

ISSN 0240-8759

Vie et Milieu

Life and Environment

Vol. 40 n° 1 - Mars 1990

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 A. GUILLE, 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. A. GUILLE, 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 (Cadarach), R.N. GIBSON (Oban-Argyll), C. HEIP (Gent), R. HESSLER (La Jolla), A. IVANOFF (Paris), G. JACQUES (Banyuls-sur-Mer), W. KÜHNELT (Vienne), 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

RÔLE DES FACTEURS ABIOTIQUES ET BIOTIQUES SUR LE RECRUTEMENT DU BIVALVE *VENUS ROSALINA* (RANG) EN MAURITANIE

*Abiotic and biotic factors influencing Venus rosalina
(Bivalvia) recruitment off the Mauritanian coast*

M.S. DIOP * et M. GLEMAREC **

* Centre National de Recherches Océanographiques et des Pêches,
Nouadhibou, Mauritanie

** Université de Bretagne Occidentale, Laboratoire d'Océanographie Biologique,
29287 Brest Cédex, France

RECRUTEMENT
COMPÉTITION INTERSPÉCIFIQUE
ET INTRASPCIFIQUE
CAPACITÉ DE CHARGE
RÉSURGENCE CÔTIÈRE

RÉSUMÉ — Les sables grossiers constituent un habitat sédimentaire adéquat pour les Bivalves suspensivores. Les fortes populations de *Venus rosalina* au large du banc d'Arguin ($2,03 \pm 0,77$ millions de tonnes) donnent l'opportunité d'estimer le rôle des interrelations biotiques, en particulier au moment du recrutement. Il est possible de montrer la relative homogénéité sédimentologique de cette région par les diagrammes triangulaires de Shepard. Plusieurs Bivalves suspensivores peuvent cohabiter, mais la distribution effective de chaque espèce est toujours plus restreinte que l'aire potentielle offerte par le banc. La cohabitation est possible par un mécanisme de tolérance quand la biomasse totale des Bivalves n'excède pas 3 kg/m^2 (poids humide). Un accroissement de la biomasse au-dessus de cette limite entraîne une inhibition, illustrant la compétition interspécifique. Au-dessus de 10 kg/m^2 , *V. rosalina* est seulement présente. La capacité de charge peut atteindre exceptionnellement 17 kg/m^2 . Elle est probablement liée à l'intense activité de l'upwelling dans cette région. Les upwellings ont été pris en compte depuis 10 ans dans cette étude. Lorsque l'intensité de l'upwelling est élevée, les anomalies négatives de température sont corrélées au bon recrutement de *V. rosalina* et inversement. Sur ce banc, la ségrégation spatiale des classes annuelles est confirmée, révélant une compétition intraspécifique élevée. Même lorsque l'intensité de l'upwelling est favorable au recrutement, celui-ci peut être très faible, car les plus anciennes classes de taille sont encore trop nombreuses et l'espace non disponible. Le stock parental important ne signifie pas un recrutement réussi. La relative uniformité sédimentologique du sédiment permet en fait de clarifier le rôle des facteurs abiotiques comme les fluctuations d'upwelling, par rapport aux facteurs biotiques. La compétition interspécifique apparaît lorsque la biomasse s'accroît. Puis la compétition intraspécifique peut aussi apparaître lorsque la densité-dépendance entre juvéniles et adultes existe. Quand les juvéniles se fixent, la prédation devient effective, comme le suggère l'abondance inhabituelle des Polychètes Eunicidae. Pour les adultes, la prédation est aussi importante de la part des Gastéropodes Naticidae et des populations d'*Octopus*. Les facteurs abiotiques, les compétitions intraspécifiques et interspécifiques et enfin la prédation sont autant de facteurs qui inter-agissent dans les processus de structuration des communautés.

RECRUITMENT
INTERSPECIFIC AND
INTRASPECIFIC COMPETITION
CARRYING CAPACITY
UPWELLING

ABSTRACT — Coarse sands constitute a really suitable sedimentary habitat for suspension-feeders such as Bivalvia. The very large populations of *Venus rosalina* offshore the Arguin bank (2.03 ± 0.77 millions of tons) give the rare opportunity to estimate the role of biotic interrelations, particularly when recruitment occurs. By means of the triangular diagram of Shepard it is possible to show the relative sedimentological homogeneity of this area. Several suspension-feeder on Bivalves can cohabit, but the effective distribution of each species is always more restricted than the potential offered by the bank. Cohabitation is supported by tolerance mechanisms

when the total biomass of *Bivalvia* does not exceed 3 kg/m² (wet weight). With biomass increase beyond this threshold, inhibition may appear, illustrating interspecific competition. Beyond 10 kg/m² *Venus rosalina* is only present. The carrying capacity can exceptionally reach 17 kg/m². This is probably linked to the intense upwelling activity in this region. Upwellings within ten years were taken into consideration in this study. When the upwelling's intensity is high, negative temperature anomalies are correlated with good recruitment of *Venus rosalina* and inversely. On the bank spatial segregation of year-classes is confirmed, revealing an intensive intraspecific competition. Indeed when upwelling intensity is favorable to recruitment this can be very low, because the oldest year-classes are still too abundant and space is not available. If the parental stock is important this doesn't signify a successful recruitment. Relative sedimentological uniformity of the bank allows in fact to clarify the role of the abiotic factors such as upwelling fluctuations, against biotic factors. Interspecific competition appears when ever biomass increases. Then intraspecific competition may be expected when density-dependance between juveniles and adults exists. When juveniles have settled predation is effective as suggested by an unusual abundance of Polychaetes (Eunicidae). For adults, predation will be also important with Naticidae Gastropods and Octopus populations. Abiotic factors, interspecific and intraspecific competitions and finally predation are factors which interact in the structuring processes of communities.

INTRODUCTION

En milieu marin côtier soumis à d'intenses brassages hydrodynamiques, les sables grossiers sont bien connus pour héberger d'abondantes populations de Bivalves suspensivores qui font le plus souvent l'objet d'une intense exploitation, en milieu tempéré par exemple. Sur les côtes mauritaniennes au large du banc d'Arguin existent, sur de tels substrats, d'abondantes populations dominées par la Praire, *Venus rosalina* (Rang). Il est intéressant d'analyser le contexte écologique, tant abiotique que biotique, avant même d'envisager ou de suivre l'exploitation d'un tel gisement. Ce dernier est d'un intérêt économique certain puisque la biomasse représentée par la seule Praire se situe entre 1.3 et 2.8 millions de t (Diop, 1988). Sur le plan théorique un banc aussi riche peut être le prétexte à l'analyse de l'importance relative des facteurs abiotiques et biotiques comme la compétition et la prédation. En effet, plusieurs Bivalves appartenant à la même niche trophique, celle des suspensivores, sont amenés à utiliser les mêmes ressources alimentaires et le même habitat sédimentaire.

Dans un milieu aussi riche, au-delà de la compétition interspécifique, peut apparaître également le problème de la compétition intraspécifique. Ce sont en effet deux phénomènes complémentaires, généralement difficiles à isoler l'un de l'autre. Afin d'évaluer ce problème de la compétition, de nombreux auteurs à la suite de Connell (1974) ont développé toute une série de travaux expérimentaux, essentiellement limités au milieu rocheux intertidal. D'autres chercheurs ont ensuite tenté d'appliquer les concepts théoriques, mis en évidence en milieux rocheux, aux milieux meubles, telle la théorie de l'exclusion compétitive de Woodin (1974). Peterson

dès 1980, montre comment les Bivalves se partagent verticalement l'espace sédimentaire, suggérant par là que l'occupation de l'espace en milieu meuble est rarement un facteur limitant, comme il l'est en milieu rocheux. L'approche expérimentale, développée par l'ensemble de l'école américaine, est difficile à mettre en œuvre à une échelle plus grande que celle même des dispositifs expérimentaux, quelques m² au maximum. Quant à ces derniers ils peuvent créer des artefacts et n'apportent parfois que des résultats contestables. Il est en effet toujours difficile d'apporter, même à l'aide d'expériences incontestées, une démonstration claire et non ambiguë de la compétition (Connell, 1983). Devant de telles difficultés une approche différente consiste à comparer des cas d'observation nombreux et complémentaires obtenus sur le terrain, ce qui permet de suggérer l'existence d'interrelations biotiques, même si elles ne peuvent être prouvées expérimentalement et de façon rigoureuse. C'est le sens de l'approche proposée en examinant plus particulièrement le problème du recrutement. Faut-il encore pour cela se placer dans le cas de peuplements extrêmement riches en abondance et en biomasse pour que puissent être décelées de telles interrelations biotiques.

L'ESPÈCE ÉTUDIÉE

Venus rosalina (Rang, 1834)

- *Circomphalus rosalina* (Rang, 1834)
- *Chione rosalina* (Rang, Römer, 1867)

V. rosalina appartient à la famille des Vénéridés (Bivalves Lamellibranches). Ses côtes ornementales sont très lisses contrairement à celles de *V. verrucosa* qui sont en forme de verrues. Elle est proche de

l'espèce *V. casina* dont elle se différencie en particulier par un sinus palléal plus étroit (Fischer, 1975). D'après Van Cozel (comm. pers.), cette espèce tropicale est distribuée de la Mauritanie à la Guinée (Conakry) où elle est localement très commune. Sa coloration peut varier d'un sédiment à l'autre. Presque blanche dans les sables grossiers, elle est de couleur rose-gris dans les sables fins et gris-sombre dans les sables vaseux très fins, mais tous les intermédiaires sont possibles en fonction des micro-variations du sédiment. De la même manière, cette espèce présente une forte variabilité dans la disposition des côtes ornementales dans la région supérieure de la coquille. Il est possible de reprendre ici, la description faite par Fischer (1975) pour 2 cas extrêmes :

— 1^{er} cas, les côtes montrent une disposition concentrique, depuis un régime d'égalité entre les intervalles et les côtes, visibles près du sommet (15 mm environ) jusqu'à un régime de grande supériorité d'épaisseur des côtes (fig. 1a).

— 2^e cas, les individus ont d'abord, des côtes lamelleuses de très faible épaisseur sur environ 21 mm, laissant entre elles des intervalles 3 fois plus larges. Sur le reste de la surface, les intervalles sont inférieurs à l'épaisseur des côtes (fig. 1b).

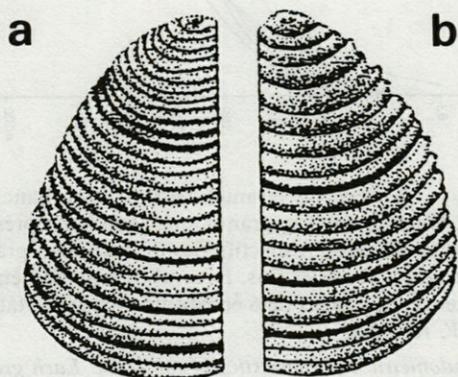


Fig. 1. — Variabilité de la disposition des côtes ornementales de *V. rosalina*.

Variability in rib ornamentation of V. rosalina.

HYDROCLIMAT

Situé entre le cap Blanc et le cap Timiris (fig. 2) le secteur étudié est particulièrement intéressant sur le plan biogéographique, en effet la barrière du cap Blanc a été mise en évidence par plusieurs auteurs dont Postel (1963). A ce niveau se situerait la limite nord d'une zone de transition entre la province subtropicale et la province tropicale. Les alizés sont particulièrement réguliers et forts dans cette partie de la côte mauritanienne. Ils peuvent changer de

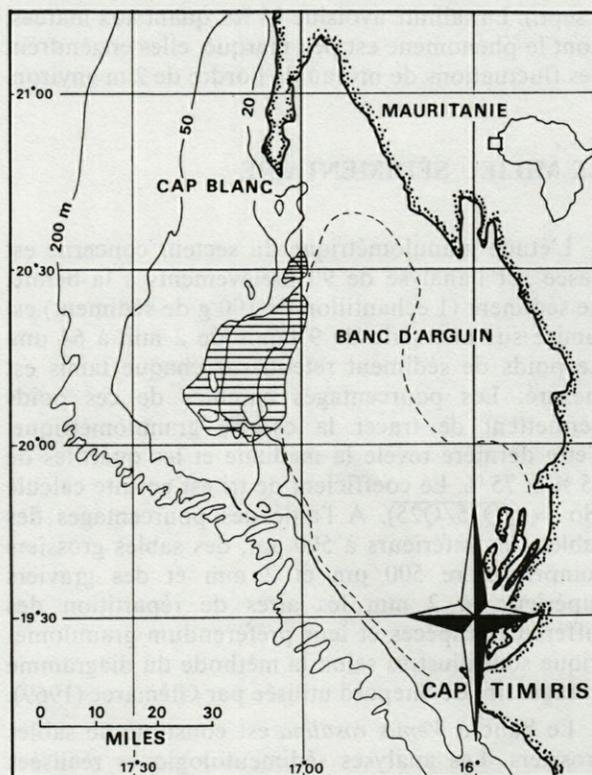


Fig. 2. — Localisation du banc de *V. rosalina* au large du Banc d'Arguin en Mauritanie.

V. rosalina bank near Arguin bank off the Mauritanian coast.

direction au cours de la même journée, mais les vents dominants sont de secteur N à N.E. Dans une année moyenne 70 à 80 % des vents dominants sont de direction nord ce qui est favorable à la remontée côtière d'eaux froides riches en éléments nutritifs. Ce phénomène d'upwelling est quasi-permanent sur l'année dans le secteur considéré, ce qui fait qu'il est l'un des plus riches du monde. L'étude des caractéristiques hydroclimatiques du secteur concerné a fait l'objet de nombreux développements dans les travaux le long des côtes mauritaniennes parmi lesquels on peut retenir ceux de Schemainda et Nehring (1975).

L'hydroclimat est déterminé par l'interaction de 3 types de courants :

- le courant des Canaries, froid et salé,
- les courants chauds venant du Sud,
- l'upwelling dont l'intensité dépend de la force des alizés.

L'interaction de ces masses d'eau d'origine différente, entraîne de fortes fluctuations intra- et inter-annuelles de l'hydroclimat. En saison froide (déc. à mars) la température de l'eau peut être inférieure à 16°C, elle peut dépasser 24°C en saison chaude (juin

à sept.). La salinité avoisine 36 ‰, quant aux marées, dont le phénomène est peu marqué, elles engendrent des fluctuations de niveau de l'ordre de 2 m environ.

LE MILIEU SÉDIMENTAIRE

L'étude granulométrique du secteur concerné est basée sur l'analyse de 90 prélèvements à la benne. Le sédiment (1 échantillon de 100 g de sédiment) est tamisé sur une série de 9 tamis de 2 mm à 64 µm. Le poids de sédiment retenu sur chaque tamis est mesuré. Les pourcentages cumulés de ces poids permettent de tracer la courbe granulométrique. Cette dernière révèle la médiane et les quartiles de 25 % et 75 %. Le coefficient de tri est ensuite calculé ($So = \sqrt{Q75/Q25}$). A l'aide des pourcentages des sables fins inférieurs à 500 µm, des sables grossiers compris entre 500 µm et 2 mm et des graviers supérieurs à 2 mm les aires de répartition des différentes espèces et leur préférendum granulométrique sont illustrés selon la méthode du diagramme triangulaire de Shepard utilisée par Glémarec (1969).

Le banc à *Venus rosalina* est constitué de sables grossiers. Les analyses sédimentologiques réalisées sur l'ensemble des prélèvements montrent que la fraction des sables grossiers est dominante et supérieure à 70 %; la part des graviers est le plus souvent inférieure à 30 %; celle des sables fins inférieure à 10 % (fig. 3A). Sur le pourtour et au large de ce banc, certains prélèvements témoignent de conditions permettant la décantation des éléments fins. Le sédiment du banc lui-même est représenté par une courbe granulométrique qui le range dans les sables grossiers. La médiane est comprise entre 500 et 1000 µm (fig. 3B). Le coefficient de tri varie de 1,5 à 2,23. Ce sédiment est donc bien trié. La totalité du banc est ainsi constituée d'un ensemble sédimentaire homogène.

ÉVALUATION GLOBALE DU GISEMENT

La détermination précise de toute la faune associée à *V. rosalina* fera l'objet d'une étude ultérieure, mais sans développer plus avant cet aspect biocénotique, il est possible de reconnaître un ensemble faunistique tout à fait homogène qui est défini par les espèces « leaders » que sont *V. rosalina*, *Lumbrineris latreilli*, *Branchiostoma sp.* Cette communauté peut être intitulée : peuplement des sables grossiers à *V. rosalina-Lumbrineris latreilli*.

Sans tenter une comparaison exhaustive avec des communautés parallèles décrites sur le même type de fond, cet ensemble est tout à fait homologué de la communauté à *Echinocyamus pusillus-Tellina pygmaea* des sables grossiers du golfe de Gascogne (Glémarec, 1969), ou des communautés à *Branchiostoma-*

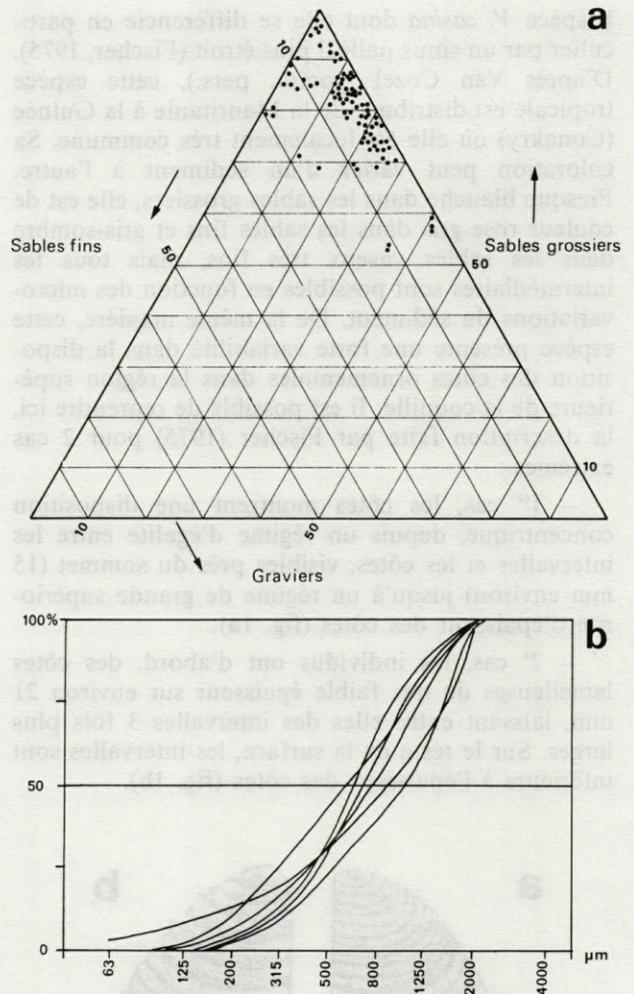


Fig. 3. — A, Analyse granulométrique du banc à *V. rosalina*. Chaque analyse granulométrique est représentée par les pourcentages respectifs des 3 fractions : graviers, sables grossiers et sables fins. B, courbes granulométriques en fréquences cumulées de 6 échantillons représentatifs du banc à *V. rosalina*.

A, Granulometric characteristics of the bank. Each granulometric analysis is represented by the percentages of the three fractions : gravels, coarse sands and fine sands. B, Granulometric curves in cumulative frequencies of six representative samples.

Venus fasciata installées sur des fonds de graviers (cf. gravelles à *Amphioxus* de Pérès et Picard, 1969).

L'échantillonnage a été réalisé à la benne Hamon qui prélève une surface de 0,25 m² sur environ 20 cm de profondeur. Sur le type de sédiment rencontré, essentiellement des sables grossiers, l'efficacité de l'engin est tout à fait remarquable. Il a été mis en œuvre à partir des N/O « N'DIAGO » et « ALMORAVIDE » du C.N.R.O.P. Le contenu des bennes est directement tamisé sur une maille d'un mm². L'ensemble du macrobenthos (Invertébrés), trié sur le bateau, est conservé dans une solution de formal-

déhyde à 10 % ou au congélateur pour détermination et traitement au laboratoire.

Un certain nombre de campagnes à la mer ont été nécessaires pour étudier la dynamique du gisement et proposer des recommandations pour sa gestion. La campagne réalisée en novembre et décembre 1986 avait pour principal objet d'établir la distribution des effectifs moyens par m².

Si la présence des Praires, en quantité importante, sur le plateau continental mauritanien a été depuis longtemps signalée des pêcheurs et scientifiques (Louis, 1955; Domain, 1985; Diop, 1986), cette campagne d'évaluation constitue la première approche quantitative et globale du gisement de *V. rosalina* dans le secteur prospecté. Pour cette campagne, grâce à l'existence d'une cartographie de la couverture sédimentaire du secteur (Domain, *op. cit.*) une procédure d'échantillonnage stratifié avec allocation proportionnelle a été adoptée. Les stations ont été tirées au hasard, au sein de chacune des strates sédimentaires : sables grossiers, sables fins à moyens et sables très fins, situés à la périphérie du banc et au sud du Cap Blanc.

Sur une aire échantillonnée égale à 1808 km², les estimations ont donné les résultats suivants (Tabl. I) :

— Biomasse moyenne = 281,05 ± 106,56 g/0,25 m² (par unité d'échantillonnage)

— Effectif moyen = 17,30 ± 7,65 individus/0,25 m² (par unité d'échantillonnage)

— Biomasse totale = 2,03 ± 0,77 millions de t
— Effectif total = 125 ± 55 milliards d'individus,

Au seuil d'erreur de 5 %, avec le nombre de degrés de liberté égal à 118, la précision relative est de 44 % pour les estimations de l'effectif moyen et de 38 % pour la biomasse moyenne. Cela tiendrait notamment à l'hétérogénéité de la distribution de *V. rosalina* à l'intérieur des strates sédimentaires (Fig. 4).

COMPÉTITION INTERSPÉCIFIQUE

L'analyse plus particulière des Bivalves montre que l'ensemble du banc de Praires permet aussi la cohabitation de plusieurs autres espèces de la même guildes, ou groupe trophique, à savoir 2 espèces de *Glycymeris*, difficiles à identifier sur le terrain, que nous désignons globalement sous le nom d'Amandes, également 2 espèces de *Dosinia* confondues volontairement et une espèce de *Donax* (fig. 5).

Les exigences granulométriques de ces différentes espèces peuvent être cernées en plaçant sur le diagramme triangulaire et sur l'échelle des médianes les points correspondant aux analyses granulométriques des stations où ces espèces ont été récoltées.

L'aire de répartition granulométrique d'une espèce qui apparaît sur un diagramme triangulaire

Tabl. I. — A, estimation de la biomasse moyenne par strate sédimentaire. B, Pourcentage de chevauchement des cohortes entre elles, indiquant une ségrégation plus marquée lorsque la différence d'âge des cohortes augmente.

A, evaluation of mean biomass as a function of sedimentary categories, B, Percentage of overlapping between the different cohorts. Segregation is more pronounced when the difference between age cohorts increases.

A

STRATE	Poids de la strate	Unités échantillonnées	Estimateurs :	
			Moyenne	Variance
Sables grossiers	0,79	113	321,36	506679,2
Sables moyens	0,01	4	0	0
Sables fins	0,20	27	135,88	107190,3

B

Classes d'âges			
Classes d'âges	1-2	3-4	5-6
3-4	21%	-	-
5-6	20%	11%	-
7-8+	18%	7%	34%

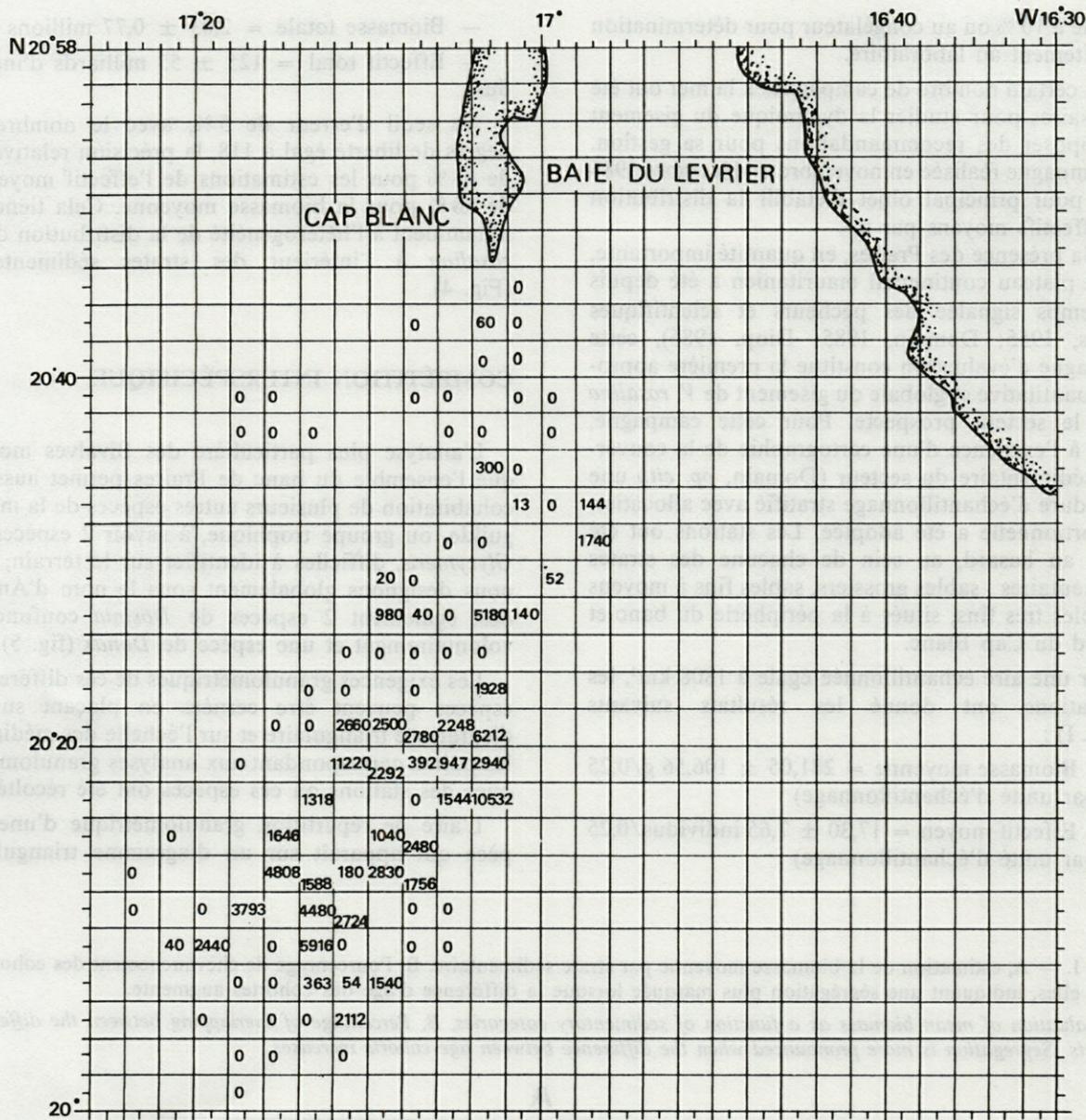


Fig. 4. — Estimation globale des effectifs moyens par m² de *V. rosalina* (campagne de novembre-décembre 1986).
Global estimation of mean densities by square meter (November-December 1986 cruise).

n'est jamais l'aire potentielle de l'espèce voire même l'aire de survie. « C'est la compétition entre espèces à exigences granulométriques similaires qui fait que les espèces se cantonnent à une aire plus restreinte ou aire effective » (Glémarec, 1971). C'est ainsi que, l'implantation d'une espèce est toujours fonction de l'interaction entre espèces. La comparaison de l'enveloppe définie par les nombreuses analyses granulométriques et l'aire effective de chaque ensemble d'espèces (fig. 6) permet la réflexion suivante. Les Bivalves considérés sont bien des sabulicoles grossières, selon la terminologie utilisée par Glémarec (1969), dont les exigences granulométriques ne doivent pas être différentes et correspondent à

l'ensemble de l'enveloppe des sables grossiers avec un taux de sables fins toujours inférieur à 30 %, celui des graviers à 40 % et avec une médiane comprise entre 300 et 1000 μm . Par rapport à cette aire potentielle relativement large, qui apparaît comme un habitat tout à fait adéquat, la figure 7 montre que les Praires et les Dosinies ont des aires effectives restreintes par rapport à l'aire potentielle. En revanche les Amandes ont une plus large distribution au sein de cette aire. Les aires effectives se recoupent partiellement et il est opportun de s'interroger sur cette ségrégation spatiale au sein de ce même banc.

La différence notée entre la répartition de ces Bivalves pourrait s'expliquer par la compétition au

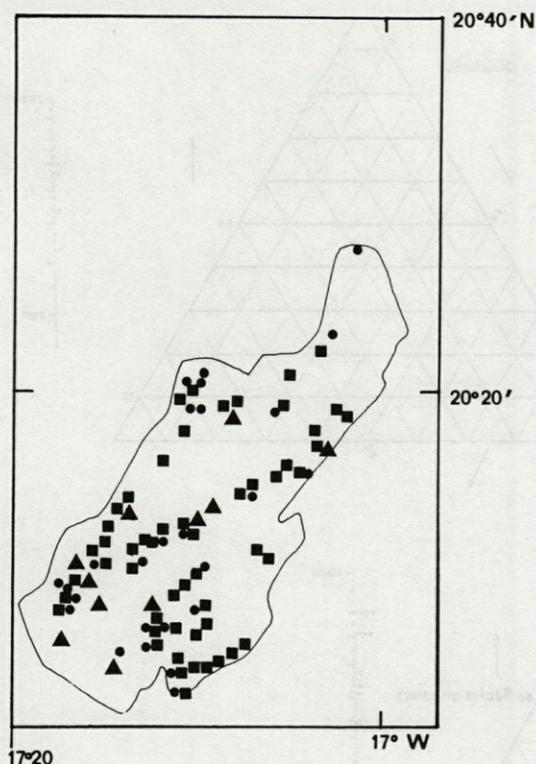


Fig. 5. — Localisation à l'intérieur de la limite du banc de *V. rosalina* (trait continu noir), des Amandes (■), Donax (▲) et Dosinies (●).

Localization inside the limits of the *V. rosalina* bank of Amandes (■), Donax (▲) and Dosinies (●).

sein de la niche trophique puisque tous sont suspensivores. La lutte à l'intérieur de la niche trophique serait encore plus dure entre espèces dont les exigences granulométriques sont assez similaires.

Pour analyser les mécanismes de cette compétition, il est possible d'introduire la notion théorique de « capacité de charge du milieu », notion basée sur l'hypothèse qu'il existe une biomasse seuil au-delà de laquelle les espèces s'excluraient mutuellement.

A cet effet, pour chaque station à partir des biomasses spécifiques, la biomasse totale est calculée et le pourcentage de la biomasse de chaque espèce ou ensemble d'espèces déterminé. Il s'agit d'une expression en poids humide, les valves fermées, ce qui a l'avantage de mieux exprimer le problème de compétition pour la ressource, qu'est la place disponible (fig. 8a). Les importances relatives des différentes espèces montrent qu'il existe rarement un équilibre entre les espèces; le plus souvent, apparaît toujours une espèce dominante. Cette caractéristique est liée à la biomasse globale des espèces considérées.

• Lorsque la biomasse est inférieure à 1 kg/m^2 , on peut observer la cohabitation des espèces avec

cependant la dominance soit de *V. rosalina*, soit des Amandes.

• Entre 1 et 3 kg/m^2 , la dominance de *V. rosalina* apparaît de façon plus évidente (fig. 8b).

• Au-delà de 3 kg/m^2 , les Dosines sont pratiquement absentes ainsi que les Amandes, *V. rosalina* est dominante à plus de 90 % (fig. 8c).

• Lorsque la biomasse est supérieure à 10 kg/m^2 , il n'y a pratiquement qu'une seule espèce, *V. rosalina* (fig. 8d).

Bien que son aire de répartition soit restreinte par rapport à celle des Amandes, *V. rosalina* reste le Bivalve dominant dans le secteur concerné, au moins pour la période d'étude concernée.

C'est donc à partir de 3 kg/m^2 qu'apparaît très nettement une certaine monopolisation de l'espace. Dans le cas de cette occupation monospécifique de l'espace, la biomasse moyenne est de 8 kg/m^2 , mais dans certaines stations, elle peut atteindre 17 kg/m^2 . On peut considérer cette biomasse comme étant la charge maximale du milieu.

Plusieurs espèces de la même niche trophique peuvent donc coexister lorsque la biomasse qu'elles représentent au total n'atteint pas un certain seuil. Ces espèces se tolèrent, mais au-delà de ce seuil les espèces peuvent se nuire, s'inhiber et la compétition interspécifique favorise une espèce, qui à elle seule monopolise les ressources (nourriture et habitat).

VARIABILITÉ DU RECRUTEMENT ET NOTION DE COMPÉTITION INTRASPÉCIFIQUE

Un recrutement constant des Invertébrés benthiques marins à développement larvaire pélagique dépend du rapport survie/mortalité des larves et juvéniles de ces espèces (Thorson, 1946). Partant de cette hypothèse, il est possible d'aborder les facteurs agissant sur le déterminisme du recrutement. Or, dans le domaine benthique, « le recrutement des organismes marins est caractérisé par sa très forte variabilité dans le temps et dans l'espace » (Glémarrec, 1984). Dans le cas particulier de *V. rosalina*, la représentation graphique de sa structure d'âge (fig. 9) révèle l'existence de telles fluctuations. Quels facteurs sont à la base de ces fluctuations ? Il est possible de tenter de répondre à cette question en évoquant l'influence de nombreux facteurs aussi bien abiotiques que biotiques, sans que l'on puisse quantifier la part des uns et des autres. Notons à cet égard que la première source de variabilité du recrutement est constituée des facteurs abiotiques puisqu'ils agissent en amont de celui-ci.

Parmi ces facteurs, la température est le principal puisqu'elle agit aux différents stades de la reproduction (maturation des produits génitaux et ponte).

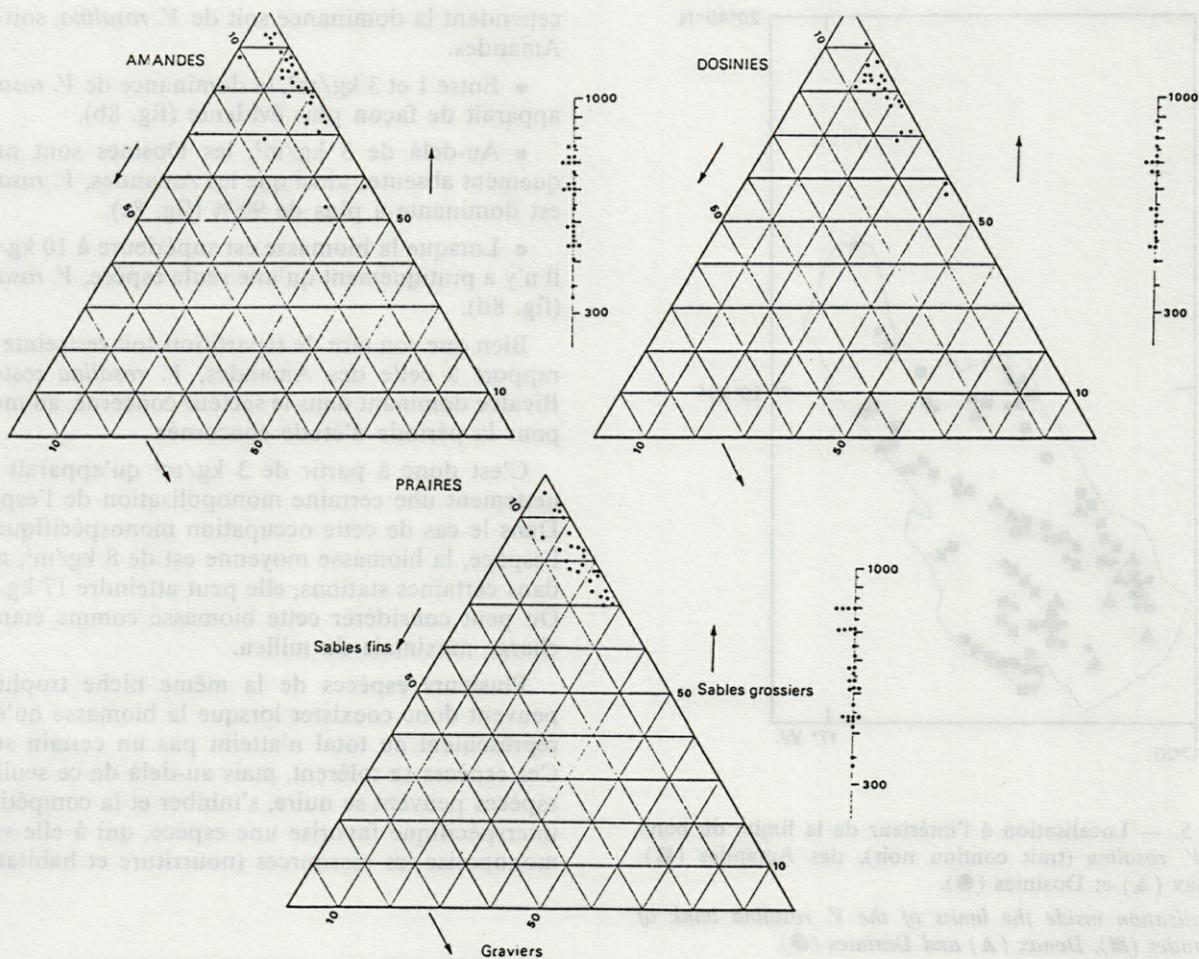


Fig. 6. — Localisation des stations où les différents types de Bivalves ont été échantillonnés sur le diagramme de Shepard et sur l'échelle des médianes (en μm).

Localization on the Shepard diagram and on the median scale of stations where the different kinds of *Bivalvia* were collected.

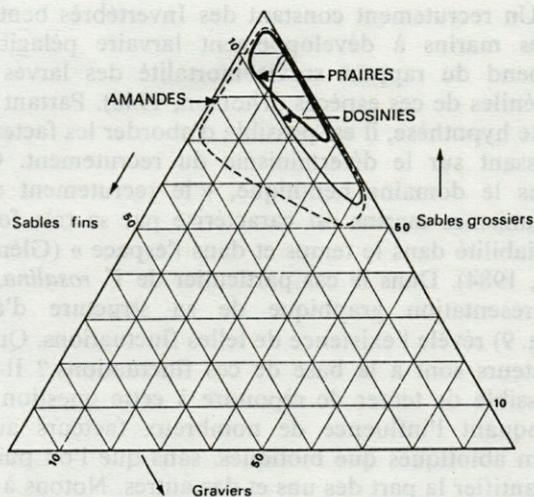


Fig. 7. — Cette figure est extraite de la précédente et représente l'importance du recouvrement des aires effectives des 3 ensembles de Bivalves : Praires, Dosines et Amandes.

Overlapping importance of the effective areas for the three groups of *Bivalvia*.

Les variations interannuelles de ce paramètre peuvent expliquer les faibles recrutements certaines années, en liaison avec une mauvaise synchronisation des phénomènes de succession dans l'écosystème pélagique. D'autres facteurs climatiques tels les vents, les courants (aussi bien de surface que de fond) agissent sur le recrutement, puisqu'ils peuvent entraîner les larves dans des directions telles qu'elles ne trouvent pas de substrat adéquat.

Davis (1923) met en évidence une dispersion des larves de *Spisula subtruncata* en fonction du régime très variable des vents. Une fois les larves arrivées sur le fond, un des facteurs majeurs influant sur le recrutement reste la nature du substrat, l'installation des larves ne pouvant être réussie que si la granulométrie est favorable, or l'analyse granulométrique a montré que le secteur est relativement homogène à l'échelle du banc, constitué essentiellement de la même catégorie de sables grossiers. Les facteurs abiotiques pouvant influencer sur le recrutement se-

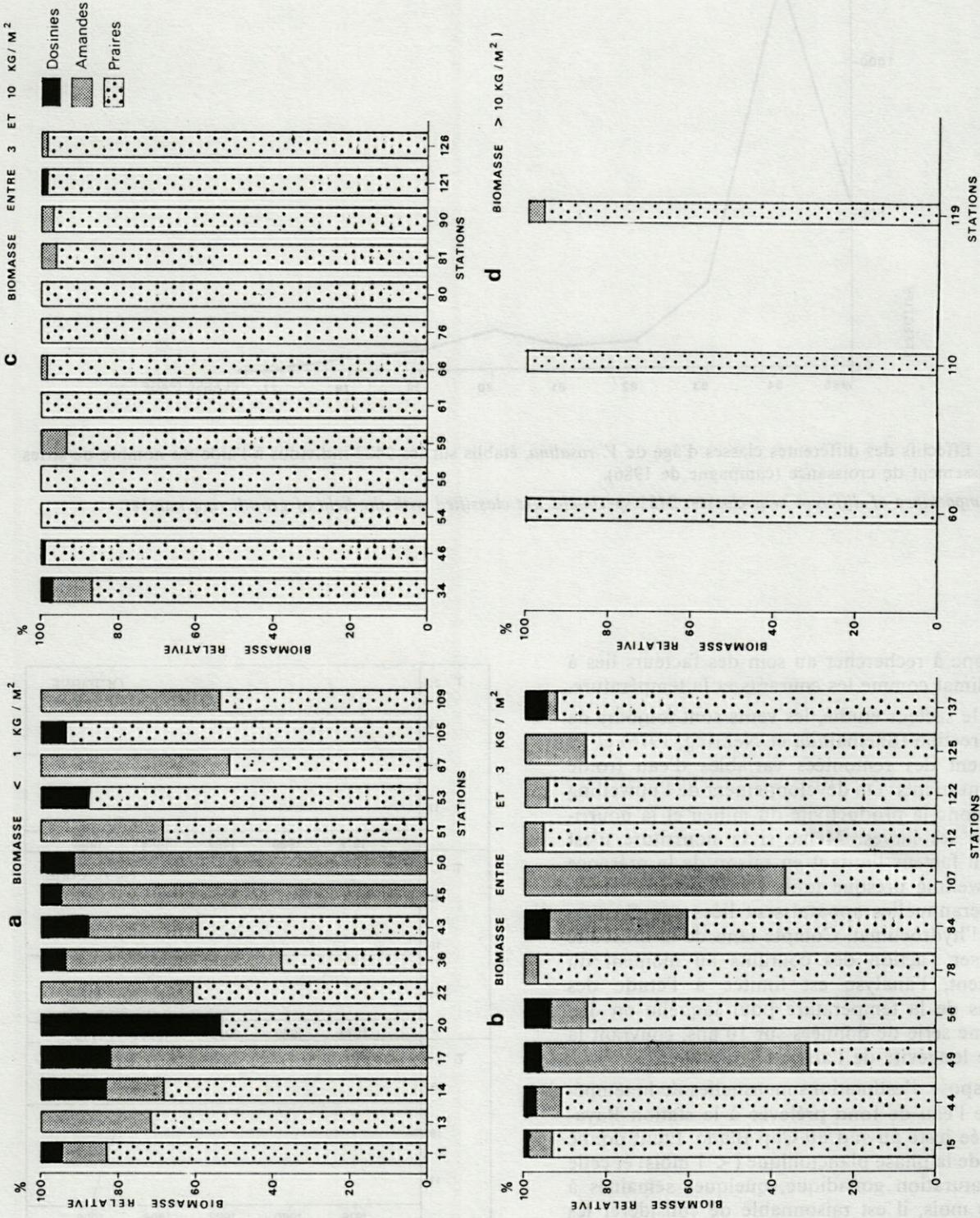


Fig. 8. — Importance relative des 3 ensembles de Bivalves, en fonction de la biomasse totale qu'ils représentent. Relative importance of the three groups of Bivalvia, in function of their total biomass.

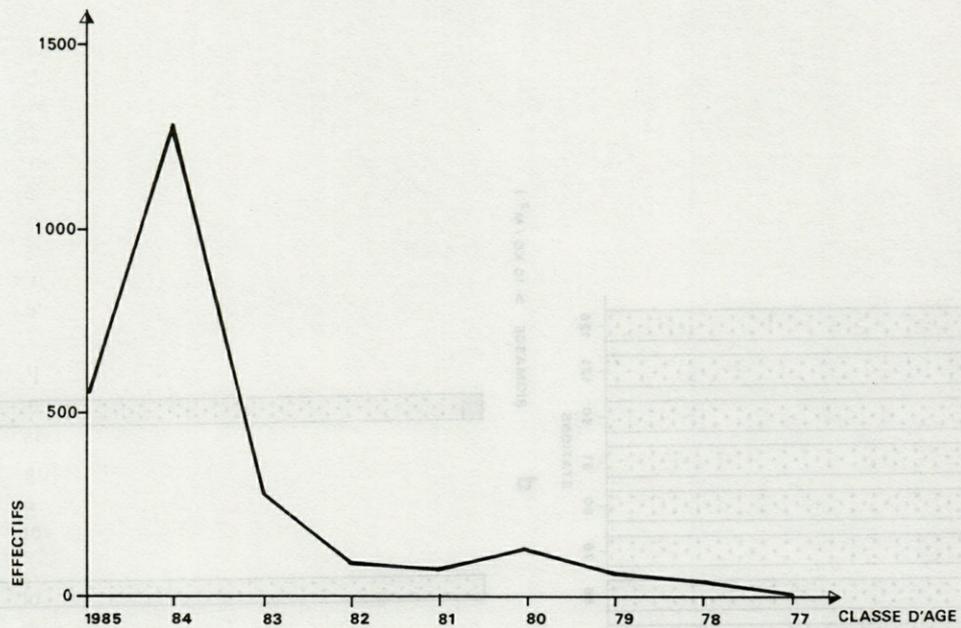


Fig. 9. — Effectifs des différentes classes d'âge de *V. rosalina*, établis sur les 2422 individus à l'aide du nombre de stries de ralentissement de croissance (campagne de 1986).

Relative importance of different year-classes. 2422 specimens are classified with the help of growth ring number.

raient donc à rechercher au sein des facteurs liés à l'hydroclimat comme les courants et la température.

Dans le secteur étudié, les vents sont toujours de même direction (Shemainda et Nehring, 1975) et ils déterminent des remontées variables d'eau froide riche en nutriments. Du développement de l'upwelling dépend donc la productivité du milieu et la nourriture pour les larves. Même si la nourriture n'est jamais un facteur limitant en raison de la présence d'un upwelling presque toute l'année, des fluctuations interannuelles apparaissent liées aux fluctuations de l'hydroclimat. Compte tenu de la difficulté de préciser l'action des courants au moment du recrutement, l'analyse est limitée à l'étude des variations de la température pour laquelle on dispose d'une série de données sur 10 ans, couvrant la durée de longévité de l'animal.

On dispose d'estimations mensuelles de la température de l'eau de fond prélevée à la station Bayadère située juste au sud du Cap Blanc. Etant donné la durée de la phase planctonique (< 1 mois) et celle de la maturation gonadique, quelques semaines à quelques mois, il est raisonnable de considérer les écarts mensuels comme anomalie thermique. Les données étant disponibles de 1977 à 1986, une moyenne globale sur cette période a été calculée pour chacun des 12 mois. L'anomalie de température est définie comme étant la différence entre la tempé-

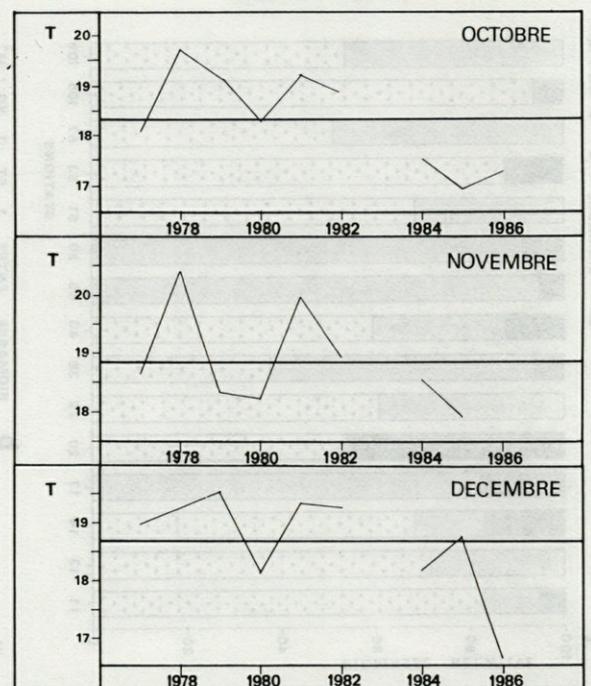


Fig. 10. — Anomalies thermiques durant la période de ponte et la phase larvaire, de 1977 à 1986.

Thermic anomalies during the breeding season and the larval stage, from 1977 to 1986.

rature moyenne mensuelle établie sur la période globale et celle de l'année considérée. Ainsi, on obtient 12 variables potentielles explicatives. Il est alors possible, en s'en tenant aux anomalies de température pour les périodes critiques (maturation gonadique, ponte et vie planctonique) d'une année donnée, de voir s'il existe une liaison entre ces anomalies et celles du recrutement. L'analyse des anomalies thermiques a permis de mettre en évidence le phénomène suivant : les années de bon recrutement (1980, 1984) sont caractérisées par une anomalie négative de la température liée à un développement intense de l'upwelling pendant la principale période de ponte (octobre-décembre, fig. 10). Pour les années de mauvais recrutement (1978, 1981 et 1982), on constate des anomalies positives pendant la principale période de reproduction, ce qui correspond à un faible développement de l'upwelling.

La maturation de la gonade dépendant, en partie, de la présence de nourriture dans le milieu, les anomalies négatives liées au développement de l'upwelling (apport d'éléments nutritifs) expliqueraient les bons recrutements observés pour 1980 et 1984. Les mauvais recrutements comme en 1981 seraient imputables aux anomalies positives de la température pendant la reproduction. La température en elle-même n'est pas le seul facteur susceptible d'influer sur le développement gonadique ou larvaire, par contre elle traduit aussi le succès ou non de la production primaire qui reste le facteur prédominant quant à la nourriture des larves. Il est par contre difficile d'expliquer le faible recrutement de 1985 car les conditions hydroclimatiques semblaient favorables à un bon recrutement, aussi bien pendant les périodes de reproduction que pendant la phase de développement pélagique (novembre-décembre). L'explication de cette anomalie pourrait être alors à rechercher dans les facteurs biotiques. En effet l'influence des facteurs abiotiques ayant été discutée dans le cadre de la variabilité interannuelle du recrutement, il est possible, toujours dans ce cadre, de s'interroger aussi sur le rôle des facteurs biotiques, comme la compétition intraspécifique. Celle-ci peut être perçue dans la ségrégation spatiale des cohortes.

Afin d'estimer cette caractéristique de la population et pour simplifier l'analyse des schémas et résorber les erreurs de détermination de l'âge, tous les individus récoltés lors de la campagne d'échantillonnage réalisée en 1986 ont été répartis en 4 classes d'âge : classes 1-2, 3-4, 5-6 et 7-8+. Il est ainsi possible de tracer les cartes de répartition des différentes classes.

Une façon originale de quantifier la ségrégation spatiale des cohortes consiste, après avoir déterminé la surface occupée par une cohorte donnée, à calculer le pourcentage de cette surface qu'elle partage avec les autres classes d'âge suivantes. Plus

ce pourcentage est important plus la ségrégation est faible. La classe 1-2 est distribuée à la périphérie du banc, la classe 3-4 présente une large distribution en petites tâches, alors que les classes 5-6 et 7-8+ occupent la large partie centrale du secteur (fig. 11). Il existe donc bien une ségrégation spatiale entre les différentes classes d'âge. Le tableau II qui cherche à quantifier cette ségrégation montre que celle-ci augmente avec l'écart entre les âges. Par ex, la classe 5-6 partage 34 % de la surface qu'elle occupe avec la cohorte 7-8+ contre respectivement 20 et 11 % avec les classes 1-2 et 3-4.

Ces coefficients sont très liés à l'abondance d'une classe donnée, ainsi la classe 3-4 est très mal représentée dans les prélèvements réalisés.

Même si les classes sont ici regroupées 2 par 2, il est cependant possible d'interpréter cette ségrégation à l'aide de la figure 9 représentant les effectifs de chaque cohortes.

Ainsi, les faibles effectifs des classes 1983, 1982 et 1981 peuvent expliquer le succès du recrutement de la classe 1984. De façon inverse le succès des classes 1984 et 1980 peut expliquer le relatif échec des classes 1985 et 1981. Le succès d'une cohorte donnée est donc toujours fonction de l'abondance des classes précédentes présentes sur le site.

La compétition intraspécifique est donc, entre autres, un facteur explicatif de la ségrégation spatiale des cohortes. Indépendamment des bonnes conditions de ponte et de vie larvaire, l'installation des larves sur les fonds déjà occupés par les adultes peut être vouée à l'échec dans la plupart des cas; la compétition intraspécifique constitue donc une source de variabilité du recrutement. Il existe bien une relation de densité-dépendance entre les juvéniles et les adultes, car au-delà d'une certaine densité d'adultes leur relation devient négative. Cette relation densité-dépendance peut s'appuyer sur deux mécanismes différents. Si la densité des adultes est élevée, le sédiment de surface est couvert de pelotes fécales, résultat de l'activité métabolique des adultes. Les juvéniles voient leurs siphons obstrués par les déchets et ne peuvent se nourrir normalement. L'autre mécanisme consiste en la prédation directe des adultes sur les larves. La larviphagie a souvent été évoquée sans avoir jamais été prouvée, André (1988) vient très récemment de la mettre en évidence chez *Cardium edule*.

LA PRÉDATION

Ce phénomène de larviphagie permet d'aborder la dernière catégorie de relation trophique, la prédation. Les prédateurs peuvent anéantir une cohorte de recrues quand ils sont nombreux. Sur le banc 3 ensembles de prédateurs sont présents : Gastéropodes perceurs, Crabes et Polychètes errantes.

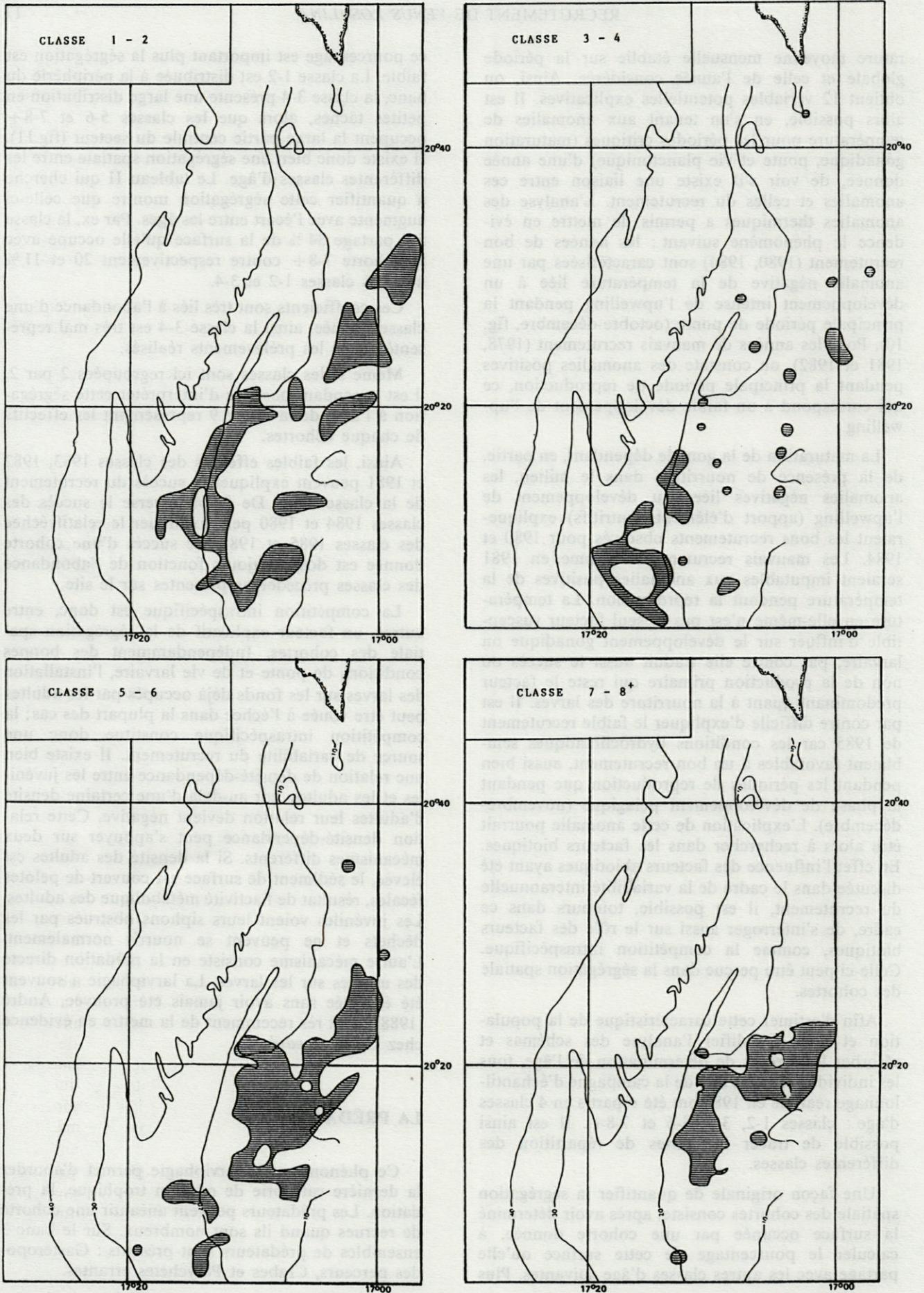


Fig. 11. — Distribution des différentes classes d'âge illustrant la ségrégation spatiale au sein du banc de Praires.
Distribution of the different year-classes illustrating the spatial segregation inside the bank.

Tabl. II. — Importance relative des différentes espèces de Polychètes.
Relative importance of the different Polychaetous species.

