

ISSN 0240-8759

Vie et Milieu

Life and Environment

Vol. 41 n° 1 – Mars 1991

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), 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 1991

	FRANCE	AUTRES PAYS
Un an (4 numéros) / <i>Annual subscription (4 issues)</i>	610 F	810 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



CONSTITUANTS MINÉRAUX MAJEURS DES ALGUES ET PHANÉROGAMES MARINES DU BASSIN D'ARCACHON (FAÇADE MÉRIDIONALE ATLANTIQUE DE LA FRANCE)

Major mineral constituents in algae and marine phanerogams of Arcachon Bay (Southern front of the French Atlantic)

J.C. Dumon et Y. Lapaquellerie

Institut de Géologie du Bassin d'Aquitaine, Université de Bordeaux I, 351 cours de la libération, 33405 Talence Cédex, France

ALGUES CHLOROPHYCEES
PHÉOPHYCÉES
RHODOPHYCÉES
CONSTITUANTS MAJEURS
ZOSTERACÉES

RÉSUMÉ – Le Bassin d’Arcachon étant colonisé par des Zostères et des Algues, il a été dressé (fluorescence X) un inventaire de leurs constituants minéraux majeurs. Un éventuel effet saisonnier sur le chimisme du matériel végétal a été recherché. On constate que : – le *silicium* représente le constituant principal dans les Algues (en augmentation en automne) et les Zostères, – l’*aluminium* a des valeurs plus élevées en automne. On pourrait y voir l’influence des litières forestières; – le *manganèse* faiblit en automne pour Algues et Zostères; – le *magnésium* constituant minéral majeur des Ulves, en toutes saisons, se trouve en concentrations plus modestes chez les autres Algues et chez les Zostères; – le *calcium* a des teneurs voisines pour les Algues et les Zostères; – le *titane* est le constituant le plus faible dans les deux cas; – le *potassium* est un constituant important (50 % de M.S) et n’est pas soumis aux variations saisonnières; – le *sodium* se trouve fortement concentré dans les Algues brunes et les Zostères surtout en automne; – le *phosphore* a des teneurs plus fortes dans les Zostères, sans variations saisonnières contrairement aux teneurs en phosphore dans les Algues.

CHLOROPHYCEAN ALGAE
PHEOPHYCEANS
RHODOPHYCEANS
MAJOR CONSTITUENTS
ZOSTERACEANS

ABSTRACT – An inventory of the major mineral constituents (X-fluorescence) in zosteria and algae of the Arcachon Bay, was established. The search for possible seasonal effects on the chemism of the plant material enabled us to observe the following : – *silicium* is the most frequently occurring constituent found in algae (increasing in autumn) and zosteria; – *aluminium* values are higher in autumn than in other seasons; this could be the result of forest litter; – *manganese* content diminishes in autumn both in algae and zosteria; – *magnesium* which is the major constituent in sea lettuce in all seasons, tends to concentrate far less in the other algae and zosteria; – *calcium* is found in approximately the same amounts in algae and zosteria; – *titanium* is the least abundant constituent in both algae and zosteria; – *potassium* is the most important constituent (50 % in dry matter) and does not seem to be affected by seasonal changes; – *sodium* concentrations are high in brown algae and zosteria mainly in autumn; – *phosphorous* is more abundant in zosteria that are not affected by seasonal variations, rather than in algae.

Le Bassin d’Arcachon (44°39 de latitude N et 1°10 de longitude W) forme une échancrure de 160 km de superficie sur la côte atlantique du SW aquitain (fig. 1). Cet environnement, soumis à une intense activité touristique saisonnière, constitue le cadre d’une pratique conchylicole affirmée, mise en œuvre de longue date, susceptible de pâtir de toute pollution (Carruesco *et al.* 1986), fut-elle occasionnelle.

Plus récemment ont pu s’y ajouter les éventuelles incidences, d’une maïsculture intensive

réalisée dans l’arrière pays, avec des épandages d’engrais (N.P.K.). Pour ces diverses raisons, cet environnement a pu devenir sensible aux pollutions *sensu lato* (Dumon 1972; Alzieu *et al.* 1980; Alzieu *et al.* 1982; Carruesco *et al.* 1982; Carruesco *et al.* 1986).

