que le jeune des espèces néo-tropicales assure la part la plus active de sa naissance, la femelle restant immobile avec une faible activité péristaltique ; le jeune sort la tête la première, des contractions rythmiques de son corps le libérant progressivement de l'utérus en 30 à 45 mn.

Sans dénier la participation des mouvements du jeune à la réalisation de sa naissance, il faut surtout leur attribuer un rôle dans le déroulement de son exuviation : la bande sombre de contraction du corps signalée par Morrison (1946) correspond à la turgescence du corps caractéristique de la région en phase d'exuviation. L'inactivité de la femelle n'est qu'apparente, au niveau des muscles de la paroi du corps et des appendices. Chez une femelle gravide complètement immobile, nous avons pu enregistrer dans l'hémocoel, durant l'heure précédant une parturition, deux types d'oscillations de la pression hydrostatique qui ne pouvaient provenir que de mouvements internes d'origine utérine, précurseurs d'une naissance (Campiglia et Lavallard, 1978). Le rôle fondamental joué par la paroi utérine dans la parturition est d'ailleurs confirmé par la mise bas occasionnelle de jeunes prématurés ou mort-nés, dépourvus de toute activité musculaire. La mise bas d'un jeune prématuré montre aussi que la mue à la naissance n'est pas toujours nécessaire au déclenchement de la parturition. Par contre, l'exuviation à la naissance doit dépendre de la parturition : les contractions utérines qui précèdent celle-ci d'au moins une heure, contribuent à mettre en mouvement, chez le jeune, les muscles lisses de la paroi du corps et des lobopodes dont les contractions vont assurer le rejet de la cuticule exuviale.

Dans le tableau I, nous retrouvons un résultat de notre contribution précédente (Lavallard et Campiglia, 1975b) montrant que chez *Peripatus acacioi*, dès la naissance, les femelles sont plus lourdes que les mâles. Cependant, les poids moyens des nouveau-nés se révèlent nettement supérieurs dans le présent travail. En fait, il faut attribuer cet écart à des conditions différentes du matériel utilisé. En effet, dans le travail antérieur, les nouveau-nés provenaient de femelles gravides récoltées depuis peu dans l'habitat. Au contraire, les nouveau-nés utilisés pour le tableau I ont été mis bas par des femelles maintenues au laboratoire depuis plusieurs années. Or nous avons constaté que l'élevage en récipients individuels favorise la croissance des animaux en fournissant une alimentation régulière, en évitant la période de jeûne hivernal, en éliminant les prédateurs et les épidémies. Les animaux conservés en élevage pendant plusieurs années présentent des poids supérieurs à ceux des animaux récoltés dans la nature, certains individus atteignant des poids records jamais relevés dans la population de l'habitat. Cette observation confirme un autre résultat de notre contribution précédente, à savoir que le poids moyen des nouveau-nés provenant des parturientes les plus

lourdes est supérieur à celui des jeunes nés de petites femelles.

Dans notre contribution précédente (Lavallard et Campiglia, 1975b), nous n'avions pas réalisé une étude méthodique de la durée moyenne des intermues initiales, mais nous avons seulement considéré individuellement les dates de la première mue après la naissance. Nous en avons retenu incidemment, d'une part qu'il y avait rarement une exuviation après la naissance, d'autre part que la période entre la naissance et la première mue du jeune étant très variable, il ne semblait pas y avoir de relation entre les deux phénomènes. Il est clair maintenant que les durées plus courtes de la première intermue par rapport aux intermues normales ultérieures et leurs variations individuelles, rendent compte de cette interprétation périmée, d'autant plus que la mue à la naissance n'avait pas encore été remarquée et que prévalait, d'après Manton (1938), la notion d'une première exuviation prénatale.

Bien que la fréquence des mues diminue quand les dimensions des animaux augmentent (Lavallard, 1977) et que les femelles adultes correspondent aux plus grandes tailles (Campiglia et Lavallard, 1973), la durée moyenne de l'intermue chez les 13 femelles ayant produit 41 nouveau-nés n'est que de 21 à 22 jours, à peine supérieure à celle des 10 jeunes mâles et des 10 jeunes femelles au moment de leur douzième intermue. En fait, il faut rappeler que les jeunes ont été maintenus dans l'élevage principal à une température de 18°C. Par contre, considérant que la plus grande fréquence des naissances a lieu à la saison chaude, nous avons placé les femelles susceptibles de mettre bas à une température de 20°C, voisine de celle de l'habitat en été (Lavallard *et al.*, 1975). Cette augmentation de 2°C explique le raccourcissement de 4 à 5 jours relevé dans l'intermue des 13 femelles gravides ici utilisées par rapport aux femelles adultes de l'élevage principal.