E S P E C E S			
PREDATRICES	N. IND.	% N. TOTAL	COEFFICIENT DE FREQUENCE
<u>Eunicidae</u>			
<i>Halla parthenopeia</i>	7	0,83	0,07
<i>Diopatra cuprea</i>	53	6,29	0,21
<i>Epiodiopatra hupferiana</i>	10	1,18	0,03
<i>Lumbrineris latreilli</i>	503	59,73	0,81
<u>Glyceridae</u>			
<i>Glycera sp.</i>	13	1,54	0,10
<i>Goniada emerita</i>	42	4,98	0,21
<u>Nephtyidae</u>			
<i>Nephtys cirrosa</i>	31	3,68	0,14
<u>Aphroditidae</u>			
<i>Psammolyce sp.</i>	18	2,13	0,11
<i>Sigalion sp.</i>	6	0,71	0,06
<i>Sthenelais sp.</i>	11	1,30	0,05
<i>Arabella iricolor</i>	4	0,47	0,02
<u>SEDENTAIRES</u>			
<i>Aricia foetida</i>	10	1,18	0,08
<i>Scoloplos sp.</i>	9	1,06	0,05
<i>Notomastus sp.</i>	29	3,44	0,20
<i>Dispio sp.</i>	8	0,95	0,05
<i>Magelona sp.</i>	4	0,47	0,03
<i>Tharyx sp.</i>	34	5,58	0,10
<i>Nicomache sp.</i>	47	4,03	0,23
<i>Pista sp.</i>	3	0,35	0,02

L'observation de plusieurs jeunes Praires trouées par *Natica* sp. prouve bien que cette espèce est un prédateur de *V. rosalina*. Selon Commito (1982), tous les *Naticidae* sont des prédateurs de Bivalves. Haddon *et al.* (1987) ont montré expérimentalement que les Crabes exercent une prédation sur les Bivalves.

En ce qui concerne les Polychètes errantes, Reise (1985) a montré que les *Nereis diversicolor* sont des prédateurs des larves de Coque (*Cerastoderma edule*). Toujours selon cet auteur *Nephtys hombergii* est prédatrice du Bivalve *Macoma baltica*. Il est vraisemblable que de telles interactions s'exercent également sur les *V. rosalina* par l'ensemble des familles d'*Eunicidae*, *Glyceridae*, *Nephtyidae* et

Aphroditidae. Ce qui est tout à fait remarquable dans l'examen de l'ensemble des Polychètes échantillonnés sur ce banc (tabl. II), c'est la prépondérance anormale des espèces prédatrices (plus de 80%), parmi lesquelles de très nombreuses *Eunicidae*. Les *Lumbrineris latreilli* sont abondantes, les individus de *Halla parthenopeia* ne sont pas très nombreux, ils sont par contre de forte taille et munis de machoires puissantes.

Par ailleurs, on ne doit pas négliger la prédation que peuvent exercer les Poulpes (*Octopus vulgaris*) dont une partie du stock mauritanien se situe sur le banc de Praires étudié ici.

DISCUSSION — CONCLUSION

En répondant aux objectifs fixés en préambule, cette étude a permis d'évaluer le stock de *V. rosalina* situé à l'ouest du Banc d'Arguin. Bien qu'elle ne soit que brièvement abordée ici, la description du peuplement d'Invertébrés benthiques associés à *V. rosalina*, permet de montrer la dominance de cette espèce au sein de l'écosystème étudié et de hiérarchiser l'importance des facteurs écologiques essentiels tant abiotiques que biotiques. Malgré sa dominance par rapport aux autres suspensivores recensés, *V. rosalina* occupe une aire relativement restreinte au sein de l'aire potentielle, ce qui s'expliquerait par la compétition au sein de la niche trophique entre les suspensivores. Le processus de compétition interspécifique n'apparaît qu'au-delà d'une certaine capacité de charge définie pour l'ensemble de la niche trophique que représente l'ensemble des Bivalves suspensivores. La capacité de charge maximale de 17 kg/m² a un caractère tout à fait exceptionnel, et il est alors naturel de rechercher s'il existe une relation entre la charge maximale du milieu et les potentialités trophiques exprimées par la production primaires.

Les bancs monospécifiques et monocohortes de *Spisula ovalis* en Bretagne sud (France) fournissent un exemple tout à fait éloquent de ce que représente une occupation maximale de l'espace. Sur l'ensemble des bancs étudiés par Berthou et Glemarec (1988), la charge moyenne évaluée avec le même engin est de 2,4 kg/m². Elle peut cependant atteindre localement la valeur de 12 kg/m². Selon Grall (1972), la production primaire serait de 200 g C/m²/an aux Glénan (Finistère), elle se situerait à 700 g C/m²/an dans le secteur du Banc d'Arguin (Jacques et Tréguer, 1986).

Le rapport des deux estimations de production est de 3,2 au bénéfice de la région soumise à l'upwelling. Pour les secteurs monopolisés par un seul Bivalve, voire par une seule cohorte, le rapport des biomasses est de 3,3 (2,4 contre 8 kg/m²). Même s'il n'est pas possible de comparer une biomasse statique de suspensivores à une production primaire, les différences existant au niveau de la production primaire constituent déjà une première explication et ce rapprochement est tentant.

A côté de ces populations naturelles, existent en Bretagne des cultures de Palourde japonaise (*Tapes philippinarum*) en parcs situés en zone intertidale. La valeur de 4 à 5 kg/m² (Paillard, comm. pers.) apparaît comme une valeur seuil au-delà de laquelle peuvent se poser des problèmes de croissance et de mortalité. Ceci signifie que la biomasse peut être doublée en conditions naturelles, mais quelque peu artificialisées par rapport au milieu normal.

Ce concept de capacité de charge est bien la preuve que les ressources ne sont pas illimitées et que peuvent apparaître dans certains cas, les pro-

blèmes de compétition tant interspécifique qu'intraspécifique. Les fluctuations du recrutement montrent qu'il est difficile d'établir une relation entre stock parental et recrutement. Si un stock parental petit donne toujours un faible recrutement, proportionnellement un grand stock parental ne peut donner un bon recrutement que si les conditions de l'environnement sont favorables. Partant de cette hypothèse, afin de prédire le recrutement, il est nécessaire en plus du stock parental, d'intégrer l'impact des conditions hydroclimatiques (Left *et al.*, 1975). Mais, comme on l'a montré dans le cas de *V. rosalina*, la compétition intraspécifique intervient également au-delà des facteurs abiotiques pour expliquer une part de la variabilité du recrutement. A ces problèmes de compétition intraspécifique et interspécifique s'ajoute la prédation. L'originalité apparue dans la proportion anormale des familles d'Eunicidae n'est certes pas le fait du hasard, leur présence peut être liée à l'abondance de proies que constituent les juvéniles de Bivalves. C'est ce que devrait pouvoir montrer de façon rigoureuse une approche expérimentale.

L'établissement et le maintien des populations de Bivalves comme celles des Praires étudiées en Mauritanie sont donc fonction d'un ensemble de facteurs, tant abiotiques que biotiques. Pour évaluer la part de ces derniers encore faut-il se placer dans des conditions telles, que les interrelations biotiques puissent être décelées. La relative homogénéité édaphique, les très importantes biomasses rencontrées, la variabilité hydrodynamique interannuelle due aux upwellings constituent cet ensemble de conditions tout à fait originales et propices à l'analyse souhaitée. Ceci n'exclue pas que dans l'avenir puisse être développée une approche expérimentale afin de tester les interprétations proposées.

REMERCIEMENTS — Nous tenons à remercier ici très chaleureusement Patrick Berthou, Biologiste des Pêches au Centre Ifremer de Brest, qui a dirigé la campagne d'évaluation du stock en 1986. Il nous est également agréable de remercier Alain Menesguen du même Centre de Brest, qui nous a permis de disposer des moyens de calcul nécessaires, pour mettre en évidence et chiffrer les anomalies de température.

BIBLIOGRAPHIE

- ANDRE C., 1988. Influence of adult density on recruitment in *Cerastoderma* (= *Cardium*) *edule* (Bivalvia). Communication affichée. 23rd E.M.B.S. Swansea.
- BERTHOU P. & GLEMAREC M., 1988. Distribution temporelle et spatiale des cohortes de *Spisula ovalis* (Sowerby) dans le nord du Golfe de Gascogne : reflet d'une compétition intercohortes. Intern. Council for the Exploration of the Sea. Shellfish Committee C.M. 1988, K : 35.

- COMMITO J.A., 1982b. Importance of predation by infaunal polychaetes in controlling the structure of a soft-bottom community. *Mar. U.S.A. Mar.Biol.*, **68** : 77-81.
- CONNELL J.H., 1974. Ecology : field experiments in marine ecology. R. Mariscal (ed.), Academic Press, New York. *Exp. Mar. Biol.*, 21-54.
- CONNELL J.H., 1983. On the prevalence and relative importance of interspecific competition : evidence from field experiments. *American Naturalist*, **122** (5) : 661-696.
- DAVIS E.M., 1923. Quantitative studies on the fauna of the sea bottom. Nr 1. Preliminary investigation of the Dogger Bank. *Fish Inv.*, Ser. II, **6** (2) : 1-54.
- DIOPI M., 1986. Dynamique des populations de la praire (*Venus verrucosa*, L.) de Mauritanie. Approche de l'écobiologie et évaluation des stocks des praires. Mém. 2e année Spécialisation, sept. 1986 : 25 p.
- DIOPI M., 1988. Ecologie et dynamique des populations de praires (*Venus rosalina*) à l'ouest du banc d'Arguin, Mauritanie. Thèse 3^e cycle, Fac. Sci., Brest : 179 p.
- DOMAIN F., 1985. Note sur la présence et la possibilité d'une exploitation de la praire *Venus verrucosa* en Mauritanie. In Rapport du Groupe de Travail CNROP/FAO/ORSTOM Nouadhibou, Mauritanie, 6-17 sept. 1985.
- FISCHER PIETTE E., 1975. Révision des Veneridae S.S. (Mollusques lamellibranches). *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat. Paris*, Sér. A, Zool. 9B : 64 p + pl.
- GLEMAREC M., 1969. Les peuplements benthiques du plateau continental Nord-Gascogne. Thèse, Fac. Sci., Brest : 167 p.
- GLEMAREC M., 1971. L'endofaune du plateau continental Nord-Gascogne. Etude des facteurs écologiques. *Vie Milieu*, 3^e symp. Europ. Biologie Marine, suppl. **22** : 92-108.
- GLEMAREC M., 1984. Variabilité du recrutement chez les espèces benthiques. Contr. 77 Coll. « Déterminisme du Recrutement », I.S.T.P.M. Nantes, 2-4 juillet 1984.
- GRALL J.R., 1972. Recherches sur la production primaire du phytoplancton dans les parages de Roscoff. Thèse Doct. Etat, Es Sci. Nat., Univ. Paris VI : 229 p.
- HADDON M., WEAR R.G. & PACKER H.H., 1987. Depth and density at burial by the bivalvia *Paphies ventricosa* as refuses from predation by the crab *Ovalipes catharus*. *Mar. Biol.*, **94** : 25-30.
- JACQUES G. & TREGUER P., 1986. Ecosystèmes pélagiques marins. Collection d'Ecologie, Ed. Masson, **19** : 243 p.
- LEFT P.F., KOHLER A.C. & FITZGERALD D.N., 1975. Role of stock biomass and temperature on recruitment of Southern Gulf of St Lawrence, Atlantic cod, *Gadus morhua*. *J. Fish. Res. Board Can.*, **32** (9) : 1613-1628.
- LOUIS V.C., 1955. Recherches océanographiques. Rapp. mensuel Labo. Pêches : 7-13.
- PERES J.M. & PICAR J., 1964. Nouveau manuel de bionomie benthique de la Méditerranée. Rec. Trav. St Mar., Endoume, **31** (47).
- PETERSON C.H., 1980. Approaches to the study of competition in benthic communities in soft sediments. V.S. Kennedy (ed.), Academic Press, New York. *Estuar. Perspect.*, 291-302.
- POSTEL E., 1963. Hydrologie et biogéographie marine dans l'ouest africain. O.U.A., *Comm. Sci. Techn. Rech.*, S.L. (Dakar, IFAN) : 13-16.
- REISE K., 1985. Tidal flat ecology. An experimental approach to species interactions. *Ecological Studies*, **54** : 191 p.
- SHEMAINDA R. & NEHRING D., 1975. The annual cycle of the space temporal dislocation of the North West African upwelling region. Third Intern. Symp. Upwelling Ecosystems. 25-28 août 1975, Kiel, R.F.A., Deutsche Forsh, I.O.C., SCOR, UNESCO, **42** : 7 p. polygr.
- THORSON G., 1946. Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates with special reference to planktonic larvae in the round (Oresund). *Meddr. Danm. Fish. 00 Havunders (ser. Plankton)*, **4** (1) : 1-523.
- WOODIN S.A., 1976. Adult-larval interactions in dense infaunal assemblages : Patterns of abundance. *J. Mar. Res.*, **34** : 25-41.

Reçu le 25 mai 1989; received May 25, 1989

Accepté le 27 Juin 1989; accepted June 27, 1989

ACQUISITION DE LA VIE BENTHIQUE PAR *EUPOLYMNIA NEBULOSA* (POLYCHÈTE TERESELLIDAE) : Dispositifs expérimentaux et premiers résultats

The acquisition of benthic life style by E. nebulosa (Polychaeta, Terebellidae) : an experimental approach with preliminary results

M. Bhaud

Université P. et M. Curie (Paris VI),
Laboratoire Arago, U.A. CNRS 117
66650 Banyuls-sur-mer, France

EUPOLYMNIA NEBULOSA
POLYCHÈTE
LARVES
FIXATION
CANAL HYDRODYNAMIQUE
SÉDIMENT

RÉSUMÉ — L'utilisation de grandes enceintes a permis d'obtenir le passage des larves de *E. nebulosa* au-dessus d'une succession de substrats divers. Les enceintes sont respectivement de type aquarium (40 l) à circulation ouverte ou canal fermé avec circulation d'eau non renouvelée (50 l). Le but est de mettre en évidence l'éventuelle saisie de la meilleure opportunité écologique par les larves de *E. nebulosa*. Une hétérogénéité de répartition des tubes juvéniles sur une surface dure recouverte d'un sédiment en abondance variable, indique que l'épaisseur du substrat meuble est de première importance pour la localisation de la fixation. Les larves se fixent en présence d'un support stable accompagné de sédiment dont les éléments sont assez fins pour être manipulés et utilisés à la construction d'un tube. Une dernière exigence est relative au besoin en nourriture; elle se manifeste plus tardivement. La comparaison entre la sélection réalisée d'une part en milieu calme et d'autre part en milieu agité indique que les courants diminuent la capacité de sélection du sédiment par les larves. Cette moindre sélectivité est vraisemblablement la conséquence d'une période de compétence très courte combinée à un retard dans l'approche du sédiment, résultat d'une prolongation, par les courants, de la vie planctonique.

EUPOLYMNIA NEBULOSA
POLYCHAETA
LARVAE
SETTLEMENT
FLUME
SEDIMENT

ABSTRACT — The use of large enclosures has permitted *E. nebulosa* larvae to have access to a series of various substrates. The enclosures are of either an aquarium type (40 l), with a waterflow-through, or a closed canal with circulating water (50 l). The aim is to demonstrate a possible preference of the larvae for the best ecological medium. A variation in the distribution of juvenile tubes on a hard surface which is covered with sediment in varying amounts indicates that the thickness of the soft substrate is the most important factor in determining the settlement location. Larvae commence settlement when confronted with a stable substrate together with sediment, whose elements are of sufficiently small size to facilitate easy manipulation and tube-building. Another requirement is related to the energetic needs of the animal which appears later. A comparison of the selection carried out in calm and circulating water indicates that the current reduces the larval ability to select a sediment. This reduced selection is probably the result of a combination of the very short competence period and the extension of life in the water column due to the inability of the larvae to approach the sediment in the presence of the current.

INTRODUCTION

Cette étude se propose d'analyser le processus de fixation des larves de *Eupolyornia nebulosa*, puis du maintien des formes juvéniles. De façon plus générale il s'agit de savoir si les assemblages d'animaux benthiques adultes correspondent à une fixation larvaire dans un site déterminé, résultent d'une mortalité différentielle postérieure à l'établissement non sélectif ou enfin reflètent une migration tardive des stades juvéniles. Les observations régulières de l'évolution du complexe larve-substrat devraient permettre de définir les périodes de sélection.

Ce n'est pas la première étude de colonisation de substrats développée dans la région de Banyuls. Girin (1971) a étudié la colonisation de substrats durs artificiels par des peuplements sessiles. De telles expériences de même que celles développées en d'autres régions de Méditerranée (Senz-Braconnot 1966, Simon-Papyn 1965), avaient pour but l'analyse expérimentale de l'installation et du développement de peuplements de substrats durs vierges. Il est intéressant de noter que Girin (1971) signale dans ses relevés 4 Terebellidae : *Eupolyornia ? nesidensis*, *Lanice conchilega*, *Pista cristata* et *Thelepus triserialis*.

Dans le cas présent, les expériences n'ont pas pour but l'observation d'un peuplement et sont limitées aux premières étapes de la vie benthique d'une seule espèce. Le dispositif expérimental utilisé, encore primitif, autorise néanmoins l'analyse de l'établissement des larves de l'espèce sélectionnée sur différents sédiments. Les enceintes de grande capacité (40 à 50 l) permettent d'introduire l'influence des courants au cours de l'établissement et d'utiliser plusieurs milliers de larves. Par rapport aux études réalisées en faible volume, proche de celui d'une boîte de Pétri, les conditions naturelles sont mieux respectées : ainsi au moment de l'acquisition de la compétence à la vie benthique, les larves ne sont pas nécessairement en présence d'un sédiment déterminé. Les discussions sur les avantages et les inconvénients des systèmes utilisés ne sont pas développées, l'intention étant de présenter une illustration des premiers résultats obtenus sur l'établissement de l'Annélide *E. nebulosa*.

Le principe de l'expérimentation est de mettre en évidence l'éventuelle saisie par les larves d'une opportunité écologique en provoquant leur passage au-dessus d'une succession de substrats divers. On suppose que les différents substrats reçoivent un nombre approximativement voisin de larves. L'analyse de l'établissement benthique suppose de dépasser la phase caractérisée par des animaux ayant simplement atteint tel ou tel substrat sans savoir si leur devenir sera positif. Une distinction est donc faite entre l'arrivée à proximité de l'interface, que l'on nomme « sédimentation » sans préjuger de son caractère passif ou actif et l'« établissement » ou la

« fixation », qui est le début de la vie benthique active du juvénile; elle s'accompagne de la construction d'un tube chez les animaux tubicoles et suppose la réalisation de la métamorphose. La discussion sur les termes métamorphose et fixation ne sera pas reprise ici (Burke 1983, Meadows & Campbell 1972, Crisp 1976, Butman 1987, Bhaud & Cazaux 1987).

MATÉRIEL ET MÉTHODE

Le matériel zoologique utilisé au cours de cette expérimentation est constitué par les pontes de *E. nebulosa* ou par les larves venant de quitter la masse muqueuse. Chez cette espèce les conditions de libération larvaire et la morphologie des différents stades de développement sont bien connues (Bhaud 1988, Bhaud & Grémare 1988, Bhaud & col. 1987, Bhaud sous presse). Dans la région de Banyuls, le stade adulte de cette espèce est signalé parmi les rhizomes de Posidonies (Kerneis 1960). Laubier (1966) l'indique comme rare dans les fonds coralligènes des Albères. Cette espèce est aussi présente dans les Algues de l'infralittoral supérieur, la vase côtière et le rech Lacaze-Duthiers (Laubier et Paris 1962). En revanche, elle n'est pas signalée dans les communautés de la macrofaune de la baie de Banyuls (Guille 1970). Une étude spécialisée réalisée en Manche (Lang 1986) précise que cette espèce « se développe au niveau de la zone de contact entre substrat dur et substrat meuble. Toutefois le tube peut être en contact avec le bloc sur toute sa longueur ou être endogé dans sa partie postérieure. Dans ce 2^e cas, l'individu reste dépendant de l'interface par sa région prostomiale » (Lang 1986 p. 89). Il apparaît donc au stade adulte une double nécessité : contact d'un substrat dur et proximité du sédiment. Pour une espèce voisine *Thelepus setosus*, Duchêne (1983) montre que chaque tube est associé à un point d'ancrage constitué le plus souvent par un galet noyé dans une vase fluide. L'auteur précise que la colonisation s'est produite lorsque le galet était partiellement hors de la vase. Pour de telles espèces d'interface la question de l'établissement larvaire se pose avec une intensité inhabituelle si cette double exigence fonctionne dès le stade larvaire.

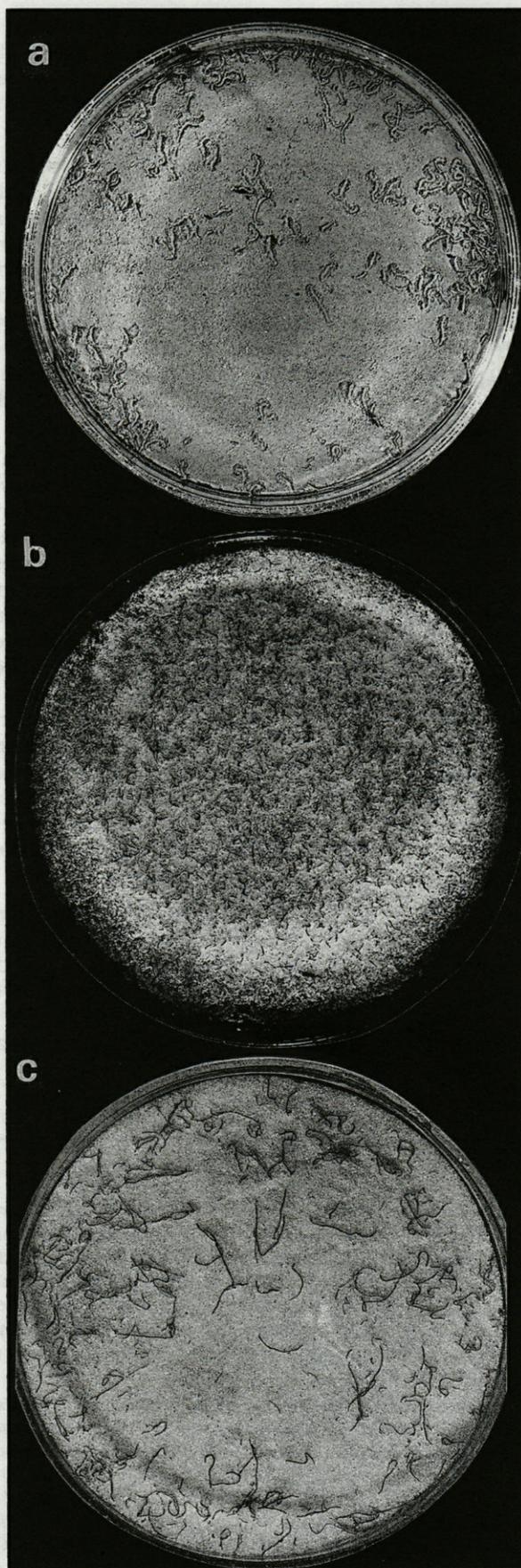
Les enceintes (réalisées en polyméthacrylate commercialisé sous le nom d'Altuglas) sont de 2 types différents selon qu'elles reçoivent les pontes ou les larves. Les pontes sont placées dans des aquariums de 40 cm (l) × 60 cm (L) × 20 cm (h) alimentés en eau de mer courante ayant subi 2 décantations successives ou une filtration au travers de cartouches filtrantes de 0,2 µm; une prise d'eau en surface permet l'évacuation sans toutefois entraîner les larves qui se libèrent des pontes. Le volume d'eau

utile est de 25 à 30 l. L'installation en circuit fermé comprend 2 parties rectilignes de 150 cm de long, distantes l'une de l'autre de 50 cm et reliées par 2 parties cintrées. La section du canal est de 20 cm en hauteur et de 9 cm en largeur. La hauteur d'eau est limitée à 10 cm d'où un volume d'eau proche de 50 l. Les larves isolées de la masse muqueuse, naturellement ou artificiellement, sont introduites dans ce canal parcouru par une eau de mer courante mais non renouvelée. La source du courant d'eau est fournie par un circuit secondaire animé par une pompe électrique, sur lequel une dérivation réglable provoque l'impulsion hydrodynamique. L'emplacement de ce circuit est situé à la sortie de l'une des 2 courbes. Il n'y a pas de point particulier pour l'introduction toujours progressive des larves dans le canal. Compte tenu des études antérieures relatives aux canaux hydrodynamiques (Muschenheim *et al* 1986, Nowell & Jumars 1987, Butman *et al* 1988) le modèle présenté paraît bien adapté à l'étude du choix d'un substrat mais n'est pas encore équipé des installations périphériques nécessaires à l'étude précise de la couche limite de fond.

Les supports des sédiments sont de 2 types. Dans les aquariums, des boîtes de Petri sont disposées sur le fond et les pontes placées en surélévation (Fig. 1a à c). Dans le canal, les supports sont constitués de plaques de mêmes dimensions (17 cm × 9 cm) de nature éventuellement différente. Leur surface est organisée selon 3 modèles : surface nue, non divisée

Fig. 1. — Comparaison du nombre de tubes fabriqués sur des substrats différents disposés en aquarium. En a le fond est constitué de vase en forte épaisseur : le nombre de larves qui s'installent est limité. En b le sable joue le rôle de substrat dur par ses plus gros éléments et la présence des particules fines même en quantité limitée permet l'établissement d'un grand nombre de juvéniles. Si en b on peut envisager que l'origine des particules de vase se situe dans la boîte voisine a, la pose en c d'une boîte isolée de sable analogue à b permet encore la mise en évidence de fines particules en circulation indiquant une insuffisance de la double décantation. Diamètre des boîtes : 97 mm. b et c n'appartiennent pas à la même expérience. Expériences I (25/3/1988) pour a et b et III (5/4/1988) pour c.

A comparison of the number of tubes constructed on different substrates in the aquarium. In a the bottom is composed of a very thick mud; the number of settling larvae is limited. In b the sand acts as a hard substrate through its larger elements and also provides fine particles which permit, in spite of their limited amount, the settlement of a large number of juveniles. In b the origin of mud particles is from the neighbouring box a. In c (an isolated box of analogous sand), the presence of fine particles is evidence that mud particles are in circulation indicating insufficiency during the double decantation. Diameter of the boxes : 97 mm. b and c are not part of the same experiment. Experiment I (25/3/1988) for a and b and expt. III (5/4/1988) for c.



(Fig. 2, Fig. 3a), surface divisée en 4 parties de 7 cm × 3 cm (Fig. 3b), surface divisée en 8 parties de 4,5 cm × 3 cm (Fig. 3c). Dans les 2 derniers cas, les surfaces élémentaires sont creusées en alvéoles sur une profondeur de 4 mm.

Les sédiments testés sont naturels ou artificiels. Dans la première catégorie ont été utilisés le sable vaseux de la communauté à *Nephtys hombergii*, entier ou par fractions, ainsi que la vase de décanation du laboratoire filtrée sur 60 µm. La seconde catégorie est constituée de différentes fractions de sable de Fontainebleau (100-160, 160-200, 200-250, 250-315 µm) et de microbilles artificielles (105 à 150 µm; 60 à 45 µm). Le sable vaseux comprend 75 % de sable fin (>40 µm et <200 µm), 10 % de sable moyen (>200 µm) et 15 % d'argile (<40 µm).

En ce qui concerne les conditions hydrodynamiques, les installations précédentes permettent d'envisager 3 situations : 1) expériences en eau agitée, sans qu'il soit possible d'affirmer l'existence d'un courant régulier dans l'aquarium d'élevage. Lorsque le test est de longue durée, supérieure à 2 jours, avec une ponte au départ de l'expérience, le renouvellement d'eau est nécessaire, ce qui suffit pour provoquer une agitation. Les larves sont capables de visiter l'ensemble de l'aquarium et les différents sédiments exposés. Elles ont ainsi la possibilité de découvrir une opportunité écologique et de se fixer préférentiellement sur un substrat particulier. 2) expériences réalisées en canal, avec un transfert latéral régulier. 3) expériences en milieu confiné, calme, sans aucune agitation; le déplacement éventuel est alors le fait des capacités de dispersion propres aux larves.

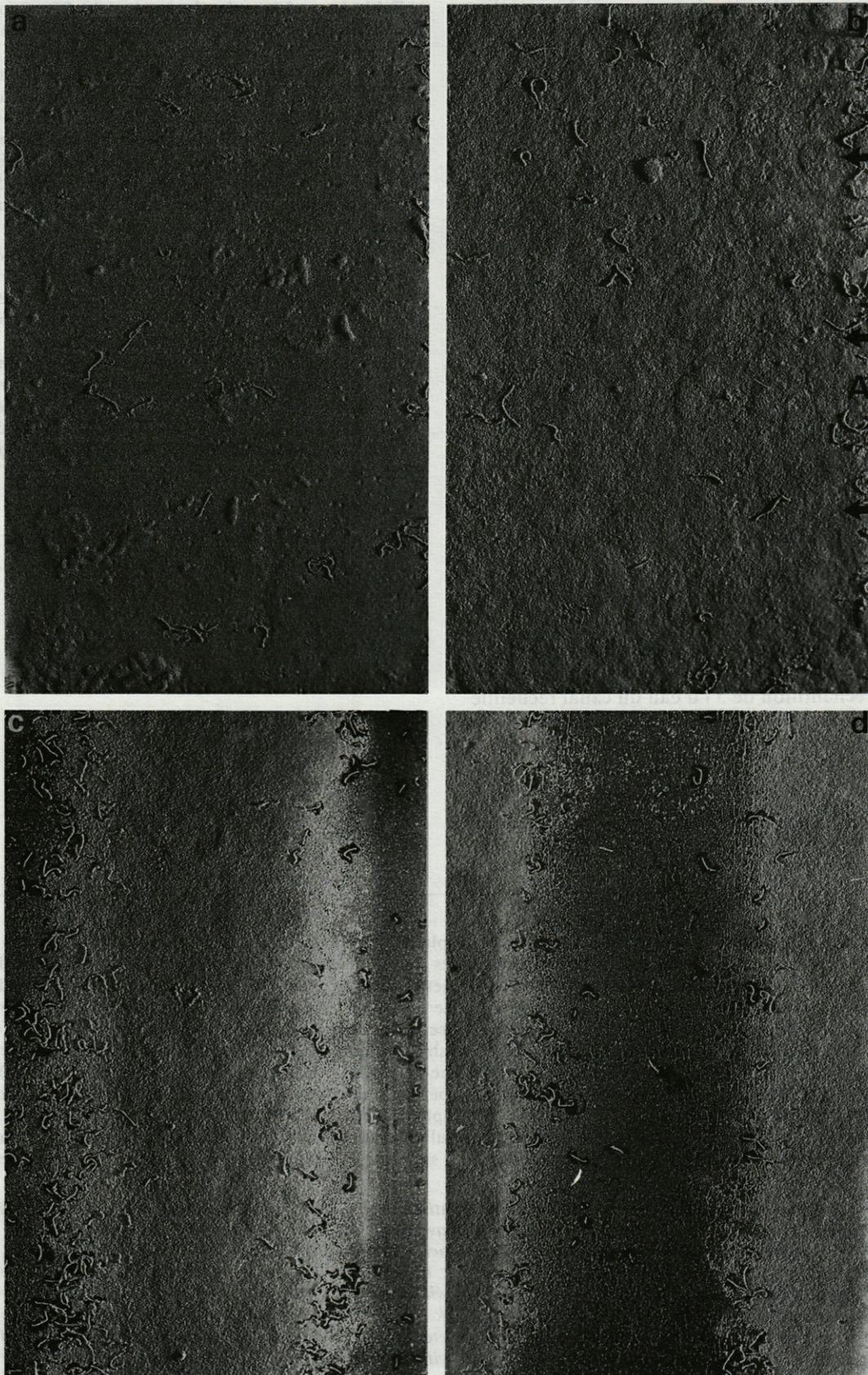
La vitesse du courant est mesurée par le temps nécessaire au trajet d'une particule se déplaçant devant une base de 50 cm de long dans le cas du circuit ou de 20 cm dans le cas des aquariums. Des particules de flottabilité neutre sont injectées à différents emplacements de la section du canal; cette

section est choisie au milieu de l'une des portions rectilignes. Pour une expérience donnée la vitesse du courant est relativement stable à une profondeur fixe, quel que soit l'emplacement de la section sur la partie rectiligne du circuit. Ainsi au cours de l'expérience n° 1, 10 mesures ont été effectuées à 2 cm du fond et dans l'axe du circuit permettant de calculer les paramètres m (moyenne arithmétique) = 2,73 cm.s⁻¹ et σ (déviatoin standard) = 0,295. En revanche dans les aquariums la vitesse fluctue fortement selon la localisation de l'observation. La buse d'alimentation placée au milieu de la face la plus longue de l'aquarium et perpendiculairement à cette face, induit un courant de 8,2 cm.s⁻¹ qui s'abaisse à 5,5 cm.s⁻¹ à 3 cm de la face opposée et à 4,7 cm.s⁻¹ le long de la face latérale la plus courte et à une distance de 3 cm de cette dernière. Dans de telles expériences, les courants n'ont qu'une seule fonction : assurer par la dissémination des larves, une probabilité égale de leur passage à proximité immédiate des différentes catégories de sédiment.

Le déroulement des expériences s'effectue de la manière suivante. La période de reproduction qui s'étend chaque année du début mars à fin mai est mise à profit pour récolter les pontes muqueuses soit à partir du milieu naturel soit à partir d'un stock d'adultes maintenus en aquariums. La disponibilité en pontes n'est pas régulière mais passe par 3 à 4 maximums annuels dont le plus marqué suit le dernier quartier de lune d'avril. Les pontes sont isolées dans une eau courante bien oxygénée. Lorsque les larves sont proches de la phase de libération du mucus, les pontes sont exposées à la lumière du jour et le phototactisme positif des larves permet une séparation rapide. Cette phase d'attraction par la lumière ne dure pas et peut même se produire avant la libération de la masse muqueuse. Dans ce cas une forte agitation suffit pour la séparation des larves du mucus. Les larves isolées sont immédiatement introduites dans les enceintes d'expérimentation.

Fig. 2. — Les conditions d'établissement des larves. **a** : mise en évidence de cratères représentant les traces de visite des larves à la surface d'un sédiment déposé sur une épaisseur de 2 mm. **b** : sur le même sédiment les larves semblent se fixer préférentiellement sur la bordure A exposée à la lumière dont la direction de propagation est indiquée par les flèches horizontales. Les plaques **c** et **d** qui supportent un gradient de sédiment croissant vers l'axe central (**c**) ou la périphérie (**d**) indiquent le rôle essentiel de l'épaisseur du sédiment. A noter cependant en **c** le nombre d'établissements plus fort sur la marge gauche en rapport ni avec la direction de la lumière ni avec la proximité de la paroi du canal. L'origine la plus probable de cette dissymétrie est la position de la plaque à la sortie d'une des courbes du canal. Largeur des plaques : 90 mm. Combinaison de plusieurs expériences : **a** : exp. n° 4 et support 12; **b** : exp. n° 4 et support 11; **c** et **d** : exp. n° 5 et supports 9 et 11.

The conditions larval settling. a The presence of « craters » represents traces of past visits by the larvae to the sediment which is up to 2 mm deep. *b* : on the same sediment the larvae appear to show preferential settlement along the border A, exposed to a light source whose direction of propagation is indicated by the horizontal arrows. The plates, *c* and *d* which have a gradient of increasing sediment depth towards the central axis (*c*) or the periphery (*d*) indicates the essential role of sediment thickness. Note however in *c*, that the increased number of settled larvae on the left margin is neither correlated with light direction or with the proximity of the wall of the canal. The most likely of this irregularity is the position of the plate at the exit to the curved portion of the canal. Size of plates = 90 mm. Combination of several experiments : *a* : expt. n° 4 with block 12; *b* : expt. n° 4 with block 11; *c* and *d* : expt. n° 5 with blocks 9 and 11.



the divided
notes: le
le nombre
under ribs
consist
e vase de
ence n. 4
nterface et
mesures)
apport mix

led into 3
word: the
number of
of capt
alternating
(HW) and
through a
of 2 cm
300 m²
ny tubes to

MS V
21 150
4 3
0 0

MS V
128 80
3 2
0 0

sediment
is due to
les pour
60 (m²)
us 4 ant
panique
4-45 m
maximum)
effecte
meure de
xpérience

60 (m²)
compar
height of the
the sand
owwards
ment are
properties
ing layer

on the sediment composed of microbeads is much lower. Size of plates: 50 mm x 50 mm. a: exp. 4; block n. 0; b: exp. 2; block n. 10; c: exp. 4; block n. 7.

La pr
sac d'oc
sement
l'empac
un num
après l'in
ou non
partie re
de sédim
longueur
pres d'a
matte et
En fin
plaque
mele au
tubes vie
Les exp
différen
mathe.

RÉSULT

A. Actua

Donc
tubes fi
l'arrivée
filtrant
par l'uni
lourde
après la
nité, que
tubes vie
(tabl. 4)

Fig. 1. —
(vase flac
parie ext
du canal
b: 4 logs
c: support
de diam
mais avec
pâtiment
microbien
4: support
The differ
Note that
horizontal
of sand for
plate. Col
from four
envelop
ground in
of the con

La préparation du circuit comprend le remplissage avec une eau de mer filtrée sur 0,2 μm , l'établissement d'un courant d'eau stable, la notation de l'emplacement des différents substrats repérés par un numéro. Ces substrats sont préparés avant ou après l'immersion dans le canal selon qu'ils peuvent ou non être introduits sans perturbation. Chaque partie rectiligne du circuit peut recevoir 8 supports de sédiment. Une seule est utilisée sur toute sa longueur; la seconde est réservée partiellement à la prise d'eau munie d'une soie de 60 μm de vide de maille et à la pose de 2 microbuses créant le courant. En fin de manipulation on compte sur chaque plaque, le nombre de larves ayant simplement sédimenté sans contruire de tube, le nombre éventuel de tubes vides ainsi que le nombre de tubes occupés. Les expériences de 1988 sont désignées par des chiffres romains et celles de 1989 par des chiffres arabes.

RÉSULTATS

1. Lecture des résultats

Deux j après l'introduction des larves, tous les tubes formés sont occupés. Une vérification de l'arrivée à proximité du sédiment est effectuée en filtrant un échantillon de 5 l d'eau du canal recueillie par l'intermédiaire d'un siphon. Cette opération est toujours négative. L'observation plus tardive (2 j après la première lecture) montre que certains juvéniles quittent leur tube ce qui est indiqué par des tubes vides et des individus juvéniles sans tube (Tabl. I). Cependant il n'y a pas correspondance

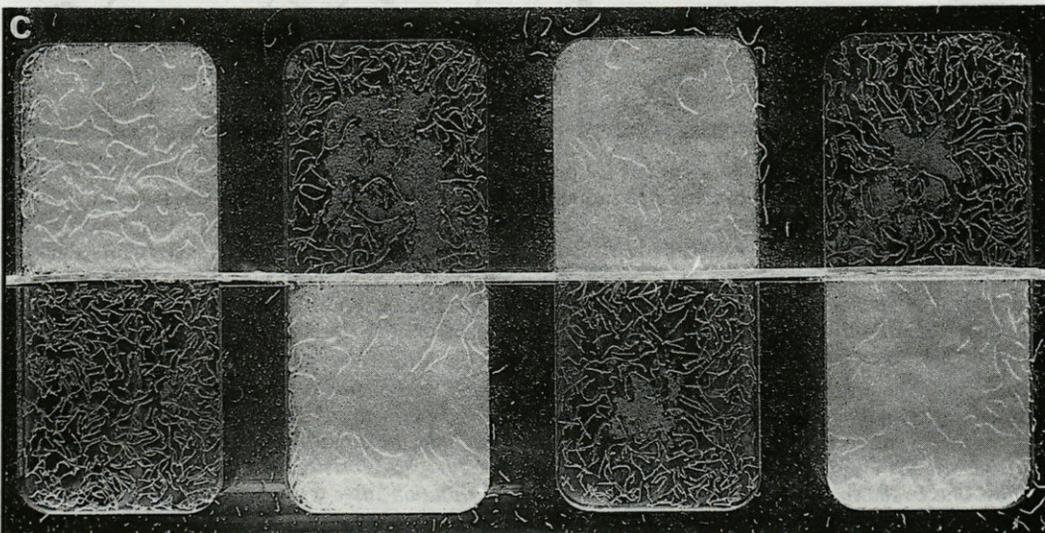
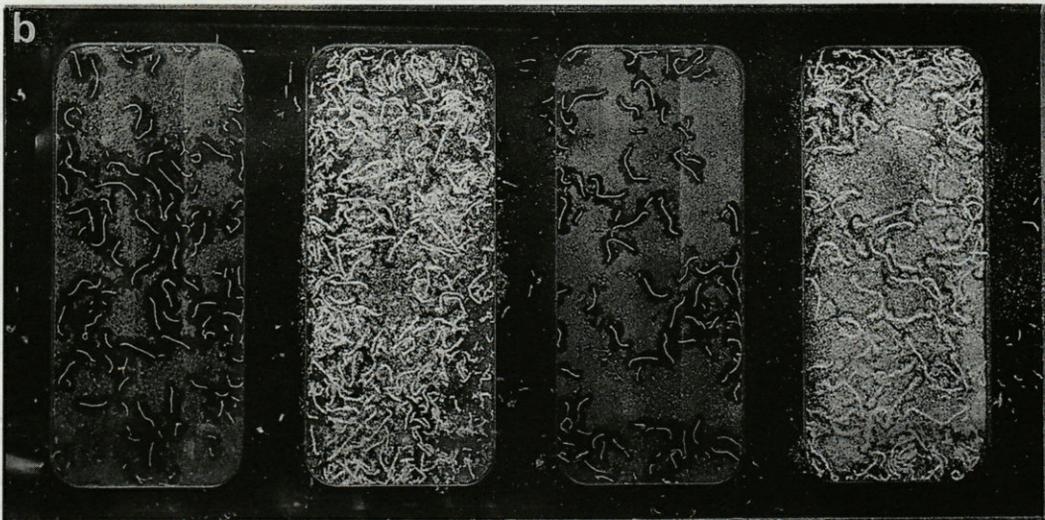
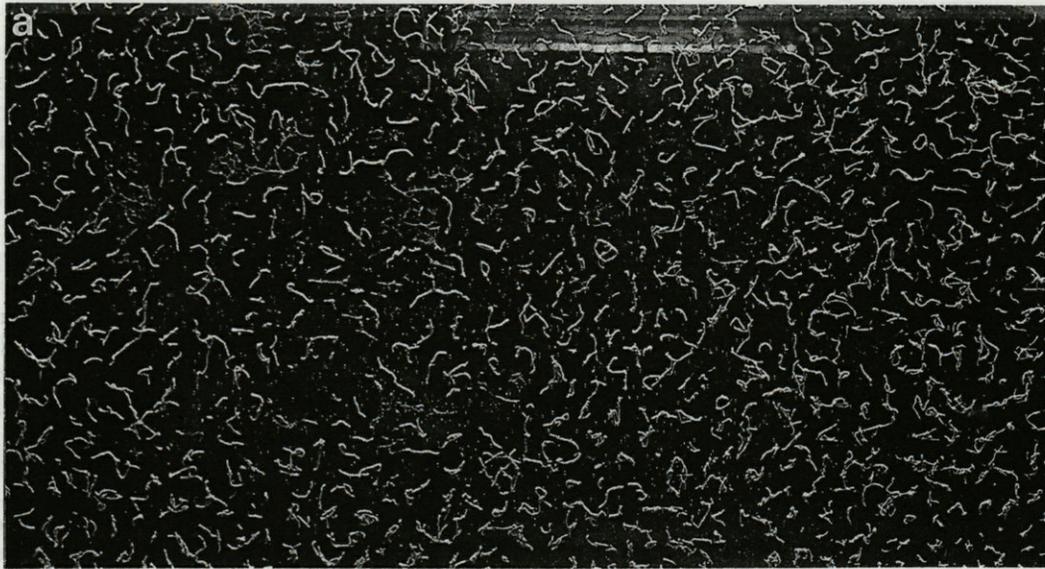
Tabl. I. — Exemple de lecture de 2 supports divisés chacun en 8 alvéoles. Pour chaque alvéole sont notés : le nombre de tubes occupés par un animal (AT), le nombre d'animaux sans tube (ST) enfin le nombre de tubes vides (TV). Les sédiments disposés en alternance sont constitués de microbilles de 40 à 60 μm (MB) et de vase de décantation V filtrée sur soie de 60 μm . (expérience n° 4 du 17/4/89). Vitesse du courant à 2 cm de l'interface et dans l'axe du canal : 3,00 cm.s^{-1} (moyenne sur 5 mesures). La proportion du nombre de tubes vides par rapport aux tubes occupés est de 1 pour 550.

Example of a reading from two blocks divided into 8 chambers. For each chamber the following is noted : the number of tubes occupied by an animal (AT), the number of animals without tubes (ST), and finally, the number of empty tubes (TV). The sediments which are placed in alternating positions are composed of microbeads of 40-60 μm (MB) and mud (V) obtained after decantation and filtration through a 60 μm sieve. (Expt. n° 4 - 17/4/89). Current speed at 2 cm from the interface along the axis of the canal : 3.00 cm s^{-1} (mean of 5 measurements). The proportion of empty tubes to occupied tubes is 1 : 550.

	Support 7				Support 8			
	MB	V	MB	V	MB	V	MB	V
AT	82	103	35	160	33	122	51	120
ST	0	0	2	0	0	3	4	3
TV	0	0	3	0	0	0	0	0
	V	MB	V	MB	V	MB	V	MB
AT	212	63	165	105	163	73	125	50
ST	2	2	6	2	3	3	3	5
TV	0	0	0	0	0	0	0	0

Fig. 3. — Les différents types de supports de sédiment. **a** plaque continue recouverte d'une couche mince de sédiment (vase fine inférieure à 60 μm .) Noter que les parties latérales des supports ne sont pas plus chargées en juvéniles que la partie axiale. Les autres supports **b** et **c** sont divisés en logettes laissant libres les bords latéraux au contact des parois du canal. Les sédiments testés sont constitués par du sable de Fontainebleau (315 à 100 μm) et de la vase fine (< 60 μm). **b** : 4 logettes sont aménagées sur la largeur de la plaque. Observer la différence de longueur des tubes des individus ayant cependant le même âge : les tubes les plus longs sont sur le sable de Fontainebleau le moins riche en particules organiques. **c** : support divisé en 8 logettes utilisé pour tester la vase fine employée précédemment et des microbilles de 60 à 45 μm de diamètre. Ces 2 sédiments sont disposés au début de l'expérience en couche épaisse (de l'ordre de 2 mm au maximum) mais avec une épaisseur irrégulière entre le centre et la périphérie de la logette. Dans les 2 cas l'établissement s'effectue préférentiellement en périphérie. En outre le nombre d'installations est nettement inférieur sur le sédiment constitué de microbilles. Largeur des plaques : 90 mm. **a** : expérience 4, support n° 6; **b** : expérience 2, support n° 10; **c** : expérience 4, support n° 7.

*The different types of sediment blocks. a the plate is covered entirely with a thin layer of sediment (fine mud, less than 60 μm). Note that the lateral parts of the blocks do not have more juveniles than the axial part. The other blocks **b** and **c** contain longitudinal compartments whose lateral ends are in free contact with the walls of the canal. The test sediments are composed of sand from Fontainebleau (315 to 100 μm) and fine mud (< 60 μm). **b** : 4 compartments positioned along the length of the plate. Observe the difference in the length of individual tubes which are all of the same age : the tubes are longer on the sand from Fontainebleau which is less rich in organic matter. **c** block is divided into 8 compartments and used to test the previously employed fine mud against microbeads of 60 to 45 μm diameter. At the beginning of the experiment, the two sediments are placed in a thick bed (with a maximum depth of 2 mm) but with an irregular thickness between the centre and the periphery of the compartment. In both cases, preferential settlement occurs at the periphery. Furthermore, the number of settling larvae on the sediment composed of microbeads is much lower. Size of plates : 90 mm. **a** : expt. 4, block n° 6; **b** : expt. 2, block n° 10; **c** : expt. 4, block n° 7.*



numérique entre ces 2 catégories du fait que beaucoup de tubes vides résultent de la fragmentation de longs tubes (Fig. 4).

L'étude de l'aspect des supports à différents moments de la colonisation indique une occupation rapide de la surface disponible. Cependant pour évaluer correctement le nombre d'individus fixés sur une surface donnée, il est nécessaire d'effectuer l'observation en phase précoce de l'établissement. Plus tard la longueur des tubes augmente et chacun se fragmente; apparaît alors l'obligation d'examiner chaque fragment pour contrôler la présence éventuelle d'un individu juvénile. L'opération de comptage débute une cinquantaine d'heures après l'introduction des larves, ces dernières ne sont plus visibles dans le circuit ou dans les aquariums. Les tubes encore courts mais nettement visibles sur un fond judicieusement choisi permettent un comptage sans difficulté. Une photographie assure un contrôle ultérieur. Le synchronisme de la fixation aide au bon déroulement de l'opération (Bhaud sous presse)

2. Limite d'utilisation des dispositifs expérimentaux

Un point important avant toute interprétation est de savoir si la disposition des supports n'altère pas la composition en sédiment des supports voisins. Au cours de l'expérience I (25/3/88) une contamination en aquarium a été mise en évidence (Fig. 1a et b). La boîte de Pétri **b** contenant du sable de Fontainebleau (fraction 250-315 μ m) constitue un récepteur supérieur à la boîte **a** contenant la vase disposée sur une épaisseur de 3 mm. Le succès de **b** n'est pas seulement dû au sable mais aussi à de fines particules de vase qui constituent la paroi des tubes. L'origine de ces particules est à rechercher vraisemblablement dans la boîte voisine **a**. Mais la pose d'une boîte **c** analogue à **b** et isolée dans un autre aquarium aboutit au même résultat indiquant une insuffisance de la double décantation. Les tubes constitués de fines particules sombres se détachent parfaitement sur le fond clair du sable. L'eau utilisée dans le canal est filtrée sur cartouche de porosité

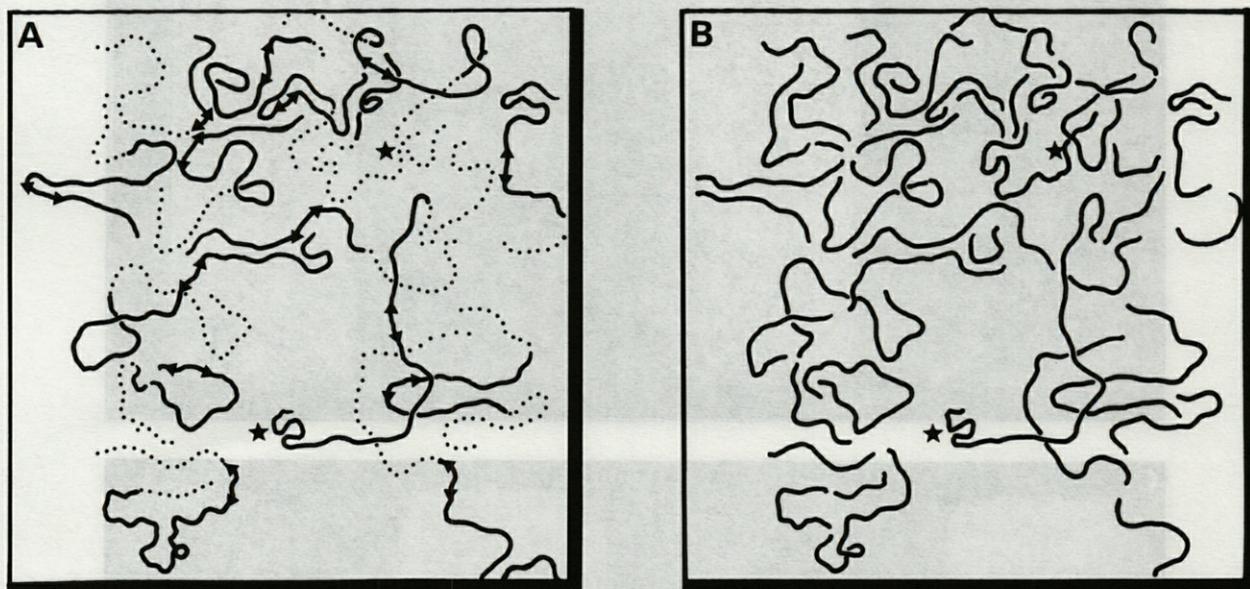


Fig. 4. — Modalités d'occupation d'un sédiment par les juvéniles de *E. nebulosa*; l'observation précoce est nécessaire pour localiser la zone de fixation et le nombre exact d'individus fixés. A : juxtaposition des zones de croissance des tubes développées durant 3 intervalles de temps successifs de 2 j chacun. L'origine correspond à l'introduction des larves dans l'aquarium. A chaque étape les parties venant d'être construites sont données entières même si elles sont déjà fragmentées. La 1^{re} étape est comprise entre 2 triangles; la 2^e est en trait continu et la 3^e en pointillé. B : situation réelle après 6 j de construction avec fragmentation des tubes qui multiplie les tronçons non occupés. Expérience 5 (28/4/89); support n° 12; surface représentée : 6 cm \times 6 cm; sédiment constitué de microbilles dont le diamètre est compris entre 45 et 60 μ m; les 2 étoiles indiquent 2 repères permanents sur les clichés.

Modes of occupation of sediment by the juveniles of E. nebulosa; early observation is necessary to locate the settlement zone and to establish the exact number of settling larvae. A : juxtaposition of the growth zones of developing tubes after three intervals of 2 days. The starting point corresponds to the introduction of larvae into the aquarium. At each stage the newly constructed parts are shown separately, even if they are already fragmented. The first stage occurs between triangles, the second is a solid line and the third one is shown by the dotted lines. B : the actual situation after 6 days of construction and fragmentation of tubes showing the increase of unoccupied tube pieces. Expt. 5 (28/4/89) : block n° 12; surface area : 6 cm \times 6 cm; sediment composed of microbeads whose diameter is between 45 and 60 μ m, the two stars indicate two permanent reference points on the plates.

0,2 μm . Dans l'expérience n° 3 (10/4/89), 8 supports disposés les uns à la suite des autres sont utilisés. Le nombre de tubes comptés est indiqué dans le tableau II (partie supérieure). Cette expérience met en évidence une différence nette entre le nombre de larves fixées sur les 2 plaques recouvertes de vase en couche épaisse et les 2 plaques recouvertes de vase en couche fine, au bénéfice de ces dernières. A ce stade des observations les processus d'établissement semblent reproductibles entre 2 supports recouverts de sédiments différents. Il n'y a pas d'influence d'une plaque sur sa voisine. Il est vrai que la vitesse du courant dans l'expérience n° 3 est particulièrement faible ($v = 1,8 \text{ cm.s}^{-1}$). En observant maintenant des supports creusés de 8 alvéoles (expérience n° 4 du 17-4-89) qui contiennent en alternance des microbilles de 40-60 μm de diamètre et de la vase tamisée sur pores de 60 μm , le nombre de tubes dans les 2 séries apparaît bien différent (tabl. I) : sur les microbilles $m = 61,5$ et $\sigma = 24,5$; sur la vase $m = 146,2$ et $\sigma = 35,3$; La valeur de $t = 5,57$ ($t = 3,50$ pour une sécurité de 99 % et un degré de liberté de 7) indique une probabilité quasi nulle pour que les 2 moyennes soient égales. L'hypothèse d'un transfert de sédiment entre alvéoles voisines, qui aurait tendance à égaliser ces moyennes, est peu probable. Par ailleurs aucune particule de vase n'est visible sur les tubes construits avec les microbilles. Au cours de l'expérience n° 6 du 22/5/89 la vitesse du courant à 2 cm du fond est proche de 3 cm.s^{-1} (moyenne pour 5 mesures). Les supports 2 et 4 présentés nus au moment de la pause sont encadrés par les supports 1, 3 et 5 recouverts de vase fine. 2 j plus tard un transfert de particules est bien visible. Ainsi les supports 2 et 4 se révèlent, au moment de la photographie, recouverts de microparticules paraissant abondantes mais toutefois insuffisantes pour permettre la construction des tubes (Fig. 5).

Un second point important est de reconnaître une éventuelle hétérogénéité transversale provenant de l'action des parois latérales du canal. Elles entraînent nécessairement une diminution de la vitesse du courant pouvant provoquer une plus forte sédimentation des larves. Cependant, cette disposition hétérogène n'est pas toujours observée (Fig. 2 a) et lorsqu'elle se produit, des facteurs autres que la proximité des parois peuvent intervenir. Ainsi dans l'exemple reproduit Fig. 2 b, une couche épaisse de vase (3mm) reçoit un nombre plus élevé de larves à proximité de la bordure droite. On peut penser à un effet de bord diminuant la vitesse de transport et augmentant la sédimentation. Dans de telles conditions la disposition des tubes devrait être symétrique car autant de larves passent à proximité des 2 parois latérales. Compte tenu de la disposition du canal, la paroi en question est dirigée vers une source de lumière, et la disposition hétérogène des tubes peut être supposée en relation avec le comportement phototactique positif des larves. Cependant d'autres plaques ne montrent aucune disposition hétérogène

malgré la même orientation par rapport à la lumière. En outre les larves se révèlent phototactiques négatives au moment de la fixation. Une autre explication réside dans l'épaisseur du sédiment, une trop grande épaisseur empêchant la fixation. Même dans ce cas l'explication n'est pas complète, si on remarque (Fig. 2 c) que les tubes sont plus nombreux sur le bord gauche de la plaque. L'origine la plus probable de cette dissymétrie est dans la position de la plaque à la sortie de l'une des courbes du canal.

Pour tester une éventuelle hétérogénéité transversale on sélectionne les supports pour lesquels l'influence de la lumière, de l'épaisseur du sédiment, de la position à proximité d'une courbe du circuit peut être supposée négligeable. Les clichés obtenus sont partagés en 3 bandes longitudinales puis les tubes sont comptés dans chaque bande. On dispose ainsi de 12 paires numériques : chacune composée d'un élément bande latérale (BL) et d'un élément bande centrale (BC) :

BL : 53	52	174	111	68	43	52	45	185	110	58	46
BC : 59	31	155	105	84	59	59	31	155	105	84	59

La valeur χ^2 calculée sur ces paires ($\chi^2 = 49$) est nettement supérieure à la valeur limite ($\chi^2 = 24,7$) calculée dans le cas de fluctuations dues au hasard et pour une sécurité de 99 %. Il existe donc dans cet exemple une différence significative de localisation des premiers individus benthiques en fonction de l'éloignement des parois. Cependant, en supposant qu'elle ne se modifie pas d'un point à un autre des 2 sections rectilignes, cette hétérogénéité transversale n'empêche pas la comparaison des supports recouverts de différents sédiments.