L’étude de la plus ou moins grande sensibilité d’un tel milieu à de tels risques, passe par l’établissement d’une sorte « d’état des lieux », qui prenne en compte de manière aussi complète que possible la composition chimique des différents re-

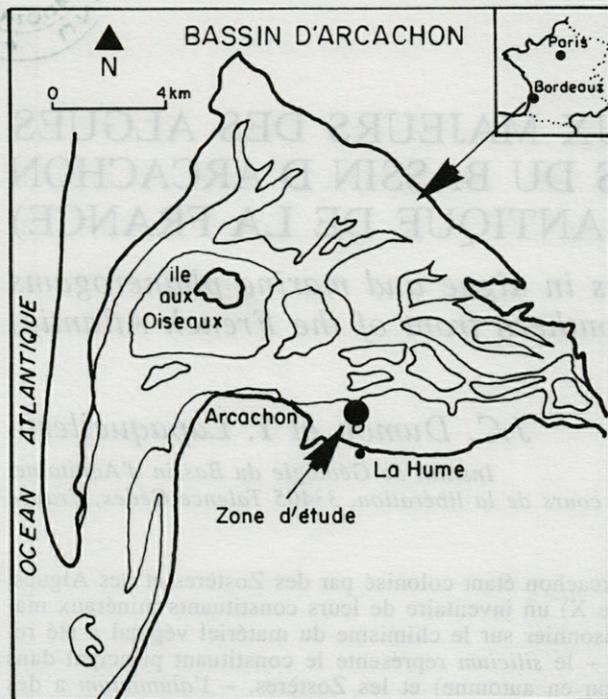


Fig. 1. — Cadre de l'étude.
Study context.

présentants de sa biota, susceptibles de prélever des parts plus ou moins importantes, notamment d'éléments majeurs, pour l'édification de leurs structures.

Une part importante de cette biota revient à la végétation algale mais plus largement encore aux Phanérogames marines (Zostères) qui constituent l'essentiel de la biomasse végétale du Bassin d'Arcachon. Ces dernières font à ce titre l'objet de travaux spécifiques (Wasserman, travaux en cours). Il n'en sera tenu compte ici que dans un but strictement comparatif avec la composition chimique des Algues, objet essentiel de ce travail.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Matériel

Les différents échantillons végétaux (grand nombre d'exemplaires pour chaque genre), ont été prélevés à la Hume (Fig. 1), à marée basse, dans la zone intertidale. Ce site a été choisi comme site témoin en raison de son éloignement relatif de zones à influences anthropiques trop marquées : agricoles et surtout portuaires et balnéaires, comme le serait au contraire le port d'Arcachon, en ce qui concerne surtout les 2 derniers points.

Afin de rechercher d'éventuels effets saisonniers, naturels ou induits (pratiques agricoles), sur

la composition minérale des végétaux, l'échantillonnage n'a pour l'instant été effectué qu'à 2 périodes : au printemps 1987, mai : période d'épandage d'engrais; en automne : septembre de la même année : absence d'épandage.

Une étude plus complète de cet aspect s'imposera.

Deux types de végétaux ont donc été récoltés :

— des Macro-Algues benthiques, prélevées dans l'ordre de leur émergence : Algues vertes d'abord, brunes et en dernier lieu, rouges.

Les Sargasses, habituellement flottantes en pleine eau, sont ici plus ou moins « fixées » sur les « pignots », perches verticales enfoncées dans le sédiment dont l'usage est en relation avec la conchyliculture (protection des parcs contre la navigation).

— des Phanérogames (Zostéracées) représentées en particulière abondance dans le Bassin d'Arcachon. Se développant dans le même environnement que les Algues, la comparaison de leurs compositions chimiques respectives s'imposait.

Dans le détail, ont été prélevées les Algues et Phanérogames marines suivantes :

Algues

1. Chlorophycées : *Ulva* sp., *Enteromorpha* sp., *Bryopsis* sp.

Ces Algues vertes qui sont les premières à être exondées à basse-mer demeurent de ce fait relativement moins longtemps que les autres en contact avec les eaux de la lagune. Par ailleurs, elles supportent, en général sans dommages, l'action des eaux douces (pluies) auxquelles elles peuvent être soumises durant leur très longue émergence.

2. Phéophycées : *Sargassum* sp.

Cette Algue de plusieurs m de long (macroplancton) flottant normalement en haute mer, se présente dans le Bassin d'Arcachon avec des dimensions plus modestes (2 m). Généralement retenue par les « pignots » elle acquiert de ce fait une certaine sédentarité.

Fucus sp.

3. Rhodophycées : *Aglaothamnion* sp., *Gracilaria* sp., *Polysiphonia* sp.

Phanérogames marines

Zostera marina, dont l'appareil végétatif est le plus développé.

Zostera noltii, forme la plus fréquente, mais de taille plus discrète.

Méthologie

Préparation

Tous les échantillons végétaux ont été recueillis manuellement. Ils ont été immédiatement débarassés, par un rinçage abondant dans l'eau du Bassin, des particules minérales et/ou organiques éventuellement présentes à la surface de l'appareil végétatif.

Le quartz étant très abondant dans l'environnement considéré (Dumon, 1986), malgré les précautions prises lors de l'échantillonnage, on pouvait le suspecter d'affecter les concentrations en SiO_2 observées dans le matériau végétal étudié.