La mue à la naissance implique qu'il y a élaboration prénatale, non seulement de la cuticule exuviale correspondante, mais aussi de la partie préexuviale de la cuticule qui sera rejetée à la fin de la première intermue. Il serait intéressant de déterminer à quel stade du développement embryonnaire commence la sécrétion de cette cuticule prénatale. En effet, les mécanismes d'élaboration cuticulaire étant indépendants entre les jeunes d'une même portée et sans relation avec le cycle d'intermue maternel, on peut admettre que dès la vie embryonnaire, le contrôle endocriné de cette élaboration est autonome. Chez l'adulte, les éléments qui assurent ce contrôle ne sont pas encore connus avec certitude. Certaines cellules neurosécrétrices présentent des variations périodiques de leur contenu qui accompagnent le rythme des mues (Campiglia et Lavallard, 1970), mais aucun organe de mue n'a été détecté chez les Onychophores. A cet égard, un relevé des éventuelles formations endocrines apparaissant au cours du stade embryonnaire qui secrète la première cuticule, pourrait apporter des données nouvelles.

REMERCIEMENTS – Nous remercions le Dr M. Read de nous avoir aimablement cédé des exemplaires vivants de l'espèce *Epiperipatus imthurni* (Sclater). Notre gratitude s'adresse aussi à l'Administration de la Station écologique du Tripui pour les facilités offertes lors de nos travaux sur le terrain.

BIBLIOGRAPHIE

- CAMPIGLIA S. & R. LAVALLARD, 1970. Estudo das células neurosecretoras nos gânglios cerebriais de *Peripatus acacioi* Marcus e Marcus (onicóforo). XXII Reun. anual Soc. Bras. Progr. Ci., P-35 : 333-334.
- CAMPIGLIA S. & R. LAVALLARD, 1973. Contribution à la biologie de *Peripatus acacioi* Marcus et Marcus. II. Variations du poids des animaux en fonction du sexe et du nombre de lobopodes. *Bol. Zool. Biol. Mar.*, n.s., 30 : 499-512.
- CAMPIGLIA S.S. & R. LAVALLARD, 1978. Pression hydrostatique de l'hémolymphe chez *Peripatus acacioi* Marcus et Marcus (Onychophore). *Bol. Fisiol. animal. Univ. S. Paulo*, 2 : 9-22.
- FROEHLICH C.G., 1968. On some Brazilian Onychophores. *Beitr. z. neotrop. Fauna*, 5 : 160-171.
- HOLLIDAY R.A., 1944. Further notes on Natal Onychophora. *Ann. Natal Mus.*, 10 : 433-436.
- LAVALLARD R., 1968. Ultraestructuras do epitêlio tegumentar envolvidas no ciclo da muda em *Peripatus acacioi* Marcus e Marcus. *Ci. e Cult. S. Paulo*, 20 : 499.
- LAVALLARD R., 1977. Paroi tégumentaire et cycle d'intermue chez *Peripatus acacioi* Marcus et Marcus (Onychophore). Editions C.N.R.S., Paris, 163 p.
- LAVALLARD R. & S. CAMPIGLIA, 1973. Contribution à la biologie de *Peripatus acacioi* Marcus et Marcus. I. Pourcentage des sexes et variations du nombre des lobopodes dans un échantillonnage de plusieurs centaines d'individus. *Bol. Zool. Biol. mar.*, n.s., 30 : 483-498.
- LAVALLARD R. & S. CAMPIGLIA, 1975a. Contribution à la biologie de *Peripatus acacioi* Marcus et Marcus (Onychophore). IV. Elevage au laboratoire. *Ci. e Cult. S. Paulo*, 27 : 549-556.
- LAVALLARD R. et S. CAMPIGLIA, 1975b. Contribution à la biologie de *Peripatus acacioi* Marcus et Marcus (Onychophore). V. Etude des naissances dans un élevage de laboratoire. *Zool. Anz. Jena*, 195 : 338-350.
- LAVALLARD R., S. CAMPIGLIA, E. PARISI ALVARES & C.M.C. VALLE, 1975. Contribution à la biologie de *Peripatus acacioi* Marcus et Marcus (Onychophore). III. Etude descriptive de l'habitat. *Vie Milieu*, 25C : 87-118.
- MANTON S.M., 1938. Studies on the Onychophora. VI. The Life-history of *Peripatopsis*. *Ann. Mag. nat. Hist.*, Ser. 11,(1) : 515-529.
- MARCUS E. & E. MARCUS, 1955. A new *Peripatus* from Minas Gerais, Brazil. *An. Acad. bras. Ci.*, 27 : 189-193.
- MORRISON P.R., 1946. Parturition in *Peripatus*. *Psyche, Cambridge*, 53 : 1-3.
- READ V.M. St. J., 1985. The ecology of *Macropiperipatus torquatus* (Kennel) with special reference to feeding and a taxonomic review. Thesis Phil. Doct. Univ. Wales, 274 p.
- STEEL T., 1896. Observations on *Peripatus*. *Proc. Linn. Soc. N.S.W.*, 21 : 94-103.