3. Importance de l'épaisseur du sédiment

Ce facteur a été mis en évidence par l'expérience n° 5 (28/4/89) en exposant des sédiments d'épaisseur variable. En établissant sur des plaques continues un gradient croissant de la périphérie de la plaque vers l'axe central, la fixation s'effectue préférentiellement en périphérie (Fig. 2 c). En inversant le gradient, cette fois croissant de l'axe de la plaque vers les bordures latérales, la fixation s'effectue alors en zone centrale ou plus précisément dans la zone la moins riche en sédiment mais n'en étant pas encore totalement dépourvue (Fig. 2 d). La même observation a été faite sur la plaque creusée de 8 alvéoles (Fig. 3 c). Ici 2 types de sédiment sont disposés en alimentant chaque compartiment à partir de son centre, ce qui provoque une hétérogénéité dans l'épaisseur du sédiment déposé. Il apparaît alors nettement que sur 3 alvéoles contenant la vase fine et 3 alvéoles contenant les microbilles, les tubes sont construits préférentiellement en périphérie, c'est-à-dire au niveau où l'épaisseur du sédiment est la plus faible. La même explication est valable pour rendre compte de l'hétérogénéité de répartition

aux extrémités des plaques. Ainsi certaines plaques entières témoignent souvent d'un nombre élevé de tubes à leurs 2 extrémités donc au contact de 2 plaques voisines. Ce fait s'explique par la crainte, lors du dépôt du sédiment à l'aide d'une pipette, de contaminer la plaque voisine; le résultat est un dépôt moins épais de sédiment à chaque extrémité du support.

4. Capacité de manipulation

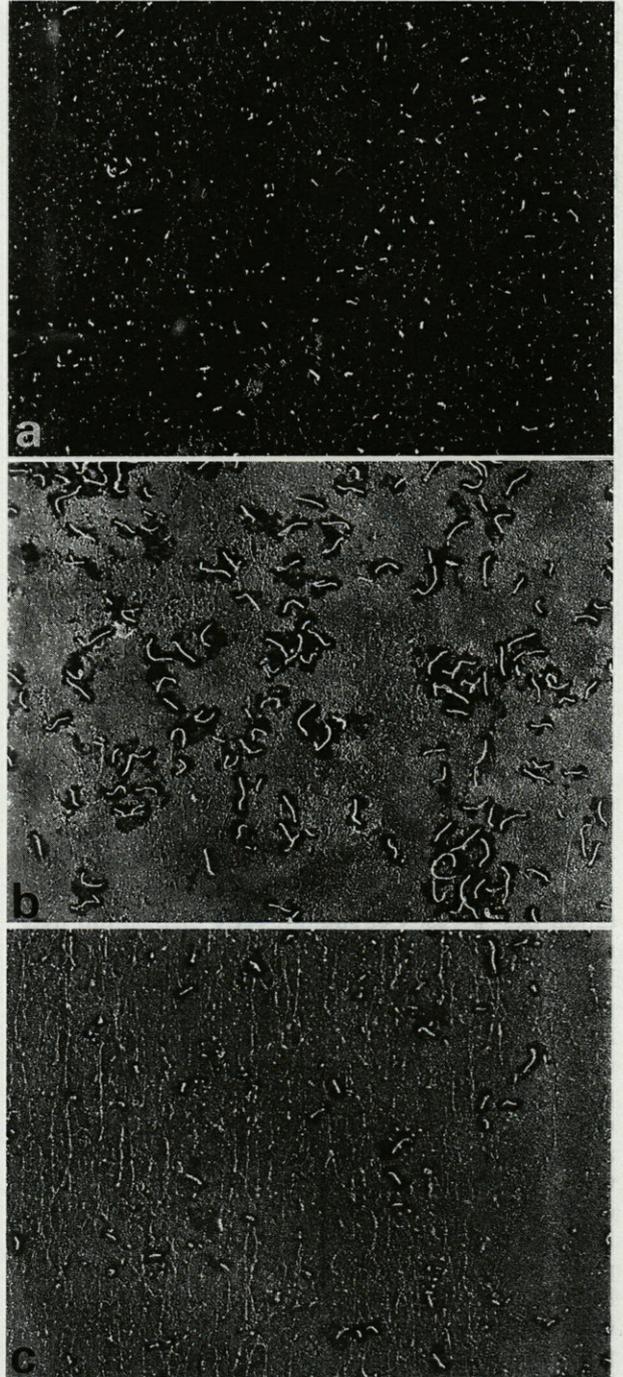
L'épaisseur de sédiment et la possibilité d'un accès à un support stable ne sont vraisemblablement pas suffisants pour rendre compte de la localisation des fixations. Ainsi dans l'expérience n° 5 (28/4/89) 4 plaques disposées à la suite les unes des autres supportent respectivement la vase en couche mince, des microbilles en même épaisseur, la vase en couche épaisse et de nouveau les microbilles en couche épaisse (Tabl. II partie inférieure). L'influence de l'épaisseur de sédiment est nettement plus marquée dans le cas de la vase; le rapport du nombre de fixations V_{cm} / V_{ce} est de 24 alors que dans le cas des microbilles il est seulement de 1,5. Cette différence est vraisemblablement liée aux possibilités de manipulation, les microbilles par leur densité supérieure seraient moins aisées à utiliser que les particules de vase. Les densités différentes sont indiquées par les vitesses de chute des 2 catégories de particules (Buchanan & Kain 1971) : $0,39 \text{ cm.s}^{-1}$ pour les microbilles et $0,46 \text{ cm.s}^{-1}$ pour la vase.

5. Mise en évidence d'un retour en phase planctonique

L'adéquation larve/sédiment repose sur les capacités de départ des larves ayant atteint un sédiment ne leur convenant pas. La méthode utilisée ne permet pas d'observer directement un retour en pleine eau; en revanche l'enregistrement des traces de la visite du sédiment par les larves est bien réel. Cette visite est prouvée indirectement par les micro-cratères observés sur une couche de forte épaisseur (2 mm) de vase fine (Fig. 2 a).

Fig. 5. — Modification des supports au cours de l'expérimentation. **a** et **b** : mise en évidence d'une contamination; au cours de l'expérience n° 6 (22/5/89) les supports **a** immergé nu et **b** recouvert de vase fine ($< 60 \mu\text{m}$) sont comparés après 2 j de séjour dans le canal. Le support **a** est alors recouvert de microparticules de contamination qui permettent la fixation de larves. Par comparaison avec le support voisin **b**, les tubes de **a** sont de taille plus petite : la construction a été limitée par la rareté du matériel. En **c** : autre modification de la surface du sédiment liée à la sécrétion de mucus par les larves qui se déplacent à proximité du sédiment; elles créent des lignes discontinues de matériel aggloméré (exp 6; support n° 9 avec des microbilles de 40 à 60 μm de diamètre).

*Modification of sediment blocks during the course of the experimentation. **a** and **b** display evidence of contamination; during expt. 6 (22/5/89), blocks **a** (without sediment) and **b** (covered in fine mud $< 60 \mu\text{m}$) were examined after two days in the canal. Block **a** is covered with contaminating microparticles which enable larval settlement. By comparison with block **b**, the tubes are very small because of the paucity of construction material. In **c**: other modifications to the sediment surface occur through the binding of the sediment by mucus secreted by the larvae. They form discontinuous lines of agglutinated material (expt. 6: block 9 with some microbeads of 40 to 60 μm diameter).*



Tabl. II. — En haut, comptage des tubes sur une série de 8 supports disposés les uns à la suite des autres; le courant se dirige de 1 vers 8; expérience n° 3 du 10/4/89. Vitesse du courant à 2 cm de l'interface et dans l'axe du canal : $1,8 \text{ cm.s}^{-1}$ (moyenne sur 5 mesures). V : vase de décantation filtrée sur soie de $60 \mu\text{m}$ de vide de maille et disposée en couche mince « cm » ($< 0,1 \text{ mm}$) ou en couche épaisse « ce » de $1,5 \text{ mm}$. S : Sable de Fontainebleau, fraction $100-160 \mu\text{m}$. En bas, comptage des tubes sur une série de supports disposés les uns à la suite des autres; le courant se dirige de 4 vers 7; expérience n° 5 du 28/4/89. Vitesse du courant à 2 cm de l'interface et dans l'axe du canal : $3,8 \text{ cm.s}^{-1}$ (moyenne sur 5 mesures). V : vase de décantation filtrée sur soie de $60 \mu\text{m}$ de vide de maille; MB : microbilles de diamètre compris entre 45 et $60 \mu\text{m}$. Ces sédiments sont disposés en couche mince « cm » ($< 0,1 \text{ mm}$) ou en couche épaisse « ce » de $1,5 \text{ mm}$.

Above tube counts from a series of 8 blocks placed side by side; the direction of current flow is from 1 to 8; expt. n° 3 : 10/4/89. Current speed at 2cm below the interface along the axis of the canal : 1.8 cm s^{-1} (mean of 5 measurements). V = decanted mud filtered through a $60 \mu\text{m}$ sieve and deposited in a thin bed « cm » ($< 0.1 \text{ mm}$) or in a thick bed « ce » of 1.5 mm . S = Sand from Fontainebleau (grain size : $100 - 160 \mu\text{m}$). Below tube counts on a series of blocks placed side by side; the direction of current flow is from 4 to 7; expt. n° 5 : 28/4/89. Current speed at 2 cm below the interface along the axis of the canal : 3.8 cm s^{-1} (mean of 5 measurements). V = decanted mud filtered through a $60 \mu\text{m}$ sieve; MB = microbeads of diameters in the range 45 to $60 \mu\text{m}$. These sediments were deposited in a thin bed « cm » ($< 0.1 \text{ mm}$) or in a thick bed « ce » of 1.5 mm .

n° du support:	1	2	3	4	5	6	7	8
nature du sédiment	Vcm	S	Vcm	S	Vce	S	Vce	S
nombre de tubes occupés	199	143	220	164	43	134	13	103
n° du support	4	5	6	7				
nature du sédiment	Vcm	MBcm	Vce	MBce				
nombre de tubes comptés	480	140	20	90				

6. Test d'un sédiment naturel

A côté de sédiments artificiels bien triés ou d'une fraction précise de sédiment naturel, un sédiment intact non fractionné a été utilisé : le sable vaseux de la communauté à *Nephtys hombergii*. Un tel test est particulièrement important dans la mesure où il permet de juger de la pertinence de l'expérimentation pour rendre compte de la situation observée en milieu naturel. Les conditions de laboratoire définies antérieurement et les résultats obtenus ne sont peut-être pas transposables au milieu naturel où le sédiment est beaucoup moins homogène et la probabilité de présence de la fraction dimensionnelle favorable toujours plus élevée. On peut ainsi avancer que si les contraintes de fixation, telles qu'elles sont définies par les observations expérimentales, constituent un indicateur de la présence des adultes, ces

derniers devraient être récoltés en substrat meuble. Or les adultes ne sont signalés dans aucun des peuplements de substrat meuble de la baie de Banyuls (Guille 1970) alors que les sables vaseux à *Nephtys hombergii* utilisés au laboratoire comme récepteur constituent un bon substrat pour l'accueil des larves au moment de la fixation. Les résultats de laboratoire doivent par conséquent être lus avec précaution. Ils soulèvent la question de la recherche par les larves du site compatible avec la présence des adultes. Cette adéquation peut être réalisée en remarquant que la capacité de dispersion des larves est limitée. Elles restent donc à proximité de leurs zones d'origine occupées par les adultes. Dans de telles zones les différents stades de développement trouvent les éléments nécessaires pour renouveler leur tube au fur et à mesure de leur croissance et la quantité suffisante de matière organique pour leur nourriture.

7. Influence des courants

L'installation utilisée permet de comparer les mêmes types de supports comportant 8 alvéoles contenant 2 types de sédiment disposés en alternance. Ces supports sont placés d'une part dans des conditions de calme absolu et d'autre part soumis au courant du circuit. Dans le 1^{er} cas, la sélection éventuelle entre les 2 sédiments s'opère par les capacités propres des larves à tester le substrat et à retourner en phase planctonique. Dans le 2^e cas l'advection latérale multiplie les chances de rencontre du sédiment convenable. L'expérimentation sur *E. nebulosa* consiste à compter le nombre de larves établies sur 2 types de sédiment (vase de décantation tamisée sur $60 \mu\text{m}$ et microbilles de diamètre compris entre 45 et $60 \mu\text{m}$) disposés dans une enceinte d'eau au repos ou dans le canal. Le rapport du nombre de tubes sur la vase au nombre de tubes sur les microbilles passe de $4,6$ en eau calme à $2,2$ en eau courante ($v = 4 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$). C'est un résultat comparable à celui rapporté par Butman & col. (1988) sur *Capitella* sp. Tout se passe comme si la différence du nombre de larves recueillies par les 2 sédiments, c'est-à-dire la sélectivité, s'estompait avec la présence du courant. Ce résultat est vraisemblablement fonction du matériel testé donc de l'élément biologique de l'interaction. Si les larves répondent mal à une information provenant du sédiment, l'influence du courant a tendance à supprimer toute expression de sélectivité. Si elles répondent en revanche rapidement et efficacement à la présence d'un sédiment favorable, le courant devrait accentuer cette sélectivité. Sur cet arrière plan intervient la longueur de la phase ambivalente du développement. Cette phase correspond à la période de développement pendant laquelle le retour à la vie planctonique est possible. Si la durée de l'ambivalence est longue, le nombre de tests augmente et la

sélection a plus de chance d'être intense. En revanche la sélection est probablement limitée dans le cas d'une courte période de choix. Les résultats obtenus ne sont peut être pas un hasard si on remarque que *Capitella* et *Eupolyornia* ont précisément une période ambivalente très courte.

CONCLUSIONS

L'originalité de ce travail repose sur la combinaison de 4 éléments. La durée de l'expérience, de l'ordre de 2 j est relativement longue; elle permet de ne pas se limiter à l'enregistrement d'une arrivée à proximité du fond, mais de prendre aussi en compte l'établissement même de la larve sur le sédiment. Le nombre de larves impliquées dans chaque expérience est le plus souvent supérieur à 5000, ce qui autorise l'utilisation d'enceintes de large volume. La détection d'une réussite de l'établissement s'effectue par l'observation aisée d'un tube. Enfin le synchronisme de la fixation a l'avantage de fournir un ensemble d'individus d'âge homogène. Sur cet arrière plan, les résultats suivants sont dégagés.

1) Alors que de nombreux auteurs mettent en évidence un optimum de taille granulométrique nécessaire à la fixation (Wilson 1948 et 1952 pour *Ophelia bicornis*; Gray 1967 pour *Protodrilus rubropharyngeus*; Dorset 1961, Hempel 1957 pour *Polydora ciliata*) il apparaît nettement que les exigences de *E. nebulosa* sont doubles. Elles se réfèrent à la nature du substrat qui doit apporter à la fois un support stable et du matériel meuble aisément transportable. Une hétérogénéité du nombre de tubes juvéniles entre 2 sédiments n'est pas nécessairement la conséquence de la nature différente des sédiments mais plus de leur épaisseur sur le substrat porteur. Ainsi la vase de décantation des installations du laboratoire n'est attractive que lorsqu'elle recouvre le substrat dur d'une simple pellicule. Sur un substrat dur et nu, l'établissement n'a pas lieu. Jusqu'à maintenant les observateurs ne s'intéressaient qu'à la nature du sédiment, la forme et la composition des éléments et plus généralement au caractère dur ou meuble du substrat considéré à l'échelle macroscopique. Les conditions d'établissement d'*E. nebulosa* montrent qu'une telle séparation entre substrats n'est pas toujours aussi prononcée: des éléments de grande taille d'un sédiment meuble peuvent jouer le rôle de substrat stable et permettre la fixation à une échelle plus fine.

2) L'influence du courant n'est pas prévisible à partir d'un modèle purement physique. La comparaison de la sélection réalisée en milieu calme ou agité montre que la durée de la période de vie ambivalente joue un rôle important. Les exemples disponibles (Butman & col. 1988; Bhaud présente note) montrent que les courants semblent agir en diminuant la probabilité d'établissement d'une inter-

action entre larves et sédiment. Ce résultat semble être la conséquence de la courte période de compétence des modèles zoologiques utilisés. Il n'exclut pas l'hypothèse d'une augmentation de la sélectivité des larves à vie planctonique longue, mais cette hypothèse reste encore à vérifier.

3) Un sédiment naturel ne contenant aucun adulte de l'espèce en question peut cependant être utilisé par les larves de la même espèce, dans des conditions de laboratoire. Cette discordance entre les capacités larvaires et le milieu de vie des adultes reflète les limites de l'expérimentation. Cette dernière ne prend en compte qu'un moment particulier, généralement très court, du cycle de vie et ne se place pas dans une perspective temporelle. Des éléments paraissant inutiles au moment du recrutement peuvent se révéler indispensables à un stade ultérieur du développement. La présence de tels éléments (graviers, blocs, fragments de coquille) au moment de la fixation, est un gage d'avenir. En définitive il faut distinguer les potentialités de fixation des larves, mises en évidence par expérimentation, et les conditions de réalisation qui limitent de telles potentialités. Dans le cas présent, c'est la capacité de dissémination qui réduit les confrontations larves-sédiment à celles qui ont la plus forte probabilité de réussite.

4) Pour revenir à la question initiale de la constitution d'un peuplement d'adultes, les résultats présentés indiquent nettement une sélection antérieure à l'établissement larvaire sans pour autant éliminer la possibilité d'une sélection postérieure à l'établissement se produisant probablement sur un critère différent de celui qui contrôle l'établissement.

Plusieurs points restent encore indéterminés. La cause exacte de la limitation des fixations sur un substrat très meuble n'est pas clairement reconnue. Si les deux éléments dur et meuble sont bien nécessaires, il reste à vérifier en utilisant différentes épaisseurs de vase que la limite pour réaliser une fixation correspond à la possibilité de percer ce manteau et d'atteindre le substrat dur. Dans le cas positif la nécessité d'un substrat dur devra être expliquée. Le second point se rapporte aux rôles respectifs de l'environnement physique (vitesse du courant) et des propriétés biologiques (durée de vie larvaire, moment d'apparition de la compétence à la vie benthique, capacité de retour à la vie planctonique) pour comprendre la sélection d'un site particulier.

REMERCIEMENTS — Ce travail a été réalisé avec l'aide d'un contrat accordé à l'auteur par le CNRS; c'est une contribution au Programme National sur le Déterminisme du Recrutement. L'auteur remercie J. Lecomte qui a effectué l'ensemble des prises de vue permettant l'illustration de cet article et H. Woodward pour son assistance efficace. Une dette importante est due à L. Laubier pour la révision et la critique constructive du manuscrit.

BIBLIOGRAPHIE

- BHAUD M., 1988. Change in setal pattern during early development of *Eupolyornia nebulosa* (Polychaeta : Terebellidae) grown in simulated natural conditions. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **68** : 677-687.
- BHAUD M. Development of *Eupolyornia nebulosa* (Terebellidae) from larval release to settling. Proceed. Third Intern. Polychaete Conference (sous presse).
- BHAUD M. & C. CAZAUX, 1987. Description and identification of Polychaete Larvae; their implications in current biological problems. *Oceanis*, **13**(6) : 596-753.
- BHAUD M., A. GRÉMARE, F. LANG & C. RETIERE, 1987. Etude comparée des caractères reproductifs du terebellien *Eupolyornia nebulosa* (Montagu, 1818) en deux points de son aire géographique. *C.R. Acad. Sc. Paris*, **304**, ser. 3 : 119-121.
- BHAUD M. & A. GRÉMARE, 1988. Larval development of the terebellid polychaete *Eupolyornia nebulosa* (Montagu, 1818) in the mediterranean Sea. *Zoologica scripta*, **17** (4) : 347-356.
- BUCHANAN J.B. & J.M. KAIN, 1971. Measurement of the physical and chemical environment. In I.P.B. Handbook n° 16 : Methods for the study of marine benthos, N.A. Holme & A.D. Mc Intyre, Ed., Chap. 3 : 30-58. Blackwell Scient. Publ. Oxford.
- BURKE R.D., 1983. The induction of metamorphosis of marine invertebrate larvae : stimulus and response. *Can. J. Zool.*, **61** : 1701-1719.
- BUTMAN C.A., 1987. Larval settlement of soft-sediment invertebrates : The spatial scales of pattern explained by habitat selection and the emerging role of hydrodynamical processes. *Oceanogr. mar. Biol. Ann. Rev.*, **25** : 113-165.
- BUTMAN C.A., J.P. GRASSLE & C.M. WEBB, 1988. Substrate choices made by marine larvae settling in still water and in a flume flow. *Nature*, **333** : 771-773.
- CRISP D.J., 1976. Settlement responses in marine organisms. In Adaptations to environment : essays on the physiology of marine animals. Ed. by R.C. Newell. Butterworths, London : 83-124.
- DORSETT D.A., 1961. The behaviour of *Polydora ciliata* (Johnst.). Tube-building and burrowing. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **41** : 577-590.
- DUCHÊNE J.C., 1983. Développement larvaire et fixation chez *Thelepus setosus* (Annélide Polychète) à Kerguelen, Province subantarctique. *Vie Milieu*, **33** (2) : 65-77.
- GIRIN M., 1971. Les peuplements sessiles de substrats durs artificiels dans la région de Banyuls-sur-mer (Annélides Polychètes). Université de Paris. Thèse Doct., 146 p.
- GRAY J.S., 1967. Substrate selection by the archiannelid *Protodrilus rubropharyngeus*. *Helgol. wiss. Meeresunters.*, **15** : 253-269.
- GUILLE A., 1970. Bionomie benthique du plateau continental de la côte catalane française. II : les communautés de la macrofaune. *Vie Milieu*, **21** (1-B) : 149-280.
- HEMPEL C., 1957. Ueber den Röhrenbau und die Nahrungsaufnahme einiger Spioniden (Polychaeta sedentaria) der deutschen Küsten. *Helgol. wiss. Meeresunters.*, **6** : 100-134.
- KERNEYS A., 1960. Contribution à l'étude faunistique et écologique des herbiers de Posidonies de la région de Banyuls. *Vie Milieu*, **11** (2) : 145-187.
- LANG F., 1986. Peuplements des fonds durs du Bassin de la Rance; rôle fonctionnel de *Eupolyornia nebulosa* (Annélide Polychète). Thèse Doct., Univ. Rennes I, 240 p.
- LAUBIER L., 1966. Le coralligène des Albères. Monographie biocénotique. *Ann. Inst. océanogr.*, **43** (2) : 137-316.
- LAUBIER L. et J. PARIS, 1962. Faune marine des Pyrénées-Orientales. Fascicule 4 : Annélides Polychètes. *Vie Milieu*, suppl. **13** (1), 80 p.
- MEADOWS P.S. and J.I. CAMPBELL, 1972. Habitat selection by aquatic invertebrates. *Adv. mar. Biol.*, **10** : 271-361.
- MUSCHENHEIM D.K., J. GRANT & E.L. MILLS, 1986. Flumes for benthic ecologists : theory, construction and practice. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **28** : 185-196.
- NOWELL A.R. & P.A. JUMARS, 1987. Flumes : Theoretical and experimental considerations for simulation of benthic environments. *Oceanogr. mar. Biol. Ann. Rev.*, **25** : 91-112.
- SENTZ-BRACONNOT E., 1966. Données écologiques sur la fixation d'invertébrés sur des plaques immergées dans la rade de Villefranche-sur-mer. *Int. Rev. ges. Hydrob.*, **51** (3) : 461-484.
- SIMON-PAPYN L., 1965. Installation expérimentale du benthos sessile des petits substrats durs de l'étage circalittoral en Méditerranée. *Recl Trav. Stn mar. Endoume*, **39**(55) : 51-94.
- WILSON D.P., 1948. The relation of the substratum to the metamorphosis of *Ophelia* larvae. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **27** : 723-760.
- WILSON D.P., 1952. The influence of the nature of the substratum on the metamorphosis of the larvae of marine animals, especially the larvae of *Ophelia bicornis* Savigny. *Ann. Inst. océanogr.*, **27** : 49-156.

Reçu le 6 Juin 1989; received June 6, 1989

Accepté le 19 Octobre 1989; accepted October 19, 1989

THE CONTROL OF ENZYMES SECRETION BY THE DIGESTIVE GLAND OF *OCTOPUS*

M.J. WELLS & J. WELLS

Department of Zoology, University of Cambridge,
Downing Street, Cambridge CB2 3EJ

SÉCRÉTION DES ENZYMES
GLANDE DIGESTIVE
OCTOPUS

RÉSUMÉ — Lorsqu'un Poulpe saisit et mange un Crabe, la glande digestive est stimulée et produit alors de grandes quantités d'enzymes digestives qui apparaissent sous forme de « boules » protéiniques dans les cellules de la glande. La sécrétion de ces boules peut également être déclenchée par l'introduction dans le jabot, de nourriture partiellement digérée qui a été prélevée chez un autre individu; la digestion prend alors son cours normal. Cet effet n'est pas observé après introduction de « repas » de cellulose. Si l'œsophage postérieur est sectionné, la glande digestive n'est pas activée par la présence de nourriture dans le jabot, qu'il s'agisse de nourriture injectée ou mangée normalement. L'insertion d'une cannule dans l'œsophage postérieur a pour effet d'interrompre les connexions nerveuses entre la partie antérieure du tube digestif et la glande digestive tout en permettant le passage de nourriture ingérée; des boules sont alors sécrétées, et la digestion se déroule normalement. L'insertion de cannules dans un des deux ou dans les deux conduits de la glande digestive interrompt également les connexions nerveuses, mais permet la remontée de liquide stomacal et caecal vers la glande digestive; là aussi les boules sont sécrétées et la digestion a lieu normalement. L'application d'une cannule à un conduit de glande digestive pratiquée de telle manière qu'il se vide vers l'extérieur et ne reçoit pas de liquide, empêche la stimulation de la glande digestive du côté opéré. Ces résultats amènent à la conclusion que la présence dans la lumière de la glande, de liquide provenant de nourriture partiellement digérée représente le stimulus nécessaire à l'activation de la glande digestive. Il n'y a aucun indice pour un contrôle hormonal à aucun stade du processus digestif. Ces observations sont discutées à la lumière de l'apparente rareté de systèmes de contrôle hormonaux chez les Céphalopodes.

ENZYMES SECRETION
DIGESTIVE GLAND
OCTOPUS

ABSTRACT — When an octopus seizes and devours a crab, the digestive gland is stimulated to produce large quantities of digestive enzymes, which appear as distinctive proteinaceous « boules » in the gland cells. Secretion of boules can also be stimulated by placing partially digested food, taken from the gut of another animal, in the crop; digestion proceeds normally in such cases. There is no such effect if « meals » of inert cellulose are given. If the posterior oesophagus is severed, the digestive gland is not activated by the presence of food in the crop, whether injected or eaten voluntarily. Cannulation of the posterior oesophagus cuts the nervous connexions between the foregut and the digestive gland but allows food taken to pass down the reconnected gut; boules are produced, and digestion proceeds normally. Cannulation of one or both digestive gland ducts again cuts nervous connexions, but allows fluid from the stomach and caecum to pass up into the digestive gland; once again boules are produced and digestion proceeds normally. Cannulation of a digestive gland duct so that it discharges to the exterior but cannot receive fluid prevents stimulation of the digestive gland on that side. It is concluded that the necessary stimulus for digestive gland activity is the presence of fluid from partially digested food in the lumina of the gland. There is no evidence of hormonal control at any stage in the digestive process. This is discussed in the light of the apparent scarcity of hormonal control systems in cephalopods.

INTRODUCTION

In *Octopus*, the digestive gland is an organ of absorption as well as the source of a range of digestive enzymes. Enzyme secretion is associated with the appearance of massive numbers of proteinaceous droplets, the « boules », in the cells of the digestive gland following the ingestion of a meal. The boules carry the enzymes that are passed down the paired digestive gland ducts to the stomach and caecum. Later, a slurry of fine material is passed back up the digestive gland ducts into the digestive gland, where at least some of the material is taken up by pinocytosis, the « boules cells » now having an absorptive function. Individual cells evidently then cycle between enzyme production and absorption, but their activity is not closely synchronised (review, see Boucaud-Camou and Boucher-Rodoni, 1983).

Very little is known about the control of the secretion/absorption process. The gut is innervated from both ends. Anteriorly nerves from the inferior buccal ganglion run backwards, forming a network that extends down the oesophagus to the stomach and thence to the large gastric ganglion, situated at the junction of the stomach and caecum. Posteriorly, the gut is supplied by the abdominal and atriorectal nerves, branches of the visceral nerves from the brain. The abdominal nerves connect to the gastric ganglion via plexuses in the digestive gland and digestive gland ducts. It is possible that the atriorectal nerves, which form a plexus in the rectum and intestine, also connect through to the gastric ganglion (Young, 1967).

Section of the nerves connecting the inferior buccal ganglion to the foregut is followed by degeneration of some of the fibres in the tracts connecting the inferior buccal ganglion to the brain; evidently nerves run from the gut to the brain as well as vice-versa (Young, 1965).

Best (1981) carried out a series of experiments in which elements of the nerve supply to the gut were eliminated. She found that the abdominal and atriorectal nerves could be cut without affecting feeding, digestion or (over a period of 14 days) growth. Section of the nerves to the foregut can only be achieved reliably by severing the anterior oesophagus. After this, octopuses will kill and sometimes dismember crabs, but they cannot, of course, swallow any of the flesh. Out of 10 animals with the anterior oesophagus cut, given crabs after 4 days of fasting, only one had an « active » digestive gland with many boules when killed 6 hours after feeding. Two others had a few scattered boules, and the rest were empty, resembling controls starved for 4 days before sacrifice (Best & Wells, 1983).

In 6 further experiments partially digested food was removed from the crop of a donor animal and

injected into the crop of a recipient, the anterior oesophagus then being ligated or cut. This was always followed by full activation of the digestive gland. Food processing appeared to proceed normally and completely, even to the detail of the post-prandial rise in oxygen uptake, which is believed to be associated with protein resynthesis after absorption. 9 out of 15 animals given chopped crab in seawater subsequently showed boules. In 6 similar experiments with cellulose « meals » the digestive gland was not activated (Best 1981, see Best & Wells 1983, 1984).

There followed a series of experiments in which « meals » of cellulose and chopped crab were placed in the crop and the posterior oesophagus cut. Cellulose again failed to excite, but some boules were found in 4 out of 7 experiments using chopped crab, and in one case the digestive gland was fully active. In this instance, and in two out of the three remaining cases of boules secretion, the atrio-rectal and abdominal nerves had been cut, so that there was no possible nervous connexion between the crop and the digestive gland (Best & Wells, 1984). The possibility that the digestive gland might be activated hormonally as a result of the presence of food in the crop was the starting point of the present investigation.

METHODS

Octopus vulgaris, ranging in size from 150 to 1000 g (but mostly in the 400 - 700 g range) were used. They were caught by trawling, pots and SCUBA near Banyuls, and kept at the Laboratoire Arago during the summers of 1984 to 1986. Standard procedure was to keep each animal separately, until it was seen to be undamaged by collection and feeding regularly on crabs. It was then starved for 4 days before operation, surgery being carried out under 2.5 % ETOH anaesthesia. Various operations were made as follows :

1. Severing the posterior oesophagus after injection of a predigested meal

A cut was made through the dorsal wall of the abdomen, into the dorsal mantle space. This reveals the transparent wall of the sinus containing the gut and dorsal aorta. A small cut in the wall of this allows the gut to be drawn out on a glass hook. 5 - 10 g meals, taken from donor animals, allowed to self-feed and later sacrificed to obtain ingested crab plus saliva from the crop, were injected into the crop via the posterior oesophagus which was then ligated and cut. The wall of the blood sinus, and the muscle of the dorsal mantle wall was sewn.

2. Isolation of the crop after injection of a predigested meal

To isolate the crop completely, 4 connexions must be cut; anterior and posterior oesophagus, above and below the crop; the series of nerves and blood vessels linking the crop to the dorsal aorta; the connectives linking the anterior end of the crop to the posterior salivary glands. Further details of these last two are illustrated in Wells & Wells (1988). In the experiments reported below the gut was severed above and below the crop and in some the crop to salivary glands and / or the crop to aorta connexions were also cut. Predigested meals were given through the posterior oesophagus as before.

3. Cannulation of the posterior oesophagus

The nervous connexion down the gut can be severed without preventing the passage of food by cutting the posterior oesophagus, close to the stomach and tying in a short length of « Portex » tubing, of a diameter appropriate to the size of the gut in the animal concerned. Operative techniques were otherwise as before.

4. Cannulation of the digestive gland ducts

This is more difficult. The mantle is folded inside out after severing the vertical muscular septum at the anterior end. An approach to the ducts can be made from the right side, avoiding the dorsal aorta and numerous smaller blood vessels, and bringing the ducts, one at a time, to the surface on a glass hook. One or both ducts can be severed and joined by « Portex » tubing, as for the posterior oesophagus, but on a smaller scale. It is important here (as with the posterior oesophagus) to do as little damage as possible to the ducts, since peristalsis (passing digestive products up into the digestive gland) must be able to continue after insertion of the cannulae. Alternatively, a duct can be ligated close to the caecum end, and cannulated and exteriorised at the digestive gland end, so that the digestive gland discharges into the mantle cavity on that side. This was preferable to simple ligation and section of the duct, because the digestive gland produces wastes that might be toxic if retained.

Survival, after a few early attempts, was close to 100%, occasional animals were lost because of internal bleeding following section of minor arteries which were not always clearly visible on the approach to the digestive gland ducts. Several of the experiments outlined below depended upon the willingness of the octopuses to attack, kill, dismember and devour crabs. Most did this within an hour or less of recovery from the anaesthetic, so it is

assumed that the operational procedures were not sufficiently traumatic to upset normal digestion.

5. Removal of the gastric ganglion

The gastric ganglion can be removed in an operation similar to that described under 4 above. Once again, the operation is evidently not very stressful, since the animals will self-feed within hours of this major surgery. They can survive for at least several days and may feed repeatedly.

6. Checking for boules production

Animals were sacrificed 6 hours after they had last fed. Fragments taken from the left and right sides of the digestive glands were fixed in Bouin, sectioned, and stained for digestive enzyme boules by the method of Shoobridge (1983).

RESULTS

1. The effect of a predigested meal in the crop, following severance of the posterior oesophagus

9 such experiments were carried out. 4 of these had the crop to salivary gland connexions cut as well as the posterior oesophagus. Only one (with the crop to salivary gland connectives intact) had an active digestive gland, as did one out of two controls that had the posterior oesophagus cut, but no meal given.

2. Isolated crop experiments

In a total of 14 experiments, both the anterior and the posterior oesophagus were ligated and cut and a predigested meal was placed in the crop. In 6 of these the nerves and blood vessels connecting the crop to the aorta and the crop to the posterior salivary glands were left intact. In 3 the crop to salivary gland connectives were cut leaving the crop to aorta connexions intact. In 5 the connectives to the aorta were cut, leaving the crop connected to the salivary glands.

In only one case were a few scattered boules found. This animal had the crop to salivary glands connectives cut. In all other instances the digestive glands were inactive. There were 2 starved and 5 self-fed controls. The animals, starved for 4 days, had no boules, the 5 fed animals all had fully active digestive glands.

These results show conclusively that boules secretion cannot be triggered by the presence of food or the breakdown products of salivary digestion in the crop.

Best (1981) made 3 « isolated crop » experiments, similar to those outlined above. She used meals of chopped crab in seawater, and left the crop to salivary gland and crop to aorta connectives intact. There were no boules in the animals digestive glands.

3. Cannulation of the posterior oesophagus

Three animals had this operation and were allowed to self-feed afterwards. All had large numbers of boules in both sides of their digestive glands when killed 6 hours later. There is no need for a nervous message to pass down the posterior oesophagus; normal digestion can evidently proceed provided that appropriate food reaches the stomach and caecum.

4. Cannulation of one or both digestive gland ducts

a. Cannulation and reconnexion of one or both ducts

7 unilateral operations were carried out, and the animals allowed to self-feed. One of the octopuses was slow to feed and killed but did not completely clean its crab. When killed, the digestive gland appeared to be more swollen on the intact side, but neither side showed boules when sectioned and stained. A second octopus killed but did not attempt to dismember its crab, and it too was empty of boules. The other five animals all had large numbers of boules on both sides. In 3 out of the 5 cases, there were somewhat fewer boules on the cannulated side (Table I. 2 A).

In addition, predigested meals were injected through the anterior oesophagus into the crops of 7

Table I. — « Boules » secretion by the digestive gland of *Octopus* after various operations.

operations		
A. Animals that fed themselves on crabs		
1. Right side digestive gland duct cannulated, discharging into the mantle cavity		
Animals	Boules in control LHS	Boules in operated RHS
Z 42	***	---
Z 47	***	---
Z 48	***	*
Z 60	***	---
2. Right side digestive gland duct cut and reconnected by a cannula		
Z 59	***	**
A 6	**	**
A 7	***	**
A 8	***	**
A 9	**	**
B. Animals with predigested meals placed in the crop		
1. Right side digestive gland duct cut and reconnected by a cannula		
Z 58	---	---
Z 61	***	---
Z 64	*	*
2. Both digestive gland ducts cut and reconnected by cannulae		
Z 36	---	---
Z 39	---	---
Z 40	**	**
Z 41	---	---
---	No boules seen	* A few scattered boules
**	Substantial numbers of cells have numerous boules	
***	Every cell crammed with boules	

animals that also had one or both digestive gland ducts cannulated. The double operation probably represents a considerable stress and the somewhat erratic responses (Table I. 2 B) may reflect this. 4 out of the 7 produced no boules at all; but 2 out of the 3 that did had boules also on a ducted side.

b. Cannulation of one digestive gland duct with discharge into the mantle cavity

This operation was carried out on 4 animals which were subsequently allowed to self-feed. All showed massive boules secretion on the intact side. Only one had a few scattered boules on the side with the exteriorised duct (Table I. 1 A).

The unilateral operations show unequivocally that the digestive gland is divided into two functional halves, a fact that is not obvious anatomically. When the glands of such animals are examined, the external appearance of the gland is different on the two sides, both in colour and in the degree of distension of the lumina of the branched ducts (Plate 1). There is a great experimental convenience in this. It means that one side of the animal can be used as a control for the effect of surgical operations on the other.

5. Removal of the gastric ganglion

Two animals had their gastric ganglia removed and one had most of the nerves from the gastric ganglion to the guts cut. All three fed on two or more occasions after the operation, killing, dismembering and ingesting crab flesh normally. On each occasion chips of flesh and other recognisable fragments of crab passed through the guts and reappeared within hours of feeding. The food was in the state that one would normally expect to find in the crop, evidently unchanged by further passage down the gut. It is very unlikely that the food was regurgitated, since all the evidence we have (Andrew & Tansey 1983, Wells & Wells 1988) suggests that *Octopus* cannot do this. The implication is that the gastric ganglion plays a vital part in organising the movement of the food between the stomach and caecum and up into the digestive gland.

We do not know how the gastric ganglion does this. Andrews and Tansey (1983) tried removing the ganglion from *Octopus* guts (all parts except the digestive gland) *in vitro*. The operation had rather little effect: the only evidence that it acts as an integrator was the breakdown of coordination in the activity of crop and stomach, passing food back and forth between the two. But this alone cannot account for the failure to handle digestion by animals operated *in vivo*, since digestion proceeds normally in animals where the nervous connexion between crop and stomach is severed and replaced by a

cannula (results, section 3, above). The action of the gastric ganglion plainly requires further study.

The status of boules production in animals with their gastric ganglia removed or damaged was examined. All three had boules but this result does not imply activation by meals taken after removal of the gastric ganglion, because the animals, unlike others in the rest of the present series of experiments, which were starved for 4 or 5 days, had been fed on the day before the operation. The presence of boules shows only that removal of the gastric ganglion does not lead to an immediate discharge of existing boules.

DISCUSSION

In Best & Wells (1984) the question of a possible hormonal involvement in digestion was left open. The « hint of chemical control » that they reported arose from the results of 7 experiments in which meals of crab flesh plus seawater had been placed in the crops of animals with the posterior oesophagus cut. 4 out of the 7 had at least a few boules in their digestive glands when killed 6 hours later. The fact that only half of the animals responded could have arisen from the nature of the stimulus; in the normal course of events proteolytic digestion would have been quite advanced by the time the food entered the crop, since muscle attachments at least are broken down externally when an octopod feeds (Nixon, 1984). A chemical signal to the digestive glands might have been dependent upon the presence of a sufficient concentration of some product of salivary digestion, acting directly or stimulating release of a further chemical messenger into the bloodstream.

It now seems that this explanation of the previous equivocal result is unlikely. Out of 9 experiments in which animals were given predigested meals (presumably an entirely adequate stimulus) after severance of the posterior oesophagus, only one had an active digestive gland, as did one out of the two controls operated upon but not « fed ». In a further 14 « isolated crop » experiments, where the anterior oesophagus as well as the posterior was cut, only one had a few scattered boules in the digestive gland. 21 negative results out of total of 23 experiments would seem to eliminate the possibility of a blood-borne stimulant to digestive gland activity, arising from food in the crop, despite the 4 out of 7 apparently positive results obtained previously by Best (1981, see Best & Wells, 1984).

Hormonal involvement in the control of the cephalopod digestive process has been implied by the work of Ledrut and Ungar (1937). They extracted a secretin-like substance from the caecum of *Octopus*, which induced secretion by the digestive gland (through its cannulated ducts) when injected into the

dorsal aorta of whole-animal preparations perfused with seawater. Further experiments included demonstrations that the cephalopod extract stimulated pancreatic secretion in a dog and that an extract from the duodenal mucosa of a pig stimulated secretion by the digestive gland of *Octopus*.

Nothing in the present series of experiments contradicts the idea that something produced in the caecum stimulates digestive gland secretion. But it is clearly not blood-borne; halves of digestive glands with cannulae to the exterior were not excited by the presence of food in the gut or in the other half of the same digestive gland, while halves that were able to receive fluid from the caecum were activated (Table I and Plate 1).

If secretion by the digestive gland is not induced by blood-borne factors, how is it initiated? On present evidence, there seem to be two ways. One is nervous. Best (1981) found that the action of seizing and killing or even merely seeing crabs could induce secretion. The number of experiments was small, $n = 2$ and $n = 4$ respectively, but the effect seemed to be reliable; only one animal had an inactive gland and that had only seen a crab in a glass jar. When 18 animals with the anterior or posterior oesophagus cut were allowed to kill and attempt to eat crabs, only two produced boules, and of these two only one was fully active. In contrast to this, section of the abdominal and / or the atriorectal nerves had no effect; all 9 animals subject to this operation had active glands. The nervous message initiating the

anticipatory response evidently proceeds along the sympathetic nerves, down the gut from the brain to the digestive glands.

Alternatively (or, in the normal course of events, additionally) the digestive gland can be stimulated by the presence of partially digested food in the gut. As demonstrated in Section 4 above, a nervous connexion along the digestive gland ducts is not required. The fluid passed into the digestive gland along the ducts is itself a sufficient stimulus. The gastric ganglion is apparently required to organise the movements of fluid into the gland from the stomach and caecum, but a nervous connexion is not essential to boules production.

All the evidence suggests, therefore, that the complex process of digestion in *Octopus* is controlled nervously and / or by the presence of food in an appropriate state of digestion in the relevant section of the gut. Since the digestive process continues normally if the abdominal and atrio-rectal nerves are cut or the posterior oesophagus is severed and joined by a cannula, the gastric ganglion must be capable of adequate operation in isolation from the central nervous system. Its action, and the secretion of digestive enzymes by the digestive gland, can be triggered by adequate liquid stimuli alone. There is no detectable hormonal involvement.

This finding draws attention to what appears to be a curious feature of the organisation of cephalopods generally. There is a surprising lack of hormonal control systems. So far, the function of

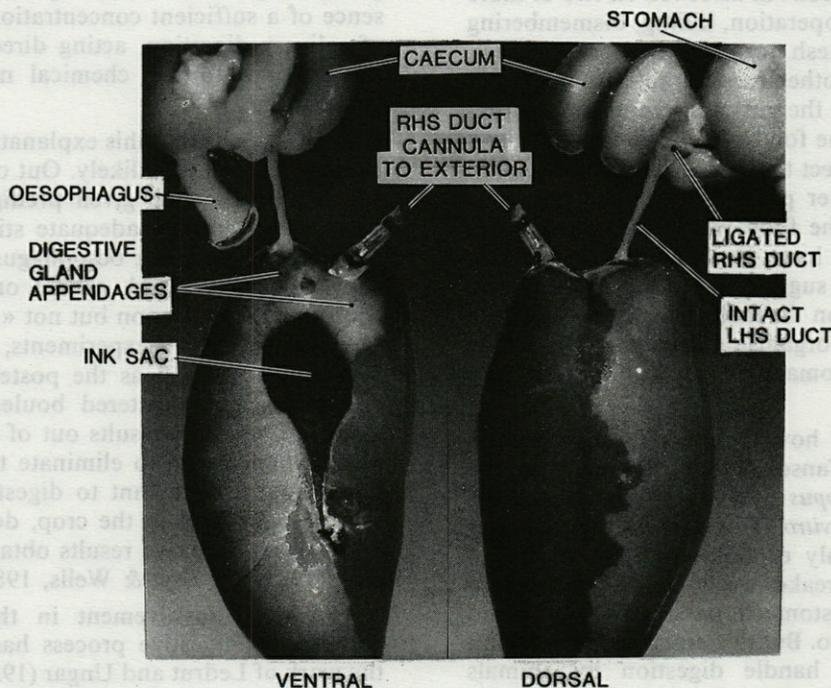


Plate 1. — The digestive gland and caecum from an *Octopus* that had the digestive gland duct on one side cannulated and led into the mantle cavity. The animal was then allowed to self-feed on a crab, and was killed six hours later.

only one system has been demonstrated. A secretion from the optic glands, regulated from the brain, controls both the onset of sexual maturity and the balance between synthesis and catabolism in muscle (Wells & Wells 1959, O'Dor and Wells 1978, Tate 1986). The optic glands contain the only endocrine gland cells so far identified from cephalopods. An extensive neurosecretory system terminating in the anterior vena cava (Alexandrowicz 1965, Martin 1968) evidently releases a wide range of peptides into the bloodstream (Martin & Voigt, 1987) and extracts from this system affect the heartbeats *in vitro* and *in vivo* (Kling & Jakobs 1987, Wells 1983). But there is no clear evidence of the role played in the normal physiology of the animals. The same is true of the neurosecretory system attached to the pharyngo-ophthalmic vein (Froesch & Mangold, 1976; Wells & Mangold, 1980). No information at all exists to suggest a possible function for the extensive neurosecretory juxta-ganglionic tissues distributed around the brain (Young, 1970). The list of structures is short, the list of proven functions shorter still. A number of activities that would involve hormonal control in a vertebrate or arthropod seem to be controlled nervously in cephalopods. Thus colour change is controlled entirely by nervous means (Florey, 1969) as is sexual behavior (Wells & Wells, 1972). The circulation is under detailed nervous control, with innervation down to the finest vessels (Schipp 1987) so that hormonal expansion or contraction of vessels appears unlikely. The absence of hormonal control of digestion would be surprising in other animals of comparable complexity, but it is not entirely unexpected in a cephalopod.

REFERENCES

- ALEXANDROWICZ J.S., 1965. The neurosecretory system of the vena cava in Cephalopoda. II. *Sepia officinalis* and *Octopus vulgaris*. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **45** : 209-228.
- ANDREWS P.L.R. & TANSEY E.M., 1983. The digestive tract of *Octopus vulgaris*: the anatomy, physiology and pharmacology of the upper tract. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **63** : 109-134.
- BEST E.M.H., 1981. Aspects of the digestive system and its control in *Octopus vulgaris*. PhD Thesis, Univ. of Cambridge, U.K.
- BEST E.M.H. & WELLS M.J., 1983. The control of digestion in *Octopus*, I : the anticipatory response and the effects of severing the nerves to the gut. *Vie Milieu*, **33** : 135-142.
- BEST E.M.H. & WELLS M.J., 1984. The control of digestion in *Octopus*, II : the role of internal stimuli. *Vie Milieu*, **34** : 1-7.
- BOUCAUD-CAMOU E. & BOUCHER-RODONI R., 1983. Feeding and Digestion in Cephalopods. Ch. 3, pp 149 in *the Mollusca*, vol. 5. Eds. A.S.M. Saleuddin & K.M. Wilbur. Academic press, New York.
- FLOREY E., 1969. Ultrastructure and function of Cephalopod chromatophores. *Amer. Zool.*, **9** : 429-442.
- FROESCH D. & MANGOLD K., 1976. On the structure and function of a neurohemal organ in the eye cavity of *Eledone cirrosa* (Cephalopoda) *Brain. Res.* **III**, 287-293.
- KLING G. & JAKOBS P.M., 1987. Cephalopod myocardial receptors : Pharmacological studies on the isolated heart of *Sepia officinalis* (L.). *Experientia*, **43** : 511-525.
- LEDROUT J. & UNGAR G., 1937. Action de la sécrétine chez l'*Octopus vulgaris*. *Arch. int. physiol.*, **44** : 205-211.
- MARTIN R., 1968. Fine structure of the neurosecretory system of the vena cava in *Octopus*. *Brain. Res.*, **8** : 201-205.
- MARTIN R. & VOIGT K.H., 1987. The neurosecretory system of the *Octopus* vena cava : a neurochemalorgan. *Experientia*, **43** : 537-543.
- NIXON M., 1984. Is there external digestion by *Octopus*? *J. Zool. Lond.*, **202** : 441-447.
- O'DOR R.K. & WELLS M.J., 1978. Reproduction versus somatic growth : hormonal control in *Octopus vulgaris*. *J. exp. Biol.*, **77** : 15-31.
- SCHIPP R., 1987. The blood vessels of cephalopods. A comparative morphological and functional survey. *Experientia*, **43** : 525-537.
- SCHIPP R. & BOLETZKY S. Von, 1976. The Pancreatic appendages of Dibranchiate Cephalopods. I. The fine structure of the « pancreas » in Sepioidea. *Zoomorph.*, **86** : 81-98.
- SHOBRIDGE M.P.K., 1983. A new principle in polychrome staining, complementary to hematoxylin and eosin and usable as a research tool. *Stain Technology.*, **58** : 245-258.
- TAIT R.W., 1986. Aspects physiologiques de la sénescence post reproductive chez *Octopus vulgaris*. Ph. D. Thesis. Univ. of Paris, VI.
- WELLS M.J., 1983. Hormones and the circulation in *Octopus*. pp. 221-228. In *Molluscan Neuroendocrinology*. Eds. Lever, J. & Boer, H.H., North Holland, Amsterdam.
- WELLS M.J. & MANGOLD K., 1980. The effect of extracts from neurosecretory cells in the anterior vena cava and pharyngo-ophthalmic vein upon the hearts of intact free-moving octopuses. *J. exp. Biol.*, **84** : 319-334.
- WELLS M.J. & WELLS J., 1972. Sexual displays and mating of *Octopus vulgaris* Cuvier and *O. cyanea* Gray and attempts to alter performance by manipulating the glandular condition of the animals. *Anim Behav.*, **20** : 293-308.
- WELLS M.J. & WELLS J., 1988. Fluid flow into the gut of *Octopus*. *Vie Milieu*, **38** : 221-226.
- YOUNG J.Z., 1965. The nervous pathways for poisoning, eating and learning in *Octopus*. *J. exp. Biol.*, **43** : 581-593.
- YOUNG J.Z., 1967. The visceral nerves of *Octopus*. *Phil. trans. Roy. Soc. B. Lond.*, **253** : 1-22.
- YOUNG J.Z., 1970. Neurovenous tissues in cephalopods. *Phil. trans. Roy. Soc. B. Lond.*, **257** : 309-321.

Reçu le 15 Février 1989; received February 15, 1989
 Accepté le 18 Novembre 1989; accepted November 18, 1989

TAUX DE FILTRATION DU ROTIFÈRE *BRACHIONUS CALYCIFLORUS* : COMPARAISON DES MÉTHODES DE MESURE ; INFLUENCE DE L'ÂGE

*Filtration rate in the rotifer Brachionus calyciflorus :
comparison of the measuring methods ; influence of age*

S. MOURELATOS, R. POURRIOT et C. ROUGIER

Laboratoire d'Ecologie (UA 258), Ecole Normale Supérieure,
46 rue d'Ulm, F-75230 Paris

BROUTAGE
BRACHIONUS CALYCIFLORUS
NUMÉRATIONS CELLULAIRES
RADIOTRACEURS
INFLUENCE DE L'ÂGE

GRAZING
BRACHIONUS CALYCIFLORUS
CELL COUNTS
RADIOTRACERS
AGE INFLUENCE

RÉSUMÉ — Des mesures de brouitage du Rotifère *Brachionus calyciflorus* ont été faites en laboratoire simultanément par deux techniques différentes : numérations cellulaires à l'hématimètre (cellule de Thoma) et méthode aux radiotraceurs (marquage des *Chlorelles* au ^{14}C). Les résultats obtenus sont analogues. L'utilisation d'une variante de la méthode au radiotraceur (congélation des animaux), a démontré que le taux de brouitage des jeunes *Brachions* était trois fois inférieur à celui des femelles adultes mais que par unité de poids, les jeunes filtraient nettement plus que les adultes.

ABSTRACT — Grazing rate measurements were performed in the laboratory on *Brachionus calyciflorus* by using two different techniques : cell counts on a hemati-meter (Thoma cell) and the radiotracer method (^{14}C -labelled *Chlorella*). Results obtained by means of these two methods had no significant differences. After freezing the labelled animals, we found that the clearance rate of the young *Brachionus* was three times less than that of adult females; yet younger animals filtered more actively than the adults in terms of dry weight.

INTRODUCTION

Peu d'études comparatives concernent les différentes méthodes utilisées pour l'évaluation du taux de filtration du zooplancton (Peters, 1984; Mourelatos, 1989). Aucune tentative n'a été faite jusqu'à présent pour tester la concordance entre deux méthodes couramment utilisées : numérations cellulaires et utilisation de traceurs au cours de brèves incubations. L'objectif de ce travail est donc de comparer les valeurs de brouitage obtenues par ces deux techniques. Par ailleurs, de nombreux travaux portent sur le brouitage des Rotifères (dont Starkweather, 1980, a fait une synthèse). Cependant, alors que l'influence de l'âge a été étudiée chez les Cladocères et les Copépodes, il n'en est pas de même pour les

Rotifères. Les résultats présentés ici (comparaisons de deux méthodes, influence de l'âge) concernent le Rotifère planctonique *Brachionus calyciflorus*.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

1. Matériel

Le clone de *Brachionus calyciflorus* utilisé provient d'une femelle récoltée en mars 1979 dans le lac de Créteil (Val de Marne). Il est élevé au laboratoire en enceinte obscure à 16°C, dans une eau de source peu minéralisée (commercialisée sous le nom de Volvic) et alimenté d'une Algue verte unicellulaire, *Chlorella pyrenoidosa*.

3 semaines avant l'expérimentation, les Rotifères ont été répartis équitablement dans 2 séries de 3 tubes à essais. Ces animaux ont été régulièrement nourris de *Chlorelles* le matin vers 9 h (heure du début des expériences). Au moment des tests, la densité de population dans chaque tube est du même ordre de grandeur pour chacune des 2 séries expérimentales, soit :

- 8.10^4 ind. L^{-1} (soit 1283 ± 66 femelles dans 16 mL) pour la série I
- 4.10^4 ind. L^{-1} (soit 766 ± 51 femelles dans 21 mL) pour la série II.

On a ajusté les concentrations initiales des 6 tubes de façon à avoir pour chacun une concentration de $0,78.10^6$ cell.mL $^{-1}$ dans les 2 séries (C_0).

On a distingué 3 catégories de Rotifères : les femelles amictiques ovigères, les adultes (regroupant les individus de même taille que les précédents mais ne portant pas d'œuf) et les jeunes. Le biovolume moyen d'une femelle adulte, ovigère ou non, est de $1,03.10^6 \pm 0,12 \mu m^3$ ($n=10$) et celui d'un jeune de $0,21 \pm 0,03 \mu m^3$ ($n=7$). La proportion de chaque catégorie dans chacun des 3 tubes de la série I est de $16,1 \pm 1,6\%$ de jeunes (j), $46,3 \pm 1,7\%$ d'adultes (f) et $37,7 \pm 3,8\%$ de femelles ovigères (ff). On considère que la proportion est similaire dans la série II.

2. Mesure du taux de filtration (Fig. 1)

Le taux de filtration des *Brachionus* est évalué par 2 méthodes : 1 - Comptages des Algues à l'hématimètre (cellule de Thoma) pour la série I (tubes A, B et C); 2 - Marquage des Algues au ^{14}C effectué simultanément pour la série II (tubes D, E et F).

2.1. Comptage des Algues

Le broutage des Algues est évalué par différence de l'abondance des Algues entre le début et la fin des expériences, soit 6 h. Pour les concentrations algales considérées, l'intervalle de confiance au seuil de probabilité 0,95 reste inférieur à 10 % de la moyenne lorsque l'on fait 2 mesures successives. Le temps de broutage est largement suffisant pour fournir des différences importantes entre les 2 comptages (du simple au double). Par ailleurs, la concentration d'un échantillon témoin de *Chlorella* (dans les mêmes conditions, mais sans Rotifères) ne varie pas : il n'est donc pas nécessaire d'utiliser un terme de correction pour la croissance algale.

Le taux de filtration, F , exprimé en $\mu L h^{-1}$, est calculé à partir de l'équation suivante :

$F = V (\ln C_0 - \ln C_t) / t.N$, où V = volume de milieu (= 16 mL), C_0 = concentration algale au temps $t = 0$, C_t = concentration algale au temps $t = 6$, t = durée de l'expérience (6 h), N = nombre de Rotifères.

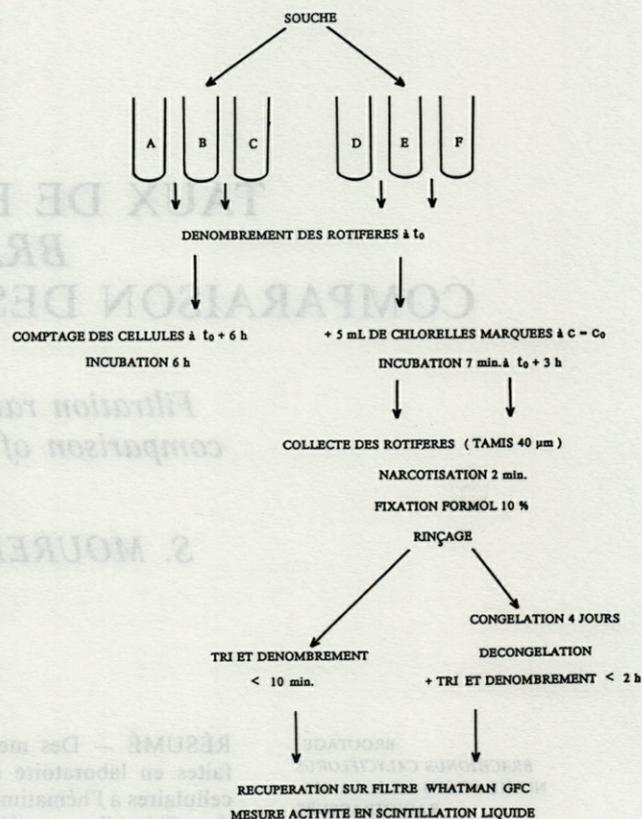


Fig. 1. — Protocole expérimental. C_0 : concentration des *Chlorelles* en début d'expérience (t_0).