Il a été vérifié par diffractométrie X que la silice issue du matériau détritique ne dépasse jamais 1 % de celle dosée dans les Algues et les Zostères.

On notera, en ce qui concerne les Zostères, que les parties souterraines n'ont pas été récoltées. Les analyses n'ont donc trait qu'aux parties chlorophylliennes.

Après séchage à 105°C, à l'étuve ventilée jusqu'à obtention d'un poids constant, le matériau végétal a été broyé au mortier d'agate (pulvérisette Fritsch) durant 40 mn. Au-delà de cette durée, outre l'homogénéisation attendue de cette opération, la taille des particules figurées n'excède pas 20 nm.

Pour prévenir toute réhydratation, la poudre obtenue est alors conservée à 40°C jusqu'à son passage au spectromètre.

Analyse

L'analyse se fait par spectrométrie de fluorescence X, l'appareillage est du type séquentiel, automatisé par micro-ordinateur (Philips PW 1400).

La méthode utilisée pour l'analyse multi-élémentaire est celle résultant de l'application directe des équations de Lachance-Trail qui permet de réduire par le calcul les effets inter-éléments. Ce modèle linéaire est optimisé pour les éléments traces si l'on tient compte également de la mesure de la diffusion Compton pour contrôler les absorptions différentielles de la matrice.

Les résultats permettent d'obtenir, à partir d'une calibration externe basée sur des standards synthétiques et internationaux (NBS W-1, GA, GLO, FK-N, DRN, BR.N, AN.G, SRM 1575 (feuilles PIN) et SRM 1571 (feuilles Verger), une précision relative supérieure à 1,5 % pour les éléments majeurs.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Dans le tableau 1 sont consignés les résultats relatifs aux 10 éléments majeurs, dosés, sur le même type de matériau végétal prélevé à 2 périodes de l'année. Les concentrations sont exprimées en pourcentage de matière sèche (M.S.), et en oxydes.

1. Constituants majeurs - Etude spécifique

Si l'on considère dans le détail les variations éventuelles des concentrations en éléments majeurs (tabl. 1), en fonction de la saison de prélèvement on s'aperçoit d'un certain nombre de faits :

a. SiO_2

Des disparités saisonnières, comme l'augmentation des concentrations de SiO_2 en automne, apparaissent. Elles peuvent être très fortes, c'est le cas des Ulvales (*Ulva sp.*) avec 57 % d'augmentation, plus modérées pour les Phéophycées (8 %) et Chlorophycées (3 %) ou plus complexes comme pour les Rhodophycées : 28 % pour *Gracilaria sp.* ou 8 % pour *Polysiphonia sp.*

Contrairement à ce qu'annonce Vinogradov (1953), pour les Algues, le silicium est un élément quantitativement important.

Algues vertes, rouges et brunes confondues, les concentrations absolues en SiO_2 oscillent, selon la saison, entre 34 et 37 % de la matière sèche, ce qui est important.

On retiendra que l'environnement laguno-marin d'Arcachon constitue l'exutoire obligé d'une vaste région de sables siliceux, les Landes de Gascogne (Dumon, 1978), à végétation silicicole très spécifique dont les divers produits de dégradation ne sont peut être pas sans influence sur les qualités et quantités de produits fixés notamment par la flore algale (Dumon, 1981).

Par ailleurs, malgré la pénétration des eaux marines, ce milieu demeure un contexte laguno-saumâtre à chimisme spécifique, ce qui peut affecter la flore.

Dans les zostères on trouve 28 à 32 % de SiO_2 (en % M.S) *Zostera marina* est plus riche en silice (3 %) que *Zostera noltii*. Aucune variation saisonnière n'a pu être mise en évidence pour ce végétal.

b. Al_2O_3

Mise à part l'Algue verte *Bryopsis sp.* et l'Algue brune *Fucus sp.* la concentration en Al_2O_3 est toujours plus élevée (10 à 30 %) en automne. L'amplitude de variation peut être considérable en-

Tabl. I. — Algues et Phanérogames marines : éléments majeurs (en % de M.S.).
Algae and marine Phanerogams : major components (% dry matter).