Reçu le 14 avril 1987 ; received April 14, 1987
 Accepté le 9 novembre 1987 ; accepted November 9, 1987.

PARASITISME DE LA TORTUE LUTH,
DERMOCHELYS CORIACEA (LINNAEUS, 1766)
DANS LES EAUX EUROPEENNES
PAR *PYELOSOMUM RENICAPITE* (LEIDY, 1856)

*Parasitism of a Leatherback turtle, Dermochelys coriacea (Linnaeus, 1766)
in the European waters by Pyelosomum renicapite (Leidy, 1856)*

P. ALMOR*, J.A. RAGA*, E. ABRIL*, J.A. BALBUENA*,
R. DUGUY**

* Departamento de Zoología, Facultad de Ciencias Biológicas,
Universidad de Valencia, Dr. Moliner 50,
46100 Burjasot, Valencia, Espagne

** Centre National d'Etude des Mammifères Marins,
Musée Océanographique de La Rochelle, Port des Minimes,
17000 La Rochelle, France

PYELOSOMUM RENICAPITE
TREMATODA
DERMOCHELYS CORIACEA
CHELONIA
ATLANTIQUE EUROPEEN

RESUME – L'examen d'une Tortue luth capturée accidentellement sur les côtes de la Manche a révélé la présence de parasites intestinaux. L'étude des Vers a permis de les identifier comme *Pyelosomum renicapite* (Leidy, 1856) (Digenea : Pronocephalidae), dont l'observation est la première pour l'espèce dans les eaux européennes.

PYELOSOMUM RENICAPITE
TREMATODA
DERMOCHELYS CORIACEA
CHELONIA
EUROPEAN ATLANTIC

ABSTRACT – *Pyelosomum renicapite* (Leidy, 1856) (Digenea; Pronocephalidae) was found parasitizing the intestine of a Leatherback turtle in French Atlantic waters and is described here. This is a new geographical record.

INTRODUCTION

La plupart des Trématodes digénétiques parasites des Tortues marines appartiennent à la famille des Pronocephalidae, laquelle est propre aux Chéloniens. Les microhabitats pour le parasitisme par les Pronocephalidés se situent habituellement dans le tractus digestif (estomac et intestin) de l'hôte, bien que certains *Pyelosomum* puissent se trouver occasionnellement dans l'appareil urinaire (Lauckner, 1985).

Les Trématodes qui font partie de cette famille ont été mentionnés chez plusieurs espèces de Tortues marines (*Chelonia mydas*, *C. japonica*, *Caretta caretta*, *Eretmochelys squamosa*, *E. imbricata* et *Dermochelys coriacea*) dans toutes les mers du monde à l'exception des océans circumpolaires (Lauckner, 1985).

PYELOSOMUM RENICAPITE (Leidy, 1856)

Hôte définitif : *Dermochelys coriacea* (Linnaeus, 1766) femelle adulte de 189 cm de longueur totale

Microhabitat : intestin

Localité : Cosqueville (Manche), France, 27.10.1982

Matériel décrit : 2 spécimens fixés à l'acool à 70 %, colorés à l'alcool chlorhydrique, et montés entre lame et lamelle au baume du Canada. Le matériel est conservé au Département de Zoologie de la Faculté des Sciences Biologiques, à l'Université de Valence (Espagne).