Experimental method. C_0 : *Chlorella* concentration at the beginning of the experiment (t_0).

2.2. Méthode aux radiotraceurs

La procédure de marquage des Algues au $Na_2^{14}CO_3$ est décrite ailleurs par l'un de nous (Mourelatos, 1988).

3 h après le début des expériences de la série I, on ajoute au volume initial (16 mL) de chaque tube de la série II, 5 mL d'Algues marquées dont la concentration est la même que celle des *Chlorelles* non marquées, soit $0,78.10^6$ cell. mL $^{-1}$.

Les Rotifères restent en contact avec les *Chlorelles* marquées pendant 7 mn, durée nettement inférieure au temps du transit intestinal de *B. calyciflorus* (20 mn., selon Starkweather et Gilbert, 1977 b). Les animaux sont ensuite filtrés sur un tamis de 40 μm de vide de mailles et immédiatement narcotisés dans de l'eau de Seltz (CO_2) pendant 2 mn. puis tués dans du formol à 10 %. Ils sont enfin rincés dans 3 bains successifs d'eau distillée avant d'être triés immédiatement ou congelés.

a. Tri immédiat : 100 femelles adultes (ovigères ou non) sont triées rapidement (moins de 10 mn.), pour éviter les pertes d'activité, dans du formol à 4 %. Ensuite, elles sont récupérées sur un filtre GF/C

Whatman de 25 mm de diamètre (afin d'éliminer le formol). Chaque filtre est alors mis dans de petites fioles à scintillation avec 1 mL de solubilisateur (Protosol NEN). Après incubation à 50°C pendant 12 h, on introduit dans chaque fiole 10 mL de scintillant (Econofluor NEN). Enfin, on acidifie le mélange par addition de 2 ou 3 gouttes d'acide acétique à 90 % (Peters, 1984).

b. Tri après stockage: le reste des Rotifères marqués et formolés est congelé dans de l'azote liquide puis stocké au congélateur pendant 4 j. La congélation permet de trier les Brachions en 3 classes d'âges déjà mentionnées (j, f, ff). La récupération des animaux marqués sur filtre s'effectue exactement 2 h après décongélation dans le formol, temps suffisant pour le tri des animaux. Chaque filtre est ensuite traité comme indiqué précédemment.

Les pertes en ^{14}C des Cladocères marqués et congelés dans le formol restent constantes pendant les 2 premières heures qui suivent la décongélation du formol (Mourelatos, sous presse). Un facteur de correction pour compenser ces pertes a été calculé pour *Brachionus* à partir de lots identiques de 100 femelles ayant ou non subi la congélation.

L'activité des échantillons marqués est mesurée par scintillation liquide au moins 4 h après l'ajout du scintillant, afin d'éviter le problème de chimio-luminescence. Les rendements de comptage étant les mêmes pour les Rotifères marqués et les Algues marquées, les corrections de quenching n'ont pas été nécessaires.

Pour chaque incubation, un témoin a été fait : des Rotifères formolés ont été soumis au même traitement que les Rotifères marqués vivants afin d'évaluer le niveau du « bruit de fond ». Ce dernier représente moins de 4 % de la radioactivité mesurée sur les animaux nourris.

Le taux de filtration, exprimé en $\mu\text{L ind}^{-1} \text{h}^{-1}$, est calculé à partir de la formule suivante :

$$F = (\text{cpm ind}^{-1}) \times 60 / (\text{cpm } \mu\text{L}^{-1}) \times t,$$

où cpm ind^{-1} = activité des Rotifères marqués, par individu, diminuée de celle de la moyenne des 3 témoins, $\text{cpm } \mu\text{L}^{-1}$ = activité des Chlorelles marquées, t = temps d'incubation (min).

RÉSULTATS

1. Comparaison des méthodes.

Les 2 types de mesure (hématimètre et ^{14}C) sont effectués sur des populations qui n'ont pas exactement la même structure en tailles (Tabl. I). Néanmoins, les différences sont peu marquées (16 % de jeunes dans le lot I; pas de jeunes dans le lot II). Par ailleurs, le temps d'incubation (6 h) des expé-

riences du lot I représente une fraction faible du temps de génération de *Brachionus*; cette fraction, égale à environ 1/10 à la température d'incubation de 16°C (Pourriot et Deluzarches, 1971), entraîne une erreur sur l'estimation d'abondance de la population du sous échantillon n'excédant pas 5 %. Par conséquent, les résultats obtenus à partir de ces 2 méthodes testées sont comparables (Tabl. I).

Un test non-paramétrique (test U de Mann-Whitney) ne permet pas de rejeter l'hypothèse nulle selon laquelle il n'y aurait pas de différences entre les 2 méthodes. On peut donc considérer que ces 2 méthodes donnent des résultats semblables.

Tabl. I. — Comparaison des deux méthodes (j = jeunes, f = femelles adultes, ff = femelles ovigères).

Comparison of the two methods (j = young, f = adult females, ff = ovigerous females).

Méthodes	Tubes	Effectifs de <i>B. calyciflorus</i>	Taux de filtration ($\mu\text{L ind}^{-1} \text{h}^{-1}$)
Hématimètre	A	1237	1,94
	B	1253 16% j 46% f 38% ff	1,89
	C	1358	1,53
Méthode ^{14}C	D	100 (f+ff)	1,60
	E	100 (f+ff)	1,38
	F	100 (f+ff)	2,78

2. Différences entre classes d'âge

Pour pouvoir étudier l'effet de l'âge sur le taux de filtration de *Brachionus*, on congèle dans le formol les animaux marqués au ^{14}C . Pour les Cladocères, il a été démontré que les pertes après congélation sont indépendantes de la taille de l'animal (Mourelatos, sous presse). On considère qu'il en est de même pour les Rotifères testés ici. Un facteur de correction de x 1,64 a été calculé (Tabl. II). Pour compenser ces pertes, il a été appliqué aux animaux congelés des 3 classes de taille triées.

Tabl. II. — Comparaisons des taux de filtrations, F ($\mu\text{L ind}^{-1} \text{h}^{-1}$) pour des lots de 100 femelles adultes (ovigères ou non) ayant subi ou non la congélation.

Comparison of the filtering rates, F ($\mu\text{L ind}^{-1} \text{h}^{-1}$) for aliquots of 100 adult females (ovigerous or not) without or after freezing.

F sans congélation	F avec congélation
1,38	0,67
1,60	0,70
2,78	0,97
	0,98
	1,13
	1,29
	1,52
	1,60
	1,65

m±e.t. $m_1=1,92\pm0,75$ $m_2=1,17\pm0,37$

Le test U de Mann-Whitney, effectué sur les résultats bruts (Tabl. III) ne permet pas de différencier les adultes sans œufs (f) de ceux qui portent des œufs amictiques femelles (ff). Par contre, il apparaît une différence significative (à $p < 0,01$) du taux de filtration entre les jeunes Brachions (j) et les adultes (f et ff) : les jeunes filtrent environ 3 fois plus que les adultes.

Tabl. III. — Comparaison des taux de filtration, F ($\mu\text{L ind}^{-1} \text{h}^{-1}$) pour différentes classes d'âges de *Brachionus calyciflorus* après congélation. Fb = Valeurs brutes, Fc = Valeurs corrigées (Fb x 1,64).

Comparison of the filtering rate, F ($\mu\text{L ind}^{-1} \text{h}^{-1}$) of different age classes of *Brachionus calyciflorus* after freezing. Fb = raw data, Fc = corrected data. (Fb x 1,64).

Catégories	Fb	F	Fc
Jeunes	0,20	0,35±0,14	0,57
	0,29		
	0,34		
	0,40		
	0,51		
Adultes	0,81	1,05±0,32	1,72
	0,81		
	0,91		
	1,18		
	1,55		
F. ovigères	0,91	1,01±0,20	1,66
	0,95		
	1,17		

DISCUSSION

1. Comparaison des méthodes de mesure et facteurs de variations

Comme le note Peters (1984), la comparaison directe des méthodes d'estimation du broutage du zooplancton a fait l'objet de peu de travaux. En outre, une partie de ces comparaisons méthodologiques peut difficilement servir de référence vu les critiques formulées à leur égard : expériences reposant sur l'utilisation de compteurs électroniques de particules (Coulter) (cf. les critiques de Baretta et Malschaert, 1985), ou les longues incubations avec radiotraceurs impliquant une perte de radioactivité par défécation et donc une sous-estimation des taux de filtration (Peters, 1984).

Hargis (1977) ne détecte pas de différence significative entre les taux d'ingestion d'*Acartia clausii* (Calanide) évalués soit à partir de la diminution de la teneur en chlorophylle (mesurée en fluorimétrie) de la suspension nutritive, soit à l'aide de brèves incubations en présence d'Algues marquées au ^{14}C . De même, nous avons noté une bonne concordance des résultats entre la méthode des comptages cellulaires et la méthode aux radiotraceurs. Toutefois, il est surprenant de constater qu'il y ait aussi peu de

comparaisons faites entre des méthodes si souvent utilisées.

Les valeurs de broutage obtenues pour *B. calyciflorus* sont du même ordre de grandeur que la majorité de celles indiquées par d'autres auteurs pour des températures comprises entre 20 et 25°C : le taux de filtration varie généralement de 1 à 10 $\mu\text{L ind}^{-1} \text{h}^{-1}$ en fonction de la nature et de la concentration de la nourriture (Starkweather, 1980).

Seuls, Hallbach et Hallbach-Keup (1974) ont estimé le taux de filtration de *B. calyciflorus* dans des conditions comparables aux nôtres : même espèce nutritive à la même concentration, même densité élevée des Rotifères (10^4 ind.L^{-1}) imposée par la méthode de dénombrement des Algues. Dans ces conditions, où seule la température diffère (20°C au lieu de 16°C), le taux de filtration mesuré par Hallbach et Hallbach-Keup est de $2,03 \pm 0,6 \mu\text{L ind}^{-1} \text{h}^{-1}$. Cette valeur est très proche de celles que nous avons obtenues, ce qui pourrait s'expliquer par la faible influence de la température sur le taux de filtration (Starkweather et Gilbert, 1977a).

Pour des concentrations en levure similaires (10^6 cell. de *Chlorella pyrenoidosa* ont environ une biomasse de 9 μg), le taux de filtration de *B. calyciflorus* déduit de la figure de ces auteurs, se situe vers 3 $\mu\text{L ind}^{-1} \text{h}^{-1}$, valeur peu différente des précédentes. Ces auteurs ont toutefois observé des taux de filtration maximum plus de 10 fois supérieurs, soit 45 à 50 $\mu\text{L ind}^{-1} \text{h}^{-1}$. De tels maximums, détectés grâce à la sensibilité de la méthode (particules nutritives marquées à l'aide de ^{32}P), sont vraisemblablement imputables aux faibles concentrations nutritives ($0,1 \mu\text{g mL}^{-1}$) et/ou à la densité moindre des Rotifères mis en expériences (2 à $8 \cdot 10^3 \text{ L}^{-1}$), deux facteurs dont les effets sur le taux de filtration du zooplancton sont connus (Starkweather, 1980; Bui-kema, 1973).

2. Différence entre jeunes et adultes

Le volume moyen d'un *B. calyciflorus* adulte est d'environ $1,03 \cdot 10^6 \mu\text{m}^3$ et celui de la catégorie « jeune », de $0,21 \cdot 10^6 \mu\text{m}^3$. On peut en déduire que, lorsque le biovolume varie de 1 à 5, le taux de filtration, lui, ne varie que de 1 à 3 (Tabl. III).

Des écarts semblables ont été également observés au cours d'expériences *in situ* (méthode de Haney, 1971) chez divers Cladocères du lac de Créteil par l'un de nous (Mourelatos, 1988). L'équation suivante a été établie à partir de 269 lots de Daphnies récoltés au cours d'un cycle saisonnier d'avril à novembre 1986 : $F = 0,699 B + 0,314 T - 3,50$ ($r^2 = 0,60$) où F est exprimé en $\text{mL ind}^{-1} \text{j}^{-1}$, B en μg de poids sec et T en °C. A $T = 16^\circ\text{C}$ (température de l'expérimentation avec *B. calyciflorus*) on calcule que, lorsque la biomasse d'une Daphnie varie de 1 à 5 μg , son taux de filtration ne varie que de 1 à 2,5.

On constate donc que, chez les Rotifères comme chez les Cladocères, les jeunes filtrent par unité de poids (ou de biovolume) nettement plus que les adultes.

REMERCIEMENTS — Nous remercions Nadine Angeli pour sa lecture critique de la première version de ce travail.

Reçu le 10 Juin 1988; received June 10, 1988

Accepté le 22 Mars 1989; accepted March 22, 1989

BIBLIOGRAPHIE

- BARETTA J.W. & J.P.F. MALSCHAERT, 1985. Experimental problems using electronic particle counters. *Hydrobiol. Bull.*, **19** : 21-27.
- BUIKEMA A.L., Jr, 1973. Filtering rate of the cladoceran *Daphnia pulex* as a function of body size, light and acclimation. *Hydrobiologia*, **41** : 517-527.
- HALBACH U. & G. HALBACH-KEUP, 1974. Quantitative Beziehungen zwischen Phytoplankton und der Populationsdynamik des Rotators *Brachionus calyciflorus* Pallas. Befunde aus Laboratoriumsexperimenten und Freilanduntersuchungen. *Arch. Hydrobiol.*, **73** : 273-309.
- HANEY J.F., 1971. An *in situ* method for measurement of zooplankton grazing rate. *Limnol. Oceanogr.*, **16** : 970-977.
- HARGIS J.R., 1977. Comparison of techniques for the measurement of zooplankton filtration rates. *Limnol. Oceanogr.*, **22** : 942-945.
- MOURELATOS S., 1988. Broutage du phytoplancton par le zooplancton dans un lac peu profond. Thèse Doct. Univ. Paris VI, 193 p.
- MOURELATOS S., 1989. A new technique for long preservation of ¹⁴C-labelled cladocerans. *Hydrobiologia* (sous presse).
- PETERS R.H., 1984. Methods for the study of feeding, grazing and assimilation by zooplankton. In : J.A. Downing et F.H. Rigler (eds) A manual on methods for the assessment of Secondary Productivity in Fresh Waters. Blackwell Scientific Publications IBP Hand book **17** : 336-412.
- POURRIOT R. & M. DELUZARCHES, 1971. Recherches sur la biologie des Rotifères. II. Influence de la température sur la durée du développement embryonnaire et post-embryonnaire. *Annls Limnol.*, **7** : 25-52.
- STARKWEATHER P.L., 1980. Aspects of the feeding behavior and trophic ecology of suspension-feeding Rotifers. *Hydrobiologia*, **73** : 63-72.
- STARKWEATHER P.L. & J.J. GILBERT, 1977 a. Feeding in the Rotifer *Brachionus calyciflorus*. II. Effect of food density on feeding rates using *Euglena gracilis* and *Rhodotorula glutinis*. *Oecologia*, **28** : 133-139.
- STARKWEATHER P.L. & J.J. GILBERT, 1977 b. Radiotracer determination of feeding in *Brachionus calyciflorus*: the importance of gut passage times. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.*, **8** : 261-263.

Pour tout renseignement s'adresser :
 Secrétaire Général de la C.I.R.S.M.
 16 boulevard de Suisse
 MC-82030 MONACO CEDEX
 Téléphone : 93.30.24.74
 Télécopie : 93.30.24.74

HARGIS J.R. 1977. Comparison of techniques for the measurement of zooplankton filtration rates. *Limnol. Oceanogr.* 22: 942-945.

MOURELATO S. 1988. Brouillage du phytoplancton par le zooplancton dans un lac peu profond. Thèse Doct. Univ. Paris VI, 193 p.

MOURELATO S. 1989. A new technique for long preservation of ¹⁴C-labelled cladocera. *Hydrobiologia* (sous presse).

PETERS R.H. 1984. Methods for the study of feeding, grazing and assimilation by zooplankton. In: J.A.

Blackwell Scientific Publications 189. Hand

book of zooplankton ecology in fresh

water. Blackwell Scientific Publications 189. Hand

book of zooplankton ecology in fresh

water. Blackwell Scientific Publications 189. Hand

book of zooplankton ecology in fresh

water. Blackwell Scientific Publications 189. Hand

book of zooplankton ecology in fresh

water. Blackwell Scientific Publications 189. Hand

book of zooplankton ecology in fresh

water. Blackwell Scientific Publications 189. Hand

book of zooplankton ecology in fresh

water. Blackwell Scientific Publications 189. Hand

book of zooplankton ecology in fresh

water. Blackwell Scientific Publications 189. Hand

book of zooplankton ecology in fresh

water. Blackwell Scientific Publications 189. Hand

book of zooplankton ecology in fresh

water. Blackwell Scientific Publications 189. Hand

book of zooplankton ecology in fresh

water. Blackwell Scientific Publications 189. Hand

book of zooplankton ecology in fresh

water. Blackwell Scientific Publications 189. Hand

book of zooplankton ecology in fresh

water. Blackwell Scientific Publications 189. Hand

book of zooplankton ecology in fresh

water. Blackwell Scientific Publications 189. Hand

book of zooplankton ecology in fresh

water. Blackwell Scientific Publications 189. Hand

book of zooplankton ecology in fresh

water. Blackwell Scientific Publications 189. Hand

book of zooplankton ecology in fresh

water. Blackwell Scientific Publications 189. Hand

book of zooplankton ecology in fresh

water. Blackwell Scientific Publications 189. Hand

book of zooplankton ecology in fresh

water. Blackwell Scientific Publications 189. Hand

book of zooplankton ecology in fresh

water. Blackwell Scientific Publications 189. Hand

book of zooplankton ecology in fresh

water. Blackwell Scientific Publications 189. Hand

book of zooplankton ecology in fresh

water. Blackwell Scientific Publications 189. Hand

book of zooplankton ecology in fresh

water. Blackwell Scientific Publications 189. Hand

book of zooplankton ecology in fresh

water. Blackwell Scientific Publications 189. Hand

book of zooplankton ecology in fresh

water. Blackwell Scientific Publications 189. Hand

book of zooplankton ecology in fresh

water. Blackwell Scientific Publications 189. Hand

book of zooplankton ecology in fresh

water. Blackwell Scientific Publications 189. Hand

book of zooplankton ecology in fresh

water. Blackwell Scientific Publications 189. Hand

On constate donc que, chez les Rotifères comme chez les Cladocères, les jeunes filtrent par unité de poids (ou de biomasse) nettement plus que les adultes.

RÉMERCIEMENTS — Nous remercions Nadine Angeli pour sa lecture critique de la première version de ce travail.

Reçu le 10 Juin 1988, reçu le 10 Juin 1988, accepté le 22 Mars 1989, accepté Mars 22 1989

XXXII^e CONGRÈS-ASSEMBLÉE PLÉNIÈRE C. I. E. S. M.

Le XXXII^e Congrès-Assemblée Plénière de la Commission Internationale pour l'Exploration Scientifique de la mer Méditerranée se déroulera, à l'aimable invitation du Gouvernement Français, du 15 au 20 octobre 1990, à Perpignan.

La première circulaire relative à cette manifestation, et donnant les thèmes des diverses réunions, a été diffusée au mois d'octobre 1989.

BARETTA J.W. & J.F. MALSCHERT, 1985. Écologie

inical problems using electronic particle counters.

Hydrobiol. Bull. 19: 21-27.

BUKEMA A.J. 1973. Filtration rate of the cladoceran

Daphnia pulex as a function of body size, light and

acoustation. *Hydrobiologia* 41: 217-227.

HALBACH U. & G. HALBACH-KEUR, 1976. Quantita-

tive Beziehungen zwischen Phytoplankton und der

Populationsdynamik des Rotifers *Brachionus calyciflorus*

im Pallas-Becken aus Laboratoriumsexperimenten

und Freilanduntersuchungen. *Arch. Hydrobiol.* 73:

213-309.

HANNEY J.F. 1971. An in situ method for measurement

of zooplankton grazing rate. *Limnol. Oceanogr.* 16:

970-977.

Pour tout renseignement s'adresser :
Secrétariat Général de la C.I.E.S.M.
16 boulevard de Suisse
MC-98030 MONACO CEDEX
Téléphone : 93.30.38.79
Téléfax : 93.30.24.74

LE PSEUDOHERMAPHRODISME CHEZ LES PROSOBRANCHES ANALYSE MORPHOLOGIQUE ET HISTOLOGIQUE

*The pseudohermaphroditism of Prosobranchs;
a morphological and histological analysis*

P. FIORONI, J. OEHLMANN et E. STROBEN

Lehrstuhl für Spezielle Zoologie der Universität Münster,
Hüfferstr. 1, D-4400 Münster

PSEUDOHERMAPHRODISME
APPAREIL REPRODUCTEUR
PROSOBRANCHIA
NUCELLA LAPILLUS
HINIA RETICULATA
MORPHOLOGIE — HISTOLOGIE

RÉSUMÉ — Les particularités morphologiques du pseudohermaphrodisme connues actuellement chez 51 espèces de Prosobranches sont décrites d'après les informations trouvées dans la littérature et les recherches personnelles portant sur *Nucella lapillus* et *Hinia (Nassarius) reticulata*. A côté du pseudohermaphrodisme développé chez des femelles (un pénis s'ajoute au système femelle fonctionnel) (fig. 1g+h), un cas de pseudohermaphrodisme chez un animal à gonade mâle a été constaté chez *Nucella lapillus*; ici, le système mâle est accompagné par des parties femelles assez développées. Les arguments plaçant contre l'existence d'une intersexualité et en faveur du pseudohermaphrodisme sont présentés.

PSEUDOHERMAPHRODITISM
REPRODUCTIVE SYSTEM
PROSOBRANCHIA
NUCELLA LAPILLUS
HINIA RETICULATA
MORPHOLOGY — HISTOLOGY

ABSTRACT — The morphological aspects of pseudohermaphroditism which has been recorded in 51 species of prosobranchs, are presented, based on literature reports and namely on detailed own investigations of *Nucella lapillus* and *Hinia (Nassarius) reticulata* (fig. 1). Beside the female determined pseudohermaphroditism (in addition to the fertile female system, a penis is present) (fig. 1g+n), also the rare case of male determined pseudohermaphroditism (fig. 1f) is represented, where the male reproductive organs are completed by extensive female parts. All arguments against the occurrence of intersexuality and in favour of pseudohermaphroditism are summarized.

INTRODUCTION

Grâce à Féral (1974 et suiv.), Jenner (1979) et divers autres auteurs (tab. I), nos connaissances sur le pseudohermaphrodisme se sont enrichies depuis 1970. Ce phénomène se présente le plus fréquemment sous forme de pseudohermaphrodisme de détermination femelle; les femelles fertiles sont pourvues d'un pénis supplémentaire. Ce phénomène ayant été rarement étudié en profondeur ces dernières années et surtout, des analyses morphologiques et histologiques des appareils reproducteurs pseudohermaphroditiques manquant le plus souvent, notre groupe de recherche a repris les études consacrées à ce sujet intéressant.

Le présent travail résume seulement les résultats de nos recherches morphologiques et histologiques

qui sont complétés par les informations provenant de la littérature. Les aspects écologiques du pseudohermaphrodisme qui dépend vraisemblablement de l'action de substances toxiques intervenant au niveau de l'environnement (Smith 1981 b+c, Féral 1982, Féral - Le Gall 1982, Kantor 1984, Miller - Pondick 1984, Bryan *et al.* 1986, 1987, Davies *et al.* 1987, Gibbs - Bryan 1986 a+b, Gibbs *et al.* 1987) ne seront pas traités dans le cadre limité de cette contribution, pas plus que les mécanismes endocrinologiques assurant la différenciation des appareils reproducteurs (Streiff 1966, Le Gall - Streiff 1974, 1978, Le Gall 1977, 1981 et Féral 1980 a).

La structure normale des conduits sexuels est représentée par la fig. 1a-e (comp. Fretter 1941 ou Fretter-Graham 1962). Ces connaissances sont nécessaires pour la compréhension des déviations liées

au pseudohermaphrodisme. L'histologie des tractus génitaux normaux est décrite par Oehlmann (1987) et Oehlmann *et al.* (1988) pour *Nucella lapillus*, par Stroben (1987) pour *Hinia (Nassarius) reticulata* et par Magnier (1950), Johansson (1957), O'Conner (1978) et Smith (1980) pour *Hinia (Nassarius) obsoleta*. Dans l'espace limité de cette contribution, nos analyses détaillées chez les 2 espèces mentionnées ainsi que nos premiers résultats chez 9 autres espèces (Fioroni *et al.* (en prép.); tab. I) sont combinés avec les données préliminaires de la littérature; les noms des auteurs présentés dans le tableau I ne sont pas systématiquement cités dans le texte.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Environ 100 individus adultes de chaque espèce (*Nucella lapillus* et *Hinia (Nassarius) reticulata*) ont été récoltés à Roscoff (Bretagne) et anesthésiés dans une solution de chlorure de magnésium (7% dans l'eau distillée); leurs coquilles ont été brisées à l'aide d'un étou et enlevées. Les appareils reproducteurs de

15 *Nucella* et 6 *Hinia* ont été coupés en séries complètes (7 µm) (fixation : Bouin; colorants : azan, haemalun-chromotrope, trichrome de Goldner, Giemsa, hématoxyline ferrique-picrofuchsine, bleu alcian ainsi que PAS). Photos microscope II Zeiss, vues d'ensemble avec l'appareil Tessovar de Zeiss.

RÉSULTATS

A. Définition du terme « pseudohermaphrodisme »

Le pseudohermaphrodisme est caractérisé par le fait que certaines parties des conduits génitaux appartenant au sexe opposé apparaissent dans le système reproducteur du sexe dominant (qui est déterminé par la gonade). Chez les Prosobranches, le pseudohermaphrodisme développé chez des ♀ (fig. 1g, n, p+q) est beaucoup plus fréquent que celui des individus à gonade ♂ (fig. 1f). Dans le premier cas, la ♀ nommée « imposex » (Smith 1971) ou encore ♀ pseudandrique (Jenner 1979) (= ♀^σ)

Tabl. I. — Répartition du pseudohermaphrodisme parmi les Prosobranches. Seuls les travaux avec des informations morphologiques sont considérés. A l'exception des Mésogastropodes et de *Hinia (Nassarius) incrassata*, toutes les espèces sont également mentionnées chez Jenner (1979). * observations des auteurs. La classification systématique établie est d'après Thiele (1931).

*Distribution of pseudohermaphroditism within Prosobranches. Only references with morphological informations are given. Mesogastropods and Hinia (Nassarius) incrassata, all the species are also mentioned after Jenner (1979). * Authors observations. Systematic classification established after Thiele (1931).*

MESOGASTROPODA

Architaenioglossa	Viviparidae	<i>Cameloma rufum</i>	Mattox 1938	
	Ampullariidae	<i>Ampullaria polita</i>	Bouvier 1888, Franc 1968 Andrews 1965	
		<i>Pachylabra (Ampullaria) cinerea</i>	Hägler 1923	
Littorinacea	Littorinidae	<i>Littorina littorea</i>	Fretter-Graham 1962 Linke 1933, *	
		" <i>neritoides</i>	Fretter-Graham 1962, *	
		" <i>obtusata</i>	Linke 1933, *	
		" <i>saxatilis</i>	*	
		" <i>saxatilis rudis</i>	Linke 1933, *	
Rissoacea	Hydrobiidae	<i>Hydrobia ulvae</i>	Krull 1935, Rothschild 1938	
		Rissoidae	<i>Rissoina bruguieri</i>	Thiriote 1977
			<i>Rissoa aurisalpium</i>	Thiriote 1977
			" <i>ventricosa</i>	Thiriote 1977
			" <i>violacea</i>	Thiriote 1977
Cerithiacea	Cerithiidae	<i>Bittium varium</i>	Franc 1968	
Calyptraeacea	Calyptraeidae	<i>Crepidula fornicata</i>	Le Gall 1977 ¹⁾	
Heteropoda	Pterotracheidae	w. <i>Pterotrachea coronata</i>	Thiriote (communication personnelle)	
Cypraeaacea	Cypraeidae	<i>Trivia monacha</i>	*	

STENOGLOSSA (NEOGASTROPODA)

Muricacea	Muricidae	<i>Murex florifer dilectus</i>	
		" <i>pomum</i>	
		<i>Calotrophon ostrearum</i>	
		<i>Thais haemastoma floridana</i>	
		" <i>lima</i>	
		<i>Nucella (Thais) canaliculata</i>	
		" <i>emarginata</i>	Houston 1971
		" <i>lapillus</i>	Blaber 1970, Bryan et al. 1986, 1987, Féral 1974, 1978, 1980b, Gibbs-Bryan 1986a+b, Gibbs et al. 1987, Oehlmann 1987, Oehlmann et al. 1988, Pondick 1981, Stroben et al. 1988, *
		<i>Urosalpinx cinerea</i>	Hall-Feng 1976
		" <i>cinerea follyensis</i>	Carriker-van Zandt 1972, Griffith-Castagna 1962, Smith 1975
		" <i>perrugata</i>	
		" <i>tampensis</i>	
		<i>Ocenebra erinacea</i>	Féral 1974 et suiv., Féral-Le Gall 1982 et suiv., Poli 1973, Poli et al. 1971, *
		<i>Eupleura caudata</i>	Griffith-Castagna 1962, Smith 1975
		" <i>caudata etterae</i>	
		" <i>sulcidentata</i>	
Buccinacea	Columbellidae	<i>Mitrella lunata</i>	
		<i>Anachis avara</i>	
	Buccinidae	<i>Pisania tinctus</i>	
		<i>Buccinum undatum</i>	Kantor 1984, *
	Galeodidae	<i>Melongena corona</i>	
		<i>Buscycon carica</i>	
		" <i>contrarium</i>	
	Nassidae	<i>Hinia (Nassarius) incrassata</i>	*
		" " <i>obsoleta</i>	Jenner 1979 ff, Smith 1971 et suiv.
		" <i>reticulata</i>	Féral 1974, 1978, 1980b; Stroben 1987, *
		<i>Nassarius trivittatus</i>	Smith 1975
		" <i>vibex</i>	
	Fascioliariidae	<i>Fasciolaria liliun hunteria</i>	
		<i>Pleuroploca gigantea</i>	
Volutacea	Olividae	<i>Olivella biplicata</i>	
	Marginellidae	<i>Marginella apicina</i>	
Toxoglossa	Conidae	<i>Lora (Propebela) turricula</i>	Smith 1967
		<i>Kurtziella cerina</i>	
		<i>Conus mediterraneus</i>	Kuschakewitsch 1913
	Terebridae	<i>Terebra protexta</i>	

possède un pénis. Dans le second cas, le mâle pseudogyne (Jenner 1979) (= ♂) développe certaines parties du système femelle.

B. Répartition du pseudohermaphrodisme

Le pseudohermaphrodisme de déterminisme féminin se trouve chez quelques Mésogastropodes (dans 11 genres et 17 espèces) et surtout parmi les Néogastropodes (Sténoglosses) chez 23 genres avec 34 espèces (tab. I). Il manque chez les Archéogastropodes qui sont dépourvus de pénis même chez le ♂ normal.

Chez les ♂♂ de *Hinia (Nassarius) obsoleta* le pénis est réduit temporairement en liaison avec leur rythme de reproduction; il forme alors seulement un petit tubercule. Les ♀♀ subissent le même processus (Jenner 1979). Féral (1976) décrit également chez *Ocenebra erinacea* une régression semblable du pénis qui a lieu après la période de fertilité. Sur la côte d'Anglesey, *Littorina littorea* autotomise d'ailleurs le pénis à la fin de l'activité reproductrice; contrairement à ce rejet, le pénis est lentement résorbé chez les individus observés sur les côtes irlandaises et allemandes (Grahame 1969). Nous avons pu confirmer pour cette espèce à Roscoff l'absence de cet organe masculin après la période de reproduction.

C. Aspects morphologiques du pseudohermaphrodisme

Le pseudohermaphrodisme chez des animaux à gonade féminine

Le pénis rudimentaire des ♀♀ des Pilidae, qui est dépourvu de glandes péniales, forme une gouttière ciliée qui sert au transport des oeufs; on l'appelle ovipositeur pour cette raison. La même situation se retrouve chez les Littorinidae (*Littorina littorea*).

Chez les ♀♀ des autres Prosobranches, le pénis, qui est situé, selon la position ♂ typique, derrière le tentacule céphalique droit (= tentacule oculaire), n'a plus cette fonction.

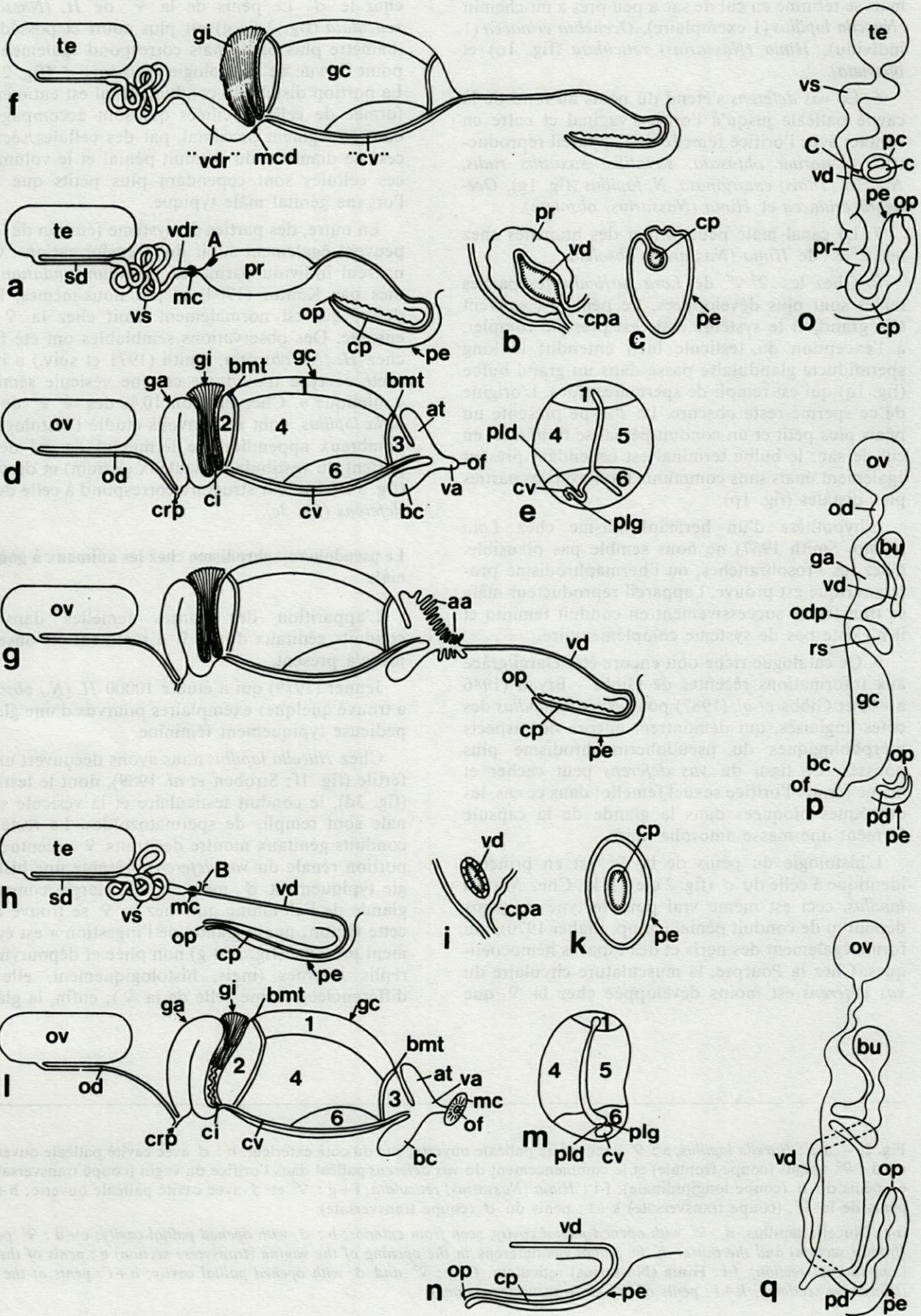
Dans la plupart des cas, il est plus petit que le pénis du ♂. Chez diverses espèces, la variabilité individuelle de taille est assez prononcée. La longueur du pénis varie de 2 à 5 mm chez les ♀♀ de *Nucella lapillus*; quelquefois, elle atteint même 1 cm. Des variations remarquables se trouvent également chez *Littorina obtusata* et *saxatilis* ainsi que chez *Urosalpinx cinerea*. Chez les ♀♀ de *Hinia (Nassarius) reticulata*, *incrassata* et *obsoleta*, la forme du pénis peut varier d'une protubérance jusqu'à un pénis de longueur presque normale. Enfin, des longueurs péniales variables s'observent également chez *Trivia monacha* et *Lora turricula*.

Quant à l'étendue de l'expression des caractères masculins dans l'appareil reproducteur de la ♀, plusieurs degrés peuvent être réalisés au sein d'une même espèce :

1. le pénis manque, mais une partie du *vas deferens* est visible au fond de la cavité palléale (*Nucella lapillus* (observé chez un individu)).
2. même situation, mais le *vas deferens* est plus long et atteint l'orifice du vagin (*Hinia (Nassarius) incrassata*).
3. Le pénis forme un appendice simple sans conduit chez les Rissoidae et également chez certains exemplaires de *Nucella lapillus* et de *Buccinum undatum*.
4. Le pénis possède sur toute sa longueur un conduit pénial qui se termine du côté proximal en cul de sac. *Hydrobia ulvae*, *Nucella lapillus*, *N. (Thais) emarginata*, *Ocenebra erinacea*, *Buccinum undatum* et *Hinia (Nassarius) reticulata*.
5. Le conduit se poursuit dans un spermiducte (= *vas deferens*) qui s'étale au fond de la cavité palléale,

Fig. 1. — Schémas des appareils reproducteurs normaux et pseudohermaphrodites chez diverses espèces de Prosobranches. a-g : *Nucella lapillus*; a-c : système mâle (vue latérale, coupes transversales de la prostate et du pénis); d+e : système femelle (vue latérale, coupe transversale de la glande de la capsule); f+g : systèmes pseudohermaphrodites de détermination mâle ou femelle (vues latérales). g : la variante avec les appendices de l'atrium et du vagin. h-n : *Hinia (Nassarius) reticulata*; h-k : système mâle (vue latérale, coupes transversales du *vas deferens* et du pénis); l+m : système femelle (vue latérale, section transversale de la glande de la capsule); n : système pseudohermaphrodite de détermination femelle. Seul le pénis avec le *vas deferens* est représenté; le reste du système correspond au système femelle. o-q : *Lora turricula*. (d'après Smith 1967); o : système mâle (vue latérale); p+q : les 2 types du système pseudohermaphrodite de détermination femelle (vues latérales; voir texte).

Normal and pseudohermaphroditic genital tracts of different species of prosobranchs (schematically) a-g : *Nucella lapillus*. a-c : male system (lateral view, transverse sections of the prostate and the penis); d+e : female system (lateral view, transverse section of the capsule gland); f+g : pseudohermaphroditic system of male determination and of female determination (lateral views). In g, the variation with the appendices of the atrium and the vagina is represented. h-n : *Hinia (Nassarius) reticulata*; h-k : male system (lateral view, transverse sections of the *vas deferens* and the penis), l+m : female system (lateral view; transverse section of the capsule gland). n : pseudohermaphroditic system of female determination. Only the penis with the *vas deferens* is represented; the rest of the system corresponds with the female system. o-q : *Lora turricula* (after Smith 1967). o : male system (lateral view); p+q : the two types of pseudohermaphroditic systems of female determination (lateral views : compare with the text).



mais se termine en cul de sac à peu près à mi-chemin (*Nucella lapillus* (1 exemplaire), *Ocenebra erinacea* (1 individu), *Hinia (Nassarius) reticulata* (fig. 1n) et *obsoleta*).

6. Le *vas deferens* s'étend du pénis au fond de la cavité palléale jusqu'à l'orifice vaginal et entre en contact avec l'orifice femelle de l'appareil reproducteur (*Littorina obtusata*, *saxatilis*, *saxatilis rudis*, *Nucella (Thais) emarginata*, *N. lapillus* (fig. 1g), *Ocenebra erinacea* et *Hinia (Nassarius) obsoleta*).

7. Le canal mâle peut former des branches chez les ♀♀ de *Hinia (Nassarius) obsoleta*.

8. Chez les ♀♀ de *Lora turricula*, les parties mâles sont plus développées. Le pénis est souvent très grand, et le système mâle est presque complet, à l'exception du testicule bien entendu; le long spermiducte glandulaire passe dans un grand bulbe (fig. 1q) qui est rempli de spermatozoïdes. L'origine de ce sperme reste obscure. Le 2^e type présente un pénis plus petit et un conduit pénial se terminant en cul de sac; le bulbe terminal est cependant présent également, mais sans communication avec les parties plus distales (fig. 1p).

L'hypothèse d'un hermaphrodisme chez *Lora* (comp. Smith 1967) ne nous semble pas plausible. Chez les Prosobranches, où l'hermaphrodisme protérandrique est prouvé, l'appareil reproducteur mâle se transforme successivement en conduit féminin et il n'existe pas de système complémentaire.

9. Ce catalogue riche doit encore être élargi grâce aux informations récentes de Gibbs - Bryan (1986 a + b) et Gibbs *et al.* (1987) pour *Nucella lapillus* des côtes anglaises, qui démontrent encore des aspects morphologiques du pseudohermaphrodisme plus poussés. Le tissu du *vas deferens* peut cacher et même fermer l'orifice sexuel femelle; dans ce cas, les oothèques bloquées dans la glande de la capsule forment une masse amorphe noire.

L'histologie du pénis de la ♀ est en principe identique à celle du ♂ (fig. 2 c-e + h-k). Chez *Nucella lapillus*, ceci est même vrai pour le type de pénis dépourvu de conduit pénial (comp. Blaber 1970), qui forme également des nerfs et des espaces hémocoéliques. Chez la Pourpre, la musculature circulaire du *vas deferens* est moins développée chez la ♀ que

chez le ♂. Le pénis de la ♀ de *H. (Nassarius) reticulata* (fig. 2 f + g) est plus court et possède un diamètre plus petit, mais correspond également, du point de vue de l'histologie, au pénis ♂ (fig. 2 h-l). La portion distale du conduit pénial est entièrement formée de cellules ciliées qui sont accompagnées, dans le segment proximal, par des cellules sécrétrices. Le diamètre du conduit pénial et le volume de ces cellules sont cependant plus petits que dans l'organe génital mâle typique.

En outre, des parties du système féminin de la ♀ peuvent également subir des transformations. Chez un seul individu parmi les *Buccinum undatum* étudiés par Kantor (1984) et par nous-mêmes, l'oviducte, qui est normalement droit chez la ♀, est enroulé. Des observations semblables ont été faites chez *H. (N.) obsoleta*; Smith (1971 et suiv.) a interprété ce type d'oviducte comme vésicule séminale « mimique ». Chez environ 10 % des ♀♀ de *Nucella lapillus*, dont nous avons étudié l'histologie de nombreux appendices se terminant en cul de sac partent du vestibule musculéux (atrium) et du vagin (fig. 3 a + b); leur structure correspond à celle du *vas deferens* (fig. 3c).

Le pseudohermaphrodisme chez les animaux à gonade mâle

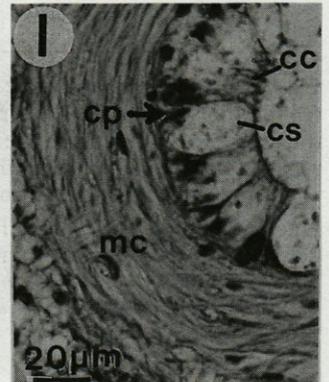
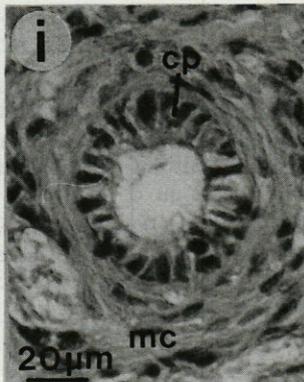
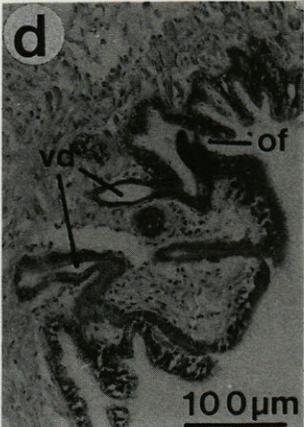
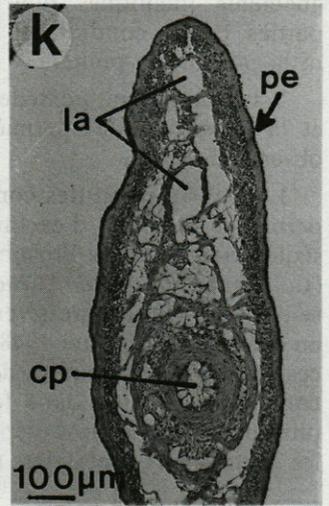
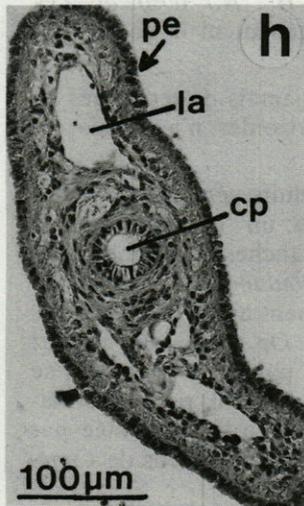
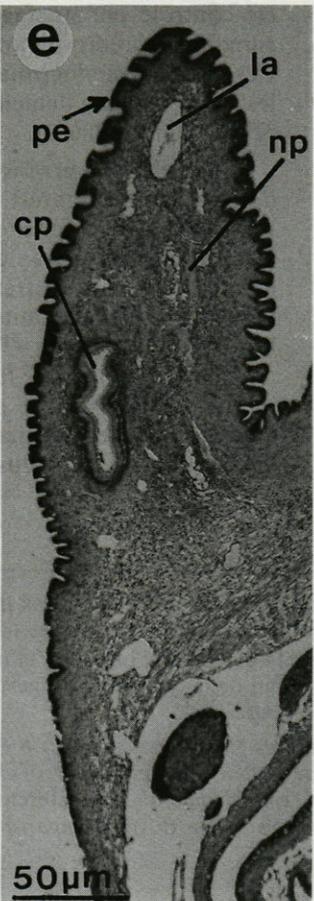
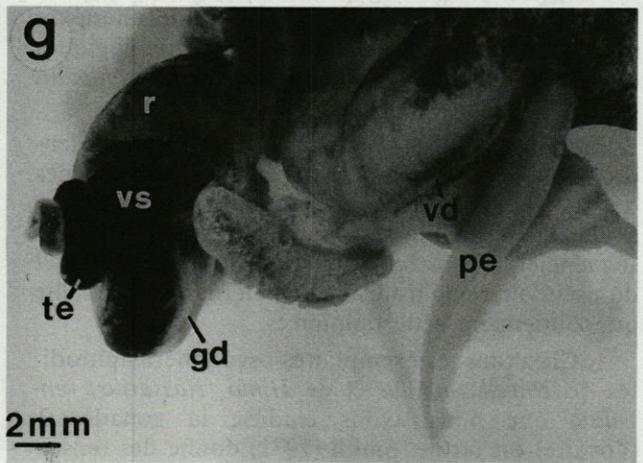
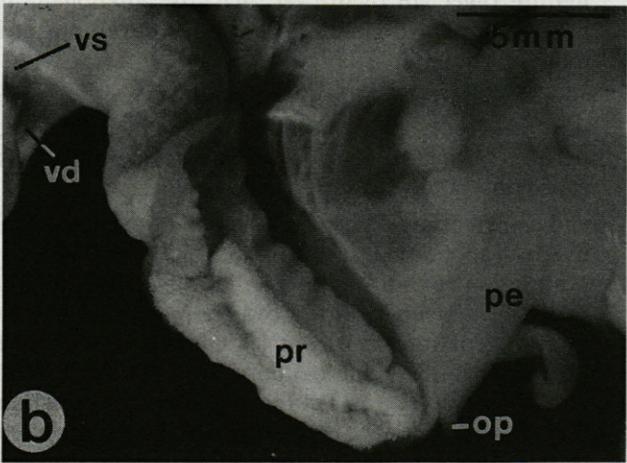
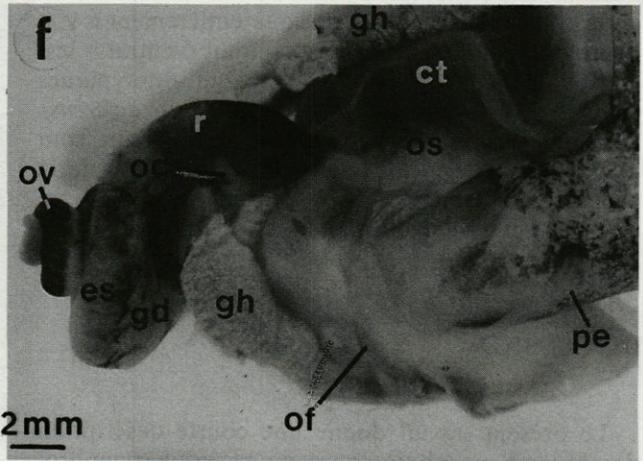
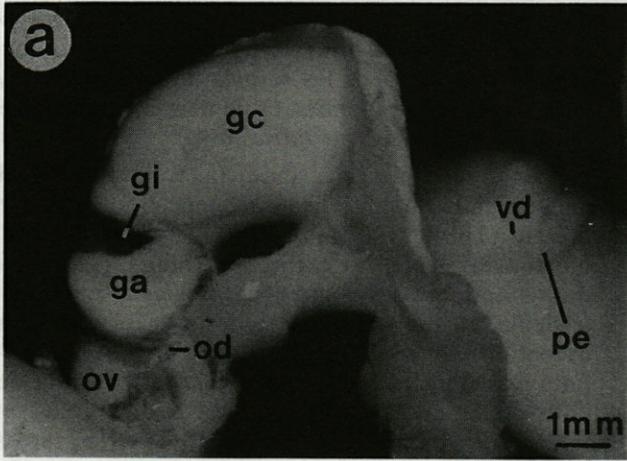
L'apparition des parties femelles dans les conduits génitaux du ♂ ♀ a rarement été observée jusqu'à présent.

Jenner (1979) qui a étudié 10000 *H. (N.) obsoleta*, a trouvé quelques exemplaires pourvus d'une glande pédieuse typiquement féminine.

Chez *Nucella lapillus* nous avons découvert un ♀ fertile (fig. 1f; Stroben *et al.* 1989), dont le testicule (fig. 3d), le conduit testiculaire et la vésicule séminale sont remplis de spermatozoïdes. Le reste des conduits génitaux montre des traits ♀ accentués; la portion rénale du *vas deferens* présente une histologie typiquement ♂, mais elle est élargie comme la glande de l'albumine qui chez la ♀ se trouve dans cette région; une « glande de l'ingestion » est également présente (fig. 3e + g) non pliée et dépourvue de replis internes (mais, histologiquement, elle est différenciée comme celle de la ♀); enfin, la glande

Fig. 2. — a-e : *Nucella lapillus*; a : ♀ avec cavité palléale ouverte, vue du côté extérieur. b : ♂ avec cavité palléale ouverte; c+d : ♀ : pénis (coupe frontale) et le commencement du *vas deferens* palléal dans l'orifice du vagin (coupe transversale); e : pénis du ♂ (coupe longitudinale); f-l : *Hinia (Nassarius) reticulata*; f+g : ♀ et ♂ avec cavité palléale ouverte; h+i : pénis de la ♀, (coupe transversale) k+l : pénis du ♂ (coupe transversale).

a-e : *Nucella lapillus*. a : ♀ with opened pallial cavity, seen from exterior; b : ♂ with opened pallial cavity; c+d : ♀ penis (frontal section) and the outset of the pallial vas deferens in the opening of the vagina (transverse section) e : penis of the ♂ (longitudinal section). f-l : *Hinia (Nassarius) reticulata*. f+g : ♀ and ♂ with opened pallial cavity; h+i : penis of the ♀ (transverse sections); k+l : penis of the ♂ (transverse sections).



de la capsule correspond presque entièrement à son homologue ♀; seul, son « conduit ventral » est pourvu de quelques cellules ciliées, qui sont typiques du canal masculin correspondant (*vas deferens*). L'atrium, la bourse copulatrice et le vagin sont absents; le *vas deferens* conduit de la glande de la capsule directement vers le conduit pénial qui se trouve à l'intérieur d'un pénis normal.

DISCUSSION

Le présent travail donne une courte description des aspects morphologiques du pseudohermaphroditisme chez diverses espèces. Une étude ultérieure sera consacrée aux différences morphologiques détaillées entre des populations de *Nucella lapillus* des côtes anglaises et françaises.

Les faits morphologiques et histologiques présentés dans ce travail montrent que les phénomènes décrits sont liés au pseudohermaphroditisme et non à une intersexualité sous forme d'hermaphroditisme séquentiel. Citons ici les résultats obtenus au sujet du pseudohermaphroditisme de déterminisme femelle qui soutiennent cette opinion :

1. Chez tous les exemplaires pseudohermaphrodites de *Nucella lapillus* et de *Hinia (Nassarius) reticulata* que nous avons étudiés, la gonade ♀ (l'ovaire) est fertile. Smith (1971) donne des renseignements identiques pour *H. (N.) obsoleta*. Les parties ♂ des conduits ne gênent ni la copulation ni la pose de la ponte.

2. La gonade ne possède jamais de territoires ♂ et la formation de spermatozoïdes n'a jamais été observée.

3. La disposition des conduits génitaux de la ♀ permet également d'exclure un hermaphroditisme séquentiel. Chez les Prosobranches protérandriques (*Calyptreaea*, *Crepidula*, *Crucibulum*), les conduits ♂ se transforment progressivement après la période ♂ en conduits ♀ (Fretter 1948). On n'observe pas chez ces derniers la formation de parties ♂ et ♀ qui se complètent comme dans le cas du pseudohermaphroditisme. La seule exception est représentée par les exemplaires protandres méditerranéens de *Crepidula fornicata*, où le tractus génital ♂ externe se maintient pendant toute la phase ♀, alors que celui-ci régresse chez les formes de la Manche (Le Gall 1977). On retiendra également les remarques faites au sujet de *Lora turricula* (p).

La situation n'est pas aussi claire chez les Rissoïdæ, où un hermaphroditisme séquentiel pourrait être présent (Thiriot 1977; Fretter 1948). Chez les ♂♂, on trouve, à côté des exemplaires mûrs, des individus montrant des signes de dégénérescence du testicule et du spermiducte. Tous les ♂♂ sans exceptions sont plus petits que les ♀♀. Les ♀♀ pourvues d'un pénis ont un ovaire qui n'a que des îlots gonadiques et un oviducte palléal plus ou moins développé selon les individus. Chez la ♀ mature (avec un ovaire en phase de vitellogenèse), l'oviducte palléal glandulaire est très développé et le pénis a une simple languette.

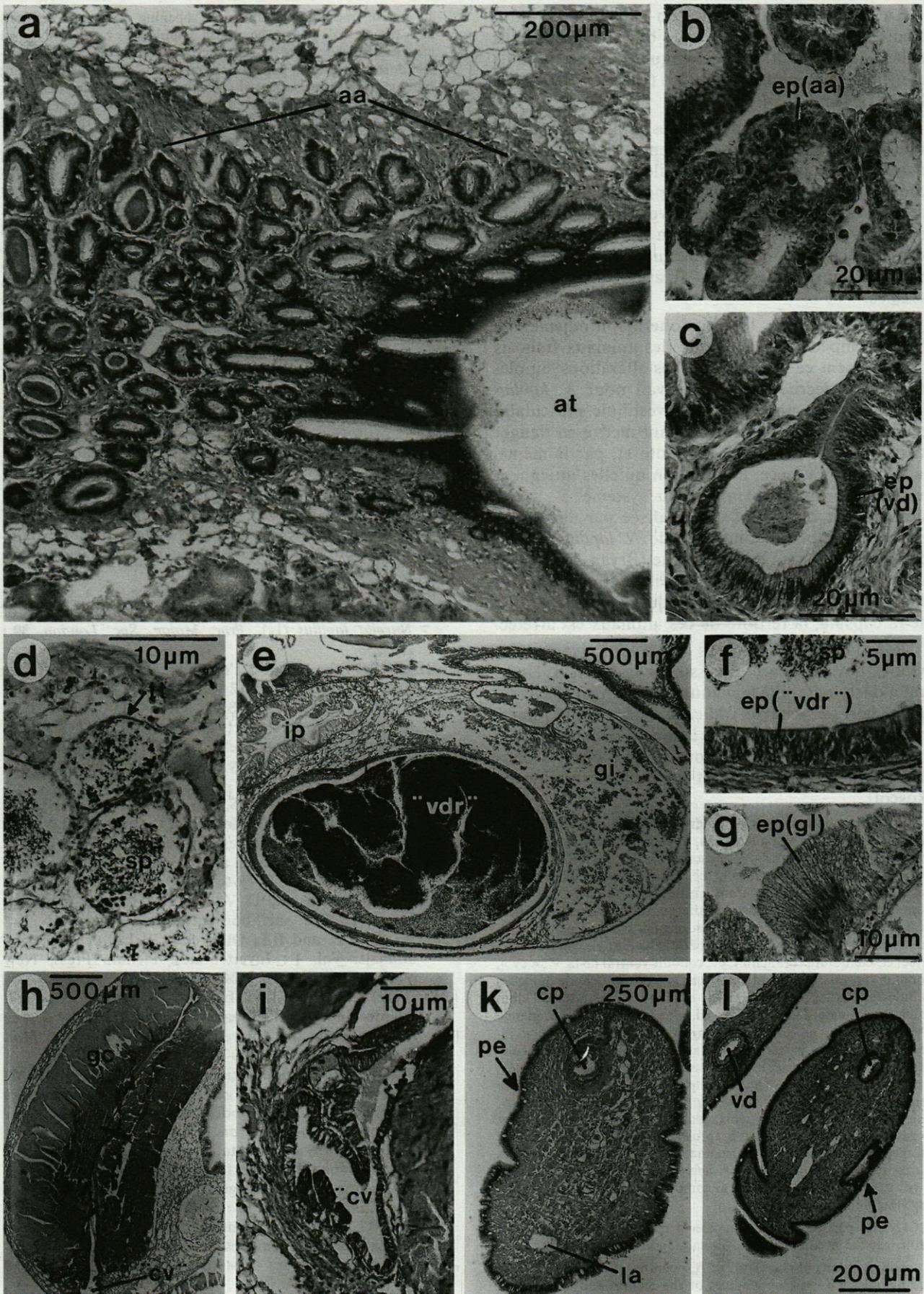
4. Enfin, des études très détaillées sur la répartition des sexes des populations de l'« espèce modèle » *Ocenebra erinacea* démontrent, que cette espèce est gonochorique (Féral 1976).