	SiO ₂ %	Al ₂ O ₃ %	Fe ₂ O ₃ %	MnO %	MgO %	CaO %	TiO ₂ %	K ₂ O %	Na ₂ O %	P ₂ O ₅ %
PRINTEMPS										
● <i>Ulva sp.</i>	9.83	1.65	2.14	0.10	46.0	9.74	0.07	16.17	4.08	0.39
● <i>Enteromorpha</i>	49.88	8.21	5.23	0.16	10.69	9.06	0.69	11.00	1.01	0.32
● <i>Bryopsis</i>	59.90	6.09	4.71	0.16	2.13	5.28	0.29	16.39	1.64	0.69
▲ <i>Fucus serratus</i>	34.47	5.34	4.43	0.35	6.08	8.25	0.24	28.76	7.51	0.59
▲ <i>Sargassum</i>	17.29	2.38	1.42	0.26	10.23	9.35	0.06	49.06	6.91	0.60
★ <i>Gracilaria</i>	19.49	2.25	1.90	0.80	3.11	2.70	0.03	56.99	7.21	0.85
★ <i>Polysiphonia</i>	46.34	5.41	6.09	0.40	2.30	2.37	0.25	19.24	1.97	0.78
★ <i>Aglaothamnion</i>	44.36	10.10	7.75	0.42	3.16	5.09	0.44	19.66	2.46	0.93
△ <i>Zostera marina</i>	32.01	4.16	2.71	0.53	6.05	7.54	0.20	35.10	8.97	1.15
△ <i>Zostera noltii</i>	27.95	2.36	3.07	3.05	7.47	10.48	0.08	35.93	5.87	1.75
AUTOMNE										
● <i>Ulva sp.</i>	15.41	3.48	2.92	0.10	41.75	9.24	0.10	17.12	3.95	0.28
● <i>Enteromorpha</i>	31.34	9.15	5.16	0.19	9.85	8.46	0.67	12.88	1.46	0.44
● <i>Bryopsis</i>	61.22	5.83	4.25	0.21	1.85	4.72	0.31	17.26	1.95	0.70
▲ <i>Fucus serratus</i>	35.18	4.90	5.05	0.30	6.34	8.84	0.24	29.12	7.88	0.77
▲ <i>Sargassum</i>	18.65	3.12	1.69	0.23	9.84	9.75	0.09	47.95	7.12	0.83
★ <i>Gracilaria</i>	24.88	2.95	2.65	0.72	3.43	3.12	0.03	53.28	7.32	0.95
★ <i>Polysiphonia</i>	50.27	6.23	5.86	0.32	2.92	3.27	0.23	23.36	3.90	0.84
△ <i>Zostera marina</i>	31.47	5.54	1.85	0.33	5.44	8.20	0.24	34.82	8.55	1.08
△ <i>Zostera noltii</i>	29.33	2.88	3.25	0.46	7.84	9.88	0.09	36.15	7.81	1.75
● CHLOROPHYCEES	▲ PHEOPHYCEES		★ RHODOPHYCEES		△ PHANEROGAMES MARINES					
Qualité des mesures	SiO ₂	Al ₂ O ₃	Fe ₂ O ₃	MnO	MgO	CaO	TiO ₂	K ₂ O	Na ₂ O	P ₂ O ₅
Lim. Dét. %	0.5	0.07	0.0002	0.0005	0.08	0.0001	0.0014	0.009	1.0	0.05
Rel. St. D. %	0.014	0.014	0.010	0.010	0.016	0.010	0.010	0.010	0.03	0.010

tre les 2 saisons notamment pour *Ulva sp.* (facteur 2). Les concentrations trouvées sont 4 à 5 fois plus élevées que celles fournies par Vinogradov (1953) citant lui-même Stoklasa. Cela est peut être à mettre en relation avec la présence, dans le contexte forestier podzolique environnant, d'aluminium mobilisé par chélation, grâce aux composés organiques très puissants issus des litières forestières susceptibles de faire passer en solution des produits souvent très réfractaires (Juste 1965; Dumon *et al.* 1973; Dumon 1975 a, 1956 b; Dumon 1981). L'augmentation observée en automne pourrait être à rechercher précisément dans le lessivage de ces litières.

Toujours selon Vinogradov, les plantes terrestres de lieux humides renferment davantage d'aluminium que les végétaux strictement terrestres, c'est le cas des « seaweeds » auxquelles justement Algues et Zostères appartiennent.

Par ailleurs, les Algues fixeraient davantage de Al que de Fe. Cela se vérifie ici avec, tous genres

et toutes saisons confondus, un rapport moyen entre Al₂O₃ et Fe₂O₃ de l'ordre de 1,28 contre 20 à 30 pour Vinogradov (1953).

Les Algues vertes renferment en moyenne 7,32 % d'Al₂O₃; les Algues rouges 5,38 % pour seulement 3,93 % pour les Algues brunes. Pour les Zostères même phénomène saisonnier, augmentation très sensible des valeurs de l'ordre de 20 à 30 %.

c. Fe₂O₃

Au sein d'un même groupe, tant chez les Algues vertes, que rouges ou brunes, les concentrations sont souvent assez largement dispersées, aucune loi ne semblant se dégager.

A l'exception des Phéophycées qui paraissent toutes les deux mieux minéralisées en automne, les « variations saisonnières » relatives demeurent assez anarchiques.