DESCRIPTION

Les 2 Trématodes, d'une couleur blanc-jaunâtre, et concaves ventralement sont d'une taille relativement grande : 15,03/15,13 mm de longueur, avec une largeur de 3,88/4,06 mm.

La région antérieure du corps présente une collerette inermes. Celle-ci présente une invagination médio-ventrale qui délimite 2 lobes latéraux-ventraux. L'extrémité postérieure du corps est convexe. Le tégument ne porte pas d'épines ou autres structures; l'acétabulum est ab-

sent. Le pore excréteur débouche médio-dorsalement à 0,46/0,47 mm de l'extrémité caudale (Fig. 1).

La ventouse orale est relativement grande et musculeuse, située en position sub-terminale sur la collerette antérieure limitant la bouche, de section triangulaire. Les dimensions de la ventouse orale sont 0,74/0,81 mm de longueur par 0,90/0,92 mm de largeur.

Il n'existe pas de pharynx. L'oesophage est court, possède un petit bulbe oesophagien, et aboutit à 2 coecums intestinaux. Ceux-ci sont très sinueux et atteignent l'extrémité postérieure du corps. L'extrémité postérieure des coecums présente des petits diverticules qui manquent dans les portions antérieures.

Les testicules, grands et très lobulés, sont situés l'un à côté de l'autre, au même niveau, dans le quart postérieur du corps. Le testicule droit mesure 1,56/1,64 mm de longueur et 1,80/1,85 mm de large ; le gauche 1,41/1,59 mm de longueur et 1,74/1,85 mm de largeur.

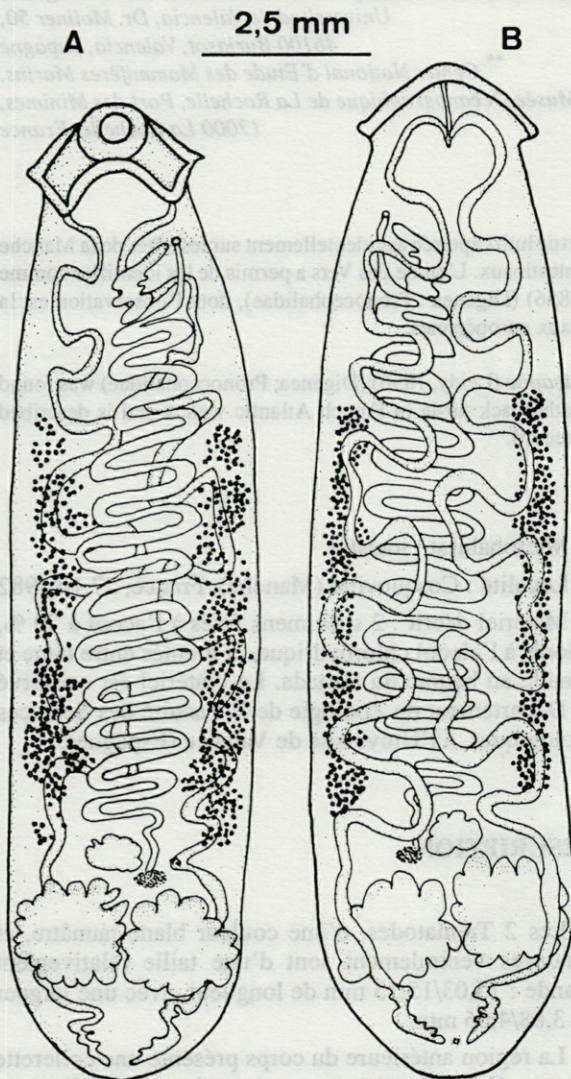


Fig. 1. — *Pyelosomum renicapitae* (Leidy, 1856) : A, vue ventrale ; B, vue dorsale.
A, ventral view, B, dorsal view.

La poche du cirre est courte, disposée transversalement, et aboutit à l'orifice génital qui est localisé ventralement, près du bord externe gauche et en arrière de la bifurcation des coecums intestinaux.

L'ovaire, à bords faiblement lobulés, est situé dans la partie droite du corps, en position antérieure par rapport au testicule. Le complexe de la glande de Mehlis est situé près de l'ovaire.

Les glandes vitellogènes, folliculées, s'étendent sur les bords de la portion moyenne du corps, mais n'atteignent pas le quart antérieur ni le quart postérieur.