La formation d'un pénis malgré la présence d'un ovaire fonctionnel, est tout à fait concevable au point de vue hormonal, car la différenciation du pénis ne dépend pas de l'ovaire, mais d'un facteur morphogénétique émis par les ganglions pédieux et libéré par le tentacule oculaire droit (Le Gall 1981). Un facteur de régression localisé dans les ganglions pleuraux déclenche la dédifférenciation du pénis (Streiff 1966). Le facteur morphogénétique du pénis est contrôlé par un facteur superposé émis par les ganglions cérébro-pleuraux (Le Gall - Streiff 1978). Ces facteurs endocriniens démontrés d'abord pour les ♂♂ sont également mis en évidence chez les ♀♀ (Féral 1980 a).

Le degré d'expression morphologique du pseudohermaphroditisme est caractérisé par une variabilité remarquable, même à l'intérieur d'une espèce. Des longueurs péniales très différentes ont été mentionnées. Des différences intraspécifiques dans l'expansion des conduits génitaux ♂♂ existent chez les ♀♀ de *Nucella (T.) emarginata*, *N. lapillus*, *H. (N.) obsoleta* et *Lora turricula*. Chez *Buccinum undatum* et *N. lapillus*, le pseudohermaphroditisme peut altérer certaines parties ♀ des conduits génitaux chez quelques individus.

Fig. 3. — *Nucella lapillus*. a-c : ♀; a : atrium (vestibule musculéux) avec des appendices qui se terminent en cul de sac (coupe transversale); b+c : appendices et *vas deferens* (à titre de comparaison) (coupes transversales). d-k : ♂ (coupes transversales); d : testicule; e : plafond de la cavité palléale avec la glande de l'ingestion et la section agrandie de la partie rénale du *vas deferens*; f : épithélium du *vas deferens*; g : épithélium de la glande de l'ingestion; h : glande de l'ingestion; i : « conduit ventral »; k : pénis; l : pénis du ♂ (à titre de comparaison).

Nucella lapillus. a-c : ♀; a : atrium with blind ending appendices (transverse section); b+c : appendices respectively *vas deferens* (for comparison) (transverse sections). d-h : ♂ (transverse sections); d : testis; e : roof of the pallial cavity with ingesting gland and enlarged section of the renal part of the *vas deferens*; f : epithelium of the *vas deferens*; g : epithelium of the ingesting gland; h : ingesting gland; i : « ventral channel »; k : penis; l : penis of the ♂ (for comparison).



La fréquence d'apparition du pseudohermaphrodisme varie en relation avec le biotope, les saisons et les autres conditions écologiques dans le cadre de la même espèce entre 0 et 100 % (Blaber 1970, Smith 1971 ff., Féral 1974 ff.).

Tous les aspects mentionnés indiquent que le pseudohermaphrodisme représente un système apparemment très variable et labile. Ils confortent la conception d'une influence importante de facteurs de pollution intervenant au niveau de l'environnement sur le degré d'expression de cette variation sexuelle, comme le tributylétain des peintures des bateaux, qui empêche la fixation des animaux sessiles.

Jusqu'à présent, le pseudohermaphrodisme n'a pas pu empêcher la fécondité des animaux français qui subissent ce phénomène. Les altérations supplémentaires, décrites dans ce travail pour *N. lapillus* (formation des appendices du vestibule musculaire et du vagin) pourraient cependant mettre en danger la réussite de la pose de la ponte et, par là-même, la survie de l'espèce, à condition qu'elles atteignent les régions plus proximales du système ♀. Cette situation est cependant déjà réalisée par des exemplaires pseudohermaphrodites de *N. lapillus* au sud des côtes anglaises de la Manche (Bryan *et al.* 1986, 1987; Gibbs et Bryan, 1986 et Gibbs *et al.* 1987). En conséquence des oothèques bloquées dans la glande de la capsule, la fertilité de ces animaux est arrêtée.

REMERCIEMENTS — Nous remercions vivement K. Moths, qui a préparé le dessin de la fig. 1, S. Hodt, qui a dactylographié le manuscrit et S. Von Boletzky, qui a corrigé le texte français. Enfin, nous remercions vivement le Prof. P. Lasserre des excellentes conditions de travail qui nous ont été offertes dans la Station d'Océanologie et de Biologie marine de Roscoff.

Liste des abréviations dans les figures : A, ouverture de la prostate vers la cavité palléale; aa, appendices de l'atrium et du vagin; at, atrium (vestibule musculaire); B, ouverture du *vas deferens* vers la cavité palléale; bc, bourse (poche) copulatrice; bmt, bande musculaire transversale; bu, bulbe; C, tissu conjonctif du conduit gonopéricardial; c, cœur; cc, cellule ciliée; ci, conduit de la glande de l'ingestion; cp, conduit pénial; cpa, cavité palléale; crp, conduit réno-péricardiaque; cs, cellule sécrétrice; ct, cténidium (branchie); cv, conduit ventral de la ♀; « cv », conduit ventral de la glande de la capsule du ♂ doté de quelques cellules ciliées; ep, épithélium; es, estomac; ga, glande de l'albumine; gc, glande de la capsule; gd, glande digestive; gh, glande hypobranchiale; gi, glande de l'ingestion (glande brune); i, intestin; ip, intestin postérieur; la, lacune sanguine; mc, musculature circulaire (sphincter); mcd, musculature circulaire diminuée; np, nerf du pénis; od, oviducte; odp, oviducte palléal; of, orifice femelle (du vagin); op, orifice du pénis; os, osphradium; ov, ovaire; pc, péricarde; pe, pénis; pld, plg, plis longitudinal droit et gauche du conduit ventral; pr, prostate; sd, spermiducte; r, rein; rs, réceptacle séminal; sp, spermatozoïdes; te, testicule; tt, tubules du testicule; va, vagin; vd, *vas deferens*; vdr, *vas deferens* rénal; « vdr », *vas deferens* rénal élargi comme la glande de l'albumine; vs, vésicule séminale.

1, 2, 3, parties dorsale, caudale et céphalique, 4, 5, 6, lobes droit, gauche et antéroventral de la glande de la capsule.

Abbreviations of the figures : A, opening of the prostate into the pallial cavity; aa, appendices of the atrium and the vagina;

at, atrium (muscular vestibule); B, opening of the *vas deferens* into the pallial cavity; bc, bursa copulatrix; bmt, transversal muscle strip; bu, bulbe; C, connective tissue of the gonopercardial duct; c, heart; cc, ciliated cell; ci, duct of the ingesting gland; cp, duct of the penis; cpa, pallial cavity; crp, renopercardial duct; cs, secretion cell; ct, gill (ctenidium); cv, ventral channel of the ♀; « cv », ventral channel of the capsule gland of the ♂, dotted with several ciliated cells; ep, epithelium; es, stomach; ga, albumen gland; gc, capsule gland; gd, digestive gland; gl, hypobranchial gland; gi, ingesting gland; i, intestine; ip, endgut; la, blood lacune (sinus); mc, circular musculature (sphincter); mcd, reduced circular musculature; np, nerv of the penis; od, oviduct; odp, pallial oviduct; of, female opening (of the vagina); op, opening of the penis; os, osphradium; ov, ovary; pc, pericard; pe, penis; pld, plg, right, left longitudinal fold of the ventral channel; pr, prostate; sd, spermiduct; r, kidney; rs, receptaculum seminis; sp, spermatozooids; te, testis; tt, tubules of the testis, va, vagina; vd, *vas deferens*, vdr, renal *vas deferens*, « vdr » enlarged renal *vas deferens* (like the albumine gland), vs, seminal vesicle.

1, 2, 3, dorsal, caudal, cephalic portion and 4, 5, 6 right, left and anteroventral lobe of the capsule gland.

BIBLIOGRAPHIE

- ANDREWS E.B., 1965. The functional anatomy and histology of the reproductive system of some Piliid Gastropod Molluscs. *Proc. Malac. Soc. London*, **36** : 121-140.
- BLABER S.J.M., 1970. The occurrence of a penis-like outgrowth behind the right tentacle in spent females of *Nucella lapillus* (L.). *Proc. Malac. Soc. London*, **39** : 231-233.
- BOUVIER E.L., 1888. Sur l'anatomie de l'ampullaire. *Bull. Soc. philomath. Paris*, **12** (7) : 5-70.
- BRYAN G.W., P.E. GIBBS, G.R. BURT and L.G. STONE, 1987. The effects of tributyltin (TBT) accumulation on adult dog-whelks, *Nucella lapillus* : long-term field and laboratory experiments. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **67** (3) : 525-544.
- BRYAN G.W., P.E. GIBBS, L.G. HUMMERSTAHL and G.R. BURT, 1986. The decline of the gastropod *Nucella lapillus* around south-west England : evidence for the effect of tributyltin from antifouling paints. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **66** (3) : 611-640.
- CARRIKER M.R. and D. VAN ZANDT, 1972. Predatory behavior of a shell-boring muricid gastropod. In : Winn, H.E. and B.L. Olla (ed.) : Behavior of marine animals. Vol. 1 : Invertebrates. Plenum Press, New York + London : 157-244.
- DAVIES I.M., S.K. BAILEY and D.C. MOORE, 1987. Tributyltin in Scottish sea lochs, as indicated by degree of imposex in the dogwhelk, *Nucella lapillus* (L.). *Mar. Pollut. Bull.*, **18** (7) : 400-404.
- FERAL C., 1974. Etude statistique et endocrinologique de la présence du tractus génital mâle externe chez les femelles de 3 Gastéropodes prosobranches gonochoriques. *Thèse Doct. Biol. an.*, Univ. Caen,
- FERAL C., 1976. Etude statistique de la présence d'un tractus génital mâle externe chez les femelles d'un Mollusque gastéropode gonochorique : *Ocenebra erinacea*. *Cah. Biol. Mar.*, **17** : 61-76.
- FERAL C., 1978. Variations dans l'évolution du tractus génital mâle des femelles de Gastéropodes prosobranches gonochoriques de stations Atlantiques. *Haliotis*, **9** (2) : 90.

- FERAL C., 1980a. Apparition de femelles à tractus génital mâle externe chez *Ocenebra erinacea* (L.), Mollusque Gastéropode gonochorique de la station de Granville : recherche des facteurs contrôlant l'apparition de cette anomalie. *C.R. Acad. Sci., Paris* (Ser. III) **290** : 1003-1006.
- FERAL C., 1980b. Variations dans l'évolution du tractus génital mâle externe des femelles de trois Gastéropodes prosobranches gonochoriques de stations atlantiques. *Cah. Biol. mar.*, **21** (4) : 479-491.
- FERAL C. et S. LE GALL, 1982a. Induction expérimentale par un polluant marin (le tributylétain) de l'activité neuroendocrine contrôlant la morphogenèse du pénis chez les femelles d'*Ocenebra erinacea* (Mollusque prosobranche gonochorique). *C.R. Acad. Sci. Paris* (Ser. III), **295** (10) : 627-630.
- FERAL C. & S. LE GALL, 1982 b. The influence of a pollutant factor (tributyltin) on the neuroendocrine mechanism responsible for the occurrence of penis in females of *Ocenebra erinacea* L. (Gonochoristic gastropod). In : International minisymposium on molluscan (neuro) endocrinology Amsterdam, August 16-20. Dept. Biol. Vrije Univ., Abstracts (final edition) 28.
- FRANC A., 1968. Sous-classe des Prosobranches (Prosobranchia Milne Edwards 1848 = Streptoneura). In : *Traité de Zoologie V* (III) Grassé P.-P. éd., Masson, Paris, 40-324.
- FRETTER V., 1941. The genital ducts of some British Stenoglossan Prosobranchs. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, **25** (1) : 173-211.
- FRETTER V., 1948. The structure and life history of some minute Prosobranches of rock pools. *Skeneopsis planorbis* (Fabricius), *Omalogyra atomus* (Philippi), *Rissoella diaphana* (Alder) and *Rissoella opalina* (Jeffreys). *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, **17** : 597-632.
- FRETTER V. and A. GRAHAM, 1962. British Prosobranch Molluscs. Their functional anatomy and ecology. *London (Ray Society)*.
- GIBBS P.E. and G.W. BRYAN, 1986. Reproductive failure in populations of the dog-whelk, *Nucella lapillus*, caused by imposex induced by tributyltin from antifouling paints. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **66** (4) : 767-771.
- GIBBS P.E. and C.W. BRYAN, 1987. TBT paints and the demise of the dog-whelk, *Nucella lapillus* (Gastropoda). Proc. Oceans 87 conference Halifax Nova Scotia. Vol. 4 International organotin Symposium, IEEE, Piscataway, New Jersey 1987 : 1482-1487.
- GIBBS P.E., G.W. BRYAN, P.L. PASCOE and G.R. BURT, 1987. The use of the dog-whelk, *Nucella lapillus*, as an indicator of tributyltin (TBT) contamination. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **67** (3) : 507-523.
- GRAHAME J., 1969. Shedding of the penis in *Littorina littorea*. *Nature*, **221** : 976.
- GRIFFITH G.W. and M. CASTAGNA, 1962. Sexual dimorphism in oyster drills of Chinoteague Bay, Maryland-Virginia. *Chesapeake Science*, **3** : 215-217.
- HÄGLER K., 1923. Anatomie von *Pachylabra (Ampullaria) cinerea* Reeve. *Acta Zool.*, **4** : 314-410.
- HALL J.G. and S.Y. FENG, 1976. Genital variation among Connecticut populations of the oyster drill, *Urosalpinx cinerea* Say (Prosobranchia : Muricidae). *Veliger*, **18** (3) : 318-321.
- HOUSTON R.S., 1971. Reproductive Biology of *Thais emarginata* (Deshayes, 1839) and *Thais canaliculata* (Duclos, 1832). *Veliger*, **13** : 348-357.
- JENNER M.G., 1979. Pseudohermaphroditism in *Ilyanassa obsoleta* (Mollusca : Neogastropoda). *Science*, **205** : 1407-1409.
- JOHANSSON J., 1957. Notes on the littorinacean and stenoglossan genital organs, and a comparison with the Rissoacea. *Zool. Bidrag (Uppsala)*, **32** : 81-91.
- KANTOR Yu. I., 1984. Pseudohermaphroditism in *Buccinum undatum* (Gastropoda, Prosobranchia). *Zoolog. Zh.*, **63** (8) : 1256-1258.
- KRULL H., 1935. Anatomische Untersuchungen an einheimischen Prosobranchiern und Beiträge zur Phylogenie der Gastropoden. *Zool. Jb. Anat.*, **60** : 399-464.
- KUSCHAKEWITSCH S., 1913. Weitere Beobachtungen über den Dimorphismus der männlichen Geschlechtsmerkmale bei den Prosobranchia. *Protok. Obshch. estest. syytat. Kiev*, **314** : 87-230.
- LE GALL S., 1977. Analyse expérimentale d'un asynchronisme entre l'état du tractus génital externe et le cycle de la gonade chez *Crepidula fornicata* Phil. Mollusque hermaphrodite protandre. *C.R. Acad. Sci., Paris, Sér. D*; **2143-2146**.
- LE GALL S., 1981. Etude expérimentale du facteur morphogénétique contrôlant la différenciation du tractus génital mâle externe chez *Crepidula fornicata* L. (Mollusque hermaphrodite protandre). *Gen. comp. Endocr.*, **43** : 51-62.
- LE GALL S. et W. STREIFF, 1974. Présence du facteur morphogénétique du pénis au niveau des ganglions pédieux chez les Mollusques prosobranches hermaphrodites (*Crepidula*, *Calyptreaea*) et gonochoriques (*Littorina*, *Buccinum*). *C.R. Acad. Sci., Paris, Sér. D*, **279** : 183-186.
- LE GALL S. et W. STREIFF, 1978. Contrôle de l'activité morphogénétique du pénis par les ganglions nerveux chez *Crepidula fornicata* Phil., Mollusque hermaphrodite protandre. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **103** : 345-349.
- LINKE O., 1933. Morphologie und Physiologie des Genitalapparates der Nordseelittorinen. *Wiss. Meeresunt. Abt. Helgoland*, **19** : 1-60.
- MAGNER A., 1950. The histology of the reproductive system of *Nassarius obsoleta* (Say). M.S. Thesis, Duke University.
- MARCUS E. and E. MARCUS, 1963. Mesogastropoden von der Küste Sao Paulos. *Akad. Wiss. Literatur*, 5-105.
- MATTOX N.T., 1938. Morphology of *Campeloma rufum*, a parthenogenic snail. *J. Morphology*, **62** : 243-261.
- MILLER E.R. and J.S. PONDICK, 1984. Heavy metal levels in *Nucella lapillus* (Gastropoda, Prosobranchia) from sites with normal and penis-bearing females from New England USA. *Bull. Environ. Contam. Toxicol.*, **33** (5) : 612-620.
- O'CONNOR S.G., 1978. The functional anatomy of the female reproductive system of *Nassarius obsoleta* Say. Ph. D. Thesis, State Univ. of New York at Albany.
- OEHLMANN J., 1987. Die Adultmorphologie des Prosobranchiers *Nucella lapillus* (Neogastropoda, Muricidae). Staatsarbeit zur Staatsprüfung für das Lehramt für die Sekundarstufe II. Münster.
- OEHLMANN J., E. STROBEN and P. FIORONI, 1988. Zur Anatomie und Histologie des Fortpflanzungssystems von *Nucella lapillus* (L. 1758) (Prosobranchia, Stenoglossa). *Zool. Anz.*, **221** : 101-114.
- POLI G., 1973. Cycle reproducteur de Mollusques, Lamelibranches et Gastéropodes du Bassin d'Arcachon. Thèse doct. Océanogr., Paris VI,

- POLI G., B. SALVAT & W. STREIFF, 1971. Aspect particulier de la sexualité chez *Ocenebra erinacea* (Mollusque, Gastéropode, Prosobranchie). Note préliminaire. *Haliotis*, 1 : 29-30.
- PONDICK J.S., 1981. A penis-like structure in female *Nucella lapillus* from New-England USA. 4 th Annual Meeting Amer. Malac. Union Inc. Fort Lauderdale July 15-25, 1981, *Bull. Am. Malacol. Union Inc.*, 50 : 39-40.
- ROTHSCHILD M., 1938. Further observations on the effect of trematode parasites on *Peringia ulvae* (Pennant) 1777. *Novitates Zoolog.*, 41 : 84-102.
- SMITH B.S., 1971. Sexuality in the American mud snail, *Nassarius obsoletus* Say. *Proc. malac. Soc. London*, 39 : 377-378.
- SMITH B.S., 1975. *Nassarius obsoletus* (Say) : Sexuality and ecology. Ph. D. Thesis, Univ. of Reading, England
- SMITH B.S., 1980. The estuarine mud snail, *Nassarius obsoletus* : Abnormalities in the reproductive system. *J. Molluscan Stud.*, 46 (3) : 247-256.
- SMITH B.S., 1981a. Male characteristics in female *Nassarius obsoletus*. Variations to locality, season and year. *Veliger*, 23 (3) : 212-216.
- SMITH B.S., 1981 b. Reproductive anomalies in Stenoglossan snails related to pollution from marinas. *J. Applied Toxicology*, 1 : 15-21.
- SMITH B.S., 1987. Tributyltin compounds induce male characteristics on female mud snails *Nassarius obsoletus* = *Ilyanassa obsoleta*. *J. Appl. Toxic.*, 1 : 141-144.
- SMITH E.H., 1967. The reproductive system of the British Turridae (Gastropoda : Toxoglossa). *Veliger*, 10 : 176-187.
- STREIFF W., 1966. Etude endocrinologique du déterminisme du cycle sexuel chez un Mollusque hermaphrodite protandre *Calyptrea sinensis* L. I : Mise en évidence par culture in vitro de facteurs hormonaux conditionnant l'évolution du tractus génital mâle. *Ann. Endocrinol. Fr.*, 27 (3) Suppl. : 385-400.
- STROBEN E., 1987. Zur Anatomie und Histologie des Vorderkiemers *Hinia (Nassarius) reticulatus* (Prosobranchia, Neogastropoda (Stenoglossa)). Staatsarbeit zur Staatsprüfung für das Lehramt für die Sekundarstufe II, Münster.
- STROBEN E., OEHLMANN J. und P. FIORONI, 1989. Der Pseudohermaphroditismus bei *Nucella lapillus* (Prosobranchia, Stenoglossa), eine morphologische und histologische Analyse. *Zool. Beitr. N.F.*, 32 : 1-16.
- THIELE J., 1931. Handbuch der systematischen Weichtierkunde. G. Fischer, Jena, 1. Band.
- THIRIOT-QUIEVREUX C., 1977. Particularité de l'appareil génital de quelques espèces de Rissoïdidae (Mollusca, Mesogastropoda). *C.R. Séanc. Acad. Sci., Paris*, 258 D : 779-781.

Reçu le 18 Mai 1988; received May 18, 1988

Accepté le 22 Août 1988; accepted August 22, 1988

UNE BIOTYPOLOGIE DES PEUPELEMENTS INFRALITTORAUX SUPERFICIELS DE CRUSTACÉS DES CÔTES ROCHEUSES MAROCAINES

*A biotypology of the Crustacea living on the Moroccan rocky coasts
in the upper fringe of the infralittoral zone*

M. MENIOUI⁽¹⁾, M. DAKKI⁽¹⁾ et P. AGUESSE⁽²⁾

(1) Institut Scientifique, avenue Ibn Battota, BP 703, Rabat-Agdal, Rabat, Maroc

(2) Faculté des Sciences, avenue Ibn Battota, BP 1014, Rabat-Agdal, Maroc

BIOTYPOLOGIE
CRUSTACÉS
INFRALITTORAL
CÔTES ROCHEUSES
MAROC

RÉSUMÉ — Une première étude sur la typologie des Crustacés des côtes rocheuses marocaines a permis de différencier dans la frange supérieure de l'étage infralittoral quatre types de biotopes : les milieux lagunaires, les milieux de mode battu ou de substrat anfractueux, les milieux de mode calme ou de substrat ensablé et les vasques. Cinq groupements d'espèces ont pu être mis en évidence, dont trois montrent des préférences envers les biotopes à mode battu, à mode calme et lagunaire respectivement; les deux autres regroupent des espèces eurytopes d'une part et euryèces d'autre part. Dans cette étude, la distribution des espèces est régie d'abord par la nature des eaux (lagunes, littoral marin, vasques), puis par l'hydrodynamisme et les facteurs écologiques qui en dépendent, tel que l'ensablement. Le peuplement végétal ne joue qu'un rôle accessoire.

BIOTYPOLOGY
CRUSTACEA
INFRALITTORAL
ROCKY COASTS
MOROCCO

ABSTRACT — In this first typological study of the Crustacea living on the Moroccan rocky coasts, we have distinguished four types of biotopes in the upper fringe of the infralittoral zone : the lagunar biotopes, the exposed bottom biotopes, the calm water and sandy biotopes and the basin biotopes. Five groups of species have been identified : three correspond to lagoons, exposed bottoms and calm waters respectively; the two other groups correspond to the species which have a large spectrum of biotopes or a great tolerance for the environmental factors. The species distribution is controlled firstly by the nature of the waters (lagoon, marine littoral, basin...) and secondly by the hydrodynamics and the other ecological factors which are under its influence. The vegetation has only a slight importance.

INTRODUCTION

Avec ses deux façades atlantique et méditerranéenne et plus de 3000 km de côte, le Maroc occupe une position géographique privilégiée qui a suscité depuis plus d'un siècle l'intérêt des naturalistes. La faune littorale de ce pays est relativement bien connue sur le plan systématique. Elle l'est beaucoup moins du point de vue écologique.

Les Crustacés, en particulier, ont fait l'objet de nombreux travaux faunistiques dont les plus synthétiques sont ceux de Broch (1927) sur les Cirripèdes, Monod (1925 a et b, 1926 et 1931) sur les Isopodes, Menioui et Bayed (1986), Menioui et Ruffo (1987) sur les Amphipodes, Menioui et Nachite (sous presse) sur les Ostracodes et Beaubrun (1978) sur les Décapodes. Les travaux bionomiques et écologiques sont par contre plus rares; ce sont surtout ceux d'El Kaim (1974), Bitar (1987), Menioui (1988) et Menioui (sous presse).

La présente étude sur la typologie des Crustacés du Maroc peut être considérée comme la première dans son genre aussi bien par les méthodes d'approche employées que par son aspect synthétique.

SITES ET MÉTHODE D'ÉCHANTILLONNAGE

Trois secteurs ont été choisis en Atlantique (secteur A), en Méditerranée (secteur M) et dans le Détroit de Gibraltar (secteur D); les 2 premiers sont à peu près équidistants du dernier (Fig. 1 et 2). Dans chacun de ces secteurs ont été choisies 7 (A) ou 8 (M et D) stations, selon la qualité des eaux (marines ou lagunaires), l'hydrodynamisme et la nature du peuplement.

Dans l'ensemble de ces stations, nous avons pu identifier 14 faciès :

Faciès à *Corallina elongata* (A₁, D₁, M₁) : sous forme d'un gazon, ce faciès s'installe le plus souvent sur un support anfractueux dans les zones battues comme dans les zones abritées et constitue un véritable piège à sédiment.

Faciès à *Cystoseira stricta* (D₂, M₂) et son vicariant à *C. ericoides* (A₂) : ils sont constitués par les frondes des Algues, longues d'une trentaine de cm et un concrétionnement de base formé essentiellement par des corallines et des Moules. Ces faciès sont caractérisés par un hydrodynamisme intense.

Faciès à *Jania rubens* (A₃, M₃) et son vicariant à *J. longifurca* (D₃) : ils se présentent également sous forme d'un gazon d'une dizaine de cm d'épaisseur, où les ramifications fines et multiarticulées des

thalles sont souvent colmatées par du sable. C'est un faciès de mode calme.

Faciès à *Mytilus edulis* (A₄, D₄) et son vicariant à *M. galloprovincialis* (M₄) : ces faciès, constitués essentiellement par des Moules, peuvent s'installer depuis les zones très battues jusqu'aux zones les plus calmes.

Faciès à *Ulva rigida* (A₅, D₅ et M₅) : c'est un faciès nitrophile qui se développe de préférence dans les flaques résiduelles et à proximité des centres de pollution.

Faciès à *Stypaucolon scoparium* : sous forme d'un réseau de fines ramifications installé presque toujours dans des zones calmes, ce peuplement présente un support fortement ensablé.

Faciès à *Cystoseira fibrosa* (D₈) et *C. crinita* (M₇) : ces 2 peuplements ont presque exactement la même physionomie; les Algues dominantes y sont quasiment identiques, le mode y est calme et le substrat fortement ensablé.

Faciès à *Cystoseira myriophylloides* (A₇) : c'est l'un des peuplements les plus caractéristiques des vasques littorales. Le mode y est moyennement battu et le substrat anfractueux.

Faciès à *Cystoseira fimbriata* (M₈) : il constitue un peuplement des modes semi-battus et marque souvent le passage entre le peuplement de mode battu à *C. stricta* et les peuplements des modes calmes.

Faciès à *Padina pavonica* (D₇) : pour se développer, ce faciès exige un mode très calme ce qui, par conséquent, y favorise un fort ensablement. Les thalles, en forme de cornets, se trouvent le plus souvent en partie enfouis dans une épaisse couche de sédiment.

La méthode d'échantillonnage utilisée consiste en un grattage intégral jusqu'à la roche; elle a été adoptée, entre autre, par Bellan-Santini (1969), Leung-Tack (1972), Saldanha (1974), Desrosiers (1977), Bitar (1980, 1987) et Menioui (1983). La surface d'échantillonnage (625 cm²) choisie est celle proposée par Saldanha (1974) dans une étude sur les côtes portugaises et dans laquelle il a démontré, ainsi que Ros et Gili (1985) que la surface de 400 cm² utilisée par Bellan-Santini (1969) est insuffisante.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

L'exploitation des données en vue de la biotypologie a été faite à l'aide de l'Analyse Factorielle des Correspondances, méthode jusqu'à présent très peu utilisée pour la typologie du benthos marin des substrats rocheux et qui s'est montrée particulièrement efficace dans la biotypologie des eaux courantes (Verneaux, 1973; Bournaud et coll., 1980; Giudicelli et coll., 1980; El Agbani, 1984; Angelier et coll., 1985; Dakki, 1986 a et b;...)

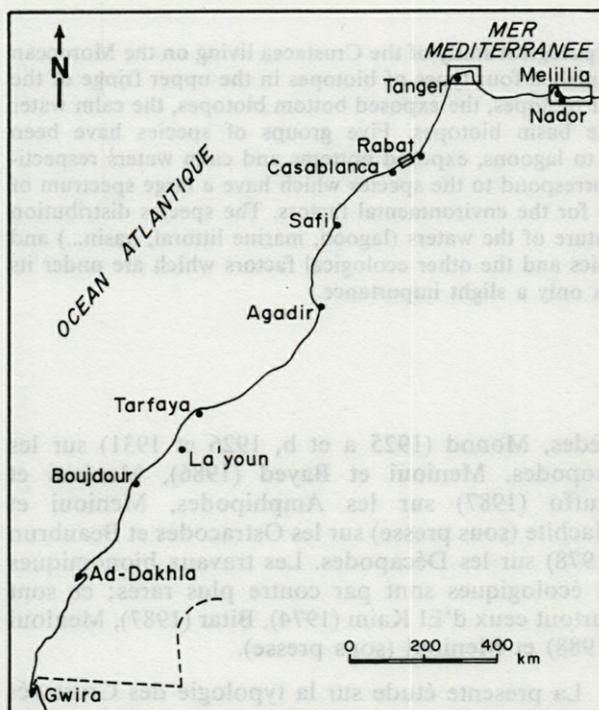


Fig. 1. — Localisation des secteurs étudiés.
Localization of the study areas.

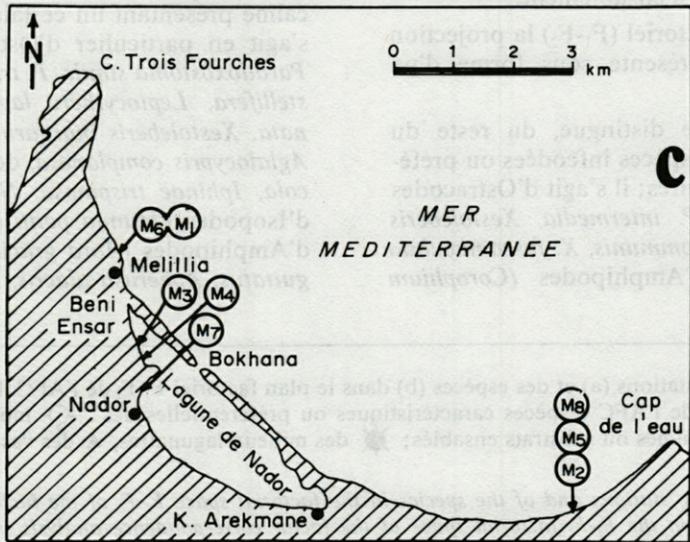
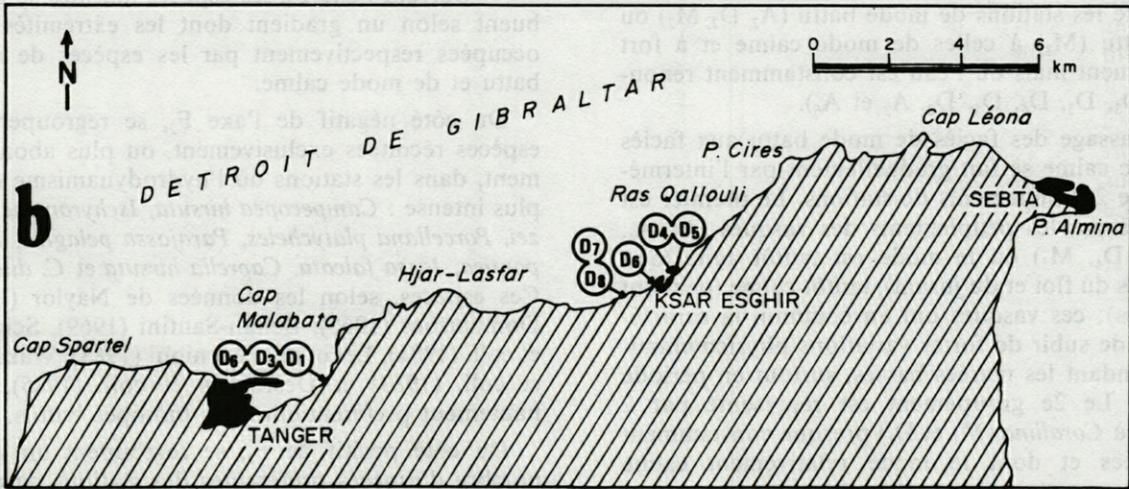
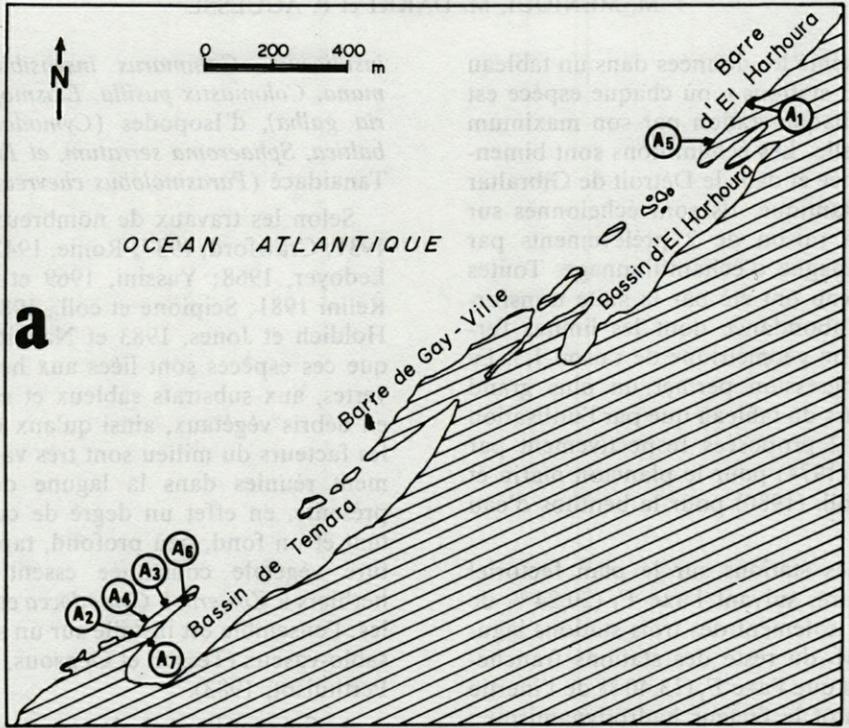


Fig. 2. — Les secteurs étudiés. a : secteur atlantique; b : secteur du Détroit de Gibraltar; c : secteur méditerranéen.
Study areas. a : atlantic sector; b : straits of Gibraltar; c : mediterranean sector.

Nous avons présenté les données dans un tableau « 140 espèces × 23 stations » où chaque espèce est représentée dans chaque station par son maximum d'abondance annuelle. Les échantillons sont bimensuels en Méditerranée et dans le Déroit de Gibraltar et mensuels en Atlantique. Ils sont échelonnés sur un cycle annuel à raison de 2 prélèvements par station et par campagne d'échantillonnage. Toutes les valeurs du tableau ont été par la suite transformées en classes d'abondance dont les limites forment une progression géométrique de raison 1,5. Le choix de cette progression permet un plus grand étalement des valeurs du tableau que par l'utilisation des raisons 4,3 et 2 proposées respectivement par Frontier et Ibanez (1974) pour le plancton marin et par Bournaud et coll. (1980) pour le benthos d'eau courante.

La projection des stations sur le plan factoriel F_1 - F_2 (Fig. 3) montre, suivant l'axe F_1 (20,24 % de l'inertie totale), un isolement des trois stations lagunaires M_3 , M_4 et M_7 du reste des stations franchement marines, alors que l'axe F_2 (13,40 % de l'inertie totale) exprime plutôt le facteur hydrodynamisme : il oppose les stations de mode battu (A_2 , D_2 , M_2) ou semi-battu (M_8) à celles de mode calme et à fort ensablement mais où l'eau est constamment renouvelée (D_3 , D_5 , D_6 , D_7 , D_8 , A_3 et A_6).

Le passage des faciès de mode battu aux faciès de mode calme se fait graduellement par l'intermédiaire de 2 groupements de stations. Le premier est constitué par les peuplements des vasques (A_1 , A_4 , A_5 , A_7 , D_4 , M_5) où le mode est tantôt agité (aux moments du flot et du jusant), tantôt calme (pendant les étales); ces vasques ont en commun la caractéristique de subir de fortes variations physico-chimiques pendant les marées basses, surtout en période estivale. Le 2e groupement est représenté par 2 stations à *Corallina* (M_1 et D_1) presque constamment immergées et dont le mode relativement calme favorise un certain degré d'ensablement.

Dans ce même plan factoriel (F_1 - F_2) la projection des points espèces se présente sous forme d'un double gradient.

— Suivant l'axe F_1 se distingue, du reste du nuage, un groupement d'espèces inféodées ou préférantes des biotopes lagunaires; il s'agit d'Ostracodes (*Proponocypris pirifera*, *P. intermedia*, *Xestoleberis perula*, *X. intermedia*, *X. communis*, *X. fuscomaculata* et *Aurila woodwardi*), d'Amphipodes (*Corophium*

insidiosum, *Gammarus insensibilis*, *Maera grossimana*, *Colomastix pusilla*, *Elasmopus rapax* et *Hyperria galba*), d'Isopodes (*Cymodoce spinosa*, *Idotea baltica*, *Sphaeroma serratum*, et *Tylos latreili*) et d'un Tanaïdace (*Parasinolobus chevreuxi*).

Selon les travaux de nombreux auteurs (Monod, 1931; Crawford, 1937; Rome, 1942; Hartmann 1953; Ledoyer, 1968; Yassini, 1969 et 1979; Diviacco et Relini 1981; Scipione et coll., 1981; Diviacco, 1982; Holdich et Jones, 1983 et Nachite, 1984), il ressort que ces espèces sont liées aux herbiers, aux Algues vertes, aux substrats sableux et sablo-vaseux riches en débris végétaux, ainsi qu'aux milieux pollués où les facteurs du milieu sont très variables; simultanément réunies dans la lagune de Nador. Celle-ci présente, en effet un degré de confinement important et un fond, peu profond, tapissé d'une couverture végétale constituée essentiellement par des herbiers à *Zostera*, à *Cymodocea* et par des Caulerpales; l'ensemble est installé sur un support sableux ou sablo-vaseux (Tesson et Gensous, 1980; Guelorget et Perthuisot, 1983).

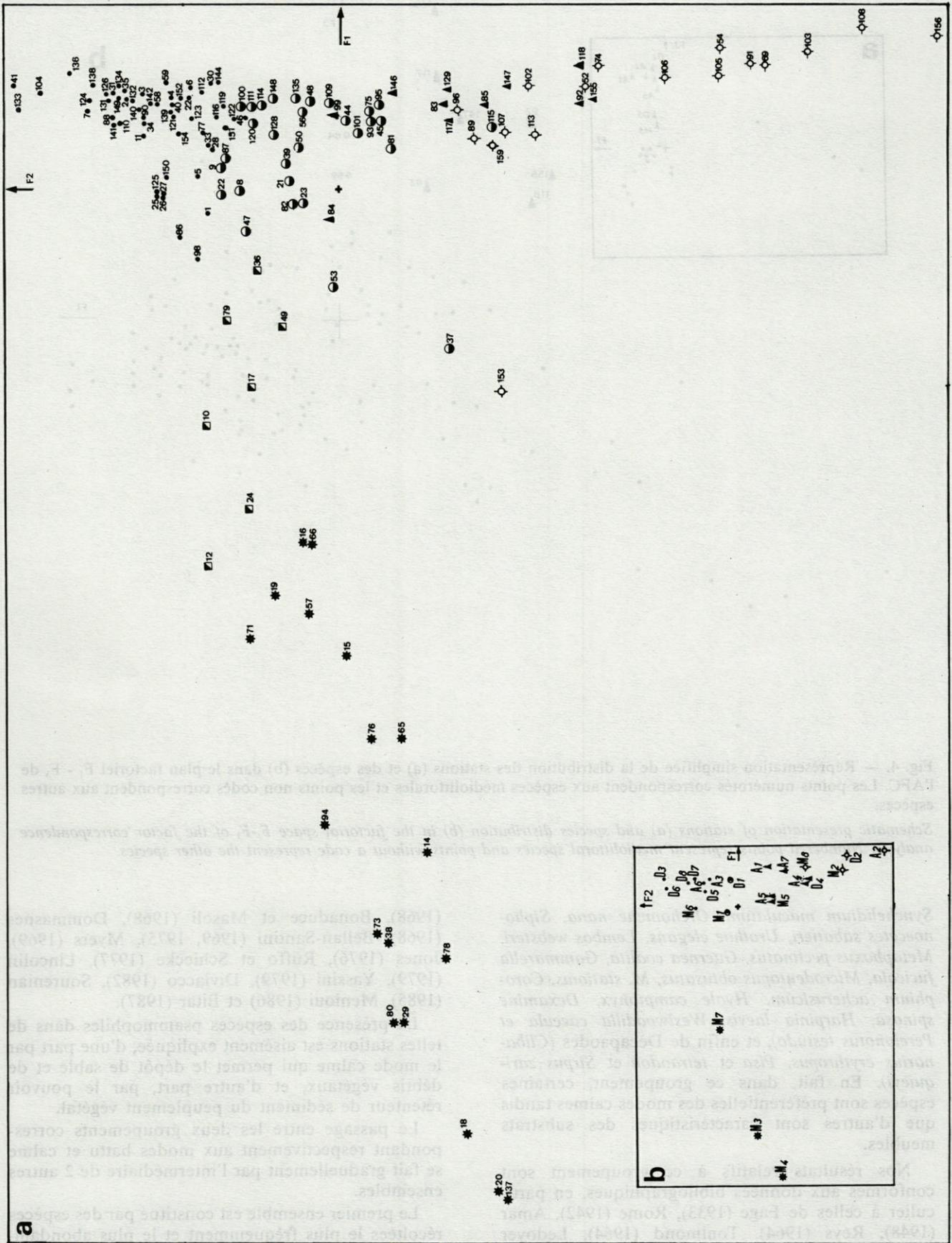
— Suivant l'axe F_2 , les espèces marines se distribuent selon un gradient dont les extrémités sont occupées respectivement par les espèces de mode battu et de mode calme.

Du côté négatif de l'axe F_2 , se regroupent les espèces récoltées exclusivement, ou plus abondamment, dans les stations où l'hydrodynamisme est le plus intense : *Campeopea hirsuta*, *Ischyromene lacazei*, *Porcellana platycheles*, *Parajassa pelagica*, *Hyale pontica*, *Jassa falcata*, *Caprella hirsuta* et *C. dilatata*. Ces espèces, selon les données de Naylor (1955), Dommasnes (1968), Bellan-Santini (1969), Scipione et coll. (1981), Ledoyer et Menioui (1983), Wakabara et coll. (1983) et Desrosiers et coll. (1985), sont hautement préférentielles des biotopes battus.

Du côté positif de F_2 , se regroupent un grand nombre d'espèces préférantes des stations de mode calme présentant un certain degré d'ensablement. Il s'agit en particulier d'Ostracodes (*Aurila woutersi*, *Paradoxostoma simile*, *P. triste*, *P. rarum*, *Loxoconcha stellifera*, *Leptocythere lagunae*, *Bairdia longevaginata*, *Xestoleberis margaritae*, *Rutiderma compressa*, *Aglaioocypris complanata*, de Cumacés (*Cumella limicola*, *Iphinoë trispinosa*, *Nannastacus anguiculatus*), d'Isopodes (*Munna petiti* et *Zenobiana prismatica*), d'Amphipodes (*Aora gracilis*, *Atylus massiliensis*, *A. guttatus*, *Apherusa alacris*, *Pereiocolodes longimanus*,

Fig. 3. — a, distribution des stations (a) et des espèces (b) dans le plan factoriel F_1 - F_2 de l'AFC. b, Distribution des espèces dans le plan factoriel F_1 - F_2 de l'AFC (espèces caractéristiques ou préférentielles des : ○ modes battus et/ou substrats anfractueux; ● des modes calmes ou substrats ensablés; ★ des milieux lagunaires, ▲ des vasques; ■ espèces euryèces; ● espèces eurytopes).

a, distribution of the sampling stations and of the species in the factorial space F_1 - F_2 of the factor correspondence analysis. b, distribution of the species in the F_1 - F_2 factorial space of the factor correspondence analysis (species characteristic of/or preferring : ○ wave-exposed sites and/or sheltered (crevice) substrates; ● calm sites or sandy substrates; ★ lagoonal environments; ▲ pools; ■ euryecean species; ● eurytopic species).



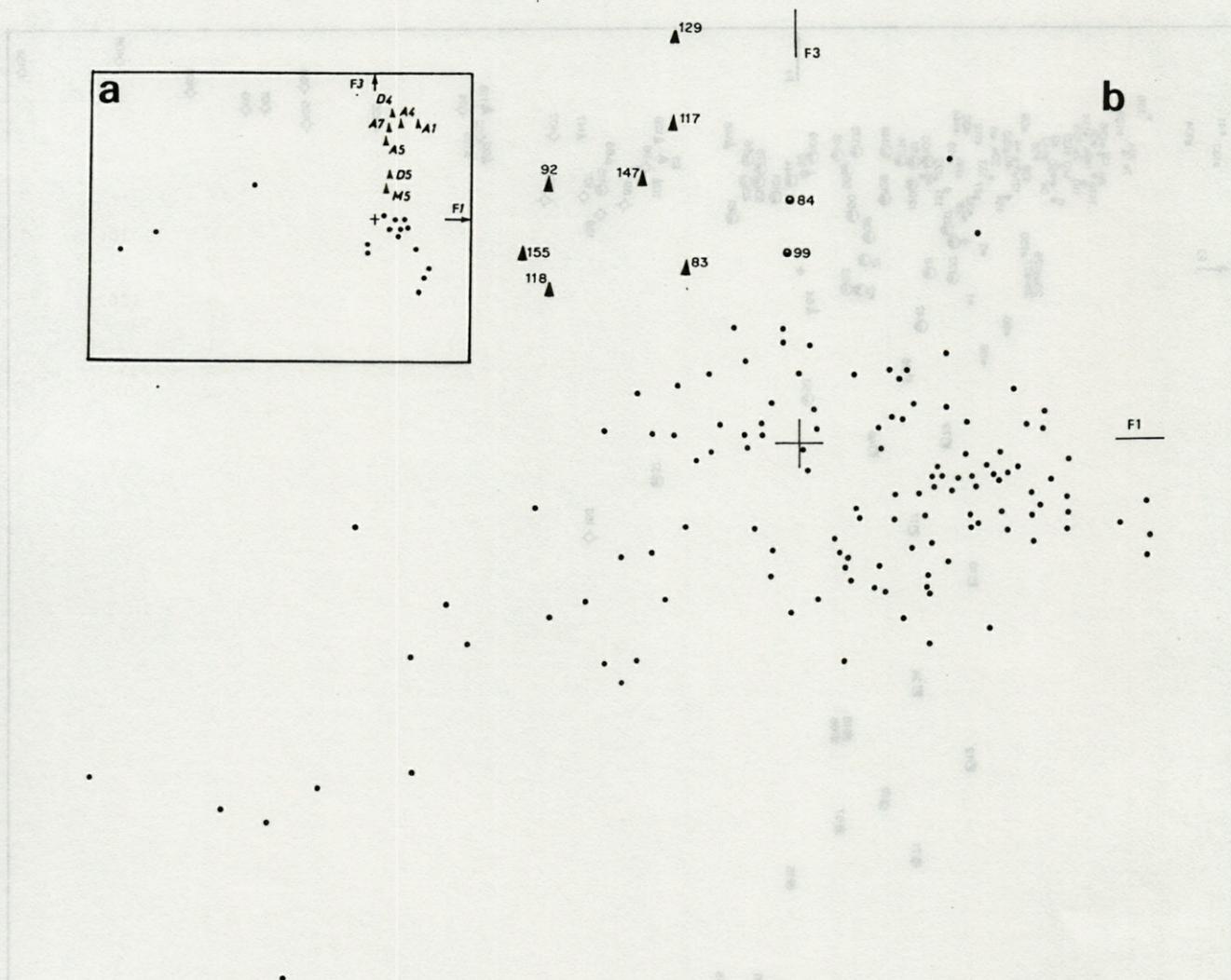


Fig. 4. — Représentation simplifiée de la distribution des stations (a) et des espèces (b) dans le plan factoriel $F_1 - F_3$ de l'AFC. Les points numérotés correspondent aux espèces médiolittorales et les points non codés correspondent aux autres espèces.

Schematic presentation of stations (a) and species distribution (b) in the factorial space F_1-F_3 of the factor correspondence analysis. Numbered points represent mediolittoral species and points without a code represent the other species.

Synchelidium maculatum, Orchomene nana, Siphonocetes sabatieri, Urothoe elegans, Lembos websteri, Metaphoxus pectinatus, Guerneia coalita, Gammarella fucicola, Microdeutopus obtusatus, M. stationis, Corophium acherusicum, Hyale camptonyx, Dexamine spinosa, Harpinia laevis, Westwoodilla caecula et Pereionotus testudo), et enfin de Décapaodes (*Clibanarius erythropus, Pisa et tetraodon et Sirpus zariquieyi*). En fait, dans ce groupement, certaines espèces sont préférentielles des modes calmes tandis que d'autres sont caractéristiques des substrats meubles.

Nos résultats relatifs à ce groupement sont conformes aux données bibliographiques, en particulier à celles de Fage (1933), Rome (1942), Amar (1948), Reys (1964), Toulmond (1964), Ledoyer

(1968), Bonaduce et Masoli (1968), Dommasnes (1968), Bellan-Santini (1969, 1975), Myers (1969), Jones (1976), Ruffo et Schiecke (1977), Lincoln (1979), Yassini (1979), Diviacco (1982), Sourenian (1985), Menioui (1986) et Bitar (1987).

La présence des espèces psammophiles dans de telles stations est aisément expliquée, d'une part par le mode calme qui permet le dépôt de sable et de débris végétaux, et d'autre part, par le pouvoir rétenteur de sédiment du peuplement végétal.

Le passage entre les deux groupements correspondant respectivement aux modes battu et calme se fait graduellement par l'intermédiaire de 2 autres ensembles.

Le premier ensemble est constitué par des espèces récoltées le plus fréquemment et le plus abondam-

OSTRACODES

	CB
<i>Aglaiocypris complanata</i> (Brady & Rober., 1869)	27
<i>Aurila convexa</i> (Baird, 1838)	8
<i>Aurila speyri</i> (Brady, 1868)	23
<i>Aurila woodwardi</i> (Brady, 1868)	14
<i>Aurila woutersi</i> Horne, 1985	7
<i>Bairdia longevaginata</i> Muller, 1894	26
<i>Bairdia mediterranea</i> Muller, 1894	10
<i>Callistocythere lagunae</i>	2
<i>Cylindroleberis mariae</i> (Baird, 1868)	11
<i>Heterocythereis albomaculata</i> (Baird, 1838)	5
<i>Leptocythere lagunae</i> Hartmann, 1958	2
<i>Loxococoncha rhomboidea</i> (Fischer, 1957)	17
<i>Loxococoncha stellifera</i> (Muller, 1894)	1
<i>Paradoxostoma bradyi</i> sars, 1928	9
<i>Paradoxostoma rarum</i> Muller, 1894	25
<i>Paradoxostoma simile</i> Muller, 1894	30
<i>Paradoxostoma triste</i> Muller, 1894	31
<i>Philomedes aspera</i> Muller, 1894	4
<i>Propontocypris intermedia</i> (Brady, 1869)	18
<i>Propontocypris pirifera</i> (Muller, 1894)	20
<i>Rutiderma compressa</i> Brady & Norman, 1894	3
<i>Xestoleberis communis</i> Muller, 1894	16
<i>Xestoleberis fuscomaculata</i> Muller, 1894	19
<i>Xestoleberis intermedia</i> Brady, 1868	15
<i>Xestoleberis intumescens</i> Klie, 1942	21
<i>Xestoleberis margaritae</i> (Brady, 1866)	6
<i>Xestoleberis pellucida</i> Muller, 1894	24
<i>Xestoleberis perula</i> Athersuch, 1976	29
<i>Xestoleberis sexmaculata</i> Athersuch, 1976	28
<i>Xestoleberis ventricosa</i> Muller, 1894	22

AMPHIPODES

<i>Ampelisca rubella</i> A. Costa, 1864	111
<i>Ampelisca serraticaudata</i> Chevreux, 1888	112
<i>Amphilocheus neapolitanus</i> Della valle, 1893	120
<i>Amphithoe ferox</i> (Chevreux, 1902)	83
<i>Amphithoe helleri</i> G. Karaman, 1975	84
<i>Amphithoe ramondi</i> Audouin, 1826	81
<i>Amphithoe riedli</i> Schickel, 1968	82
<i>Aora gracilis</i> (Montagu, 1801)	133
<i>Apherusa alacris</i> Krapp-Schickel, 1969	116
<i>Apherusa mediterranea</i> Koehler, 1911	114
<i>Atylus guttatus</i> (A. Costa, 1851)	125
<i>Atylus massiliensis</i> Bellan-Santini, 1975	126
<i>Colomastix pusilla</i> (Grube, 1861)	94
<i>Corophium ucherusicum</i> (A. Costa, 1867)	77
<i>Corophium insidiosum</i> Crawford, 1937	76
<i>Cymadusa crassicornis</i> (A. Costa, 1857)	129
<i>Dexamine spiniventris</i> (A. Costa, 1853)	87
<i>Dexamine spinosa</i> (Montagu, 1813)	86
<i>Dexamine thea</i> Boeck, 1861	88
<i>Elasmopus pocillimanus</i> (Bate, 1862)	75
<i>Elasmopus rapax</i> A. Costa, 1853	73
<i>Elasmopus</i> sp.	74
<i>Erichtonius brasiliensis</i> (Dana, 1853)	79
<i>Gammarella fucicola</i> Leach, 1813-1814	123
<i>Gammarus insensibilis</i> Stock, 1966	78
<i>Guernea coalita</i> (Norman, 1868)	121
<i>Harpinia laevis</i> Sars, 1891	140
<i>Hyale camptonyx</i> (Heller, 1867)	90
<i>Hyale perieri</i> (Lucas, 1846)	92
<i>Hyale pontica</i> Ratheke, 1867	91
<i>Hyale schmidtii</i> (Heller, 1866)	89
<i>Ischyrocerus anguipes</i> Kröyer, 1838	113
<i>Ischyrocerus inexpectatus</i> Ruffo, 1959	159
<i>Jassa falcata</i> (Montagu, 1808)	106
<i>Jassa ocia</i> (Bate, 1862)	107
<i>Lembos websteri</i> Bate, 1856	122
<i>Leptidepcreum longicorne</i> (Bate & westw., 1861)	124
<i>Lysianassa costae</i> Milne-Edwards, 1830	109
<i>Maera grossimana</i> (Montagu, 1808)	80
<i>Maera inaequipes</i> (A. Costa, 1857)	128
<i>Melita coroninii</i> Heller, 1866	118
<i>Melita palmata</i> (Montagu, 1804)	117
<i>Metaphoxus pectinatus</i> (A. walker, 1896)	142

<i>Microdeutopus chelifera</i> (Bate, 1862))	99
<i>Microdeutopus dammoniensis</i> (Bate, 1856)	100
<i>Microdeutopus obtusatus</i> Myers, 1973	98
<i>Microdeutopus stationis</i> Della valle, 1893	134
<i>Micropythia carinata</i> (Bate, 1862)	93
<i>Orchomene nana</i> (Kröyer, 1846)	110
<i>Parajassa pelagica</i> (Leach, 1814)	108
<i>Peltocoxa dammoniensis</i> (Stebbing, 1885)	135
<i>Peltocoxa gibbosa</i> (Schiecke, 1977)	143
<i>Peltocoxa marioni</i> Catta, 1875	136
<i>Pereiocolodes longimanus</i> (Bate & Westw., 1863)	131
<i>Pereionotus testudo</i> (Montagu, 1808)	119
<i>Podocerus variegatus</i> (Leach, 1813)	115
<i>Pontocrates altamarinus</i> (Bate & Westw., 1862)	139
<i>Siphonocetes sabatieri</i> de Rouville, 1894	138
<i>Stenothoe monoculoides</i> (Montagu, 1815)	95
<i>Stenothoe tergestina</i> (Nebeski, 1880)	96
<i>Sunamphithoe pelagica</i> (Milne-Edwards, 1830)	85
<i>Synchelidium maculatum</i> Stebbing, 1906	141
<i>Urothoe elegans</i> Rathke, 1837	132
<i>Westwoodia caecula</i> (Bate, 1856)	144
<i>Caprella acanthifera</i> Leach, 1814	101
<i>Caprella danilevskii</i> Czernianski, 1868	104
<i>Caprella dilatata</i> Kröyer 1843	103
<i>Caprella hirsuta</i> Mayer, 1890	102
<i>Caprella liparotensis</i> Haller, 1879	105
<i>Hyperia galba</i> (Montagu, 1813)	137

ISOPODES

<i>Astacilla</i> sp.	55
<i>Bagatus stebbingi</i> Monod, 1933	53
<i>Campeopea hirsuta</i> (Montagu, 1804)	54
<i>Cirolana cranchi</i> Leach, 1818	59
<i>Cymodoce emarginata</i> Leach, 1818	49
<i>Cymodoce spinosa</i> (Leach, 1818)	66
<i>Cymodoce truncata</i> Leach, 1814	47
<i>Dynamene bidentata</i> (Adams, 1800)	45
<i>Dynamene edwardsi</i> (Lucas, 1849)	44
<i>Idotea baltica</i> (Pallas, 1772)	65
<i>Idotea pelagica</i> Leach, 1818	69
<i>Ischyromene lacazei</i> Racovista, 1908	52
<i>Jaeropsis brevicornis</i> Amar, 1949	50
<i>Munna petiti</i> Amar, 1948	46
<i>Paranthura costana</i> Bate & Westw., 1868	56
<i>Sphaeroma serratum</i> Fabricius 1787	57
<i>Synisoma capito</i> (Rathke, 1837)	48
<i>Tylos latreilli</i> Audouin, 1825	71
<i>Zenobiana prismatica</i> Risso, 1826	58

TANAIDACES

<i>Apseudes latreilli</i> (Milne-Edwards, 1828)	41
<i>Apseudes talpa</i> (Montagu, 1808)	39
<i>Leptocheilia savignyi</i> (Kröyer, 1842)	36
<i>Parasinolobus chevreuxi</i> Dollfus, 1898)	38
<i>Pseudoparatanaeis batel</i> (Sars, 1882)	40
<i>Pseudotanaeis forcipatus</i> (Lilljeborg, 1864)	48
<i>Tanaeis dulongi</i> Audouin, 1826)	37

CUMACES

<i>Cumella limicola</i> Sars, 1879	33
<i>Iphinoe trispinosa</i> (Goodsir, 1843)	35
<i>Nannastacus anguiculatus</i> (Spence-Bate, 1859)	34

DECAPODES

<i>Acanthonyx lunulatus</i> (Risso, 1816)	153
<i>Athanas nitescens</i> (Leach, 1814)	152
<i>Clibanarius erythropus</i> (Latreille, 1818)	151
<i>Eriphia verrucosa</i> (Forsk., 1775)	146
<i>Hippolyte inermis</i> Leach, 1815	150
<i>Pachygrapsus marmoratus</i> (Fabricius, 1787)	147
<i>Pachygrapsus transversus</i> Gibbs, 1850	155
<i>Pirimela denticulata</i> (Montagu, 1808)	148
<i>Pisa tetraodon</i> Pennant, 1777	154
<i>Porcellana platycheles</i> (Pennant, 1777)	156
<i>Sirpus zariquieyi</i> Gordon, 1953	149

ment dans des vasques soumises en permanence à une alternance d'immersion et d'émersion due au phénomène de marnage. Cet ensemble présente un fort pourcentage d'espèces « médiolittorales » pouvant supporter un certain degré d'émersion; c'est en particulier le cas de *Microdeutopus chelifera*, *Cymadusa crassicornis*, *Hyale perieri*, *Melita palmata*, *Melita coroninii*, *Sunamphithoe pelagica*, *Amphithoe ferox*, *A. helleri*, *Pachygrapsus marmoratus* et *P. transversus* (Ledoyer 1968; Lipkin et Safriel 1971; Van Maren 1975; Lincoln 1979; Calvario et Marques 1984). Dans ce même ensemble, on trouve plusieurs espèces qui, selon les données de Ledoyer (1968), Bellan-Santini (1969), Saldanha (1974) et Ruffo (Com.pers.), sont des formes des modes battus (*Hyale schmidti*, *Jassa oca*, *Podocerus variegatus*, *Stenothoe tergestina*, *Ischyrocerus anguipes* et *I. inexpectatus*). Leur appartenance au stock des espèces des vasques nous paraît incontestablement liée au fait que certaines de ces stations, notamment M_5 et A_4 , se situent à proximité de peuplements de mode battu (à *C. stricta* pour A_4) et *C. fimbriata* pour M_5). Ces espèces seraient charriées de ces peuplements vers les stations médiolittorales voisines.