L'amplitude des augmentations constatées est de façon générale assez élevée, sans toutefois jamais excéder 40 % en valeur relative.

Lorsqu'il y a diminution, en automne, elle reste d'amplitude limitée, ne dépassant jamais 10 %, en relatif.

Dans les Zostères et surtout pour *Zostera marina* le fer ne paraît pas constituer un élément cardinal. Dans le contexte arcachonnais elles ne renferment que rarement plus de 3 % de Fe_2O_3 . *Zostera marina* paraît beaucoup mieux minéralisée au Printemps qu'en Automne. *Zostera noltii* semble assez indifférente à un éventuel effet saisonnier.

d. MnO

On observe une diminution des concentrations en MnO dans le groupe des Phéophycées et des Rhodophycées de l'ordre de 20 %. Les Algues vertes font exception avec une augmentation variable suivant le genre, mais pouvant atteindre 30 %.

Dans les Zostères les concentrations en MnO sont comparables à celles observées dans les Algues (entre 0,1 et 0,5 % de MnO).

Des concentrations très élevées difficilement explicables sont relevées au printemps dans les *Zostera noltii*.

Les prélèvements d'automne montrent dans les 2 cas étudiés un fléchissement très net de la concentration en MnO, entre 40 et 85 % en valeur relative, par rapport aux concentrations de printemps.

e. MgO

Le magnésium est important dans les Chlorophycées : *Enteromorpha sp.* (10 %) et surtout pour *Ulva sp.* chez qui nous avons pu enregistrer 46 % au printemps, mais un peu moins en automne. Quelle que soit la saison cet élément demeure chez *Ulva sp.* le composant cardinal.

Viennent ensuite les Phéophycées qui, indépendamment de la saison, en renferment de 6 % (*Fucus sp.*) à 10 % (*Sargassum sp.*).

Les Rhodophycées, bien que présentant des teneurs en MgO n'excédant pas 3,5 % montrent, en relatif, une augmentation très sensible en fonction de la saison (+ 27 % en automne).

On notera par contre pour les 3 Chlorophycées considérées un fléchissement d'à peu près 10 %, toujours en relatif, en automne.

Les Zostères renferment entre 5 et 8 % de MgO (en % de M.S.), *Zostera noltii* étant, des 2 espèces, celle qui est le mieux minéralisée en magnésium.

f. CaO

Les 2 groupes qui apparaissent comme étant les mieux pourvus en CaO (près de 10 %) sont les Chlorophycées et les Phéophycées. L'automne fait apparaître chez les Algues vertes (Chlorophycées) un fléchissement des concentrations de l'ordre de 10 % alors que les Phéophycées au contraire accusent un enrichissement du même ordre.

Paradoxalement, les Rhodophycées ne renferment pas plus de 5 % de CaO, mais un accroissement pouvant atteindre près de 40 % se manifeste en automne.

Les Zostères bien que *Zostera noltii* marque à cet égard un léger avantage offrent des concentrations en CaO (entre 8 et 9 %) comparables à celles observées chez celles des Algues qui sont le mieux pourvues en calcium.

g. TiO₂

C'est l'élément le plus faible quantitativement.

Au sein d'une même classe d'Algues, les teneurs en TiO₂ peuvent parfois montrer des disparités considérables. Entre *Ulva sp.* et *Enteromorpha sp.* les concentrations en titane sont par ex dans le rapport de 1 à 10. Si le dernier cas est exceptionnel, plus couramment ce rapport est de l'ordre de 3 à 4. Si on note des variations saisonnières, elles ne sont pas forcément de même sens, y compris au sein des représentants d'une même classe. Cependant, les Rhodophycées enregistrent une baisse de la teneur en titane d'amplitude tout à fait comparable (7 à 8 %) en automne pour *Gracilaria sp.* et *Polysiphonia sp.* Le titane dans *Zostera marina* est 2 fois plus important que dans les *Zostera noltii*.

h. K₂O

Le potassium pour la grande majorité du matériel algal, se situe dans l'intervalle 10-30 %. Les Algues vertes ne dépassent pas 20 %. De manière générale les Algues marines renferment des niveaux élevés en K⁺ (D.M. Dickson *et al.*, 1980).

Sargassum sp. et *Gracilaria sp.* paraissent même particulièrement enrichies, K₂O y atteignant 50 à 60 %. Chez ces 2 genres, et là aussi indépendamment de la saison, le potassium apparaît comme le constituant cardinal.

A l'exception des Algues vertes, dont les 3 représentants montrent entre printemps et automne, une meilleure fixation de K₂O – pouvant aller jusqu'à une variation relative de l'ordre de 15 % – dans les autres classes, par contre, il n'est pas possible de dégager de tendance générale de variation due aux effets saisonniers.