L'utérus, partant de l'ovaire, s'étend ventralement pour aboutir au pore génital. Celui-ci présente de nombreuses circonvolutions et se trouve rempli d'oeufs mesurant 0,033/0,040 mm de longueur (moyenne : 0,037) et 0,025/0,030 mm de largeur (moyenne : 0,027).

DISCUSSION

Le matériel examiné appartient au groupe des Trématodes digénétiques monostomes : famille des Pronocephalidae, sous-famille des Pronocephalinae, caractérisée par la situation de la poche du cirre, du pore génital, de l'ovaire, et des glandes vitellogènes (Yamaguti, 1971).

Cette sous-famille présente de nombreux problèmes de systématique : elle est, en effet, composée de nombreux genres dont l'identité a été discutée pour plusieurs d'entre eux. Yamaguti (1971) a reconnu 14 genres.

Notre matériel présente des caractères partagés entre les genres *Pyelosomum* et *Astrorchis*, tels l'orifice génital marginal, les coecums sinueux, la poche du cirre disposée transversalement, l'extrémité postérieure convexe, et l'absence de formations tégumentaires (Yamaguti, 1971).

La différenciation entre les genres *Pyelosomum* et *Astrorchis* est fondée sur l'épaisseur du corps et sur le degré de concavité de la face ventrale du corps. Certains auteurs (Ruiz, 1946; Threlfall, 1979) estiment que ces caractères sont modifiés par le traitement des Helminthes (fixation, coloration, etc...) et ne peuvent donc être pris en compte pour la différenciation des 2 genres. Ulmer (1952) a fait remarquer que certains Trématodes digénétiques présentent des changements morphologiques suivant les traitements subis. De ce fait, les genres *Pyelosomum* et *Astrorchis* ont été considérés comme synonymes (Threlfall, 1979). Nous partageons l'opinion de cet auteur et avons classé notre matériel dans le genre *Pyelosomum*.

Le genre *Pyelosomum* comprend 6 espèces : *P. cochlear* Looss, 1899 (= *P. coriacea*); *P. renicapite* (Leidy, 1856) (= *Monostomum nephrocephalum*, *M. sphargidis*, *Astrorchis renicapite*); *P. amblyrhynchi* Ruiz, 1946; *P. longicaecum* Luhman, 1935; *P. parvum* Prudhoe, 1944 et *P. posterorchis* Oguro, 1936 (Yamaguti, 1971; Threlfall, 1979).

Les Vers étudiés diffèrent de *P. cochlear* par la position de l'ovaire et des testicules. Ils s'écartent également de *P. parvum* en raison de la taille corporelle et par l'absence de filaments des oeufs de notre matériel. De même, ils se distinguent de *P. posterorchis* par la localisation de l'ovaire et de l'orifice génital. Enfin, ils sont différents de *P. amblyrhynchi* par la taille corporelle et la structure des oeufs. Le matériel étudié s'accorde avec les descriptions de *P. renicapite* par Mc Callum (1921) et Threlfall (1979) et nous le considérons donc comme appartenant à cette espèce.

Les descriptions de *P. renicapite* fournies jusqu'à présent ont été peu nombreuses et parfois insuffisantes. Des tailles aberrantes ont même été attribuées à ces Trématodes (Mohan, 1971). Aussi avons-nous présenté ici une description précise de l'espèce.

P. renicapite a été signalé chez la Tortue luth, *Dermochelys coriacea*, provenant de différentes régions : dans l'Océan indien, au golfe de Mannar (Mohan, 1971); dans l'Atlantique nord, sur les côtes des Etats-Unis (Mc Callum, 1921; Ruiz, 1946) et sur la côte du Canada (Threlfall, 1979); en Méditerranée, sur la côte de Tunisie (Mc Callum, 1921; Ruiz, 1946). La Tortue luth, hôte définitif de notre matériel, a été trouvée prise dans un orin de casier, sur la côte française de la Manche. La découverte de *P. renicapite* chez cette Tortue luth est donc la première observation de ce parasite sur les côtes d'Europe.

La Tortue luth est connue, de longue date, comme une espèce trouvée occasionnellement sur les côtes d'Europe. La grande majorité des spécimens est observée sur les côtes françaises de l'Atlantique et, plus rarement, sur celles de la Manche et de la Méditerranée (Duguy, 1983). Ces Tortues proviennent, très certainement des côtes de Guyane où se trouve la plus grande population mondiale de l'espèce à l'époque de la ponte. La dispersion de ces animaux s'effectue, en grande majorité vers les Golfs du Mexique, puis le long des côtes d'Amérique du Nord. Quelques individus suivent ensuite la dérive nord-Atlantique qui les amène sur les côtes d'Europe. On peut ajouter que des Tortues luth, infectées par *P. renicapite*, ont été trouvées sur les côtes des Etats-Unis et du Canada ce

qui s'accorde avec les déplacements de la Tortue luth en Atlantique Nord.