Le 2e ensemble de transition situé à proximité du barycentre est constitué par les formes les plus « omniprésentes ». Il s'agit des Ostracodes *Ioxoconcha stellifera*, *Aurila convexa*, *Xestoleberis ventricosa*; des Amphipodes *Maera inaequipes*, *Peltoconcha damnoniensis*, *Stenothoe monoculoides*, *Lysianassa costae*, *Amphithoe ramondi*, *A. riedli*, *A. helleri*, *Elasmopus pocillimanus*, *Ampelisca rubella* et *Caprella acanthifera*; de l'Isopode *Jaeropsis brevicornis*; du Tanaïdace *Apeudes talpa* et du Décapode *Pirimela denticulata*. La majorité des auteurs s'accorde pour considérer la plupart de ces espèces comme appartenant soit à la biocénose des Algues photophiles, soit à l'horizon superficiel, soit à l'étage infralittoral; certains les considèrent comme à large répartition dans les milieux des substrats durs ou encore sans signification écologique particulière; nous les avons regroupées sous les qualificatifs d'eurytopes ou à large répartition écologique.

Notons, dans le plan factoriel F_1 - F_2 , la proximité entre groupements d'espèces eurytopes et d'espèces de mode calme; en effet, les formes à large répartition écologique, bien que présentes dans de nombreux peuplements, sont plus abondantes dans ceux des modes calmes. Autrement dit ces derniers sont relativement moins spécialisés que les peuplements des modes battus.

Le dernier noyau à signaler dans le premier plan factoriel est constitué par un ensemble de transition entre les deux groupements des espèces psammophiles et lagunaires. Ces espèces (*Callistocythere lagunae*, *Xestoleberis pellucida*, *Bairdia mediterranea*, *Loxoconcha rhomboidea*, *Pseudotonais forcipatus*, *Leptocheilia savignyi*, *Tanais dulongii* et *Erichthonius brasiliensis*), tout en étant préférentielles des modes calmes et des herbiers avec un substrat plus ou

moins ensablé, sont très tolérantes aux variations des conditions du milieu (Barnard et Reish, 1959; Yassini, 1969 et 1979; Carbonel, 1980; Holdich et Jones, 1983; Mendoza, 1983; Masunari, 1983; Bondorff, 1982).

Le plan factoriel $F_1 \times F_3$ (8,35 % de l'information disponible) permet surtout de mettre en évidence l'importance et l'originalité faunistique des enclaves infralittorales de l'étage médiolittoral, autrement dit les flaques et les vasques (fig.4). Cet axe isole les 7 stations les plus exposées aux variations physico-chimiques du milieu (A_1 , A_4 , A_5 , A_7 , D_4 , D_5 et M_5), avec un groupement d'espèces qualifiées généralement de médiolittorales; les plus représentatives en sont les Amphipodes *Melita palmata*, *M. coroninii*, *Hyale perieri*, *Amphithoe helleri*, *A. ferox*, *C. crassicornis*, *Microdeutopus chelifera* et les Décapodes *Pachygrapsus marmoratus* et *P. transversus*.

CONCLUSION

Au terme de cette analyse, il ressort que la méthode de l'Analyse Factorielle des Correspondances s'est avérée efficace dans la biotypologie des peuplements infralittoraux superficiels des substrats rocheux. Elle a permis une bonne visualisation de la distribution, dans les différentes stations, des espèces et de leurs préférences vis à vis des différents peuplements.

L'organisation biotypologique de nos peuplements est régie en premier lieu par la nature marine ou lagunaire des eaux; cependant, dans les zones franchement marines, l'hydrodynamisme avec les facteurs qui en dépendent, tel que le degré d'ensablement, semble jouer un rôle fondamental. La nature et la physionomie du peuplement végétal ne paraissent jouer dans cette biotypologie qu'un rôle relativement limité.

L'appartenance biotypologique des différentes espèces s'est révélée dans la majorité des cas en parfaite concordance avec les données bibliographiques obtenues par des méthodes autécologiques classiques.

A côté des espèces plus ou moins exigeantes et qui forment des groupements assez spécialisés occupant les extrémités des gradients, cette analyse met en évidence des groupements de transition présentant une certaine signification écologique. Parmi ceux-ci, il faut signaler en particulier les peuplements subissant des périodes prolongées d'émersion tels que ceux des vasques.

Par ailleurs, les espèces eurytopes sont relativement plus abondantes dans les modes calmes, ce qui fait de ces peuplements le type le moins spécialisé.

La proximité entre peuplements ne nous paraît pas être sans intérêt dans la distribution des espèces. En effet, des échanges faunistiques entre stations proches mais aux conditions écologiques différentes

ont pu être mis en évidence; ceci justifie l'existence, au sein d'un même groupement, « d'espèces-enclaves » qui sont écologiquement étrangères à celui-ci.

Il faut signaler, enfin, que cette analyse n'a permis en aucun cas de mettre en évidence une discrimination biogéographique des espèces.

BIBLIOGRAPHIE

- AMAR R., 1948. Une nouvelle espèce méditerranéenne du genre *Munna* (Isopoda Asellota). *Bull. Mus. Hist. Nat. Marseille*, **8** : 62-73.
- ANGELIER E., M.L. ANGELIER et J. LAUGA, 1985. Recherches sur l'écologie des Hydracariens (Hydrachnellae, Acari) dans les eaux courantes. *Annls. Limnol.*, **21** (1) : 25-64.
- BARNARD J.L. et D.J. REISH, 1959. Ecology of Amphipoda and Polychaeta of New Port Bay, California. *All. Hanc. Found. Publ.*, **21** : 1-106.
- BEAUBRUN P.C., 1978. Crustacés Décapodes marcheurs des côtes marocaines (sections des Astacidea, Eryonidea, Palinura, Thalassinidea). *Bull. Inst. Sci. Rabat*, **3** : 1-110.
- BELLAN-SANTINI, D. 1969. Contribution à l'étude des peuplements infralittoraux des substrats rocheux (étude qualitative et quantitative de la frange supérieure). *Rec. Trav. Stat. mar. Endoume*, **63** (4) : 5-294.
- BELLAN-SANTINI, D. 1975. Au sujet d'une nouvelle espèce d'*Atylus* (Amphipoda Dexaminidae) de la Méditerranée : *Atylus messiliensis* n. sp. *Boll. Mus. Civ. st. Nat. Verona*, **1** : 473-479.
- BITAR G., 1980. Etude de l'impact de la pollution par un émissaire urbain (collecteur Cortiou) sur les peuplements infralittoraux des substrats durs dans la côte sud de Marseilleveyre (Marseille). Thèse 3^e cycle, Aix-Marseille II, 137 p.
- BITAR G., 1987. Etude de peuplements benthiques littoraux des côtes atlantiques et méditerranéennes du Maroc. Impact de la pollution. Comparaisons biogéographiques. Thèse Doct. Etat, Univ. Aix-Marseille II, 286 p.
- BONADUCE G. et M. MASOLI, 1968. Marine Ostracoda of Tunisia. *Publ. Staz. Zool. Napoli*, **36** : 458-470.
- BONSDORFF E., 1982. Effects of experimental oil exposure of the fauna associated with *Corallina officinalis* L., intertidal rock pools. *Sarsia*, **68** : 149-155.
- BOURNAUD M., KECK G. et P. RICHOUX, 1980. Les prélèvements de macro-invertébrés benthiques en tant que révélateurs de la physionomie d'une rivière. *Annal. Limnol.*, **16** (1) : 55-75.
- BROCH H., 1927. Studies on moroccan Cirripeds (Atlantic coast). *Bull. Soc. Sci. Nat. Maroc*, **7** (1-3) : 11-38.
- CALVARIO J. et MARQUES J.C., 1984. Etude systématique et écologique d'une collection d'Amphipodes de la zone intertidale de l'estuaire du Tage (Portugal). Occurrence d'*Orchestia kosswigi* Ruffo, 1949; *O. stephensi* Cechini, 1928. *Cien. Biol. Ecol. Supp. (Porto)*, **5** : 79-95.
- CARBONEL P., 1980. Les Ostracodes et leur intérêt dans la définition des écosystèmes estuariens et de la plate forme continentale. Essai d'adaptation à des domaines anciens. Thèse Doct. es-sc. Univ. Bordeaux, I : 348 p.
- CRAWFORD G.I. 1937. A review of the Amphipod genus *Corophium*, with notes on the British species. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **21** : 589-630.
- DAKKI M., 1986 a. Biotypologie et gradient thermique spatio-temporels; étude sur un cours d'eau du Moyen Atlas (Maroc). *Bull. écol.*, **17** (2) :
- DAKKI M., 1986 b. Recherches hydrobiologiques sur le haut Sebou (Moyen Atlas); une contribution à la connaissance faunistique, écologique et historique des eaux courantes sud-méditerranéennes. Thèse Doct. état, Univ. Rabat, 169 p.
- DESROSIERS G., 1977. Contribution à l'étude de l'influence de la pollution sur les peuplements de substrats durs dans le Golfe de Fos. Thèse 3^e cycle, Aix-Marseille II : 93 p.
- DESROSIERS G., BELLAN-SANTINI D. et BRETHERS J.C., 1985. Organisation trophique de quatre peuplements de substrats rocheux selon un gradient de pollution industrielle (Golfe de Fos, France). *Mar. Biol.*, **91** : 107-120.
- DIVIACCO G., 1982. Note sui crostacei Anfipodi delle lagune laziali e campane. *Bull. Mus. Inst. biol. Univ. Genova*, 50 suppl. : 173-177.
- DIVIACCO G. et RELINI G., 1981. Gli Anfipodi della laguna di Orbetello. *Quad. Lab. Tecnol. Pesca* : 283-291.
- DOMMASNES A., 1968. Variations in the meiofauna of *Corallina officinalis* L. with wave exposure. *Sarsia*, **34** : 117-124.
- EL AGBANI M.A., 1984. Le réseau hydrographique du Bassin versant de l'Oued Bou Regreg (Plateau Central marocain), Essai de Biotypologie. Thèse 3^e cycle, Lyon, 138 p.
- EL KAIM B., 1974. Contribution à l'étude écologique d'un estuaire atlantique marocain : l'estuaire du Bou Regreg. Thèse Doct. Etat, Univ. Bordeaux I : 251 p.
- FAGE L., 1933. Pêches planctoniques à la lumière effectuées à Banyuls-sur-mer et à Concarneau. 3. Crustacés. *Arch. Zool. exp. gén.*, **76** (3) : 105-248.
- FRONTIER S. et IBANEZ F., 1974. Utilisation d'une cotation d'abondance fondée sur une progression géométrique pour l'analyse en composantes principales en écologie planctonique. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **14** (3) : 217-224.
- GIUDICELLI J., DIA A. et LEGIER P., 1980. Etude hydrobiologique d'une rivière de région méditerranéenne, l'Argens (Var, France) : habitats, hydrochimie, distribution de la faune benthique. *Bijdr. tot Dierk.*, **50** (2) : 303-341.
- GUELORGET O. et PERTHUISOT J.P., 1983. Le domaine paralique. Expressions géologiques, biologiques et économiques du confinement. *Trav. Lab. Géol. E.N.S. Paris*, **16** : 136 p.
- HARTMANN G., 1953. Ostracodes des eaux souterraines de la Méditerranée et de Majorque. *Vie Milieu*, **4** (2) : 238-253.
- HOLDICH D.M. et JONES J.A., 1983. British Tanaids. Keys and notes for the identification of the species. *Synopsis of the British fauna*, **27** : 93 p.
- JONES N.S., 1976. British marine Cumaceans. Keys and notes for the identification of the species. *Synopsis of the British fauna*, n° 7.
- LEDOYER M., 1968. Ecologie de la faune vagile des biotopes méditerranéens accessibles en Scaphandre autonome (région de Marseille principalement). IV. Synthèse de l'étude écologique. *Rec. trav. Stat. mar. Endoume*, **60** (44) : 125-295.

- LEDOYER M. et MENIOUI M., 1983. Considérations sur la répartition du Gammarien (Crustacea, Amphipoda) *Jassa facalta* (Montagu, 1808). *Bull. Inst. Sci. Rabat*, **7** : 93-114.
- LEUNG TACK KIT D., 1972. Etude d'un milieu pollué : le vieux port de Marseille. Influence des conditions physiques et chimiques sur la physionomie des peuplements des quais. *Téthys*, **3** (4) : 767-826.
- LINCOLN R.J., 1979. British Marine Amphipoda : Gammaridea. Brit. Mus. (Nat. Hist.), London, : 1-658.
- LIPKIN Y. et SAFRIEL U., 1971. Intertidal zonation on rocky shores at Mirhmoret (Méditerranée) : *J. ecol.*, **59** : 1-30.
- MASUNARIS, 1983. Post marsupial development and population dynamics of *Leptocheilia savignyi* (Kroyer, 1842) (Tanaidacea). *Crustaceana*, **44** (2) : 151-162.
- MENDOZA J.A., 1983. Some aspects of the autecology of *Leptocheilia dubia* (Kroyer, 1842) (Tanaidacea). *Crustaceana*, **44** (3) : 225-240.
- MENIOUI M., 1983. Etude des peuplements algaux superficiels de mode calme des côtes de provence (Méditerranée Nord-Occidentale). Thèse 3^e cycle, Aix-Marseille II : 127 p.
- MENIOUI M., 1986. Présence de *Microdeutopus obtusatus* Myers sur la côte atlantique du Maroc. *Bull. Inst. Sci. Rabat*, **10** (sous presse).
- MENIOUI M., 1988. Contribution à la connaissance des peuplements infralittoraux superficiels des côtes atlanto-méditerranéennes du Maroc. Etude faunistique, écologique et biogéographique. Thèse Etat, Univ. Mohamed V, Rabat, 256 p.
- MENIOUI M. (sous presse). Study of some infralittoral epifaunal communities in the Tarfaya region. *Bull. Inst. Sci. Rabat*, n° special (sous presse).
- MENIOUI M. et BAYED A., 1986. Contribution à la connaissance des Amphipodes Gammariens de la côte atlantique du Maroc. *Bull. Inst. Sci. Rabat*, **10** (sous presse).
- MENIOUI M. et NACHITE D., 1987. Les Ostracodes des peuplements infralittoraux superficiels des côtes rocheuses marocaines : I. Méditerranée. *Bull. Inst. Sci. Rabat*, **11** (sous presse).
- MENIOUI M. et RUFFO S., 1987. Considérations sur quelques Amphipodes intéressants trouvés sur les côtes du Maroc. *Bull. Mus. Civ. St. Nat. Verona*, **14** (sous presse).
- MONOD Th., 1925 a. Tanaidacés et Isopodes aquatiques de l'Afrique occidentale et septentrionale. Première partie (avec un appendice par W.M. Tattersal). *Bull. Soc. Sci. Nat. Maroc*, **5** (3) : 61-85.
- MONOD Th., 1925 b. Tanaidacés et Isopodes aquatiques de l'Afrique occidentale et septentrionale. Deuxième partie : Tanaidacea (Fin), Anthuridae (fin), Stenetriidae, Jaeridae (Janirini), Munnidae (Munnini), Asellidae, Limnoridae. *Bull. Soc. Sci. nat. Maroc*, **5** (6) : 233-247.
- MONOD Th., 1926. Les Gnathiidae : essai monographique (morphologie, biologie, systématique). *Mém. Soc. Sci. nat. Maroc*, **13** : 667 p.
- MONOD Th., 1931. Tanaidacés et Isopodes aquatiques de l'Afrique occidentale et septentrionale. troisième partie : Sphaeromatidae. *Mém. Soc. Sci. Nat. Maroc*, **29** : 91 p.
- MYERS A.A., 1969. The ecology and systématique of gammaridean Amphipoda of the island of Khios. *Bull. Gall. Hellen.*, **2** (1) : 19-34.
- NACHITE D., 1984. Les ostracodes actuels des plates formes et du domaine profond de la Méditerranée occidentale : leur intérêt pour l'évolution paléohydrologique au Quaternaire terminal. Thèse 3^e cycle, Univ. Bordeaux I, 113 p.
- NAYLOR E., 1955. The comparative external morphology and revised taxonomy of the british species of *Idotea*. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, **34** : 467-493.
- REYS J.P., 1964. Notes sur les Ostracodes des phanérogames côtes de Provence. *Rec. trav. Stat. mar. Endoume*, **32** (48) : 183-202.
- ROME D.R., 1942. Ostracodes marins des environs de Monaco. 2^e note. *Bull. Inst. Oceanogr.*, **819** : 1-31.
- ROS J.O. et GILL J.M., 1985. Opisthobranches des grottes sous-marines de l'île de Majorca (Baléares). CIESMM : 141-145.
- RUFFO S. et SCHIECKE U., 1977. Le specie mediterranea del Genera *Lepidepecreum* Bate et Westwood (Amphipoda, Lysianassidae). *Boll. Mus. Civ. St. nat. Verona*, **4** : 429-447.
- SALDANHA L., 1974. Estudo do povimento des horizontes superiores da rocha littoral da costa da Arrabida (Portugal). Mus. Lab. Zool. antropol. Fac. Sci. Lisboa, (2), **5** (1) : 382 p.
- SCIPIONE B., CARNEVALE G., CINELLI F., FRESI E., MARSELLA L., POUTICELLI M.P. et TARAMELLI E., 1981. Ricerche sui popolamento bentonici di substrato duro del porto di Ischia infralittorale fotofilo. III. Amphipodi Quad Lab. Tecnof. Pesca, **3** (suppl. 1) : 505-517.
- SOURENIAN B., 1985. Le benthos littoral de Dabaa (Méditerranée, Egypte). IV. Premières données sur la macrofaune des sables infralittoraux. CIESMM, **29** (5) : 253-255.
- TESSON M. et GENSOUS B., 1980. Les sédiments superficiels du plateau continental du Rif Oriental. *Notes Mém. Serv. Geol. Maroc*, **46** : 183-194.
- TOULMOND A., 1964. Les Amphipodes des faciès sableux intertidaux de Roscoff. Aperçus faunistiques et écologiques. *Cah. Biol. Mar.*, **5** : 319-342.
- VAN MAREN M., 1975. Some notes on the intertidal Gammarids (Crustacea, Amphipoda) from the Atlantic Coast of the Iberian peninsula. *Beaufortia*, **23** (303) : 153-168.
- VERNEAUX J., 1973. Recherches écologiques sur le réseau hydrographique du Doubs. Essai de biotypologie. Thèse Etat Besançon, 260 p.
- WAKABARA Y., TARAGAM A.S. et TEKEDA A.M., 1983. Comparative study of the Amphipod Fauna living on sargassum of two Itanhaem Shores. Brazil. *J. Crust. biol.*, **3** (4) : 602-608.
- YASSINI I., 1969. Ecologie des associations d'ostracodes du Bassin d'Arcachon et du littoral atlantique Application à l'interprétation de quelques populations du Tertiaire Aquitain. *Bull. Inst. géol. Bassin Aquit.*, **7** : 1-288.
- YASSINI I., 1979. The littoral system ostracodes from the bay of Bou-Ismaïl, Algiers Algeria. *Rev. esp. Microplaeont.*, **2** (3) : 353-416.

Reçu le 25 Avril 1988; received April 25, 1988

Accepté le 24 Octobre 1988; accepted October 24, 1988

UN CLIMAGRAMME ET UN SYSTÈME D'ÉTAGES PHYTOCLIMATIQUES UTILISABLES SIMULTANÉMENT EN AFRIQUE DU NORD ET EN EUROPE OCCIDENTALE

A climagram and a phytoclimatic belts system simultaneously utilizable in north Africa and western Europe

B. DEFAUT

Bédeilhac - Aynat, 09400 Tarascon

CLIMAGRAMME
INDICE D'ARIDITÉ
ÉTAGES PHYTOCLIMATIQUES

CLIMAGRAM
ARIDITY INDEX
PHYTOCLIMATIC BELTS

RÉSUMÉ — Un climagramme est proposé avec, en abscisses, un nouvel indice d'aridité, dérivé de celui d'Emberger, et en ordonnées, la température moyenne annuelle. Ce climagramme permet la représentation des étages phytoclimatiques depuis le Sahara marocain jusqu'au Nord de la France, au moins.

ABSTRACT — A climagram is constructed with a new index of aridity derived from that of Emberger, and the annual mean temperature. It allows to represent phytoclimatic belts from the moroccan Sahara to at least the North of France.

Cette étude a été réalisée en marge d'un travail sur la taxonomie et l'écologie des synusies orthoptériques en région paléarctique occidentale (Defaut, 1987).

Elle comprend d'abord une rapide mise au point sur les notions d'étage bioclimatique et d'étage de végétation, et un essai de définition phytosociologique des étages bioclimatiques. Ensuite je montre comment, au prix de quelques modifications portant sur les paramètres climatiques, on peut étendre à la France non méditerranéenne le climagramme conçu par Emberger pour la région méditerranéenne. Dans la discussion je reviendrai sur les notions d'étage bioclimatique et d'étage de végétation, et dans la conclusion je préciserai la définition climatique du bioclimat méditerranéen et en proposerai une définition phytosociologique.

A. Notions d'étage bioclimatique et d'étage de végétation

L'accord entre les différents auteurs traitant de ces questions n'est pas unanime et la situation est assez embrouillée, malgré plusieurs mises au point

récentes (Ozenda 1973, Daget 1977 b, Donadieu 1977, Achhal *et al.* 1980, notamment) :

Pour Emberger (1964) et pour Sauvage (1963) les expressions « étage bioclimatique » et « étage de végétation » sont synonymes. Selon ces auteurs il existe une relation étroite entre climat et végétation (Emberger, 1942 : p. 105, 1964 : p. 9), de telle sorte que la connaissance du climat en un lieu permet de prévoir la végétation climacique et, réciproquement, l'observation de la végétation permet de déduire le climat.

Au contraire Quezel et ses collaborateurs (*in* Achhal *et al.* 1980) ainsi que Ozenda (1975) adoptent une définition restrictive du terme étage, qui sous-entend une relation préférentielle avec le paramètre température; les étages de végétation sont les tranches altitudinales de la végétation. Ils préconisent les termes « zone » ou « ambiance » pour désigner les étages bioclimatiques ou phytoclimatiques d'Emberger qui, eux, se succèdent à la fois verticalement et horizontalement (Il vaut certainement mieux parler d'étage phytoclimatique pour désigner les étages bioclimatiques construits sur la végétation. C'est ce que je ferai dans la suite de ce

travail). (On pourrait encore signaler Rivas-Martinez (1960) qui utilise le terme « ombro-climat » pour les étages phytoclimatiques (= bioclimatiques) d'Emberger et celui d'« étage bioclimatique » pour les tranches altitudinales de végétation).

Il semble qu'il se pose là, en fait, un double problème : problème de vocabulaire (le terme « étage ») et problème de fond.

Pour ce qui est du vocabulaire, il faut d'abord remarquer que les paramètres climatiques qui varient avec l'altitude (température, mais également pluviosité, continentalité thermique, etc...) varient aussi horizontalement (en fonction de la latitude, de l'éloignement par rapport à la mer, etc...).

C'est pourquoi la zonation verticale de la végétation se retrouve horizontalement : l'étage de végétation est « la réplique biologique du climat » (Emberger 1939, Sauvage 1963). Le mot « étage » pour désigner cette zonation à la fois verticale et horizontale n'est alors peut-être pas très bien choisi, en effet; mais après tout il n'est pas plus choquant que le mot association dans association végétale. De surcroît il a été utilisé dans ce sens par de très nombreux écologues, depuis Emberger jusqu'à aujourd'hui.

Le problème de fond me paraît plus délicat. On peut facilement admettre qu'en Europe non méditerranéenne, c'est-à-dire en climat dépourvu de saison sèche, le facteur température est généralement le responsable principal de la zonation végétale (cette opinion sera reprise et nuancée dans la discussion finale).

Toute la question est alors de savoir si Emberger a eu raison de prétendre qu'en climat méditerranéen l'aridité était le facteur prépondérant pour la végétation. A priori on est tenté de lui donner raison; cependant la réalité botanique de ses étages est niée, au moins implicitement, par les récents travaux de phytosociologie marocaine (dans le Rif, par ex, les forêts de l'*Oleo-Quercion rotundifoliae* correspondraient aux étages bioclimatiques « subhumide, humide et perhumide, exceptionnellement semi-aride supérieur » (Benabid, 1983 : p.103)). Les étages d'Emberger (1939) ne seraient-ils donc que vue de l'esprit? J'ai tenté de répondre par la négative à cette question dans le paragraphe suivant, en proposant une correspondance entre ces étages et les grandes unités phytosociologiques.

B. Vers une définition phytosociologique des étages phytoclimatiques

Ce que je me propose de faire ici ce n'est pas de répertorier le contenu phytosociologique des étages phytoclimatiques d'Emberger mais de redéfinir ceux-ci en les faisant coïncider avec des unités phytosociologiques de rang aussi élevé que possible

(seront pris en compte uniquement les groupements climax dont le déterminisme est essentiellement climatique).

1. Remarques préliminaires

a. Le raccordement des étages méditerranéens français avec les étages marocains

Pour raccorder les étages méditerranéens français aux étages marocains je me suis appuyé fondamentalement sur l'observation suivante : lorsqu'on passe du domaine climatique des *Quercetea ilicis* à une ambiance plus « fraîche » (au sens hygrique et thermique) on entre dans le domaine des *Quercetea pubescentis*, que ce soit verticalement ou horizontalement, au Maroc ou en France. Cette succession constante n'est pas fortuite; au contraire elle a nécessairement une signification écologique profonde.

D'autre part Emberger (1939) a indiqué que France et Maroc possédaient en commun les étages méditerranéens subhumide et humide. Le premier étage, qui est « avant tout l'étage du Chêne-vert », correspond grosso modo aux *Quercetea ilicis*. L'étage méditerranéen humide, défini comme « l'étage par excellence du Cèdre, du Sapin du Maroc et des Chênes à feuilles caduques » correspond essentiellement, lui, aux *Quercetea pubescentis*, c'est-à-dire à l'étage « subméditerranéen » des auteurs français. Mais ce dernier étage n'appartient pas au climat méditerranéen...

Il y a là une contradiction intéressante. Tout se passe comme si l'abondance de la pluviosité annuelle (au moins 2 000 mm sur les hauts sommets rifains, en climat méditerranéen humide) compensait la sécheresse estivale (environ 50 mm de pluie) pour aboutir finalement à un bioclimat « moyen », de type subméditerranéen c'est-à-dire non méditerranéen; (à titre de comparaison Millau et Valence, en climat subméditerranéen, ont une pluviosité annuelle respectivement de 730 et 845 mm et une pluviosité estivale de 170 et 165 mm : la pluviosité annuelle est moins élevée à Millau et Valence que dans le Rif mais la sécheresse estivale y est moins accentuée). Dans ces conditions ne faudrait-il pas nuancer la définition du climat méditerranéen proposée par Emberger (1943), puis précisée par Daget (1984) en ces termes : pour qu'un climat extratropical soit méditerranéen il faut et il suffit que l'été soit la saison la moins arrosée et que, de plus, il soit sec ? A moins d'accepter que les *Quercetea pubescentis* relèvent d'un climat méditerranéen au Maroc et non méditerranéen en France; mais cela reviendrait à nier toute valeur bioclimatique à la végétation !

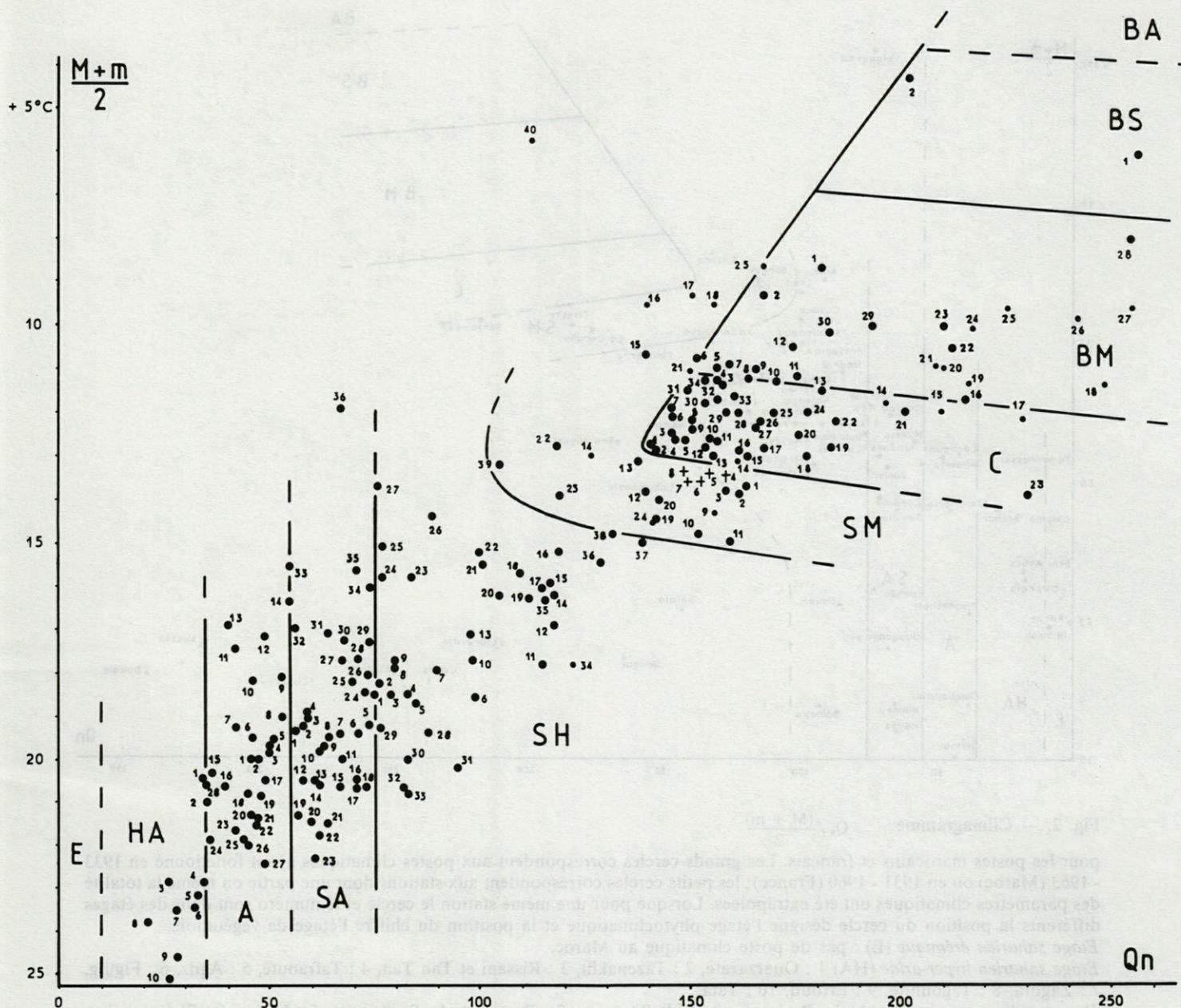


Fig. 1. — Extrait du climagramme Q_2/m établi par Sauvage (1963) sur les données climatiques de la période 1925-1949. HA : étage méditerranéen hyper-aride; A : étage méditerranéen aride; SA : étage méditerranéen semi-aride; SH : étage méditerranéen subhumide; H : étage méditerranéen humide.

Extract from the Q_2/m climagram made by Sauvage (1963) with climatic data of 1925-1949 period. HA : Hyper-arid mediterranean belt; A : arid mediterranean belt; SA : semi-arid mediterranean belt; SH : subhumid mediterranean belt; H : humid mediterranean belt.

b. Les autres étages marocains

A propos des étages les plus arides du Maroc Emberger (1938, 1939) admet qu'un climat est véritablement désertique si les pluies sont non seulement très faibles mais surtout tombent sans aucune périodicité; la végétation est alors constituée uniquement d'éphémérophytes. Défini ainsi, le « désert-vrai » n'existe pas au Maroc semble-t-il, même

en considérant l'ex-Sahara espagnol (se reporter à la « carte de la végétation méditerranéenne », UNESCO/FAO, 1968).

L'étage méditerranéen saharien sensu Emberger est donc (probablement) ce qu'il y a de plus aride au Maroc. Méditerranéen, cet étage l'est par ses pluies qui tombent régulièrement en saison froide; mais il ne l'est guère par sa végétation : l'élément saharo-arabique domine partout les autres éléments,

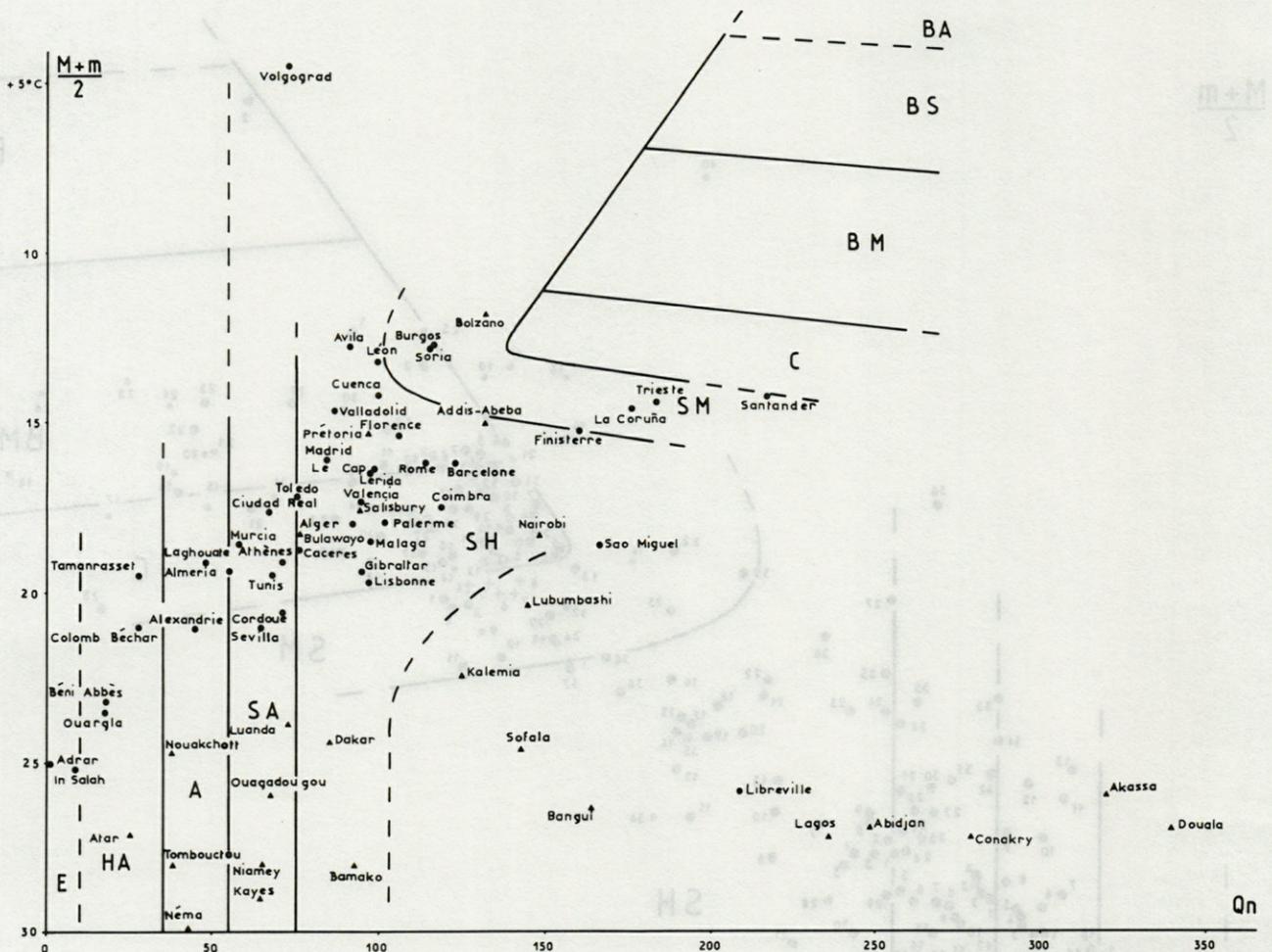


Fig. 2. — Climagramme $Q_n / \frac{(M+m)}{2}$

pour les postes marocains et français. Les grands cercles correspondent aux postes climatiques ayant fonctionné en 1933 - 1963 (Maroc) ou en 1931 - 1960 (France); les petits cercles correspondent aux stations dont une partie ou même la totalité des paramètres climatiques ont été extrapolées. Lorsque pour une même station le cercle et le numéro sont dans des étages différents la position du cercle désigne l'étage phytoclimatique et la position du chiffre l'étage de végétation.

Etage saharien érémiqne (E) : pas de poste climatique au Maroc.

Etage saharien hyper-aride (HA) 1 : Ouarzazate, 2 : Tazenakht, 3 : Rissani et Tan Tan, 4 : Tafraoute, 5 : Agdz, 6 : Figuig, 7 : Zagora, 8 : Tagounite, 9 : Erfoud, 10 : Tata.

Etage méditerranéen aride (A) 1 : Bou Arfa, 2 : Sidi Benmour, 3 : Berguent, 4 : Boutarzate, 5 : Midar, 6 : El Kelaa-des-Mgounaa, 7 : Tiznit, 8 : Berrechid, 9 : Dar Driouch, 10 : Boulmane-du-Dadès, 11 : Outate-el-Haj, 12 : Agadir, 13 : Irherm, 14 : Arhbalou, 15 : Ksar-es-Souk, 16 : Taroudant, 17 : Zaouia-Lalla, 18 : Guercif, 19 : Youssoufia, 20 : Tamaran, 21 : El Borouj, 22 : Marrakech, 23 : Ben Guerir, 24 : Argana, 25 : Imfout, 26 : El-Kelaa-des-Sraghna, 27 : Had-des-Draa.

Etage méditerranéen semi-aride (SA) 1 : Rommani, 2 : Khourigba, 3 : Oujda, 4 : Safi, 5 : Melilla, 6 : Meknès, 7 : Al Hoceima, 8 : Ben Slimane, 9 : Ain Taoujdate, 10 : Tedders, 11 : Fès, 12 : Sidi Slimane, 13 : Ain Johra, 14 : Tiflète, 15 : Souk-el-Arbaa-du-Gharb, 16 : Khenifra, 17 : Bin-el-Ouidane, 18 : Taza, 19 : Ait Ourir, 20 : El Kansera, 21 : Karia-ba-Mohamed, 22 : Kasba Tadla, 23 : Tissa, 24 : Moulay-bou-Azza, 25 : Amismiz, 26 : Aknoul, 27 : Bouznika, 28 : Mohamma, 29 : Casablanca, 30 : El Khatouate, 31 : El Jadida, 32 : Midelt, 33 : Asemrir, 34 : Essaouira, 35 : Berkine, 36 : Outerbate.

Etage méditerranéen subhumide (SH) 1 : Kénitra, 2 : Rabat, 3 : Larache, 4 : Oulmès, 5 : Ceuta, 6 : Chaouène, 7 : Tainaste, 8 : Sefrou, 9 : El Hajeb, 10 : Azrou, 11 : Tanger, 12 : St Jean-Cap-Ferrat, 13 : Ain Leuh, 14 : Toulon, 15 : Nîmes, 16 : St Raphaël, 17 : Cap Béar, 18 : Marseille, 19 : Montpellier, 20 : Bastia, 21 : Ajaccio, 22 : Marignane, 23 : Arhbala, 24 : Tizi-n'Test, 25 : Immouzère-des-Marmoucha, 26 : Immouzère-du-Kandar, 27 : Ait Mahmed, 28 : Tétouan, 29 : Berkane, 30 : Khémis, 31 : Zoumi, 32 : Ouezzane, 33 : Taounate, 34 : Jbel Oudka (Maison forestière), 35 : Perpignan, 36 : Nice, 37 : Orange, 38 : Carcassonne, 39 : Ifrane, 40 : Jbel Bou-Iblane (sommets).

Etage subméditerranéen (SM) 1 : Bordeaux, 2 : Cazeaux, 3 : Mont-de-Marsan, 4 : Angoulême, 5 : La Rochelle et Gourdon, 6 : Pointe-de-Chassiron, 7 : Cognac, 8 : St Genis-Laval, 9 : Pointe-de-la-Coubre, 10 : Montélimar, 11 : Cap Ferret, 12 : Toulouse, 13 : Millau, 14 : Comps, 15 : Embrun, 16 : Briançon, 17 : Les Escalles, 18 : Barcelonette, 19 : Valence, 20 : Agen, 21 : Gap, 22 : Bab-bou-Idir, 23 : Ketama, 24 : Jbel Oudka (sommets), 25 : Jbels Tissirène et Tidirhine (sommets).

Etage collinéen (C) 1 : Poitiers, 2 : Angers, 3 : Clermont-Ferrand, 4 : Baugé, 5 : Tours et le Mans, 6 : Orléans et Melun, 7 : Chartres, 8 : Auxerre, 9 : Bourges, 10 : Rennes et St Maur, 11 : Chateauroux, 12 : Paris (Montsouris), 13 : Nantes et Belle-Île, 14 : Jbel Sougna (sommets), 15 : Carnac, 16 : Bron, 17 : Ile de Groix, 18 : Pau, 19 : Ile d'Ouessant, 20 : Ile de Bréhat, 21 : Cherbourg, 22 : Lorient, 23 : Biarritz, 24 : Ambérieu, 25 : Limoges et Grenoble, 26 : Mâcon, 27 : Vichy, 28 : Nevers, 29 : St Etienne, 30 : Trappes, 31 : Reims, 32 : Alençon et Dijon, 33 : Rouen et Caen, 34 : Metz.

Etage boréo-montagnard (BM) 1 : Lus-La-Croix-Haute, 2 : Bourg-st-Maurice, 3 : Beauvais, 4 : Strasbourg, 5 : Boulogne, 6 : Le Puy, 7 : Mulhouse, 8 : Lille et Dunkerque, 9 : St Quentin, 10 : La Hève, 11 : Abbeville, 12 : Luxeuil, 13 : Challes-les-Eaux, 14 : Le Faouet, 15 : Coulouvray, 16 : Brest, 17 : Coray, 18 : Brennilis, 19 : Bouvante, 20 : Arbois, Bolbec et Royère, 21 : Lons-Le-Saunier, 22 : Belfort, 23 : Chateau-Chinon, 24 : Pontarlier, 25 : Mont-Dore, 26 : Col-du-Lioran, 27 : Les Rousses, 28 : St Hilaire-du-Touvet, 29 : Tarare-les-Sauvages, 30 : Langres et Mont-Saint-Vincent.

Etage boréo-subalpin (BS) 1 : Mont Aigoual, 2 : Mont Ventoux. $Q_n / \frac{(M + m)}{2}$ climagram for the french and moroccan climatic stations. Large circles are indicating the climatic stations having functioned for 1933-1963 (Morocco) or 1931-1960 (France); small circles are indicating stations for which part or else all of climatic parameters have been extrapolated. When for a same station the circle and the number are situated in distinct belts the circle's place indicates phytoclimatic belt and number's place indicates vegetation belt.

Eremic saharien belt (E) : no climatic station in Morocco.

Hyper-arid saharien belt (HA) 1 : Ouarzazate, 2 : Tazenakht, 3 : Rissani and Tan Tan, 4 : Tafraoute, 5 : Agdz, 6 : Figuig, 7 : Zagora, 8 : Tagounite, 9 : Erfoud, 10 : Tata.

Arid méditerranéen belt (A) 1 : Bou Arfa, 2 : Sidi Benmour, 3 : Berguent, 4 : Boutarzate, 5 : Midar, 6 : El Kelaa-des-Mgounaa, 7 : Tiznit, 8 : Berrechid, 9 : Dar Driouch, 10 : Boulmane-du-Dadès, 11 : Outate-el-Haj, 12 : Agadir, 13 : Irherm, 14 : Arhbalou, 15 : Ksar-es-Souk, 16 : Taroudant, 17 : Zaouia-Lalla, 18 : Guercif, 19 : Youssoufia, 20 : Tamanar, 21 : El Borouj, 22 : Marrakech, 23 : Ben Guerir, 24 : Argana, 25 : Imfout, 26 : El-Kelaa-des-Sraghna, 27 : Had-des-Draa.

Semi-arid méditerranéen belt (SA) 1 : Rommani, 2 : Khourigba, 3 : Oujda, 4 : Safi, 5 : Melilla, 6 : Meknès, 7 : Al Hoceïma, 8 : Ben Slimane, 9 : Aïn Taoujdate, 10 : Tedders, 11 : Fès, 12 : Sidi Slimane, 13 : Aïn Johra, 14 : Tiflète, 15 : Souk-el-Arbaa-du-Gharb, 16 : Khenifra, 17 : Bin-el-Ouidane, 18 : Taza, 19 : Aït Ourir, 20 : El Kansera, 21 : Karia-ba-Mohamed, 22 : Kasba Tadla, 23 : Tissa, 24 : Moulay-bou-Azza, 25 : Amismiz, 26 : Aknoul, 27 : Bouznika, 28 : Mohammedia, 29 : Casablanca, 30 : El Khatouate, 31 : El Jadida, 32 : Midelt, 33 : Asemrir, 34 : Essaouira, 35 : Berkine, 36 : Outerbate.

Subhumid méditerranéen belt (SH) 1 : Kénitra, 2 : Rabat, 3 : Larache, 4 : Oulmès, 5 : Ceuta, 6 : Chaouène, 7 : Tainaste, 8 : Sefrou, 9 : El Hajeb, 10 : Azrou, 11 : Tanger, 12 : St Jean-Cap-Ferrat, 13 : Aïn Leuh, 14 : Toulon, 15 : Nîmes, 16 : St Raphaël, 17 : Cap Béar, 18 : Marseille, 20 : Bastia, 21 : Ajaccio, 22 : Marignane, 23 : Arhbalou, 24 : Tizi-n'Test, 25 : Immouzère-des-Marmoucha, 26 : Immouzère-du-kandar, 27 : Aït Mahmed, 28 : Tétouan, 29 : Berkane, 30 : Khémis, 31 : Zoumi, 32 : Ouezzane, 33 : Taounate, 34 : Jbel Oudka (forester's lodge), 35 : Perpignan, 36 : Nice, 37 : Orange, 38 : Carcassonne, 39 : Ifrane, 40 : Jbel Bou-Iblane (summit).

Subméditerranéen belt (SM) 1 : Bordeaux, 2 : Cazeaux, 3 : Mont-de-Marsan, 4 : Angoulême, 5 : La Rochelle and Gourdon, 6 : Pointe-de-Chassiron, 7 : Cognac, 8 : St Genis-Laval, 9 : Pointe de la Coubre, 10 : Montélimar, 11 : Cap Ferret, 12 : Toulouse, 13 : Millau, 14 : Comps, 15 : Embrun, 16 : Briançon, 17 : Les Escales, 18 : Barcelonnette, 19 : Valence, 20 : Agen, 21 : Gap, 22 : Bab-bou-Idir, 23 : Ketama, 24 : Jbel Oudka (summit), 25 : Jbels Tissirène and Tidirhine (summits).

Hillean belt (C) 1 : Poitiers, 2 : Angers, 3 : Clermont-Ferrand, 4 : Baugé, 5 : Tours and Le Mans, 6 : Orléans et Melun, 7 : Chartres, 8 : Auxerre, 9 : Bourges, 10 : Rennes et St Maur, 11 : Chateauroux, 12 : Paris (Montsouris), 13 : Nantes et Belle-Île, 14 : Jbel Sougna (summit), 15 : Carnac, 16 : Bron, 17 : Ile de Groix, 18 : Pau, 19 : Ile d'Ouessant, 20 : Ile de Bréhat, 21 : Cherbourg, 22 : Lorient, 23 : Biarritz, 24 : Ambérieu, 25 : Limoges et Grenoble, 26 : Mâcon, 27 : Vichy, 28 : Nevers, 29 : St Etienne, 30 : Trappes, 31 : Reims, 32 : Alençon et Dijon, 33 : Rouen et Caen, 34 : Metz.

Boreo-montagnard belt (BM) 1 : Lus-La Croix-Haute, 2 : Bourg-st-Maurice, 3 : Beauvais, 4 : Strasbourg, 5 : Boulogne, 6 : Le Puy, 7 : Mulhouse, 8 : Lille et Dunkerque, 9 : St Quentin, 10 : La Hève, 11 : Abbeville, 12 : Luxeuil, 13 : Challes-les-Eaux, 14 : Le Faouet, 15 : Coulouvray, 16 : Brest, 17 : Coray, 18 : Brennilis, 19 : Bouvante, 20 : Arbois, Bolbec et Royère, 21 : Lons-le-Saunier, 22 : Belfort, 23 : Chateau-Chinon, 24 : Pontarlier, 25 : Mont-Dore, 26 : Col-du-Lioran, 27 : Les Rousses, 28 : St Hilaire-du-Touvet, 29 : Tarare-les-Sauvages, 30 : Langres et Mont-Saint-Vincent.

Boreo-subalpin belt (BS) 1 : Mont Aigoual, 2 : Mont Ventoux.

notamment l'élément méditerranéen et l'élément tropical. Cela se vérifie d'ailleurs sur l'ensemble du Sahara, excepté le « Sahara méridional » (sensu Quezel, 1965) qui appartient par sa végétation au Sahel. Corrélativement les unités phytosociologiques de rang supérieur (ordre et classe) sont spéciales à la région saharo-arabique. Tout ceci traduit une unité phytoclimatique indéniable.

Ainsi, en deçà d'un certain seuil (50 mm ou bien 100 mm selon les auteurs, et peut-être selon les endroits), le rythme des précipitations n'importe guère pour la végétation, l'insuffisance des pluies

primant tout. Je propose alors de séparer les notions d'étages « sahariens » et d'étages « méditerranéens »; la distinction reposera sur les critères suivants :

— Etages sahariens (L'adjectif « sahariens » a ici un sens très général, aussi général que celui attribué à « méditerranéen » par Emberger pour ses étages phytoclimatiques) : pluies très faibles, inférieures à 100 mm/an selon Quezel, 1965 (mais à 50 mm/an en Algérie selon Barry et Celles, 1972/73). Végétation fugace (éphémérophytes), ou bien végétation pérenne mais contractée (c'est-à-dire confinée aux

dépansions topographiques) ou diffuse. Les associations principales appartiennent aux *Salsolito-Nitrarietalia*, aux *Asterisceto-Forskaletea* et aux *Pergulariето-Pulicarietea*.

— Etages méditerranéens : pluies supérieures à 100 (ou 50) mm/an et tombant pendant la saison froide. La végétation climacique est dense (steppes denses, matorrals, forêts). Les associations climaciques relèvent des *Quercetea ilicis* ou des *Ononido-Rosmarinetea*.

c. Les autres étages français

Pour les étages présents seulement en France on remarquera que les hêtraies des *Fagetalia silvaticae* s'observent en altitude dans le Sud et le centre du pays (postes climatiques du Lus-La-Croix Haute, Pontarlier, Col-du-Lioran, St Hilaire-du-Touvet, Tarare-les-Sauvages, Les Rousses, Bouvante, Mont-Dore, Mt St Vincent, Royère, Arbois, Lons-le-Saunier...) et aussi dans les plaines du Nord et du Nord-Ouest (Abbeville, St Quentin, Challes, Le Faouet, Coulouvray, Vengeons, Coray, Brennilis, Bolbec...). Je propose de voir là l'étage « boréo-montagnard ». Il est à noter que certaines chênaies acidophiles du *Quercion robori-petraeae* (étage collinéen) sont intriquées avec les hêtraies septentrionales dont elles constituent probablement un stade de dégradation (Gehu, 1971) : dans le Nord de la France, la Belgique, le Danemark, l'Allemagne, etc...

Les fruticées arborées subalpines et les pelouses alpines des montagnes françaises étant respectivement affines (plus ou moins) des taïgas et des toundras des hautes latitudes on peut alors parler d'étages « boréo-subalpin » et « boréo-alpin ».

2. Correspondances proposées entre étages phytoclimatiques et unités phytosociologiques

Les correspondances proposées ci-dessous pourront être affinées ultérieurement; elles devront surtout être complétées par des données concernant la péninsule ibérique et l'Europe du Nord, en particulier.

ETAGE SAHARIEN EREMIQUE (E sur les fig. 2 et 3)

(Etage érémitique supérieur de Quezel, 1965, étage érémitique supérieur de Barry et Celles, 1972/73).

Pas de végétation, ou végétation fugace, constituée uniquement d'éphémérophytes. C'est le désert vrai au sens d'Emberger (et, comme on l'a dit plus haut, cet étage ne semble pas être représenté sur le territoire marocain).

ETAGE SAHARIEN HYPER-ARIDE (HA)

(Etage méditerranéen saharien au sens d'Emberger)

Sur les hammadas et les rocailles, *Asterisceto-Forskaletea* Quezel, 1965 (au Maroc *Atractylion babelii* Lemee, 1953, nov. stat. Quezel, 1965, *Senecion flavi* Quezel, 1965) : pseudo-steppes à *Fredolia aretioides* (= *Anabasis a.*), notamment.

Dans les dépansions, *Pergulariето-Pulicarietea* Quezel, 1965 (au Maroc *Anthirrhineto-Zillion* Quezel, 1965, *Acaciето-Panicion* Quezel, 1954) : savannes désertiques à épineux (avec *Acacia raddiana* en particulier).

Dans les terrains salés, *Salsolito-Nitrarietalia* Quezel, 1965; cet ordre dépend des *Salicornietea* Br.-Bl. et Tx., 1943; (au Maroc, probablement l'alliance *Limoniastreto-Zygophyllion* Quezel).

(En ce qui concerne la végétation des sables l'étude de Quezel, 1965, n'a pas permis à cet auteur de préciser les unités de rang supérieur à celui de l'association).

Selon le mode d'occupation du sol par la végétation divers auteurs ont distingué, du plus aride au moins aride, une steppe contractée (étage érémitique moyen au sens de Quezel, 1965, étage érémitique moyen au sens de Barry et Celles, 1972/73) et une steppe diffuse (étages érémitique inférieur et érémitique inférieur pour les mêmes auteurs). Ces subdivisions ont plutôt valeur de sous-étage que d'étage (sous-étage inférieur pour la steppe contractée, supérieur pour la steppe diffuse).

ETAGE MEDITERRANEEN ARIDE (A)

Steppes denses, climaciques, des *Quercetea ilicis* Br.-Bl., 1947.

Steppes arborées des *Acacio-Arganietalia* Barbero et al., 1982 (*Acacion gummiferae* Barbero et al., 1981, *Senecio-Arganion* Barbero et al., 1982 : steppes à Gommier, à Arganier, à Betoum), et steppes à Alfa ou à Chih (leur étude phytosociologique n'a pas encore été faite au Maroc).

ETAGE MEDITERRANEEN SEMI-ARIDE (SA)

Matorrals arborés climaciques des *Quercetea ilicis* : *Pistacio-Rhamnietalia* Rivas-Martinez (1975), *Asparago-Rhamnion* Rivas-Goday, 1964, em. Rivas-Martinez, 1975 (seulement deux des trois sous-alliances), avec bétoumaies, callitriaias, oléastriaias, junipéraiies rouges (des associations des *Pistacio-Rhamnietalia* sont présentes dans les étages méditerranéens plus humides mais elles n'y sont pas climaciques (exception pour le *Juniperion lyciae* : fourrés littoraux climaciques à Genévrier rouge (« correction » induite par l'existence d'embruns salés ?)) : elles représentent des stades de dégradation des groupements forestiers des *Quercetalia ilicis*).