Avec en moyenne, près de 36 % de K₂O (en % de M.S.) les Zostères se placent parmi les végétaux du Bassin d'Arcachon les plus enrichis en potassium.

i. Na₂O

Ce sont les Algues brunes, qui avec près de 8 % de Na₂O se révèlent les mieux pourvues en sodium.

A l'exception de *Gracilaria sp.*, qui présente des concentrations comparables aux précédentes, les autres Algues rouges, ainsi que les vertes, se montrent nettement moins enrichies en Na₂O. Comme on l'a vu précédemment *Ulva sp.*, se distingue toujours des autres Algues vertes étudiées (4 % de Na₂O).

Précisément, à l'exception de *Ulva sp.*, l'ensemble du matériau algair se montre un enrichissement en sodium du prélèvement d'automne.

Bien qu'en général assez modeste, l'augmentation de Na₂O peut être parfois très importante : jusqu'à 44 % chez *Enteromorpha sp.* et même 98 % chez *Polysiphonia sp.*

Zostera marina apparaît comme sensiblement mieux minéralisée que *Zostera noltii*, les concentrations se situant entre 6 et 9 %, exprimées en Na₂O sont donc plus élevées que pour les Algues vertes ou rouges, mais par contre comparables à ce qui est observé chez les Algues brunes.

Si l'on note un fléchissement de la fixation du sodium entre printemps et automne chez *Z. marina*, c'est le processus inverse qui se manifeste pour *Z. noltii*, l'augmentation, en relatif, étant de l'ordre de 30 %.

j. P₂O₅

Les concentrations en P₂O₅ s'accroissent des Algues vertes, aux brunes et aux rouges, en considérant les extrêmes, dans le rapport de 1 à 3. Cela demeure vrai, quelle que soit la saison considérée.

Ulva sp. une fois encore mise à part, toutes les autres Algues voient en effet leurs teneurs en P₂O₅ augmenter, du printemps à l'automne. Les variations relatives de concentrations atteignent leur maximum avec les Rhéophycées : + 38 % chez les sargasses.

Les concentrations observées chez *Fucus sp.* sont tout à fait comparables à celles données par L. Cayeux (1933), cité par Vinogradov (1953).

Les *Zostères* apparaissent à cet égard nettement mieux pourvues en P₂O₅ que n'importe laquelle des Algues étudiées ici, même si la Rhéophycée *Gracilaria sp.* se rapproche des concentrations observées chez ces Phanérogames.

Des 2 espèces présentes à Arcachon c'est *Zostera noltii* qui, avec près de 2 % de P₂O₅, se montre la plus enrichie en phosphore. Aucune variation saisonnière ne paraît se manifester au sujet de cette espèce, alors qu'une très légère diminution en automne, se fait jour chez *Z. marina*.

2. Résultats généraux sur les constituants minéraux majeurs des Algues et des Phanérogames marines

A. Algues

La comparaison entre les concentrations respectives obtenues pour les constituants minéraux majeurs des mêmes types d'Algues, récoltées au printemps et en automne, montre des différences, parfois importantes. Les phénomènes saisonniers n'y sont probablement pas étrangers.

Le plus souvent, c'est dans la récolte d'automne que l'on rencontre la meilleure minéralisation. C'est là un point commun avec les plantes supérieures continentales dont les graines offrent un poids sec plus élevé en automne que celles développées au printemps (Labanauskas *et al.*, 1965).

Ceci mis à part, la hiérarchie des constituants minéraux majeurs demeure très généralement la même pour les 2 saisons considérées (Tabl. II). L'identité de rang occupé, au printemps et en automne, est totale en particulier en ce qui concerne les 2 constituants minéraux cardinaux : SiO₂, le plus souvent au premier rang, et K₂O qui arrive en général en second lieu, remplaçant cependant quelquefois le silicium à la première place. Il en va de même pour P₂O₅ qui occupe dans le cortège des constituants minéraux majeurs une place beaucoup plus modeste : le 8^e rang.

Tabl. II. — Hiérarchie des constituants majeurs selon la saison de prélèvement.

Hierarchy of major constituents relative to the sampling season.