REMERCIEMENTS – Nous exprimons ici tous nos remerciements aux membres du Groupe Mammalogique Normand qui ont bien voulu autopsier cette Tortue luth et nous procurer le matériel de notre étude. Celle-ci a été réalisée dans le cadre du programme d'Action intégrée franco-espagnole n° 4/22. J.A. Raga a bénéficié d'un crédit du «Beca para estancias de profesores e investigadores en centros nacionales y extranjeros» du Generalitat de Valencia. J.A. Balbuena a bénéficié d'un crédit du «Becas para la realizacion de proyectos de investigacion» du Generalitat Valenciana.

BIBLIOGRAPHIE

- DUGUY R., 1983. La Tortue luth (*Dermochelys coriacea*) sur les côtes de France. *Ann. Soc. Sci. nat. Charente-Maritime*, suppl. mars, 38 p.
- LAUCKNER G., 1985. Diseases of Reptilia. In : Diseases of Marine Animals, Vol. IV, Part 2. Edited by O. Kinne, Hamburg, 553-626.
- Mc CALLUM G.A., 1921. Studies in Helminthology. Part 1. Trematodes. *Zoopathologica*, 1 (6) : 202-204.
- MOHAN R.S.L., 1971. Occurrence of the digenetic trematode *Astrorchis renicapite* (Leidy) (Family : Pronocephalidae) in the leathery turtle *Dermochelys coriacea* (Linné) from the Indian Ocean. *J. Bombay Nat. Hist. Soc.*, 68 (2) : 489-490.
- RUIZ J.M., 1964. Pronocephalidae (Trematoda). Estudo das espécies brasileiras e revisae da familia. *Mem. Inst. Butantan*, 19 : 249-372.
- THRELFALL W., 1979. Three species of Digenae from the Atlantic leatherback turtle (*Dermochelys coriacea*). *Can. J. Zool.*, 57 : 1825-1829.
- ULMER M.J., 1952. A critique of methods for the measurement of parasitic worms. *Pap. Mich. Acad. Sci. Arts Lett.*, 36 : 149-151.
- YAMAGUTI S., 1971. Digenea of Reptiles. In : Synopsis of Digenetic Trematodes of Vertebrates, vol. I, Part 3, Keigaku Publishing Co. Tokyo, 376-474.

Reçu le 31 juillet 1987; received July 31, 1987
 Accepté le 22 juin 1988; accepted June 22, 1987

ANALYSE D'OUVRAGES – BOOK REVIEWS

W. VERVOORT (1986 et 1988) – Bibliography of Copepoda, up to and including 1980. Part I (A-G); Part II (H-R); Part III (S-Z), addenda and corrigenda, supplement 1981-1985. *Crustaceana*. suppl. 10 : 1-369 (1986); suppl. 11 : 375-845 (1986); suppl. 12 : 847-1316 (1988).

Quel spécialiste des Copépodes aurait osé imaginer pouvoir disposer d'un outil de travail aussi précieux qu'une bibliographie exhaustive de ce groupe de Crustacés ? Avant le 1er congrès sur les Copépodes qui s'est tenu à Amsterdam en 1981, l'importante contribution à la phylogénie due à Kabata en 1979, l'isolement thématique et écologique était généralement la règle chez les spécialistes de ces organismes qui ont colonisé tous les milieux marins et duçaquicoles ainsi que les autres organismes qui y vivent. C'est assez dire l'effort de ténacité qu'a dû déployer l'auteur afin d'aboutir aux trois volumes parus (soit un total de 1316 pages de références avec titre complet et libellé du périodique ou de l'ouvrage).

Claude Razouls

Livre rouge des espèces menacées en France, tome 2 : espèces marines et littorales menacées, 1987, collection «Inventaires de Faune et de Flore». F. de Beaufort, ed. scientifique, Secrétariat de la Faune et de la Flore, Muséum National d'Histoire Naturelle Ed., 356 p., 120 F.