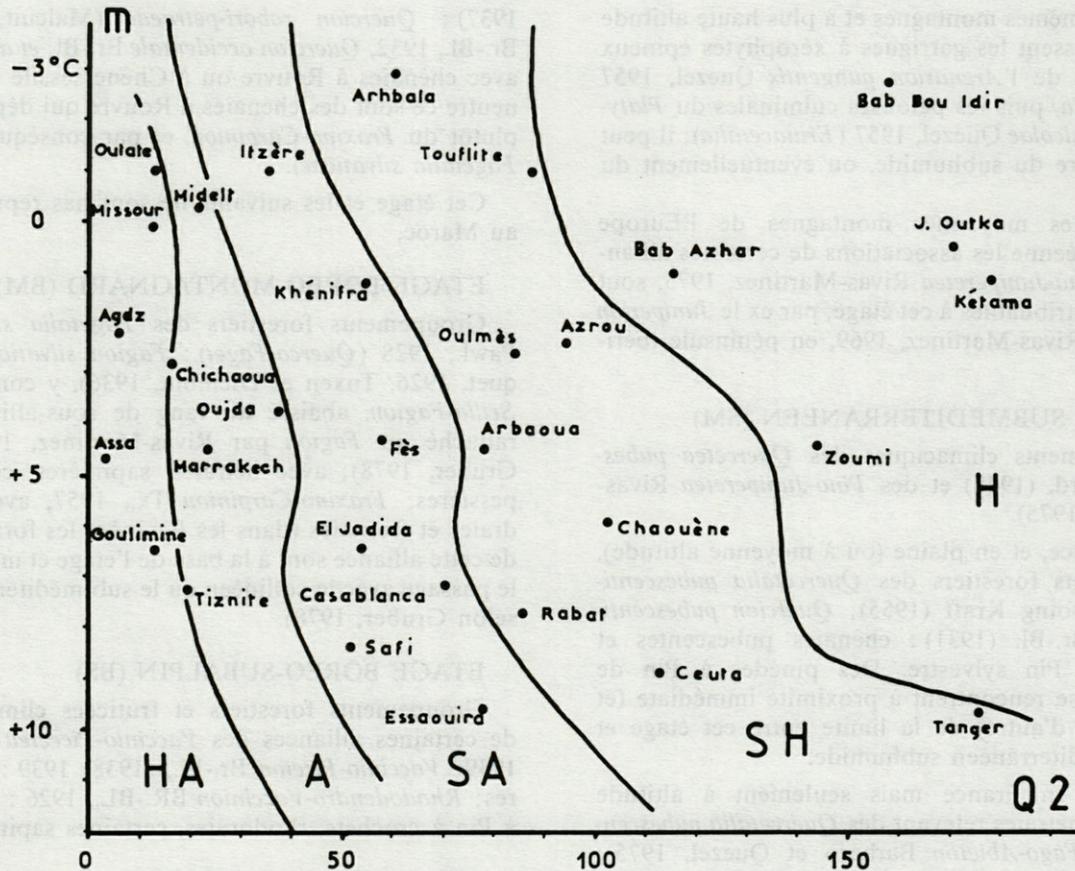


Fig. 3. — Climagramme $Q_n / \frac{(M + m)}{2}$

avec d'autres postes climatiques européens et africains. P' est situé en saison froide (postes climatiques représentés par des triangles) ou bien en saison chaude (postes représentés par des cercles).

$$Q_n / \frac{(M + m)}{2}$$

climagram with other european and african climatic stations. P' is situated in cold season (climatic stations represented by triangles) or else in hot season (stations represented by circles).

ETAGE MEDITERRANEEN SUBHUMIDE (SH)

En plaine ou à moyenne altitude, groupements forestiers des *Quercetea ilicis*: *Quercetalia ilicis* Br.-Bl., (1931) 1936. Du plus chaud (ou xérique) au plus frais, d'abord *Oleo-Quercion* Barbero *et al.*, 1981: chênaies vertes surtout, mais aussi coccifères, subéraies, chênaies caducifoliées, callitriaies, oléastraies (Maroc); puis *Balansaeo-Quercion* Barbero *et al.*, 1981 (Maroc), ou *Quercion ilicis* Br.-Bl., (1931) 1936 (France), ou *Quercion rotundifoliae* Rivas-Goday, 1959 (France): chênaies vertes, subéraies, chênaies caducifoliées.

A haute altitude sur le Haut-Atlas et le Moyen-Atlas, garrigues climaciques de l'*Ormenion scariosae* Quezel, 1957 (*Erinacetalia* Quezel, 1951, *Ononido-Rosmarinetea* Br.-Bl., 1947). En fait l'interprétation bioclimatique de ces garrigues à xérophytes épineux en coussin, intimement associées à des thurifères, n'est pas immédiate; dans le Haut-Atlas occidental

et central ces formations succèdent en altitude aux chênaies vertes subhumides du *Balansaeo-Quercion* (observations d'après Quezel, 1957, et Barbero *et al.*, 1981); et s'il est vrai que la pluviosité diminue avec l'altitude à partir de ce niveau on pourrait alors y voir soit une variante sèche et froide de l'étage subhumide, soit déjà l'étage semi-aride comme le pensait Emberger; mais sur le flanc Nord du Jbel Bou-Iblane (Moyen-Atlas Oriental) la thuriféraire et les garrigues de l'*Ormenion* succèdent à une cédraie subméditerranéenne (*Quercetea pubescentis*), (observations d'après Quezel (1957) et Barbero *et al.* (1981)); cela incite fortement à y voir une variante très froide du subhumide plutôt que du semi-aride; d'ailleurs cette conclusion est mieux en accord avec ce que l'on sait de la distribution de cette espèce dans le Sud-Est de la France (à lire Ozenda (1975) il semble que *J. thurifera* et les groupements de l'*Ormenion* pénètrent assez loin dans l'étage subméditerranéen).

Sur ces mêmes montagnes et à plus haute altitude encore croissent les garrigues à xérophytes épineux en coussin de l'*Arenarion pungentis* Quezel, 1957 (*Erinacetalia*) puis les pelouses culminales du *Platycapnion saxicolae* Quezel, 1957 (*Erinacetalia*); il peut s'agir encore du subhumide, ou éventuellement du semi-aride.

(Dans les moyennes montagnes de l'Europe méditerranéenne les associations de certaines alliances des *Pino-Juniperetea* Rivas-Martinez, 1975, sont peut être attribuables à cet étage, par ex le *Juniperion thuriferae* Rivas-Martinez, 1969, en péninsule ibérique...).

ETAGE SUBMEDITERRANEEN (SM)

Groupements climaciques des *Quercetea pubescentis* Oberd. (1948) et des *Pino-Juniperetea* Rivas-Martinez (1975).

En France, et en plaine (ou à moyenne altitude), groupements forestiers des *Quercetalia pubescenti-petraeae* Doing Kraft (1955); *Quercion pubescenti-petraeae* Br.-Bl. (1931) : chênaies pubescentes et pinèdes à Pin sylvestre. Des pinèdes à Pin de Salzman se rencontrent à proximité immédiate (et de part et d'autre) de la limite entre cet étage et l'étage méditerranéen subhumide.

Encore en France mais seulement à altitude moyenne, hêtraies relevant des *Quercetalia pubescentis* (*Buxo-Fago-Abieton* Barbero et Quezel, 1975); bois clairs et fruticées appartenant à certaines alliances des *Pino-Juniperetea* : *Pino-Cytision purgantis* Rivas-Martinez (1964), avec pinèdes à Pin sylvestre et landes à Genêt purgatif ou à Raisin d'Ours.

Plus haut, bois clairs et fruticées du *Juniperion nanae* Br.-Bl., 1930 (*Pino-Juniperetea*) : pinèdes à Pin à crochets et landes à Raisin d'Ours et à Genévrier Nain.

Au Maroc, et uniquement en altitude, groupements forestiers des *Quercu-Cedretalia* Barbero et al., 1974 (ordre s'intégrant aux *Quercetea pubescentis*); deux alliances sont connues, le *Paeonio-Cedrion* Barbero et al. (1981) et le *Violo-Cedrion* Barbero et al. (1981), qui regroupent la majorité des cédraies et des sapinières mais aussi certaines chênaies vertes et de nombreuses chênaies caducifoliées.

Défini ainsi l'étage subméditerranéen se situe en limite de l'écologie méditerranéenne non seulement en plaine mais aussi en altitude. Il correspond à l'étage subméditerranéen de Gaussen, aux étages subalpin, montagnard et collinéen « de type sec » ou « méridional » de plusieurs auteurs français, à l'étage supraméditerranéen de Quezel d'Ozenda, à l'étage montagnard-méditerranéen de Quezel (= oroméditerranéen pour Ozenda) et en partie à la base de l'étage altiméditerranéen d'Ozenda.

ETAGE COLLINEEN (C)

Groupements forestiers des *Quercetalia robori-petraeae* Tx., 1931 (*Quercu-Fagetea* Br.-Bl. et Viegler,

1937) : *Quercion robori-petraeae* (Malcuit, 1929) Br.-Bl., 1932, *Quercion occidentale* Br.-Bl. et al., 1956, avec chênaies à Rouvre ou à Chêne sessile (sur sol neutre ce sont des chênaies à Rouvre qui dépendent plutôt du *Fraxino-Carpinion*, et par conséquent des *Fagetalia silvaticae*).

Cet étage et les suivants ne sont pas représentés au Maroc.

ETAGE BOREO-MONTAGNARD (BM)

Groupements forestiers des *Fagetalia silvaticae* Pawl., 1928 (*Quercu-Faget*) : *Fagion silvaticae* (Luket, 1926, Tuxen et Diemont, 1936), y compris le *Scillo-Fagion*, abaissé au rang de sous-alliance et rattaché au *Fagion* par Rivas-Martinez, 1974 (in Gruber, 1978); avec hêtraies, sapinières, certaines pessières; *Fraxino-Carpinion* Tx., 1957, avec coudraies et fresnaies (dans les Pyrénées les formations de cette alliance sont à la base de l'étage et marquent le passage avec le collinéen ou le sub-méditerranéen, selon Gruber, 1978).

ETAGE BOREO-SUBALPIN (BS)

Groupements forestiers et fruticées climaciques de certaines alliances des *Vaccinio-Piceetea* Br.-Bl., 1939; *Vaccinio-Piceion* Br.-Bl., (1938) 1939 : pessières; *Rhododendro-Vaccinion* BR.-BL., 1926 : pinèdes à Pin à crochets, rhodoraies, certaines sapinières.

ETAGE BOREO-ALPIN (BA)

Fruticées climaciques de certaines alliances des *Vaccinio-Piceetea*; *Loiseleurio-Vaccinion* Br.-Bl., 1926 : loiseleuriaies; *Rhododendro-Vaccinion* Br.-Bl., 1926 : empétraies.

Pelouses climaciques des *Elyno-Seslerietea* Br.-Bl., 1948 (*Caricion ferrugineae* Br.-Bl., 1931, *Oxytropo-Elynion* Br.-Bl., 1948) et des *Caricetea curvulae* Br.-Bl., 1946 (*Festucion supinae* Br.-Bl., 1948, *Caricion curvulae* Br.-Bl., 1925).

C. Un climagramme unique pour la France et le Maroc (et, par extension, pour l'Afrique du Nord et l'Europe occidentale)

1. Le quotient pluviothermique et le climagramme d'Emberger et de Sauvage

Dans ce paragraphe c'est l'approche climatique des étages qui va être envisagée.

Emberger (1930, 1955) a mis au point pour le Maroc un indice traduisant l'aridité climatique annuelle, ou « quotient pluviothermique ». Il a proposé successivement 2 formules :

$$Q_1 = \frac{50 P}{\left(\frac{M + m}{2}\right) (M - m)}$$

où P est la hauteur annuelle des précipitations, en mm, M la moyenne des températures maximales du mois le plus chaud et m la moyenne des températures minimales du mois le plus froid, en degrés Celsius; et

$$Q_2 = \frac{1\,000\,P}{\left(\frac{M+m}{2}\right)(M-m)}$$

dans laquelle M et m sont exprimés en degrés Kelvin, ce qui permet d'éviter les valeurs négatives pour

$$\frac{(M+m)}{2}$$

Avec M et m exprimés en degrés Celsius cette formule s'écrit :

$$Q_2 = \frac{1\,000\,P}{\left[\left(\frac{M+m}{2}\right) + 273\right](M-m)}$$

Sur le diagramme construit par Sauvage (1963), avec Q_2 sur l'un des axes et m sur l'autre axe ou « climagramme Q_2/m », la végétation spontanée des postes climatiques marocains se répartit selon des bandes régulièrement étagées, qui sont les étages de végétation, ou étages phytoclimatiques (fig. 1) tout cela est désormais très classique (Lemée 1967, Molinier et Vignes 1971, Daget 1977 b, 1984, Ozenda 1982, Dajoz 1982,...) (à propos de la nécessaire distinction entre les notions d'étage de végétation et d'étage phytoclimatique, voir la discussion finale)..

Mais, comme l'ont fait observer ses promoteurs, le Q_2 d'Emberger est adapté au climat méditerranéen et uniquement à lui (il est d'ailleurs facile de vérifier que des localités non méditerranéennes comme Paris ou Angers, par ex, se placent au sein de l'étage méditerranéen subhumide sur le climagramme Q_2/m). Il était donc nécessaire pour mon travail de trouver 2 nouveaux paramètres climatiques tels que le climagramme correspondant montre une répartition harmonieuse des étages de végétation, depuis les stations les plus arides du Maroc jusqu'aux stations les plus fraîches de France.

2. Les paramètres climatiques proposés pour le nouveau climagramme

Après diverses tentatives infructueuses j'ai, pour finir, simplement modifié la formule du quotient pluviothermique d'Emberger et changé le paramètre exprimant la température.

Concernant l'expression de l'aridité climatique le problème à résoudre consistait à prendre en compte non seulement l'aridité annuelle globale, ce qui est déjà atteint avec Q_2 , mais aussi l'aridité de la saison sèche. En effet, s'il pleut annuellement davantage à Ifrane (1100 mm) qu'à Paris (620 mm), c'est à Ifrane que l'été est « sec » (51 mm, contre 177 mm à Paris, pour ne parler que de la pluviosité); d'où la présence

d'une flore typiquement « méditerranéenne », c'est-à-dire adaptée à la sécheresse de la saison chaude (la sécheresse d'une période donnée est généralement exprimée par le rapport entre sa pluviosité et sa température moyenne; Emberger (1942, 1943) a adopté un mode d'évaluation voisin pour la sécheresse estivale : $S = PE/M$, où PE est la pluviosité estivale); cette formule n'est pas empruntée à Giacobbe (qui a d'ailleurs proposé une formule légèrement différente : $PE/M \times 100$), mais a été élaborée par Emberger « en toute indépendance » (Emberger, 1953, p. 25).

Par tâtonnement je suis arrivé à une formule qui paraît satisfaisante :

$$\frac{100(P + 10 P')}{\left[\left(\frac{M+m}{2}\right) + 30\right](M-m)}$$

où P' est la pluviosité du trimestre le plus sec; M et m sont exprimés en degrés Celsius. Cet abandon des degrés Kelvin répond à une critique du Q_2 formulée notamment par Sauvage (1963 : p. 26) et par Ozenda (1982 : p. 183), selon laquelle

$$\frac{(M+m)}{2}$$

exprimé en degré K varie fort peu en valeur relative. L'addition de la constante + 30 permet d'éviter les valeurs négatives.

En fait j'utilise la formule

$$Q_n = 10 \sqrt{\frac{100(P + 10 P')}{\left[\left(\frac{M+m}{2}\right) + 30\right](M-m)}}$$

qui a l'avantage de beaucoup mieux équilibrer la surface des différents étages de végétation sur le climagramme.

Pour l'ordonnée du climagramme j'ai fait des essais avec m, M, $M - m$ et $\frac{(M+m)}{2}$

Les résultats les meilleurs, et de loin, ont été obtenus avec $\frac{(M+m)}{2}$

(qui est, notons le, assimilable approximativement à la température moyenne annuelle).

3. Le climagramme $Q_n / \frac{(M+m)}{2}$ au Maroc et en France (Fig. 2)

Ayant construit le climagramme

$$Q_n / \frac{(M+m)}{2}$$

avec la totalité des postes climatiques marocains qui ont fonctionné pendant la période 1933-1963 (Thauvin et Zivcovic, 1969) et la totalité des postes français qui ont fonctionné en 1931-1960 (Garnier, 1967) j'ai complété en plaçant quelques stations supplémentaires dont j'ai calculé les paramètres climatiques à partir de cartes que j'ai établies spécia-

lement à cet effet (stations marocaines), ou bien (stations françaises) à partir de « l'Atlas climatique de la France » publié par la Météorologie Nationale (Paris, 1969); j'ai tenté de pallier l'insuffisance des postes climatiques dans les étages boréo-montagnard à boréo-alpin en utilisant mes observations sur la végétation des stations orthoptériques. Dans le climagramme, j'ai volontairement placé la température en ordonnées, et non en abscisses, et je l'ai fait décroître vers le haut, car ainsi la succession des étages ou sous-étages qui sont sous la dépendance de ce facteur ressemble à celle qu'on dessine sur les coupes topographiques.

a. *Les étages phytoclimatiques marocains sur le*

$$\text{climagramme } Q_n / \frac{(M + m)}{2}$$

La plupart des postes climatiques marocains s'inscrivent dans le même étage phytoclimatique que sur le climagramme Q_2 / m de Sauvage (1963). Les exceptions, une quinzaine, s'expliquent facilement :

d'une part j'ai « redressé », après Le Houerou (1958, 1959) et Gounot (1958), (in Daget (1977 b)), les contours des étages (les contours très onduleux adoptés par Sauvage ne sont pas justifiables autrement que par le souci de faire entrer à tout prix tel poste climatique dans tel étage; cependant il est bien connu aujourd'hui que des « corrections » locales, édaphiques notamment, peuvent permettre le développement d'une végétation en désaccord avec le climat général);

d'autre part la valeur des paramètres climatiques a notablement varié pour certains postes entre la période 1925-1949, utilisée par Sauvage pour le climagramme Q_2 / m , et la période 1933-1963 utilisée ici. On observe en effet que ces postes changent d'étage sur le même climagramme Q_2 / m selon que l'on considère l'une ou l'autre période.

Indépendamment des postes climatiques, j'ai voulu savoir si les sommets les plus copieusement arrosés du Maroc (ils sont tous dans le Rif) se placeraient correctement sur le climagramme

$$Q_n / \frac{(M + m)}{2}$$

On sait (Benabid, 1982, 1984) qu'ils portent une végétation relevant des *Quercetea pubescentis*, ce qui désigne l'étage subméditerranéen. Or sur le climagramme les 3 sommets retenus Jbels Sougna, Tissirène et Tidirhine tombent en limite de l'étage subméditerranéen et des étages collinéen ou boréo-montagnard; cela est plutôt satisfaisant (d'autant que les paramètres climatiques que j'ai calculés pour ces sommets sont forcément approximatifs).

Enfin le climagramme

$$Q_n / \frac{(M + m)}{2}$$

apporte au moins une amélioration par rapport à celui de Sauvage : Zoumi vient se placer dans l'étage

méditerranéen subhumide et non plus dans l'étage subméditerranéen (= « méditerranéen humide »), ce qui est visiblement souhaité par Sauvage (1963 : p. 21).

b. *Les étages phytoclimatiques français sur le*

$$\text{climagramme } Q_n / \frac{(M + m)}{2}$$

Sauvage (1963) a porté un certain nombre de localités méditerranéennes françaises sur son climagramme Q_2 / m .

Sur les 14 localités méditerranéennes pour lesquelles j'ai pu calculer Q_2 et Q_n seuls Orange et Nice changent d'étage avec le nouveau climagramme : ils passent du subméditerranéen (très près de la limite inférieure) au méditerranéen subhumide, ce qui est mieux en accord avec la végétation.

Pour ce qui est du domaine climatique non méditerranéen on observe sur le climagramme que le remplacement des chênaies rouvres de l'étage collinéen par les chênaies pubescentes de l'étage subméditerranéen s'opère en vertu d'une modification soit du facteur température, soit du facteur aridité :

— A degré d'aridité égal le remplacement se produit quand la température moyenne annuelle augmente (chênaies rouvres à Tours, Chateauroux, Pau, etc..., chênaies pubescentes ou formations équivalentes à Toulouse, Agen, Cazaux, etc...).

— A température annuelle égale le remplacement s'opère quand l'aridité climatique augmente (rouvraies à Angers, Metz, ..., et chênaies pubescentes à Comps, Gap, Embrun).

C'est du moins l'explication que suggère fortement le dessin en croissant formé par l'étage subméditerranéen autour de l'étage collinéen.

En somme, l'apparition d'une végétation subméditerranéenne (sensu lato) latéralement au collinéen ou au boréo-montagnard dépend d'une augmentation de l'aridité ou bien (chênaies pubescentes thermophiles) d'une augmentation de la température, tandis que les étages plus humides et (ou) plus froids que le subméditerranéen répondent à un déterminisme essentiellement thermique.

4. DISCUSSION

D'une manière générale on pourrait objecter que je n'ai pas attribué à la continentalité thermique le rôle qui lui revient dans la définition des étages phytoclimatiques en Europe non méditerranéenne. En effet plusieurs auteurs distinguent 2 ou 3 étages à l'intérieur de ce que j'appelle l'étage collinéen : étage atlantique (dans les Pyrénées, végétation appartenant aux séries du Chêne pédonculé et du Chêne tauzin), étage collinéen médio-européen (sé-

rie du Chêne sessile), voire encore (Dupias, 1985 : p. 65) étage sub-atlantique.

En réalité le même problème se pose également en Afrique du Nord; ainsi Debrach (1953) a proposé une classification des climats marocains basés sur la continentalité thermique, repérée par $M - m$: climats insulaire, littoral, semi-continentale et continentale. Une telle classification pourrait facilement trouver une justification botanique; par ex Agadir et Midelt (qui relèvent du même étage aride selon Emberger) sont respectivement en climat littoral ($M - m = 19,7^\circ\text{C}$) et en climat semi-continentale (presque continentale : $M - m = 34,4^\circ\text{C}$), et leur végétation climacique est pour l'une l'arganeraie et pour l'autre la steppe à Alfa ou à Armoise blanche.

L'idéal serait donc certainement de situer les postes climatiques non sur un diagramme, comme je le fais, mais sur un graphique à 3 ou même à n axes; cela permettrait de prendre en compte conjointement l'aridité, la température moyenne annuelle, la température estivale, la température hivernale, la continentalité thermique, la durée d'insolation, l'hygrométrie de l'air, le régime des vents, la nébulosité, etc...

Si l'on veut ne retenir que 2 paramètres, par commodité de représentation graphique, je suis d'accord avec Emberger pour accorder la priorité à l'aridité et à la température, avec cette différence que j'ai adopté la température moyenne annuelle au lieu de la température hivernale.

Pour être complète, la définition des étages phytoclimatiques devrait tenir compte aussi des corrections écologiques introduites par des situations locales particulières (en relation avec l'orientation, la pente, la nature du substrat, la structure topographique,...). En effet, du fait de ces corrections stationnelles il arrive qu'il y ait désaccord entre climat et végétation; par ex. sur les sables littoraux de la Coubre, en Charente Maritime, la végétation climax est une forêt dépendant des *Quercetalia ilicis* (Gehu, 1984) alors que le climat est subméditerranéen et non pas méditerranéen sub-humide.

On est alors conduit à distinguer la notion d'étage phytoclimatique de celle d'étage de végétation, notions qu'Emberger et Sauvage n'avaient pas séparées. L'écart entre les 2 est faible; il ne doit généralement pas dépasser l'amplitude d'un étage.

Ainsi, selon les données dont on disposera, climatiques ou floristiques, on sera à même de préciser l'étage phytoclimatique, ou l'étage de végétation, ou les deux; dans ce dernier cas le décalage observé sur le climagramme donnera la mesure des corrections stationnelles.

A titre indicatif, j'ai porté sur le climagramme de la fig. 3 une quarantaine de postes pris en Europe et en Afrique du Nord; j'ai porté également une vingtaine de poste d'Afrique tropicale et d'Afrique du Sud. La comparaison avec la distribution de ces postes sur la carte de « Répartition mondiale des

régions arides » de l'UNESCO (1977) et la « Carte de la végétation de la région méditerranéenne » de l'UNESCO/FAO (1968) amène à se demander si le domaine de validité du climagramme

$$Q_n / \frac{(M + m)}{2}$$

n'est pas beaucoup plus vaste que prévu; mais je me contenterai ici de signaler cette éventualité.

CONCLUSION

1. La double définition des étages phytoclimatiques exposée ci-dessus (climatique et phytosociologique) repose sur deux postulats : 1. en région méditerranéenne et saharienne c'est l'aridité climatique qui exerce un rôle prédominant sur l'étagement de la végétation; 2. en Europe occidentale non méditerranéenne c'est la température moyenne annuelle qui remplit cette fonction.

Ces postulats, adoptés dès 1959 par Geze (mais à propos de pédoclimats), sont certainement discutables. Ils permettent en tous cas de dessiner tous les étages de végétation de la région considérée sur un climagramme simple (cela demande toutefois à être vérifié pour les groupements végétaux de haute altitude, où les données climatologiques fiables font actuellement défaut).

Il est probable que ce même climagramme pourrait servir de support à d'autres conceptions des étages phytoclimatiques.

2. L'établissement des correspondances entre unités phytosociologiques et étages phytoclimatiques m'a conduit à préciser la définition climatique du bioclimat méditerranéen et à en proposer une définition phytocénotique :

— un climat extratropical est méditerranéen si le maximum pluviométrique est situé en saison froide et si l'été est sec (ces deux conditions ont été établies par Emberger puis Daget, comme déjà dit); mais il faut encore que la pluviosité annuelle soit supérieure à environ 100 mm (sinon le climat est de type saharien) et inférieure à environ 1000 mm (Donadieu, 1977 a proposé cette valeur comme limite des climats méditerranéens subhumide et humide) ou à 1500 mm (sinon le climat est de type subméditerranéen).

— D'autre part un bioclimat est méditerranéen si, corrections locales mises à part, la végétation climacique relève des *Quercetalia ilicis* ou des *Ononido-Rosmarinetea* (du moins en région paléarctique occidentale car les unités phytosociologiques seront évidemment fort différentes sur d'autres continents).

3. Il n'est pas du tout certain a priori que des étages bioclimatiques basés sur les groupements orthoptériques (ou autres) se superposeraient de manière satisfaisante aux étages phytoclimatiques sur le climagramme

$$Q_n / \frac{(M + m)}{2}$$

(en fait j'observe une assez bonne superposition des étages orthoptériques aux étages de végétation, mais avec un décalage d'un demi-étage environ, les Orthoptères se révélant plus « frileux » que les plantes au travers de leurs groupements (Defaut, 1987)).

Quoi qu'il en soit les étages phytoclimatiques ont un intérêt bioclimatique plus général que les autres car leur réalité sur le terrain est immédiatement accessible au naturaliste. Pour mon travail sur les Orthoptères, en tous cas, ils ont constitué des repères bioclimatiques commodes et utiles.

BIBLIOGRAPHIE

- ACHHAL A. *et al.*, 1980. A propos de la valeur bioclimatique et dynamique de quelques essences forestières au Maroc. *Ecol. Mediter.*, **5** : 211-249.
- BARBERO M., P. QUEZEL et S. RIVAS-MARTINEZ, 1981. Contribution à l'étude des groupements forestiers et préforestiers du Maroc. *Phytocoenologia*, **9** (3) : 311-412.
- BARRY J.-C. et J.-C. CELLES, 1972/73. Le problème des divisions bioclimatiques et floristiques au Sahara algérien. *Naturalia Montpellierensia*, **23/24** : 5-48.
- BENABID A., 1982. Etudes phytoécologique, biogéographique et dynamique des associations et séries sylvatiques du Rif oriental (Maroc). Thèse Univ. Aix-Marseille, Fac. Sc. Techn. St Jérôme.
- BENABID A., 1984. Etude phytoécologique des peuplements forestiers et préforestiers du Rif centro-occidental (Maroc). *Trav. Inst. Scient.*, Rabat, sér. Bot., **34** : 64 p.
- BIDAULT G., 1953. Notes sur le climat du Maroc oriental. *Maroc médical*, **32** (342) : 1135-1145.
- BRIGNON C. et Ch. SAUVAGE, 1962. Carte des étages bioclimatiques au 1/2 000 000. Comité Nat. Géogr. Maroc : Atlas du Maroc, pl n° 6 b, Rabat.
- DAGET Ph., 1977 a : le bioclimat méditerranéen : caractères généraux, modes de caractérisation. *Vegetatio*, **34** (1) : 1-20.
- DAGET Ph., 1977 b : le bioclimat méditerranéen : analyses des formes climatiques par le système d'Emberger. *Vegetatio*, **34** (2) : 87-103.
- DAGET Ph., 1984. Introduction à une théorie générale de la méditerranéité. *Bull. Soc. bot. Fr.*, Actual bot., **131** (2/3/4) : 31-36.
- DAJOZ R., 1982. Précis d'écologie. Gauthier-Villars, 503 p.
- DEBRACH J., 1953. Notes sur les climats du Maroc occidental. *Maroc médical*, **32** (342) : 1122-1134.
- DEFAUT B., 1987. Recherches cénologiques et bioclimatiques sur les Orthoptères en région ouest-paléarctique. Thèse Doct. Etat, Univ. P. Sabatier, Toulouse, 522 p.
- DONADIEU P., 1977. Contribution à une synthèse bioclimatique et phytogéographique du Maroc. Rapport dactyl. Inst. Agro. Vét. Hassan II, Rabat, 155 p.
- DUPIAS G., 1985. Végétation des Pyrénées. CNRS, 209 p.
- EMBERGER L., 1930. La végétation de la région méditerranéenne. Essai d'une classification des groupements végétaux. *Rev. Gén. Bot.*, **42** : 641-662 et 705-721.
- EMBERGER L., 1938. La définition phytogéographique du climat désertique. *Mém. Soc. Biogéogr.*, **6** : 9-14.
- EMBERGER L., 1939. Aperçu général sur la végétation du Maroc. *Mém. h s Soc. Sc. Nat. Maroc*, 157 p., 1 carte h.-t.
- EMBERGER L., 1942. Un projet d'une classification des climats du point de vue phytogéographique. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, **77** : 97-124.
- EMBERGER L., 1943. Les limites de l'aire de végétation méditerranéenne en France. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, **78** : 159-180.
- EMBERGER L., 1955. Une classification biogéographique des climats. *Rec. Trav. Lab. Bot. Géol. Zool.*, Fac. Sci. Montpellier, série bot., **7** : 3-43.
- EMBERGER L., 1964. La position phytogéographique du Maroc dans l'ensemble méditerranéen. Al Awamia, INRA, Rabat, **12** : 1-15.
- GARNIER M., 1967. Climatologie de la France. Sélection de données statistiques. Ministère de l'Equipement, Paris, *Mémorial Météorologie Nationale* n°50, 294 p.
- GEHU J.-M., 1971. Carte de la végétation de la France n°4 (Lille). CNRS, Paris, carte au 1/200 000 avec notice de 29 p.
- GEHU J.-M., 1984. Sur les forêts sclérophylles de chêne et de pin maritime des dunes atlantiques françaises. *Doc. phytosociol.*, N.S., **VIII** : 219-231.
- GEHU J.-M. et al., 1984. Sur les étages bioclimatiques de la région méditerranéenne française. *Doc. phytosoc.*, N.S., **VIII** : 29-43.
- GEZE B., 1959. Altération des roches et formation des sols. In « La terre », encyclopédie La Pléiade.
- GRUBER M., 1978. La végétation des Pyrénées ariégeoises et catalanes occidentales. Thèse Doct., Aix-Marseille **4**, 305 p.
- IONESCO T., 1965. Considérations bioclimatiques et phyto-écologiques sur les zones arides du Maroc. *Cahiers Rech. agro.*, INRA, Rabat, **19** : 1-69.
- LEMEE G., 1967. Précis de biogéographie. Masson, Paris, 358 p.
- MOLINIER R. et P. VIGNES. Ecologie et biocénologie. Delachaux et Niestlé, Neuchâtel, 457 p.
- OZENDA P., 1975. Sur les étages de végétation dans les montagnes du bassin méditerranéen. *Doc. cartog. écol.*, Grenoble, **16** : 1-32.
- OZENDA P., 1982. Les végétaux dans la biosphère. Doin, Paris, 431 p.
- OZENDA P., 1983. Flore du Sahara. CNRS, Paris, 622 p.
- QUEZEL P., 1957. Peuplement végétal des hautes montagnes de l'Afrique du Nord. Lechevalier, Paris, 463 p.
- QUEZEL P., 1965. La végétation du Sahara, du Tchad à la Mauritanie. Fischer Verlag, Stuttgart, 333 p.
- RIVAS-MARTINEZ S., 1980. Actas Congreso OPTIMA. Anal. Inst. Bot. Cavanilles, Madrid, 37 p.
- SAUVAGE Ch., 1963. Notice explicative à la carte des étages bioclimatiques du Maroc. Comité nat. géogr. Maroc, Rabat, 44 p.
- THAUVIN J.-P. et Z. ZIVCOVIC, 1969. Quelques données de base des moyennes climatologiques du Maroc (période 1933 - 1963). Division des Ressources en eau, Rabat, 15 p. Ronéo.
- UNESCO, 1977. Répartition mondiale des zones arides. ONU, Paris, carte au 1/25 000 000 avec notice de 55 p.
- UNESCO - FAO, 1970. Carte de la végétation de la région méditerranéenne. ONU, Paris, une carte au 1/5 000 000 avec notice bilingue de 90 p.

Reçu le 18 Novembre 1987; received November 18, 1987
 Accepté le 15 Avril 1988; accepted April 15, 1988

VÉGÉTATION MARINE DE LA CORSE (MÉDITERRANÉE). VIII. DOCUMENTS POUR LA FLORE DES ALGUES

*Marine Vegetation of Corsica (Mediterranean).
VIII. Documents for the Algal flora*

M. VERLAQUE

Laboratoire d'Ecologie du Benthos,
Faculté des Sciences de Luminy,
13288 Marseille cédex 9, France

ALGUES MARINES
CORSE
MÉDITERRANÉE
FLORISTIQUE
ÉCOLOGIE

MARINE ALGAE
CORSICA
MEDITERRANEAN
FLORISTICS
ECOLOGY

RÉSUMÉ — L'auteur signale huit espèces intéressantes de Corse. Six d'entre elles sont nouvelles pour la flore de l'île, les autres n'y avaient été signalées qu'une seule fois auparavant. Leur distribution géographique et des données sur leur morphologie, leur anatomie et leur phénologie sont mentionnées ainsi que les caractéristiques écologiques des stations.

ABSTRACT — The author gives a list of eight species from Corsica. Six of them are new for the Flora of this island, the others have previously been reported in only one occasion. Their geographical distribution and data on their morphology, anatomy and phenology are given together with the ecological conditions of localities.

INTRODUCTION

En 1977, Boudouresque et Perret ont établi un inventaire des Algues marines benthiques de Corse qui s'élevait à 324 taxons et phases différents de Rhodophyta, Phaeophyta et Chlorophyta. Depuis, plusieurs contributions floristiques ont permis de compléter ce travail (Verlaque *et al.*, 1977; Boudouresque et Verlaque, 1978; Coppejans, 1979; Verlaque et Boudouresque, 1981; Coppejans, 1981, 1982, 1983; Coppejans et Boudouresque, 1983; Verlaque, 1987, 1988). Récemment, dans une seconde édition révisée, incluant les Chrysophyta, Boudouresque et Perret-Boudouresque (1987) ont répertorié 505 taxons et phases pour le littoral et les étangs saumâtres corses. De 1980 à 1987, l'étude du phytobenthos de la région de Galeria (Parc Nat. Rég. Corse) (Verlaque, 1987) nous a permis de réaliser de nombreuses observations floristiques.

Dans ce présent travail, nous décrivons 6 taxons nouveaux pour la Corse : *Audouinella boergesenii* (Schiff.) Garbary, *A. minutissima* (Zanard.) Garbary, *Gelidiella antipai* Celan, *Gelidium pectinatum* Schousboe ex Montagne, *Antithamnion ogdeniae* Abbott et *Ectochaete leptochaete* (Huber) Wille; et 2 autres, *Polystrata compacta* (Fosl.) Denizot et *Metapeyssonnaia feldmannii* Boudouresque *et al.*, récoltés une seule fois auparavant dans l'île.

MÉTHODOLOGIE

Dans le golfe de Galeria (côte ouest, entre Calvi et Porto), les recherches se sont déroulées en 2 stations : Galeria, au Sud, et Calancone, au Nord; des récoltes complémentaires ont été réalisées en d'autres points du golfe : Punta Ciuttone, les Scu-

glietti. Les échantillons ont été collectés en plongée, fixés dans de l'eau de mer formolée à 4 %, puis étudiés au laboratoire. Pour les Acrochaetiaceae, nous suivons la nomenclature provisoire de Garbary (1987). Les répartitions géographiques n'ont pas la prétention d'être exhaustives à l'échelle mondiale. La présence éventuelle des espèces hors de Méditerranée s'appuie sur un nombre restreint de références, en revanche, leur distribution méditerranéenne a été examinée en détail, notamment sur la base des inventaires bibliographiques régionaux les plus récents. Les données écologiques correspondent aux localités de nos récoltes et ne préjugent pas des conditions de vie des espèces dans d'autres secteurs de Méditerranée.

Abbréviations utilisées : C : cellule; c.r.v. : coupes radiales verticales; Ø : diamètre; h : hauteur; L : longueur; Médit. occid. et or. : Méditerranée occidentale et orientale; peupl. : peuplements; s.l.n. : sous le nom.

RÉSULTATS

1. *Audouinella boergesenii* (Schiffner) Garbary

= *Chromastrum boergesenii* (Schiff.) Stegenga et Mulder = *Acrochaetium boergesenii* Schiffner

Distribution : Médit. occid., France, Var (Boudouresque, 1970, 1971); Adriatique, Yougoslavie (Schiffner, 1931; Span, 1980).

Localité : golfe de Galéria.

Description : thalle formé de filaments rampants, non soudés et non parallèles (Ø : 3-5 µm). Spore germée persistante, divisée en 2 (Ø : 7-12 µm). Ramules dressés uni- ou bicellulaires parfois terminés par un poil (L : 18 à 90 µm). Appareil plastidial non observé (Fig. 1).

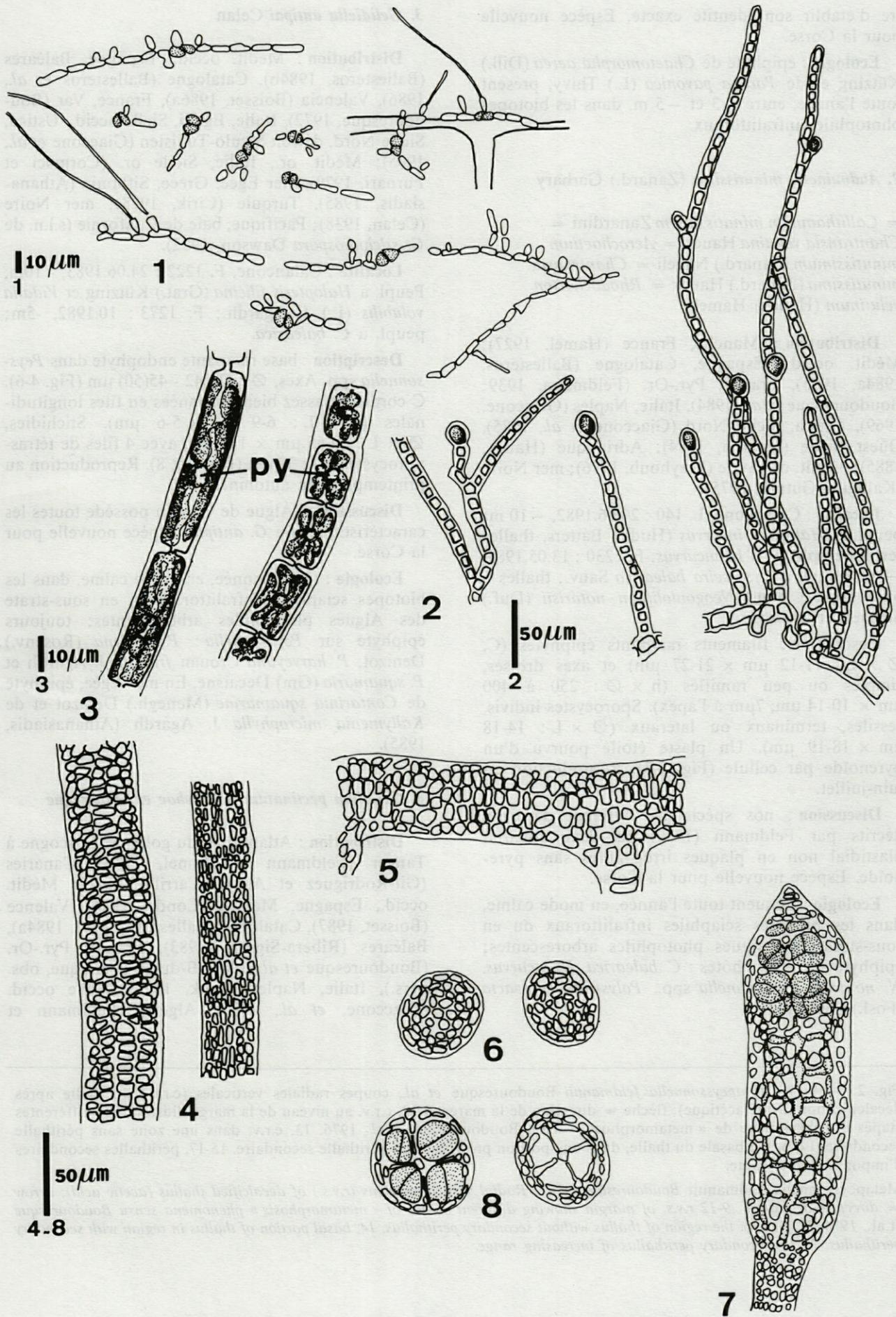
Reproduction non observée.

Discussion : ces caractères s'accordent bien avec les descriptions antérieures de l'*A. boergesenii* (Schiffner, 1931; Boudouresque, 1971). Parmi les

Audouinella à thalle rampant et à spore germée divisée en 2, cette Algue rappelle, d'une part, *A. dubosquii* (Feldmann) Garbary dont elle se distingue par ses filaments prostrés non soudés et non parallèles, et, d'autre part, *A. humile* (Rosenv.) Garbary (tétrasporophyte de *A. moniliforme* (Rosenv.) Garbary, Stegenga et Mulder, 1979) taxon de dimensions supérieures, à ramules dressés beaucoup plus développés. Par contre, nous n'avons relevé aucune différence notable entre *A. boergesenii* et *A. reducta* (Rosenv.) Garbary, tétrasporophyte de *Acrochaetium kylinoides* J. Feldmann (Stegenga et Van Wissen, 1979) qui a été décrit au Danemark avant d'être retrouvé dans diverses régions de l'Atlantique Nord (Norvège, Suède, Islande), de l'Atlantique Sud (Afrique du Sud) et du Pacifique Nord (îles Kouriles) (Garbary, 1987). La seule mention de *A. reducta* en Méditerranée (Jabuka, Adriatique, s.l.n. d'*Acrochaetium reductum* (Rosenv.) Hamel, Ercegovic, 1957) concerne certainement un autre taxon, si l'on en juge par la description donnée par l'auteur. Par ailleurs, son gamétophyte « *Acrochaetium kylinoides* » n'a, à notre connaissance, jamais été mentionné dans cette mer. En fait, l'espèce « *Audouinella reducta* - *Acrochaetium kylinoides* » (*A. reducta* a l'antériorité) paraît se cantonner aux hautes latitudes nord et sud; sur les côtes européennes, sa signalisation la plus méridionale se situe à Roscoff en Bretagne (Feldmann, 1958). Il semble donc préférable de conserver le nom d'*A. boergesenii* pour l'Algue méditerranéenne. Chez les Acrochaetiaceae, Stegenga et Mulder (1979) ont démontré qu'aux tétrasporophytes à spore germée divisée en 2 correspondaient des gamétophytes très différents à base unicellulaire (cycle hétéromorphe, genre *Chromastrum* Papenfuss *sensu* Stegenga et Mulder). Ce groupe de taxons à base unicellulaire possède plusieurs représentants en Méditerranée dont le tétrasporophyte n'a pas encore été identifié : *Audouinella crassipes* (Borg.) Garbary, *A. mediterranea* (Levr.) Garbary, *A. microscopicum* (Näg. in Kütz.) Woelkerling, *A. subpinnata* (Bornet ex. Hamel) Garbary. *A. boergesenii* peut représenter le sporophyte d'une espèce déjà connue sous sa forme gamétophytique. Sa mise en culture devrait permet-

Fig. 1. — 1, *Audouinella boergesenii* (Schiff.) Garbary. Aspect général; pointillés : spore germée, divisée en deux. 2-3, *A. minutissima* (Zanard.) Garbary. 2. Fragments de thalles porteurs de monosporocystes terminaux et latéraux. 3. Cellules avec l'appareil plastidial étoilé; PY : pyrénocyste. 4-8, *Gelidiella antipai* Celan. 4. Disposition des cellules corticales sur les axes dressés. 5. sur un axe rampant. 6. Coupes transversales du thalle. 7. stichidie. 8. coupes transversales d'une stichidie avant et après émission des tétrasporocystes.

1, *Audouinella boergesenii* (Schiff.) Garbary. Habit; stippled cells : septately germinating spore. 2-3, *A. minutissima* (Zanard.) Garbary. 2, portions of thallus bearing terminal and lateral monosporangia. 3, cells with stellate chloroplast; PY : pyrenoid. 4-8, *Gelidiella antipai* Celan. 4, portions of erect thallus showing cortical cells. 5, portions of prostrate thallus. 6, Transverse sections of thallus. 7, stichidia. 8, transverse sections of stichidia, before and after the release of tetrasporocysts.



tre d'établir son identité exacte. Espèce nouvelle pour la Corse.

Ecologie : épiphyte de *Chaetomorpha aerea* (Dill.) Kützing et de *Padina pavonica* (L.) Thivy, présent toute l'année, entre -3 et -5 m, dans les biotopes photophiles infralittoraux.

2. *Audouinella minutissima* (Zanard.) Garbary

= *Callithamnion minutissimum* Zanardini = *Chantransia velutina* Hauck = *Acrochaetium minutissimum* (Zanard.) Nägeli = *Chantransia minutissima* (Zanard.) Hauck = *Rhodochorton velutinum* (Hauck) Hamel

Distribution : Manche, France (Hamel, 1927); Médit. occid., Espagne, Catalogne (Ballesteros, 1984a, 1985), France, Pyr.-Or. (Feldmann, 1939; Boudouresque *et al.*, 1984), Italie, Naples (Giaccone, 1969), Ustica, Sicile Nord (Giaccone *et al.*, 1985), Ouest Sicile (Furnari, 1984); Adriatique (Hauck, 1885); Médit. or., Syrie (Mayhoub, 1976); mer Noire (Kalugina-Gutnik, 1975).

Localité : Calancone, L. 140 : 20.06.1982, -10 m; peupl. à *Halopitys incurvus* (Huds.) Batters, thalles fertiles épiphytes d'*H. incurvus*; F. 1230 : 13.05.1985, -3m, peupl. à *Cystoseira balearica* Sauv.; thalles à base incluse dans *Neogoniolithon notarisii* (Duf.) Setchell et Masson.

Description : filaments rampants épiphytes (C, Ø × L : 11-12 µm × 21-27 µm) et axes dressés, simples ou peu ramifiés (h × Ø : 250 à 400 µm × 10-14 µm, 7µm à l'apex). Sporocystes indivis, sessiles, terminaux ou latéraux (Ø × L : 14-18 µm × 18-19 µm). Un plaste étoilé pourvu d'un pyrénocyste par cellule (Fig. 2-3). Reproduction en juin-juillet.

Discussion : nos spécimens diffèrent de ceux décrits par Feldmann (1939) par leur appareil plastidial non en plaques irrégulières sans pyrénocyste. Espèce nouvelle pour la Corse.

Ecologie : fréquent toute l'année, en mode calme, dans les biotopes sciaphiles infralittoraux ou en sous-strate des Algues photophiles arborescentes; épiphyte sur divers hôtes : *C. balearica*, *H. incurvus*, *N. notarisii*, *Peyssonnelia* spp., *Polystrata compacta* (Fosl.) Denizot.

3. *Gelidiella antipai* Celan

Distribution : Médit. occid., Espagne, Baléares (Ballesteros, 1984b), Catalogne (Ballesteros *et al.*, 1986), Valencia (Boisset, 1986a), France, Var (Boudouresque, 1972), Italie, Egadi, Sicile occid., Ustica, Sicile Nord, détroit Siculo-Tunisien (Giaccone *et al.*, 1985); Médit. or., Italie, Sicile or. (Cormaci et Furnari, 1979), mer Egée, Grèce, Sithonia (Athanasiadis, 1985), Turquie (Cirik, 1978); mer Noire (Celan, 1938); Pacifique, baie de Californie (s.l.n. de *G. stichidiospora* Dawson, 1952).

Localité : Calancone, F. 1222 : 24.06.1983, -10m, Peupl. à *Halopteris filicina* (Grat.) Kützing et *Vidalia volubilis* (L.) J. Agardh.; F. 1273 : 10.1982, -5m; peupl. à *C. balearica*.

Description : base rampante endophyte dans *Peyssonnelia* spp. Axes, Ø : (24)42 - 45(50) µm (Fig. 4-6). C corticales assez bien ordonnées en files longitudinales (Ø × L : 6-9 µm × 5-6 µm). Stichidies, Ø × L : 60-65 µm × 110 µm, avec 4 files de tétrasporocystes, Ø : 30 µm (Fig. 7 et 8). Reproduction au printemps et en automne.

Discussion : l'Algue de Galéria possède toutes les caractéristiques du *G. antipai*. Espèce nouvelle pour la Corse.

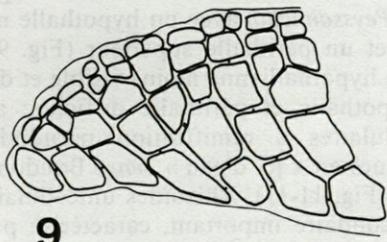
Ecologie : toute l'année, en mode calme, dans les biotopes sciaphiles infralittoraux et en sous-strate des Algues photophiles arborescentes; toujours épiphyte sur *Peyssonnelia* : *P. codana* (Rosenv.) Denizot, *P. harveyana* Crouan *frat. ex* J. Agardh et *P. squamaria* (Gm) Decaisne. En mer Egée, épiphyte de *Contarinia squamariae* (Menegh.) Denizot et de *Kallymenia microphylla* J. Agardh (Athanasiadis, 1985).

4. *Gelidium pectinatum* Schousboe *ex* Montagne

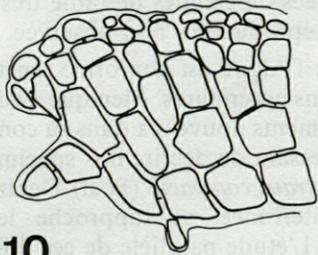
Distribution : Atlantique, du golfe de Gascogne à Tanger (Feldmann et Hamel, 1936), Canaries (Gil-Rodriguez et Afonso-Carrillo, 1980); Médit. occid., Espagne, Malaga (Conde, 1984), Valence (Boisset, 1987), Catalogne (Ballesteros, 1981, 1984a), Baléares (Ribera-Siguan, 1983), France, Pyr.-Or. (Boudouresque *et al.*, 1984) B-du-R. (Verlaque, obs. pers.), Italie, Naples (Funk, 1927), Sicile occid. (Giaccone, *et al.*, 1985), Algérie (Feldmann et

Fig. 2. — 9-17. *Metapeyssonnelia feldmannii* Boudouresque *et al.*, coupes radiales verticales (c.r.v.) du thalle après décalcification (acide acétique); flèche = direction de la marge. 9-12, c.r.v. au niveau de la marge illustrant les différentes étapes du phénomène de « métamorphose » *sensu* Boudouresque *et al.*, 1976. 13, c.r.v. dans une zone sans périthalle secondaire. 14, partie basale du thalle, dans une portion présentant un périthalle secondaire. 15-17, périthalles secondaires d'importance croissante.

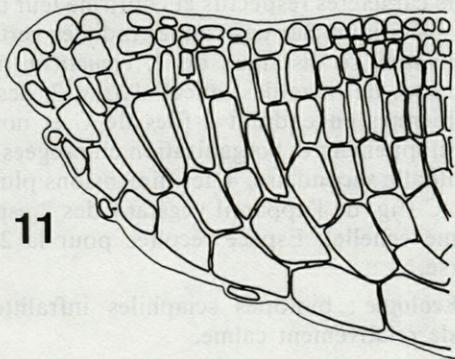
Metapeyssonnelia feldmannii Boudouresque *et al.*, *Radial vertical sections (r.v.s.) of decalcified thallus (acetic acid)*; arrow = direction of margin. 9-12 r.v.s. of margin showing different stages of « metamorphosis » phenomena *sensu* Boudouresque *et al.*, 1976. 13, r.v.s. in the region of thallus without secondary perithallus. 14, basal portion of thallus in region with secondary perithallus. 15-17, secondary perithallus of increasing range.



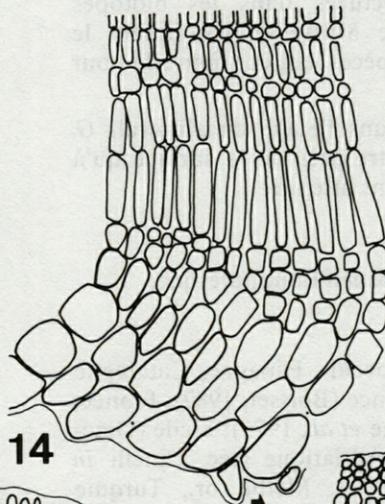
9



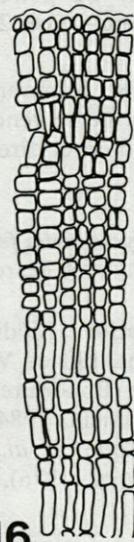
10



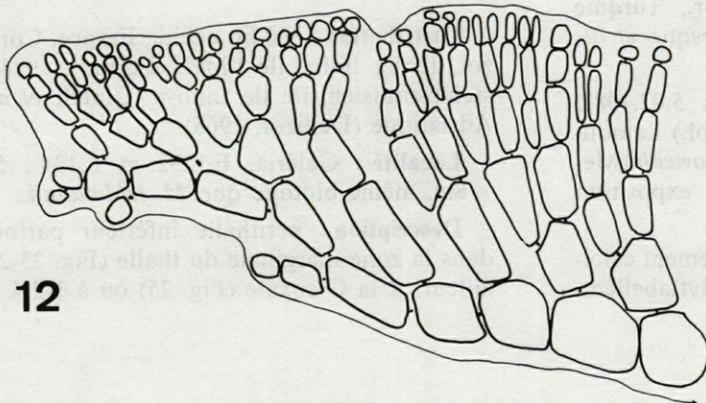
11



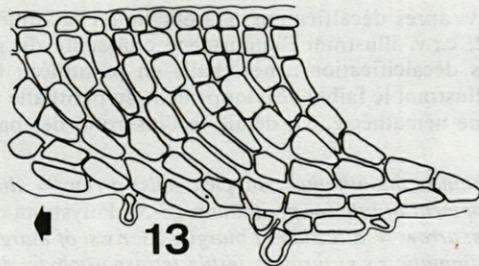
14



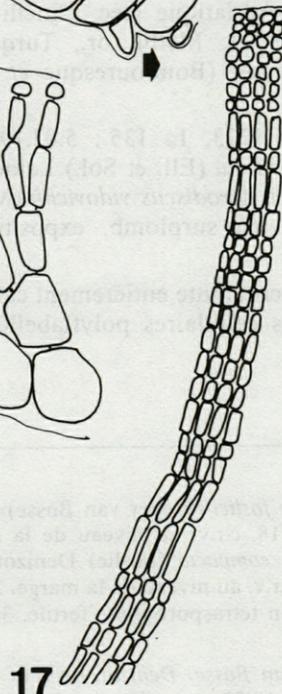
16



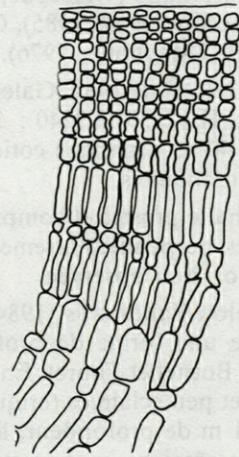
12



13



17



15

50 μ m

Hamel, 1936); Adriatique (Giaccone, 1978); Médit. or., Sicile or. (Giaccone, *et al.*, 1985), Grèce (Athanasiadis, 1987), Syrie (Mayhoub, 1976).

Localité : H. 2238 : 2.07.1982, Galeria, faille entre -1 et -1,5 m; H. 2239-H.2240 : 23.07.1981, les Scuglietti, vers -40 m, détritique côtier, épiphyte de Corallinaceae encroûtantes.

Description : thalle prostré et comprimé à ramules distiques disposés perpendiculairement le long des axes. Reproduction non observée.

Discussion : selon Ballesteros (1984a), *G. pectinatum* pourrait être une forme de profondeur du *G. latifolium* (Grev.) Bornet et Thuret. En Corse, sur des parois verticales et peu éclairées (criques très encaissées), entre 0 et 1 m de profondeur, les populations de ces 2 taxons se côtoient, sans se mélanger et sans perdre leurs caractéristiques spécifiques. Des observations analogues, effectuées dans les biotopes superficiels du golfe de Marseille, confirment le statut distinct de ces 2 espèces. Espèce nouvelle pour la Corse.

Ecologie : commun dans l'étage circalittoral, *G. pectinatum* ne se rencontre près de la surface qu'à la faveur d'un éclaircissement atténué.