Matériel végétal	Constituants minéraux majeurs									
	SiO ₂	Al ₂ O ₃	Fe ₂ O ₃	MnO	MgO	CaO	TiO ₂	K ₂ O	Na ₂ O	P ₂ O ₅
ALGUES										
Chlorophycées										
<i>Ulva sp.</i>	3 ● 3	7 ● 6	6 ● 7	10 ● 9	1 ● 4	4 ● 4	9 ● 10	2 ● 2	5 ● 5	8 ● 8
<i>Enteromorpha sp.</i>	1 ● 1	5 ● 4	6 ● 6	10 ● 10	3 ● 3	4 ● 5	8 ● 8	2 ● 2	7 ● 7	9 ● 9
<i>Bryopsis sp.</i>	1 ● 1	3 ● 3	5 ● 5	10 ● 10	6 ● 7	4 ● 4	9 ● 9	2 ● 2	7 ● 6	8 ● 8
Phéophycées										
<i>Fucus sp.</i>	1 ● 1	6 ● 7	7 ● 6	9 ● 9	5 ● 5	3 ● 3	10 ● 10	2 ● 2	4 ● 4	8 ● 8
<i>Sargassum sp.</i>	2 ● 2	6 ● 6	7 ● 7	9 ● 9	3 ● 3	4 ● 4	10 ● 10	1 ● 1	5 ● 5	8 ● 8
Rhodophycées										
<i>Gracilaria sp.</i>	2 ● 2	6 ● 6	7 ● 7	9 ● 9	4 ● 4	5 ● 5	10 ● 10	1 ● 1	3 ● 3	8 ● 8
<i>Polysiphonia sp.</i>	1 ● 1	4 ● 3	3 ● 4	9 ● 9	5 ● 7	6 ● 6	10 ● 10	2 ● 2	7 ● 5	8 ● 8
<i>Aglaothamnion sp.</i>	1 ● NP	3 ● NP	4 ● NP	10 ● NF	6 ● NP	5 ● NP	9 ● NP	2 ● NP	7 ● NP	8 ● NP
PHANÉROGAMES										
<i>Zostera marina</i>	2 ● 2	6 ● 5	7 ● 9	9 ● 7	5 ● 6	4 ● 4	10 ● 8	1 ● 1	3 ● 3	8 ● 10
<i>Zostera noltii</i>	2 ● 2	8 ● 7	6 ● 6	7 ● 6	4 ● 4	3 ● 3	10 ● 10	1 ● 1	5 ● 5	9 ● 9

● Identité de rang
2 Mesure de Printemps
NP Non prélevé en Automne

* Différence de rang > 2
2 Mesure d'Automne

	CHLOROPHYCEES		PHEOPHYCEES		RHODOPHYCEES		PHANEROGAMES		SEDIMENT
	moyenne sur 2 saisons	moyenne générale	moyenne sur 2 saisons	moyenne générale	moyenne sur 2 saisons	moyenne générale	moyenne sur 2 saisons	moyenne générale	
SiO ₂	U - 12,62 E - 50,61 B - 60,56	41,26	F - 34,82 S - 17,97	26,39	G - 22,18 P - 48,30 A - 44,56*	35,24	Zm - 31,74 Zn - 28,64	30,19	63,93
K ₂ O	U - 16,64 E - 11,94 B - 16,82	15,13	F - 28,94 S - 48,50	38,72	G - 55,13 P - 21,30 A - 19,66*	38,21	Zm - 34,96 Zn - 36,04	35,50	2,00
MgO	U - 44,23 E - 10,27 B - 1,99	18,83	F - 6,21 S - 10,03	8,12	G - 3,28 P - 2,61 A - 3,16*	2,94	Zm - 5,74 Zn - 7,65	6,69	1,73
CaO	U - 9,49 E - 8,76 B - 5,00	7,75	F - 8,54 S - 9,55	9,04	G - 2,91 P - 2,82 A - 5,09*	2,86	Zm - 7,87 Zn - 10,18	9,02	1,47
Na ₂ O	U - 4,01 E - 1,23 B - 1,79	2,35	F - 7,69 S - 7,01	7,35	G - 7,26 P - 2,93 A - 2,46*	5,10	Zm - 8,76 Zn - 6,84	7,80	1,53
Al ₂ O ₃	U - 2,56 E - 8,68 B - 5,96	5,73	F - 5,12 S - 2,75	3,93	G - 2,60 P - 5,82 A - 10,10*	4,21	Zm - 4,85 Zn - 2,62	3,73	9,68
Fe ₂ O ₃	U - 2,53 E - 5,19 B - 4,48	4,07	F - 4,74 S - 1,55	3,14	G - 2,27 P - 5,97 A - 7,75*	4,12	Zm - 2,27 Zn - 3,16	2,71	4,33
P ₂ O ₅	U - 0,33 E - 0,38 B - 0,69	0,47	F - 0,68 S - 0,71	0,69	G - 0,90 P - 0,81 A - 0,93*	0,85	Zm - 1,11 Zn - 1,75	1,43	0,12
MnO	U - 0,10 E - 0,17 B - 0,18	0,15	F - 0,32 S - 0,24	0,28	G - 0,76 P - 0,36 A - 0,42*	0,56	Zm - 0,43 Zn - 1,75	1,09	0,04
TiO ₂	U - 0,08 E - 0,68 B - 0,30	0,35	F - 0,24 S - 0,07	0,15	G - 0,03 P - 0,24 A - 0,44*	0,13	Zm - 0,22 Zn - 0,08	0,15	0,54

U = Ulva sp.F = Fucus sp.G = Gracilaria sp.Zm = Zostera marinaE = Enteromorpha sp.S = Sargassum sp.P = Polysiphonia sp.Zn = Zostera noltiiB = Bryopsis sp.A = Aglaothamnion sp.