Ce second tome du livre rouge des espèces menacées en France, dans la collection Inventaire de faune et de

flore et publié par le Secrétariat de la Faune et de la Flore du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, sous l'égide de la Direction de la Protection de la Nature (Ministère de l'Environnement), regroupe 7 fascicules : n° 43, les Poissons; n° 44, les Tortues; n° 45, les Oiseaux; n° 46, les Mammifères; n° 47, les Invertébrés; n° 48, les espèces végétales marines et n° 49 les espèces végétales littorales. Les listes rouges des espèces menacées, indiquées par J.C. Lacaze, coordonnateur de l'inventaire, précèdent le premier fascicule : un index des espèces citées suivi de l'index des illustrations (dessins, figures, tableaux et cartes) termine le volume. La bibliographie se trouve répartie à la fin de chaque fascicule. 36 spécialistes des groupes d'organismes impliqués ont collaboré à la rédaction et concourent à faire de cette synthèse, peu optimiste, un document de référence.

Pour chaque groupe et espèce menacés, le bilan actuel fondé sur des données et des recherches biologiques et écologiques est constaté, chaque espèce impliquée et représentée par une figure, les causes de raréfaction ou de destruction et les critères de vulnérabilité sont dressés et les mesures de préservations indiquées. 56 espèces marines se trouvent menacées. Ce livre montre à quel point le patrimoine naturel marin et littoral français est en danger. Il peut intéresser un large public de chercheurs, d'enseignants et d'étudiants lycéens et universitaires, ainsi que les gestionnaires du milieu naturel.

Nicole Coineau

Directeur gérant de la publication : J. SOYER

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

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

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

Printed in France

Dépôt légal : 1^{er} trimestre 1989

Commission paritaire n° 22217

Imprimerie Louis-Jean, 05002 GAP cedex — Dépôt légal n° 221 — Mars 1989

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, 1989, 39 (1)

SOMMAIRE - SUMMARY

Primary production in the open Antarctic ocean during the austral summer. A review G. JACQUES	1
Structure de la population de <i>Pomatoschistus microps</i> (Krøyer, 1838) (Poissons, Gobiidés), lagune de Manguio (France) <i>Structure of the Pomatoschistus microps population (Krøyer, 1838), Pisces, Gobiidae, in the lagoon of Manguio (France)</i> J.L. BOUCHEREAU, J.C. JOYEUX et J.P. QUIGNARD	19
Scanning electron microscope study of eggshell development in <i>Triops cancriformis</i> (Bosc) (Crustacea, Notostraca) S. TOMMASINI, F. SCANABISSI SABELLI and M. TRENTINI	29
Relations trophiques feuilles de Chêne vert (<i>Q. ilex</i> L.) — Collemboles. Influence de la qualité du matériel foliaire sur la biologie d' <i>Onychiurus zschokkei</i> Handschin et <i>Folsomia candida</i> Willem <i>Trophic relations evergreen oak leaves (Quercus ilex L.) — Collembola. The influence of leaf material quality on the biology of Onychiurus zschokkei Handschin and Folsomia candida Willem</i> N. SADAKA, N. POINSOT-BALAGUER et J. TALIN	33
Les Puces (Siphonaptera) des Iles Canaries. Description de <i>Xenopsylla guanacha</i> n. sp. <i>The fleas (Siphonaptera) from Canary Islands. Description of Xenopsylla guanacha n. sp.</i> J.-C. BEAUCOURNU, J.-A. ALCOVER et H. LAUNAY	41
Contribution à la biologie de <i>Peripatus acacioi</i> Marcus et Marcus (Onychophora, Peripatidae). VI. La mue à la naissance <i>Contribution to the biology of Peripatus acacioi Marcus and Marcus (Onychophora, Peripatidae). VI. On the ecdysis at birth</i> S. CAMPIGLIA et R. LAVALLARD	49
Parasitisme de la Tortue Luth, <i>Dermochelys coriacea</i> (Linnaeus, 1766) dans les eaux européennes par <i>Pyelosomun renicapite</i> (Leidy, 1856) <i>Parasitism of a Leatherback turtle, Dermochelys coriacea (Linnaeus, 1766) in the European waters by Pyelosomun renicapite (Leidy, 1856)</i> P. ALMOR, J.A. RAGA, E. ABRIL, J.A. BALBUENA et R. DUGUY	57
Analyses d'ouvrages / <i>Books reviews</i>	61