5. *Metapeyssonnelia feldmannii* Boudouresque, Coppejans et Marcot

Distribution : Médit. occid., Espagne, Catalogne (Ballesteros, 1984c), Valence (Boisset, 1987), France, Var, Corse (Boudouresque *et al.*, 1976); Sicile (Giaccone et Letizia, 1984); Adriatique (réc. Cinelli in Boudouresque *et al.*, 1976); Médit. or., Turquie (Marcot *et al.*, 1976), Egypte (Boudouresque *et al.*, 1983).

Localité : Galéria, F. 1223, L. 135 : 5.07.1982, -8m, peupl. à *Halimeda tuna* (Ell. et Sol.) Lamouroux, *Halopteris filicina* et *Acrodiscus vidovichii* (Menegh.) Zanardini, paroi en surplomb, exposition Nord.

Description : Algue encroûtante entièrement calcifiée, à hypothalle à files cellulaires polyflabellées.

En coupe radiale verticale, localement : organisation du type *Peyssonnelia*, avec un hypothalle monostomatique et un périthalle supérieur (Fig. 9-10); ailleurs, file hypothallienne moins visible et distinction entre hypothalle et périthalle difficile : aspect de files cellulaires à ramification pseudodichotome (= structure en « jet d'eau » *sensu* Boudouresque *et al.*, 1976)(Fig. 11-13). Rhizoïdes unicellulaires. Périthalle secondaire important, caractérisé par l'alternance de rangées de cellules de taille très différente (Fig. 14-17). Reproduction non observée.

Discussion : l'Algue est conforme, en tout point, aux descriptions antérieures. Bien que nous n'apportions pas d'éléments nouveaux dans sa connaissance, il a paru intéressant de décrire nos spécimens car ils côtoient *Polystrata compacta* (Fosl) Denizot, espèce qui, en Méditerranée, se rapproche le plus de *M. feldmannii*. L'étude parallèle de ces 2 Rhodophyceae calcifiées (*cf.* 6.) met en évidence la stabilité de leurs caractères respectifs et confirme leur individualité spécifique. Sur des coupes radiales verticales, *M. feldmannii* se distingue de *P. compacta*, par : 1. la présence de rhizoïdes unicellulaires, 2. des C hypothalliennes engendrant 2 files de C et non 3, 3. le développement et l'organisation en rangées nettes du périthalle secondaire, 4. les dimensions plus grandes des C (fig. de l'appareil végétatif des 2 espèces à la même échelle). Espèce récoltée pour la 2e fois en Corse.

Ecologie : biotopes sciaphiles infralittoraux de mode relativement calme.

6. *Polystrata compacta* (Foslie) Denizot

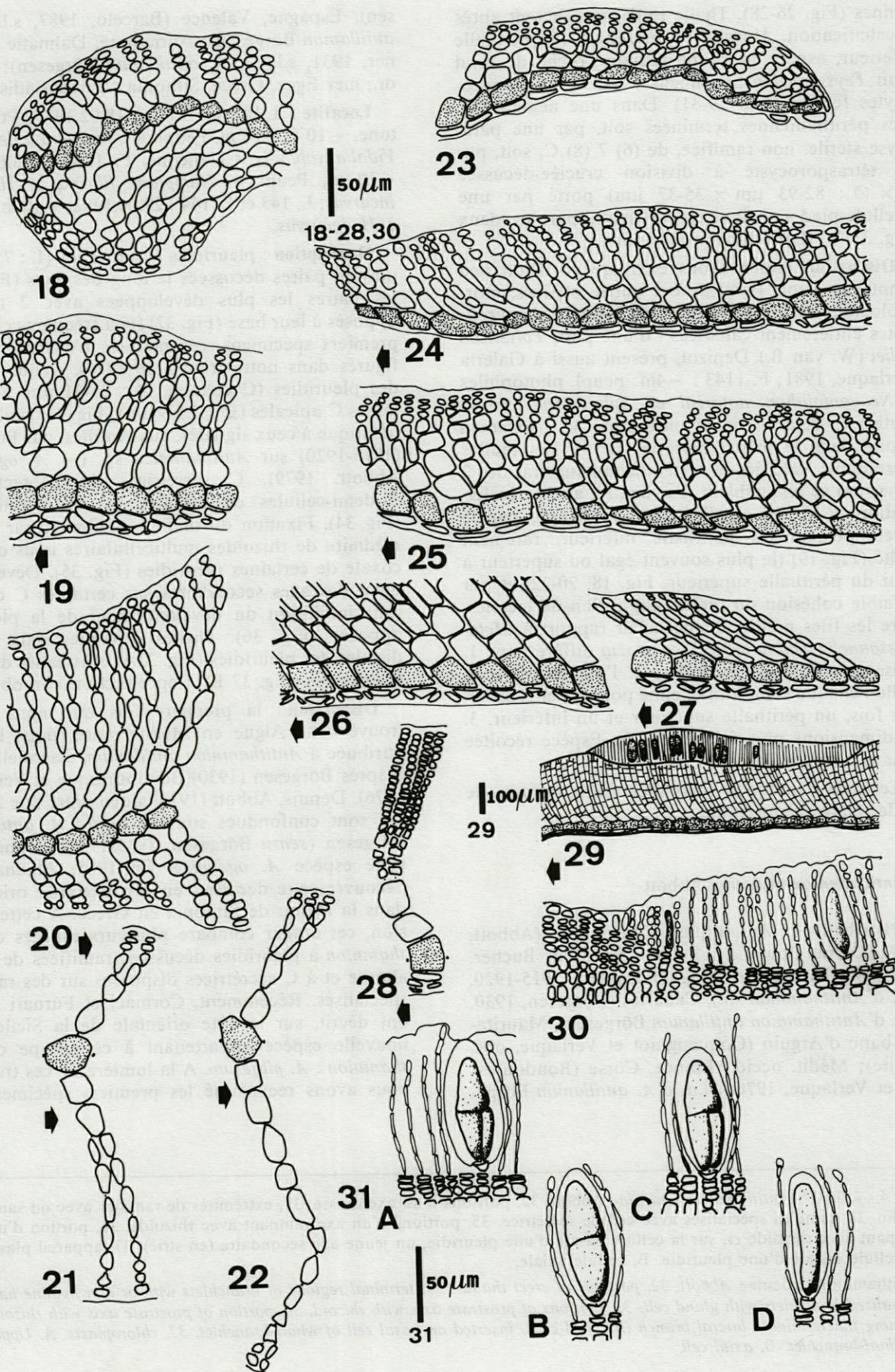
Distribution : Médit. occid., France, Corse (Denizot, 1968), Italie, île Lipari (Furnari, 1984); détroit siculo-tunisien, île de Linosa (Cinelli *et al.*, 1976); Adriatique (Denizot, 1968).

Localité : Galéria, F.1232 et L.134 : 5.07.1982, -8m, même biotope que *M. feldmannii*.

Description : périthalle inférieur parfois absent dans la zone marginale du thalle (Fig. 23-24), limité ailleurs à la C coxale (Fig. 25) ou à 1-2 C périthal-

Fig. 3. — 18-22, *Polystrata fosliei* (Weber van Bosse) Denizot. c.r.v. après décalcification; mésothalle en pointillés; flèche = direction de la marge. 18, c.r.v. au niveau de la marge. 19-22, c.r.v. illustrant l'importance croissante du périthalle inférieur. 23-31, *Polystrata compacta* (Foslie) Denizot, c.r.v. après décalcification : mésothalle en pointillés; flèche = direction de la marge. 23, c.r.v. au niveau de la marge. 24-28, c.r.v. illustrant le faible développement du périthalle inférieur. 29, schéma d'une c.r.v. d'un tétrasporophyte fertile. 30, détail d'une némathécie. 31, détail de l'insertion des paraphyses et des tétrasporocystes.

Polystrata fosliei (Weber van Bosse) Denizot. r.v.s. of decalcified thallus; mesothallus : stippled cells; arrow = direction of margin. 18, r.v.s. of margin. 19-22, r.v.s. showing the increasing development of inferior perithallus. 23-31, *Polystrata compacta* (Foslie) Denizot. r.v.s. of decalcified thallus; mesothallus : stippled cells; arrow = direction of margin. 23, r.v.s. of margin. 24-28, r.v.s. showing the light development of inferior perithallus. 29, diagrammatic r.v.s.; through fertile tetrasporophyte. 30, part of tetrasporangial nemathecium. 31, part of tetrasporangial nemathecium showing tetrasporangia and paraphyse insertion.



liennes (Fig. 26-28). Thalle toujours cohérent après décalcification. Hormis la présence du périthalle inférieur, aspect en coupe radiale proche de celui d'un *Peyssonnelia*. Spécimens F. 1232 : tétrasporophytes fertiles (Fig. 29-31). Dans une némathécie, files périthalliennes terminées soit, par une paraphyse stérile, non ramifiée, de (6) 7 (8) C, soit, par un tétrasporocyste à division cruciée-décussée ($h \times \varnothing$: 82-93 $\mu\text{m} \times$ 35-37 μm) porté par une « cellule-pied », soit, très rarement, par les deux (Fig. 31D). Reproduction en juillet.

Discussion : nous avons comparé ce taxon peu connu (Denizot, 1968) avec 2 autres espèces, morphologiquement proches, de Rhodophyceae encroûtantes entièrement calcifiées : d'une part, *Polystrata fosliei* (W. van B.) Denizot, présent aussi à Galeria (Verlaque, 1981; F. 1143 : -4m; peupl. photophiles à *Neogoniolithon notarisii* et *Sphacelaria cirrosa* (Roth.) C. Agardh) et, d'autre part, *M. feldmannii* récolté dans le même biotope (cf. 5). Les thalles encroûtants, calcifiés et adhérents au substrat des 2 *Polystrata* se ressemblent. Par contre, après décalcification *P. fosliei* se distingue, en coupe, par le développement du périthalle inférieur, rarement limité (Fig. 19) (le plus souvent égal ou supérieur à celui du périthalle supérieur, Fig. 18, 20-22) et par la faible cohésion du thalle (apparition de lacunes, entre les files périthalliennes). Par rapport à *Metapeyssonnelia feldmannii*, *P. compacta* diffère par : 1. l'absence totale de rhizoïdes, 2. l'organisation du thalle : chaque C mésothallienne pouvant engendrer, à la fois, un périthalle supérieur et un inférieur, 3. les dimensions plus faibles des C. Espèce récoltée pour la seconde fois en Corse.

Ecologie : biotopes sciaphiles infralittoraux de mode relativement calme.

7. *Antithamnion ogdeniae* Abbott

Distribution : Atlantique, Virgin Isl. (Abbott, 1979), Carrie Bow Cay, Belize (Norris et Bucher, 1982), St. Thomas, Antilles (Börgeesen, 1915-1920, s.l.n. d'*Antithamnion* sp.), Canaries (Börgeesen, 1930, s.l.n. d'*Antithamnion antillanum* Börgeesen), Mauritanie, banc d'Arguin (Coqueugniot et Verlaque, obs. inédite); Médit. occid., France, Corse (Boudouresque et Verlaque, 1976, s.l.n. d'*A. antillanum* Börgeesen), Espagne, Valence (Barcelo, 1987, s.l.n. d'*A. antillanum* Börgeesen); Adriatique, Dalmatie (Schiffner, 1931, s.l.n. d'*A. antillanum* Börgeesen); Médit. or., mer Egée, Grèce, Sithonia (Athanasiadis, 1985).

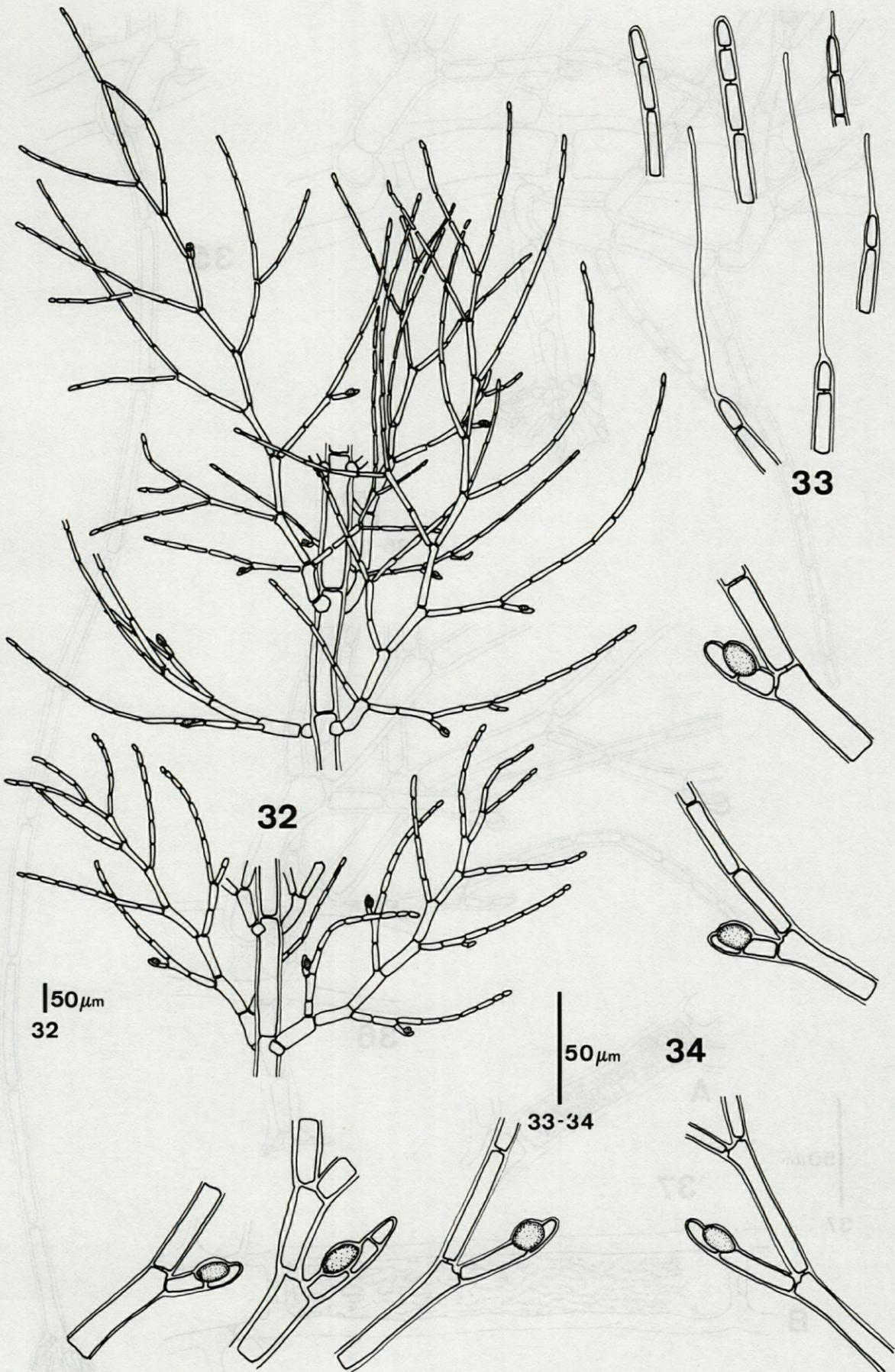
Localité : L.141 et L.142 : 18.02.1975, Pta Ciuttone, -10 à -14 m, Peupl. à *Cystoseira balearica* et *Vidalia volubilis*; Calancone, F. 1264 : 24.06. 1982, -10 m, Peupl. à *Halopteris filicina* et *Halopitys incurvus*; L. 143 et L. 144 : 29.06.1982, -10 m, Peupl. à *H. incurvus*.

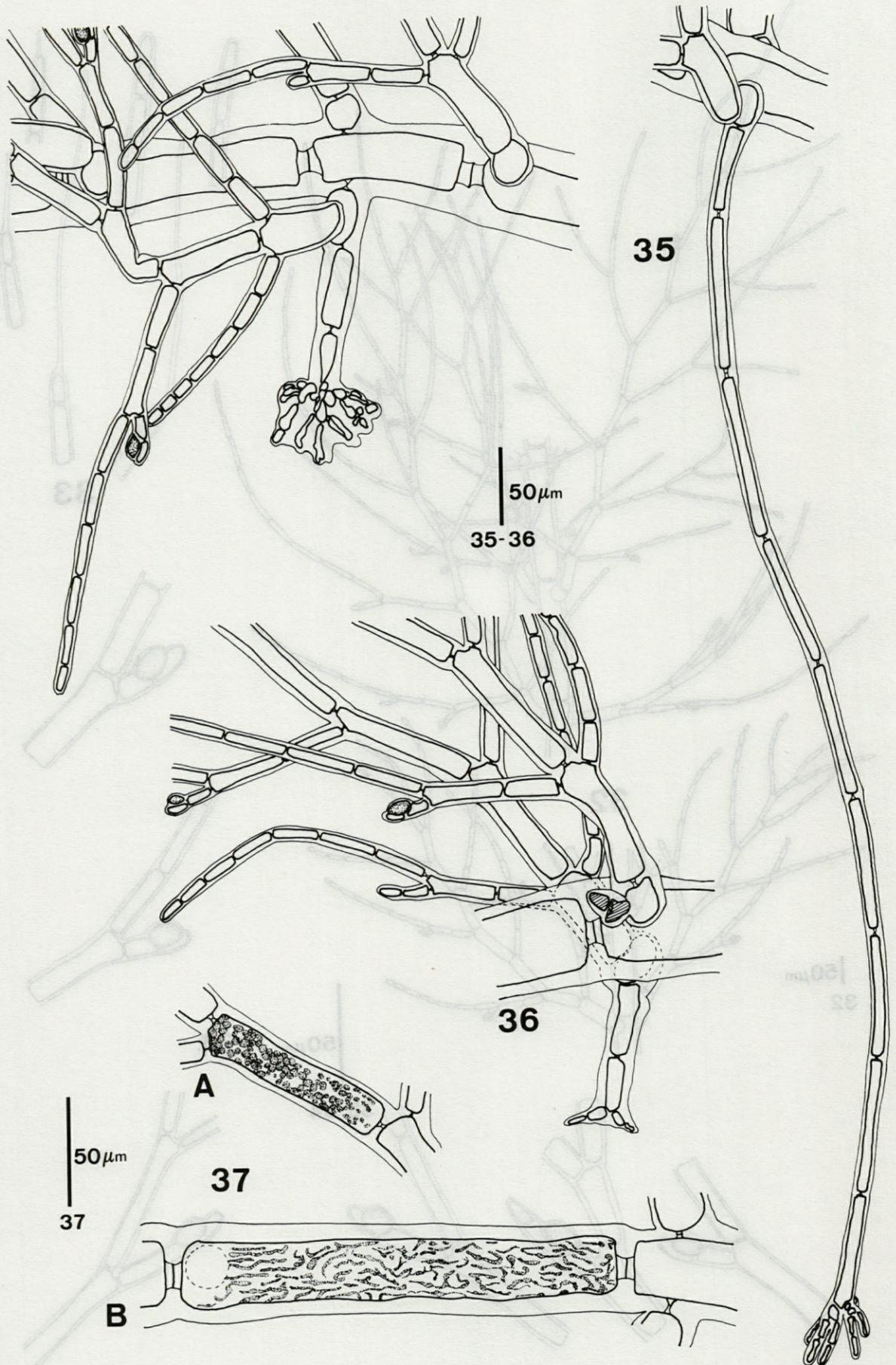
Description : pleuridies symétriques (L : 750-1200 μm) en paires décussées le long des axes (Fig. 32); les paires les plus développées avec 2 ramules opposés à leur base (Fig. 32) (peu fréquents chez nos premiers spécimens, ces ramules n'avaient pas été figurés dans notre travail de 1976). Cellule basale des pleuridies (C coxale), \varnothing : 25-31 μm . Sur certaines C apicales (\varnothing : 7.5-9 μm) (Fig. 33) poil hyalin identique à ceux signalés, aux Antilles, par Börgeesen (1915-1920) sur *Antithamnion* sp. (= *A. ogdeniae*, Abbott, 1979). C sécrétrices en contact avec 2 demi-cellules de ramules bi- ou tricellulaires (Fig. 34). Fixation du thalle au substrat par l'intermédiaire de rhizoïdes multicellulaires issus de la C coxale de certaines pleuridies (Fig. 35). Développement des axes secondaires sur certaines C coxales sans inhibition du développement de la pleuridie opposée (Fig. 36). Plastés discoïdes dans les C distales des pleuridies (Fig. 37A) et rubanés dans les C des axes (Fig. 37 B). Reproduction non observée.

Discussion : la première fois que nous avons trouvé cette Algue en Méditerranée, nous l'avons attribuée à *Antithamnion antillanum*, essentiellement d'après Börgeesen (1930)(Boudouresque et Verlaque, 1976). Depuis, Abbott (1979) a démontré que 2 espèces sont confondues sous ce nom : *A. antillanum* Börgeesen (*sensu* Börgeesen, 1915-1920) et une nouvelle espèce *A. ogdeniae*. En 1985, Athanasiadis découvre cette dernière, en Méditerranée orientale, dans la région de Sithonia en Grèce. A cette occasion, cet auteur compare plusieurs espèces d'*Antithamnion* à pleuridies décussées ramifiées de façon alterne et à C sécrétrices disposées sur des ramules spécialisés. Récemment, Cormaci et Furnari (1987) ont décrit, sur la côte orientale de la Sicile, une nouvelle espèce appartenant à ce groupe d'*Antithamnion* : *A. piliferum*. A la lumière de ces travaux, nous avons réexaminé les premiers spécimens ré-

Fig. 4. — 32-37, *Antithamnion ogdeniae* Abbott. 32, portions d'un axe dressé. 33, extrémités de ramules avec ou sans poil hyalin. 34, ramules spécialisés avec cellule sécrétrice. 35, portions d'un axe rampant avec rhizoïde. 36, portion d'un axe rampant avec rhizoïde et, sur la cellule basale d'une pleuridie, un jeune axe secondaire (en strié). 37, appareil plastidial. A, cellule distale d'une pleuridie. B, cellule axiale.

Antithamnion ogdeniae Abbott. 32, portions of erect thallus. 33, terminal regions of branchlets with or non hyaline hair. 34, specialized branchlets with gland cell. 35, portions of prostrate axis with rhizoid. 36, portion of prostrate axis with rhizoid and a young indeterminate lateral branch (hatched cells) inserted on basal cell of whorl-branchlet. 37, chloroplasts. A, Upper cell of whorl-branchlet. B, axial cell.





Tabl. I. — Caractéristiques des *Antithamnion* du groupe à pleuridies décussées à ramification alterne et à cellules sécrétrices portées par des ramules spécialisés. Selon Athanasiadis (1985), *A. lherminieri* est un synonyme postérieur de l'*A. antillanum* et leurs signalisations ont été regroupées pour leur distribution (d'après Borgesen, 1915-1920, 1930; Wollaston, 1968; Oliveira-Filho, 1977; Abbott, 1979; Cribb, 1983; Athanasiadis, 1987; Norris, 1987 et Cormaci et Furnari, 1987) (C : cellules).

Summary of characteristics for Antithamnion group with whorl-branchlets decussate alternately ramified and gland cells on specialized branchlets. According to Athanasiadis (1985), A. lherminieri is a latter synonym of A. antillanum and their records have been summed for their geographical distribution (adapted from Borgesen, 1915-1920, 1930; Wollaston, 1968; Oliveira-Filho, 1977; Abbott, 1979; Cribb, 1983; Athanasiadis, 1987; Norris, 1987 and Cormaci and Furnari, 1987) (C : cells).

Espèces	<i>A. antillanum</i> Börgesen	<i>A. lherminieri</i> Nasr	<i>A. hanowioides</i> (Sond.) De Toni	<i>A. piliferum</i> Corm. & Furn.	<i>A. ogdeniae</i> Abbott	<i>A. diminutum</i> Wollaston	<i>A. elisae</i> Norris	<i>A. divergens</i> (J. Ag.) J. Ag.
PLEURIDIES :	asymétriques	asymétriques	symétriques	symétriques	symétriques	symétriques	symétriques	symétriques
Rachis	zig - zag	zig - zag	zig - zag	zig - zag	zig - zag	zig - zag	zig - zag	droit, flexueux
longueur, µm	750 - 1250	600 - 800	600 - 900	250 - 370	600 - 1000	580 - 600	550	1400 - 2000
ramules opposés	absents	absents	absents	absents	présents	présents	présents	présents
cellules basales,								
diamètre, µm	13 - 21	11 - 15	21 - 41	17 - 20	12 - 31	15 - 25	30 - 40	12 - 20
apex diamètre, µm	7.8 - 13	8 - 13	16 spiniformes	8,0	7,8	7,5 - 11	6 - 7,5	6 - 7
poils	Absents	Absents	Absents	(1)2 / apex	1 / apex	1 / apex	absents	absents
RAMULES A CELLULES								
SECRÉTRICES :	2 - 4(7) ℄	2 - 4(7) ℄	3 - 5 ℄	2 ℄	2(3) ℄	(2)3 - 6 ℄	(2)3(4) ℄	(2)3-4 ℄
℄ sécrétrices en								
contact avec	2 - 3 ℄	2 - 3 ℄	3 - 5 ℄	2 demi-cellules	2 demi-cellules	2 à 2 ℄ et 1/2	toutes les ℄	2 ℄
SPOROXYSTES :	cruciés	bi- tétra- poly-	cruciés	inconnus	cruciés	cruciés	cruciés	cruciés
diamètre, µm	34 - 57	34 - 52	45 - 50		30 - 50	27 - 40	32 - 50	45 - 50
longueur, µm	68 - 88	65 - 78	55 - 65		70 - 90	40 - 60	55 - 70	60 - 75
DISTRIBUTION :	Atlantique tropical, Brésil, Afrique du Sud, Pacifique, Japon I. Marshall, Mexique, Australie		Pacifique, Australie	Méditerranée, Sicile	Atlantique, An- tilles, Canaries Méditerranée	Afrique du Sud, Pacifique, Australie	Afrique du Sud	Afrique du Sud Pacifique, Australie

coltés en Corse en 1975, ainsi que d'autres échantillons recueillis, à Galéria, en 1982. Dans une optique plus large, nous avons considéré, à l'échelle mondiale, tous les *Antithamnion* pourvus de pleuridies décussées, à ramification alterne et de C sécrétrices disposées sur des ramules spécialisés (Tabl. I). Selon Athanasiadis (1985), *A. lherminieri* doit être considéré comme un synonyme postérieur d'*A. antillanum*, leurs aires de distribution ont donc été fusionnées. A partir de ce tableau, nous avons établi la clef de détermination suivante; les 2 espèces trouvées, jusqu'à présent, en Méditerranée y sont signalées par un astérisque :

1. Rachis des pleuridies presque droit, flexueux
.....*A. divergens* (J. Agardh) J. Agardh
1. Rachis des pleuridies en zig-zag.....2
2. Pleuridies asymétriques*A. antillanum* Borgesen (incl. *A. lherminieri* Nasr)
2. Pleuridies symétriques3
3. Absence constante de ramules opposés à la base des pleuridies4
4. Longueur des pleuridies > 400 µm, ramules spiniformes sans poil, cellules sécrétrices sur des ramules de 3 à 5 cellules, ...*A. hanowioides* (Sonder) De Toni
4. Longueur des pleuridies > 400 µm, ramules non spiniformes terminés par (1) 2 poils, cellules sécrétrices sur des ramules de 2 cellules*A. piliferum* Cormaci et Furnari *
3. Présence de ramules opposés à la base de certaines pleuridies, pleuridies de plus de 400 µm de longueur.....5

5. Cellules sécrétrices en contact avec 2 « demi-cellules » de ramules de 2(3) cellules*A. ogdeniae* Abbott *
5. Cellules sécrétrices en contact avec au moins 2 cellules de ramules, en général, de plus de 2 cellules6
6. Cellules sécrétrices en contact avec (2)2 cellules et demi de ramules de (2) 3 à 6 cellules, diamètre des cellules basales des pleuridies : 15-25 µm*A. diminutum* Wollaston
6. Cellules sécrétrices en contact avec toutes les cellules de ramules de (2)3(4) cellules, diamètre des cellules basales des pleuridies : 30-40 µm*A. elisae* Norris

Comme le suggèrent Cormaci et Furnari (1987), l'Algue découverte en Corse (Fig. 32-37) est *A. ogdeniae* et non *A. antillanum*. L'existence de ramules opposés à la base des pleuridies ne peut être établie que sur des thalles bien développés. Néanmoins, d'autres critères permettent de distinguer les 2 taxons présents en Méditerranée; *A. ogdeniae* diffère de *A. piliferum* par le plus grand développement de ses pleuridies (L : jusqu'à 1 200 µm au lieu de 370 µm) et par l'absence de paires de poils à l'apex des ramules. En Dalmatie, Schiffner (1931) signale *A. antillanum sensu* Borgesen (1930).

(= *A. ogdeniae*, Abbott, 1979). En Médit. occid., l'Algue mentionnée et illustrée en Espagne (s.l.n. d'*A. antillanum*, Province de Valence, Barcelo, 1987) correspond également à l'espèce d'Abbott. C'est

probablement le cas pour « *A. antillanum* à pleuridies symétriques » trouvé, dans cette même province, par Boisset (1986b, 1987) mais les dessins qu'il en donne, pourraient, tout aussi bien, être ceux d'*A. piliferum* sans poil. En conclusion, dans l'état actuel de nos connaissances, la présence d'*A. antillanum* en Méditerranée ne doit pas être retenue, alors qu'*A. ogdeniae*, taxon à affinités tropicales, paraît y être largement répandu, à l'exception des régions les plus septentrionales (Golfe du Lion, Nord de l'Adriatique). Espèce nouvelle pour la Corse.

Ecologie : de février à juillet, entre -3 et -15 m, dans les biotopes sciaphiles infralittoraux et en sous-strate des Algues photophiles arborescentes (*C. balearica*, *H. incurvus* et *V. volubilis*).

8. *Ectochaete leptochaete* (Huber) Wille

Distribution : Atlantique, Norvège (Rueness, 1977), Grande-Bretagne (Parke et Dixon, 1976), France (Hamel, 1930); Médit. occid., France, Pyr.-Or. (Boudouresque *et al.*, 1984), étang de Thau (Hamel, 1931), B-du-R. (Verlaque, 1977), Var (Perret-Boudouresque et Boudouresque, 1985), Italie, Sicile (Giaccone *et al.*, 1972); Adriatique (Giaccone, 1978); mer Noire (Zinova, 1967), Pacifique, U.R.S.S. (Vinogradova, 1979).

Localité : golfe de Galeria.

Description : thalle endophyte, C, Ø : 2 à 4 µm, poils très fins non sinueux. Espèce nouvelle pour la Corse. Reproduction non observée.

Ecologie : associé à *Phaeophila dendroides* (Crouan *frat.*) Batters, dans les Phaeophyceae photophiles dressées (*C. balearica*, Dictyotales); fréquence maximale entre 0 et -5 m lors de la poussée des Dictyotales (*Dilophus* et *Padina*) (printemps-automne).

REMERCIEMENTS — Travail réalisé sous l'égide du Comité scientifique de la Réserve de Scandola avec un financement conjoint du Ministère chargé de l'Environnement et de la Région Corse. Nous remercions C.F. Boudouresque pour ses conseils ainsi que M. Bianconi, Conservateur de la Réserve, pour sa collaboration sur le terrain.

BIBLIOGRAPHIE

- ABBOTT I.A., 1979. Some tropical species related to *Antithamnion* (Rhodophyta, Ceramiales). *Phycologia*, **18** : 213-227.
- ATHANASIADIS A., 1985. North Aegean marine algae. I. New records and observations from the Sithonia Peninsula, Greece. *Bot. Mar.*, **28** : 453-468.
- ATHANASIADIS A., 1987. A survey of the seaweeds of the Aegean sea with taxonomic studies on species of the tribe Antithamnieae (Rhodophyta). Univ. Gothenburg Publ., Suède : 174 p.

- BALLESTEROS E., 1981. Contribucio al coneixement algologic de la Mediterrania espanyola : Algues bentoniques i litorals de Tossa de Mar (Girona). *Butll. Inst. Cat. Hist. nat.*, **46** (Sec. Bot., 4) : 55-73.
- BALLESTEROS E., 1984 a. Els vegetals i la zonació litoral : especies, comunitats i factors que influeixen en la seva distribució. Thèse, Univ. Barcelona, Esp. : 587 p.
- BALLESTEROS E., 1984 b. El substrat algal de l'herbei de *Posidonia oceanica* (L.) Delile de Cala Gat (N.E. de Mallorca). *Butll. Inst. Cat. Hist. nat.*, **51** (Sec. Bot. 5) : 31-33.
- BALLESTEROS E., 1984 c. Contribucio al coneixement algologic de la Mediterrania espanyola, IV. *Fol. Bot. Misc.*, **4** : 29-33.
- BALLESTEROS E., 1985. Contribucio al coneixement algologic de la Mediterrania espanyola, VI. *Collect. Bot.*, **16** (1) : 19-24.
- BALLESTEROS E., M. PERERA et S. PUCHADES, 1986. Contribucio al coneixement algologic de la Mediterrania espanyola, VII. *Fol. Bot. Misc.*, **5** : 135-139.
- BARCELO M.C., 1987. Estudi de la flora bentonica marina del País Valencia. Thèse Pharmàcia, Barcelona, Esp. : 485 p.
- BOISSET F., 1986 a. Dos especies nuevas para el litoral mediterraneo peninsular : *Gelidiella antipai* M. Celan y *Myrionema liechtensternii* Hauck. *Fol. Bot. Misc.*, **5** : 43-48.
- BOISSET F., 1986 b. Contribucion al conocimiento algologico del litoral Levantino. I. *Acta Botanica Malacitana*, **11** : 3-8.
- BOISSET F., 1987. Estudio del fitobentos esciafilo infralitoral de sustratos duros, en el litoral Valenciano (España), Flora y vegetación. Thèse Cien. biol., Univ. Valencia, Esp. : 387 p.
- BØRGENSEN F., 1915-1920. The marine algae of the Danish West-Indies. III. Rhodophyceae, with addenda to the Chlorophyceae, Phaeophyceae and Rhodophyceae. *Copenhagen dansk bot. Ark.*, **1-3** : 1-498.
- BØRGENSEN F., 1930. The marine algae of Canary Islands especially from Tenerife and Gran Canaria. III. Rhodophyceae. Part 3. Ceramiales. *K. danske Vidensk. Selsk. Biol. Medd.*, **9** : 1-159.
- BOUDOURESQUE C.F., 1970. Recherches de Bionomie analytique, structurale et expérimentale sur les peuplements benthiques sciaphiles de Méditerranée occidentale (Fraction algale). Thèse Univ. Aix-Marseille II, Fr. : 624 p.
- BOUDOURESQUE C.F., 1971. Contribution à l'étude phytosociologique des peuplements algaux des côtes varoises. *Vegetatio*, **22** (1-3) : 83-184.
- BOUDOURESQUE C.F., 1972. Végétation marine de l'île de Port-Cros. IX. Sur *Gelidiella antipai* Marie Celan (Gelidiales). *Bull. Soc. phycol. Fr.*, **17** : 1-8.
- BOUDOURESQUE C.F., E. COPPEJANS et J. MARCOT, 1976. Un nouveau genre de Peyssonneliaceae, *Metapeyssonnelia* (Rhodophyta). *Phycologia*, **15** : 283-288.
- BOUDOURESQUE C.F. et M. PERRET, 1977. Inventaire de la flore marine de Corse (Méditerranée) : Rhodophyceae, Phaeophyceae, Chlorophyceae et Bryopsidophyceae. *Bibliotheca phycologica*, Cramer édit., Vaduz, **25** : 1-171.
- BOUDOURESQUE C.F., M. PERRET-BOUDOURESQUE et M. KNOEPFFLER-PEGUY, 1984. Inventaire

- des algues marines benthiques dans les Pyrénées Orientales (Méditerranée, France). *Vie Milieu*, **34** (1) : 41-59.
- BOUDOURESQUE C.F. et M.M. PERRET-BOUDOURESQUE, 1987. A checklist of the benthic marine algae of Corsica. GIS Posidonie Publ., Marseille, 1-121.
- BOUDOURESQUE C.F., I. THELIN, F. BERGIN, R. CAMPOS-VILLACA, H. MAUBERT, R.A. MOSSE et M. PERRET-BOUDOURESQUE, 1983. Etude du phytobenthos du site d'El Dabaa. Côtes méditerranéennes d'Egypte. Contrat C.E.A. Cadarache et Lab. Ecol. Benthos Univ. Aix-Marseille II, n°C. 220.055, 110 p.
- BOUDOURESQUE C.F. et M. VERLAQUE, 1976. Sur quelques Rhodophycées intéressantes des côtes de Corse. *Soc. phycol. Fr.*, **21** : 56-64.
- BOUDOURESQUE C.F. et M. VERLAQUE, 1978. Végétation marine de la Corse (Méditerranée) : I. Documents pour la flore des algues. *Bot. Mar.*, **21** : 265-275.
- CELAN M., 1938. Notes sur la flore algologique du littoral roumain de la mer Noire : IV. Deux Rhodophycées nouvelles pour la flore de la mer Noire : *Gelidiella antipai* et *Phyllophora brodiaei* (Turner) J. Agardh. *Bull. Sect. Sci. Acad. roum.*, **19** (45) : 76-79.
- CINELLI F., D. DRAGO, G. FURNARI, G. GIACCONE, B. SCAMMACA, A. SOLAZZI, M. SORTINO et C. TOLOMIO, 1976. Flora marina dell' Isola di Linosa (Arcipelago delle Pelagie). *Mem. Biol. mar. oceanogr.*, N.S., **6** (5) : 141-174.
- CIRIK S., 1978. Recherches sur la végétation marine des côtes turques de la mer Egée. Etudes particulières des Peyssonneliacées de Turquie. Thèse 3^e cycle Univ. P. & M. Curie Paris VI, : 172 p.
- CONDE F., 1984. Catalogo de las algas macrobentónicas marinas de Malaga. *Acta Bot. Malacitana*, **9** : 47-78.
- COPPEJANS E., 1979. Végétation marine de la Corse (Méditerranée) : III. Documents pour la flore des algues. *Bot. Mar.*, **22** (4) : 257-266.
- COPPEJANS E., 1981. Végétation marine de la Corse (Méditerranée) : IV. Documents pour la flore des algues. *Biol. Jb. Dodonea*, **49** : 76-97.
- COPPEJANS E., 1982. L'épiflore des substrats de l'étage circalittoral dans la baie de Calvi (Corse, Méditerranée). I. Inventaire. *Biol. Jb. Dodonea*, **50** : 231-242.
- COPPEJANS E., 1983. Iconographie d'algues méditerranéennes. Chlorophyta, Phaeophyta, Rhodophyta. *Bibliotheca phycologica*, Cramer édit. Vaduz, **63** : I-XXVII, 317 pl.
- COPPEJANS E. et C.F. BOUDOURESQUE, 1983. Végétation marine de la Corse (Méditerranée) : VI. Documents pour la flore des algues. *Bot. Mar.*, **26** (10) : 457-470.
- CORMACI M. et G. FURNARI, 1979. Flora algale marina della Sicilia orientale : Rhodophyceae, Phaeophyceae e Chlorophyceae. *Inform. bot. ital.*, **11** (2) : 221-250.
- CORMACI M. et G. FURNARI, 1987. *Antithamnion piliferum* sp. nov. (Ceramiaceae, Rhodophyta) from eastern Sicily (Mediterranean Sea). *Cryptogamie, Algologie*, **8** : 223-232.
- CRIBB A.B., 1983. Marine algae of the Southern Great Barrier Reef. Part I. Rhodophyta. Australian Coral Reef Soc., Great Barrier Reef Comm. Handbook, **2** : 173 p., 71 pl.
- DAWSON E.Y., 1952. Marine red algae of Pacific Mexico. I. Bangiales to Corallinaceae subf. Corallinoideae. Allan Hancock Pac. Expeditions, **17** (1) : 1-239.
- DENIZOT M., 1968. Les algues floridées encroûtantes (à l'exclusion des Corallinacées). Impr. pers. auteur, Paris : 310 p.
- ERCEGOVIC A., 1957. La flore sous-marine de l'îlot de Jabuka. *Acta adriatica*, **8** (8) : 1-130.
- FELDMANN J., 1939. Les algues marines de la côte des Albères. IV. Rhodophycées, Bangiales, Nematinales, Cryptonemiales. *Rev. Algol.*, **11** (3-4) : 247-330.
- FELDMANN J., 1958. Le genre *Kylinia* Rosenvinge (Acrochaetiales) et sa reproduction. *Bull. Soc. bot. Fr.*, **105** (9-10) : 493-500.
- FELDMANN J. et G. HAMEL, 1936. Floridées de France. VIII. Gelidiales. *Rev. Algol.*, **9** (1-2) : 85-140.
- FUNK G., 1927. Die algenvegetation des Golfs von Neapel, nach neueren Ökologischen untersuchungen. *Pubbl. Staz. zool. Napoli*, Suppl. **7** : 1-507, 20 pl.
- FURNARI G., 1984. The benthic marine algae of southern Italy, floristic and geobotanic considerations. *Webbia*, **38** : 349-369.
- GARBARY D.J., 1987. The Acrochaetiaceae (Rhodophyta) : an annotated bibliography. *Bibliotheca phycologica*, Cramer édit. Vaduz, **77** : 267 p.
- GIACCONE G., 1969. Raccolte di fitobenthos sulla banchina continentale italiana. *G. bot. ital.*, **103** : 485-514.
- GIACCONE G., 1978. Revisione della flora marina del mare Adriatico. *W.W.F., Parco marino Miramare*, **6** (19) : 1-118.
- GIACCONE G., P. COLONNA, C. GRAZIANO, A.M. MANNINO, E. TORNATORE, M. CORMACI, G. FURNARI et B. SCAMMACA, 1985. Revisione della flora marina di Sicilia e isole minori. *Boll. Acc. Gioenia Sci. nat.*, **18** : 537-781.
- GIACCONE G. et A. LETIZIA, 1984. Aspetto estivo della vegetazione marina di Capo d'Orlando (Me). *Naturalista sicil.*, **4**, **8** (1-2) : 35-47.
- GIACCONE G., B. SCAMMACA, F. CINELLI, G. SARTONI et G. FURNARI, 1972. Studio preliminare sulla tipologia della vegetazione sommersa del canale di Sicilia e isole vicine. *G. bot. ital.*, **106** : 211-229.
- GIL-RODRIGUEZ M.C. et J. AFONSO-CARRILLO, 1980. Catalogo de las algas marinas bentónicas (Cyanophyta, Chlorophyta, Phaeophyta y Rhodophyta) para el Archipiélago Canario. *Act., Aula de cultura de Tenerife*. Edit. L. Yuste, Santa Cruz de Tenerife : 35 p.
- HAMEL G., 1927. Recherches sur les genres *Acrochaetium* Nägeli et *Rhodochorton* Nägeli. Impr. Jacqueline, St. Lô : 117 p.
- HAMEL G., 1930. Chlorophycées des côtes françaises. *Rev. algol.*, **5** (1) : 1-54.
- HAUCK F., 1885. Die meeresalgen Deutschlands und Osterreichs. In : Kryptogamen - Flora von Deutschland, Osterreichs und der Schweiz. Edit. par Rabenhorst L. Kummer Publ., Leipzig : 575 p., pl. I-V.
- KALUGINA-GUTNIK A.A., 1975. Phytobenthos tchernogo moria. Naukova dunka Publ., Kiev : 247 p.
- MARCOT J., C.F. BOUDOURESQUE et S. CIRIK, 1976. Sur les Peyssonneliacées des côtes occidentales de Turquie. *Bitki*, **3** (3) : 223-260.
- MAYHOUB H., 1976. Recherches sur la végétation marine de la côte syrienne. Etude expérimentale sur la morphogénèse et le développement de quelques espèces peu connues. Thèse Univ. Caen, 286 p.

- NORRIS J.N. et K.E. BUCHER, 1982. Marine algae and seagrasses from Carrie Bow Cay, Belize. In: The atlantic barrier reef ecosystem at Carrie Bow Cay, Belize, 1 : Structure and communities. Ed Rutzler, K. et I.G. Macintyre, Smithsonian Inst. Press, Washington : 167-223.
- NORRIS R.E., 1987. Species of *Antithamnion* (Rhodophyceae, Ceramiaceae) occurring on the Southeast african coast (Natal). *J. Phycol.*, **23** : 18-36.
- OLIVEIRA-FILHO E.C. de, 1977. Algas marinhas bentônicas do Brasil. Tese Ficol., Univ. Sao Paulo, 407 p.
- PARKE M. et P.S. DIXON, 1976. Check-list of British marine algae. Third revision. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **56** : 527-594.
- PERRET-BOUDOURESQUE M. et C.F. BOUDOURESQUE, 1985. Inventaire des algues marines benthiques des îles de Port-Cros et de Bagaud (Var, France). Contrat Parc nation. Port-Cros et Univ. Aix-Marseille II, 99 p.
- RIBERA-SIGUAN M.A., 1983. Estudio de la flora bentónica marina de las Islas Baleares. Thèse Doct., Univ. Barcelona, 636 p.
- RUENESS J., 1977. *Norsk algeflore*. Universitets forlaget Publ., Oslo : 266 p.
- SCHIFFNER V., 1931. Neue und bemerkenswerte Meeresalgen. *Hedwigia*, **71** : 139-205.
- SPAN A., 1980. Composition et zonation de la flore et végétation benthique de l'île de Hvar (Adriatique moyenne). *Acta Adriatica*, **21** (2) : 169-194.
- STEGENGA H. et A.S. MULDER, 1979. Remarks on the *Audouinella microscopica* (Näg.) Woelkerling complex, with a brief survey of the genus *Chromastrum* Papenfuss (Rhodophyta, Nemaliales). *Acta bot. neerl.*, **28** (4-5) : 289-311.
- STEGENGA H. et M.J. VAN WISSEN, 1979. Remarks on the life histories of three Acrochaetoid algae (Rhodophyta, Nemaliales). *Acta bot. neerl.*, **28** (2-3) : 97-115.
- VERLAQUE M., 1977. Etude du peuplement phytobenthique au voisinage de la centrale thermique de Martigues-Ponteau (Golfe de Fos, France, Méditerranée). Thèse 3^e cycle, Univ. Aix-Marseille II, Fr. : 172 p.
- VERLAQUE M., 1981. Contribution à la flore des algues marines de Méditerranée : espèces nouvelles pour la Méditerranée occidentale. *Bot. Mar.*, **24** : 559-568.
- VERLAQUE M., 1987. Contribution à l'étude du phytobenthos d'un écosystème photophile thermophile marin en Méditerranée occidentale. Etude structurale et dynamique du phytobenthos et analyse des relations Faune-Flore. I - II. Thèse Univ. Aix-Marseille II, 389 p., 96 pl., 36 tabl.
- VERLAQUE M., 1988. Végétation marine de la Corse (Méditerranée). VII. Documents pour la flore des algues. *Bot. Mar.*, **31** : 187-194.
- VERLAQUE M., C.F. BOUDOURESQUE, A. MEINESZ, G. GIRAUD et J. MARCOT-COQUEUGNIOT, 1977. Végétation marine de la Corse (Méditerranée). II. Documents pour la flore des algues. *Vie Milieu*, **27** (3) Sér. A : 437-456.
- VERLAQUE M. et C.F. BOUDOURESQUE, 1981. Végétation marine de la Corse (Méditerranée). V. Documents pour la flore des algues. *Rev. Biol. Ecol. médit.*, **8** (3-4) : 139-156.
- VINOGRADOVA K.L., 1979. Détermination des algues des mers de l'Extrême-Orient de l'URSS : algues vertes. Nauka, Leningrad : 146 p.
- WOLLASTON E.M., 1968. Morphology and taxonomy of Southern Australian genera of Crouaniae Schmitz (Ceramiaceae, Rhodophyta). *Aust. J. Bot.*, **16** : 217-417.
- ZINOVA A.D., 1967. Inventaire de la flore marine des mers du Sud de l'URSS. Akad. Nauka S.S.S.R. Moscou, Leningrad : 397 p.

Reçu le 29 Avril 1988; received April 4, 1988

Accepté le 22 Juillet 1988; accepted July 22, 1988

ANALYSES D'OUVRAGES BOOK REVIEWS

J. MAYNARD SMITH, 1989. Evolutionary genetics. Oxford University Press, 325 p.

Nous sommes en présence d'un livre qui fera date, à la fois parce qu'il traite d'un sujet plus que jamais d'actualité, l'évolution, que son auteur se place d'entrée comme un néodarwinien, donc privilégiant une certaine forme de sélection naturelle (bien que n'ignorant pas d'autres courants de pensée) et qu'il résume beaucoup d'idées contemporaines en biologie évolutive au sens large. Ce manuel, est destiné à des étudiants, il présente donc certaines questions de façon simple, qui pourrait paraître peut-être simplificatrice au regard de chercheurs intéressés par les thèmes de la biologie évolutive et qui regretteront probablement le manque de développement de certains concepts. Il faut prendre cet ouvrage tel qu'en a été son but, à savoir un manuel destiné à des étudiants de 2^e, voire de 3^e cycle, et non une mise au point destinée à des professionnels. Par conséquent, certaines petites réserves qui pourraient être émises sont à mettre au compte de l'aspect pédagogique de ce travail. La pédagogie est justement l'une des premières qualités de cet ouvrage : la langue est d'une clarté exemplaire; la présentation comporte un texte général et des encarts plus précis pour le lecteur intéressé, des exercices simples et leurs réponses. Il s'y ajoute des propositions de programmes informatiques.

L'ouvrage se divise en deux parties, l'une dévolue à la génétique des populations et l'autre aux problèmes actuels de la théorie de l'évolution, toujours d'un point de vue strictement néo-darwinien.

La première partie fait référence en introduction à la génétique moléculaire et donc au problème de l'origine des molécules reproductibles, puis traite de façon assez classique de génétique des populations, mais en incluant des aspects actuels (par ex une présentation simple de la théorie des jeux, les éléments transposables, etc...). Un autre avantage de cet aspect pédagogique est de découvrir ou redécouvrir la définition de certains termes. On a le plaisir de retrouver la notion de dème, qui paraît parfois oubliée par certains auteurs, ou de voir redéfinir certains concepts, comme par exemple la fitness, qui tend à prendre chez nous une acceptation large, voire vague. Il s'agit dans son sens strict, de l'espérance pour un individu de caractère A de produire une descendance portant son caractère. On pourra reprocher l'utilisation de modèles mathématiques algébriques très théoriques, donc élémentaires, d'une qualité heuristique certaine, mais qui ne sont généralement pas supportés par des données quantitatives issues d'observations ou d'expérimentations. Il s'agit là de l'une des caractéristiques de l'école de Maynard Smith et de son initiateur, Haldane, qui privilégie la modélisation de l'évolution, et tend donc à simplifier les facteurs en jeu, pourtant multiples et complexes sur le terrain. L'auteur signale d'ailleurs que l'étude de son livre suppose une culture minimale en calcul algébrique. Toutefois, les

propositions de création de programmes informatiques sur des thèmes précis permettront d'aller plus avant, bien que toujours d'une façon très théorique. Cette première partie est indéniablement d'excellente qualité et ne souffre que quelques remarques. On pourra reprocher l'absence de l'intervention de l'environnement sur le devenir des populations, surtout pour un tenant de la sélection naturelle. Par exemple, la variabilité génétique est présentée d'une manière très mathématique alors que les biotopes changeants ou instables augmentent considérablement la diversité génotypique ou phénotypique intraspécifique (voir par ex les travaux de Nevo). Saluons néanmoins un passage important sur l'influence de l'environnement sur le phénotype (quoique peut-être trop sous-tendu par l'effet de gènes délétères), qui paraissent rarement exprimés dans les populations naturelles, avis partagé par l'auteur. On pourra noter aussi le peu de développement apporté à la variabilité électrophorétique, un paragraphe un peu court pour une technique maintenant courante et un manque de références bibliographiques sur ces méthodes. Dans cette première partie, pourtant essentielle, on peut déplorer quelques détails absents en ce qui concerne les graphiques. L'intitulé des coordonnées et les légendes sont parfois très succints, par ex pour l'illustration pourtant fondamentale de la loi de Hardy-Weinberg.

La seconde partie, traite des problèmes actuellement discutée par les évolutionnistes chez les procaryotes et les eucaryotes, un très intéressant et important développement sur la signification évolutive du sexe et quelques remarques sur la macroévolution et la coévolution. On est heureux de trouver mention des populations vivants dans des milieux morcelés (prédateurs spécialisés, monophages, parasites, etc...), mais il manque justement ce qui fait l'originalité de ces espèces, à savoir la capacité de dispersion de certains phénotypes et/ou génotypes. En ce qui concerne la sexualité, les conséquences de la parthénogenèse télytoque sont relativement développées alors que la parthénogenèse arrhénotoque n'est pratiquement pas abordée, sauf sous la mention d'haplo-diploïdie. Il s'agit pourtant de modèles intéressants par l'existence de sex-ratio biaisés, parfois contrôlés par la mère, et aux conséquences génétiques non négligeables. Bien que les statistiques sexuelles particulières à certains parasitoïdes soient évoquées (comme chez l'Acarien *Acarophenax*, un exemple peut être extrait du fameux « Pouce du Penda » de S.J. Gould, dont on recherche vainement la référence en bibliographie !). On pourra regretter l'absence des processus sexuels et reproductifs si diversifiés rencontrés chez les parasites. Notons aussi l'utilisation abusive du terme « clone » qui devrait en principe être réservé à une progéniture exactement semblable au(x) parent(s), c'est-à-dire uniquement rencontrée dans les cas de multiplication végétative, de division, d'apomixie ou d'endomitose. On devrait réserver d'autres termes à la progéniture des autres types de parthénogenèse : souche, lignée ou la

filiation (?), des nomenclatures toutefois souvent réservées aux lignées isofemelles.

Les qualités de cet ouvrage en font une référence actuelle, utilisable avec bonheur non seulement par les étudiants et leurs enseignants, mais par beaucoup de chercheurs impliqués dans les problèmes touchant à l'évolution. Cette contribution, malgré ses évidentes qualités de clarté, ne me semble pas destinée à un large public. Toutefois tout biologiste désireux de remettre à niveau en écologie évolutive, devrait consulter cet ouvrage qui, fera date à la fois par son actualité, sa rédaction et son parti-pris, au demeurant tout à fait constructif. Il s'agit en effet d'un livre de base pour qui veut comprendre les mécanismes intervenant dans les phénomènes évolutifs, mais dont la compréhension demande sans doute d'être appuyée, confortée par, ou confrontée à, d'autres lectures ou expériences. Cet ouvrage sera particulièrement utile à l'enseignant ou au chercheur francophone qui ne dispose pas, il faut bien le remarquer, de contribution équivalente en langue française. Faut-il le déplorer ? Aucune référence d'origine française n'est citée en bibliographie : manque de présence de cette discipline en France ou déficit de nos contributions au niveau international ?

F. ATHIAS-BINCHE

Jörg OTT. Meereskunde UTB 1450, Verlag Ulmer Stuttgart, R.F.A.; ISBN 3 - 8001 - 2584 - 6; 1988, 386 pages. Prix : DM 38,80.

Ce précis d'océanologie s'adresse aux biologistes, aux écologistes et aux géographes, mais il est également utile à tout non-scientifique s'intéressant à la mer.

En quatre chapitres importants, l'auteur donne une série d'aperçus très denses sur les propriétés physiques des mers, les forces motrices agissant sur l'eau, les organismes marins et leurs biotopes, et enfin sur l'homme et ses rapports avec la mer. Ce dernier chapitre résume en 40 pages l'histoire des recherches marines, l'exploitation des ressources halieutiques, la pollution des mers par l'homme - en rappelant que les responsabilités se répartissent à travers les continents !

Le livre séduit par une excellente iconographie (121 figures soigneusement expliquées). Notons également la typographie très claire malgré le format « livre de poche ». A la fin de chaque sous-chapitre, les sources bibliographiques sont indiquées sous forme de numéros correspondant aux 377 références de la liste des publications utilisées. Le glossaire comprend plus d'une centaine de termes techniques qui sont brièvement expliqués. L'index systématique renvoie, pour plus de mille noms scientifiques ou vernaculaires, aux pages et aux figures. Enfin l'index des matières (10 pages à double colonne) est également assez complet et comporte un certain nombre de termes anglais courants, d'autres étant ajoutés aux termes allemands dans le texte. L'utilisation de caractères gras pour les « mots-clés » employés dans le texte ainsi que pour mettre en relief certains phénomènes rend la lecture particulièrement didactique.

S.v. BOLETZKY

Directeur gérant de la publication : A. GILLE

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 1990

Commission paritaire n° 22217

Imprimerie Louis-Jean, 05002 GAP cedex — Dépôt légal n° 250 — Avril 1990

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, 1990, 40 (1)

SOMMAIRE - SUMMARY

Rôle des facteurs abiotiques et biotiques sur le recrutement du bivalve <i>Venus rosalina</i> (Rang) en Mauritanie <i>Abiotic and biotic influencing Venus rosalina bivalvia recruitment offshore the Mauritanian coast</i> M.S. DIOP et M. GLEMAREC	1
Acquisition de la vie benthique par <i>Eupolymnia nebulosa</i> (Polychète Terebellidae) : dispositifs expérimentaux et premiers résultats <i>The acquisition of benthic life by E. nebulosa (Polychaeta, Terebellidae) : an experimental approach with preliminary results</i> M. BHAUD	17
The control of enzymes secretion by the digestive gland of <i>Octopus</i> M.J. WELLS & J. WELLS	31
Taux de filtration du Rotifère <i>Brachionus calyciflorus</i> : comparaison des méthodes de mesure; influence de l'âge <i>Filtration rate in the rotifer Brachionus calyciflorus : comparison of the measuring methods; influence of age</i> S. MOURELATOS, R. POURRIOT et C. ROUGIER	39
Le pseudohermaphrodisme chez les Prosobranches : analyse morphologique et histologique <i>The pseudohermaphroditism of Prosobranchs : a morphological and histological analysis</i> P. FIORONI, J. OEHLMANN et E. STROBEN	45
Une biotypologie des peuplements infralittoraux superficiels de Crustacés des côtes rocheuses marocaines <i>A biotypology of the Crustacea living on the Moroccan rocky coasts in the upper fringe of the infralittoral zone</i> M. MENIOUI, M. DAKKI et P. AGUESSE	57
Un climagramme et un système d'étages phytoclimatiques utilisables simultanément en Afrique du Nord et en Europe Occidentale <i>A climagram and a phytoclimatic belts system simultaneously utilisable in north Africa and western Europe</i> B. DEFAUT	67
Végétation marine de la Corse (Méditerranée). VIII. Documents pour la flore des Algues <i>Marine vegetation of Corsica (Mediterranean). VIII. Documents for the Algal flora</i> M. VERLAQUE	79
Analyses d'ouvrages/ <i>Book reviews</i>	93