• valeur non incluse dans la moyenne générale (pas d'échantillonnage d'Automne)

Tabl. III. – Moyennes des constituants majeurs : Algues, Zostères et sédiment (en % de M.S.).

Mean concentrations of major components : Algae, Zostera and sediment.

Ces 3 constituants mis à part, il n'y a pas véritablement toujours identité des rangs aux 2 saisons considérées, mais les disparités constatées sont mineures et peuvent surtout tenir à des variations des concentrations en éléments dosés, négligeables, car de l'ordre de l'erreur sur la mesure. Il en est ainsi pour CaO, MnO et TiO₂, pour lesquels la disparité de rang constatée entre les 2 saisons étudiées ne se produit qu'une seule fois sur les 7 cas possibles. Le 8^e végétal : *Aglaothamnion sp.* n'a malheureusement pu être totalement pris en compte en raison de l'absence de prélèvement d'automne. Il figure cependant dans le tableau II, ce qui renseigne au moins sur la hiérarchie des éléments dans cette Algue, et peut à ce titre ne pas être dénué d'intérêt, même si du fait de cette carence, d'éventuels facteurs de fixation saisonniers ne peuvent être cernés, pour cette Algue rouge.

Pour Fe₂O₃ et Al₂O₃ la fréquence de la disparité des rangs devient plus importante : 3 fois sur 7 pour Fe₂O₃, 4 fois sur 7 pour Al₂O₃. Les rangs occupés par ces éléments changent donc selon la saison prise en compte, mais ne sont séparés que par une seule unité.

Il en va différemment pour MgO et Na₂O, en particulier chez *Polysiphonia sp.* où ces constituants occupent, selon la saison considérée, le 5^e ou le 7^e rang des composants minéraux majeurs présents dans ces matériaux algaires, l'écart entre les rangs occupés successivement demeurant limité.

Pour un matériel végétal aussi varié que Chlorophycées, Phéophycées et Rhodophycées, le tableau II illustre les relations mutuelles des constituants minéraux majeurs tout en montrant la plus ou moins grande dispersion de rangs que peut occuper, selon la classe d'Algues considérée, un constituant donné. A titre de comparaison nous avons utilisé le même type de représentation pour les constituants des Zostères, et pour le substrat de ces divers végétaux.

Le tableau III comporte, pour chaque constituant majeur, et pour chacun des divers représentants d'une classe d'Algues, la moyenne des concentrations observées sur deux saisons. Ceci permet de juger de la dispersion des valeurs au sein d'une même classe. La moyenne générale, toutes saisons et tous représentants d'une même classe confondus, fournit pour chaque constituant une donnée, certes un peu schématique, mais qui se veut synthétique.

B. Zostères

Chez *Zostera marina* et *Zostera noltii*, quelle que soit la saison, c'est K₂O qui domine (tabl. II), SiO₂ venant toujours au 2^e rang. Cumulés, ces 2 constituants représentent entre 60 et 70 %, en poids de M.S., de l'ensemble des éléments ma-

jeurs. Ces 2 éléments cardinaux exceptés, la constitution chimique des 2 espèces de Zostéracées se révèle cependant très différente. En ce qui concerne *Z. noltii*, les autres constituants se classent dans l'ordre suivant :

CaO 3^e rang, MgO : 4^e rang, Na₂O : 5^e rang, F₂O₃ : 6^e rang, ceci, quelle que soit la saison.

Ceux qui suivent sont selon le cas : Al₂O₃, MnO ou P₂O₅, et leur rang peut varier selon la période de récolte. Quelle que soit celle des deux saisons envisagées le constituant minéral le moins abondant (10^e rang) est TiO₂.

En ce qui concerne *Z. marina* les constituants minéraux majeurs occupent un ordre différent de celui qui vient d'être décrit :

Na₂O au 3^e rang, CaO au 4^e rang

Les 6 éléments restant paraissent, a priori, largement affectés par les périodes de récolte, leur rang respectif pouvant varier parfois de plusieurs points selon la saison. C'est le cas de Fe₂O₃ ou de P₂O₅ qui, en automne, sont supplantés par d'autres éléments. Au contraire, pour MnO et TiO₂, l'automne paraît plus favorable à leur fixation puisque leurs rangs respectifs deviennent meilleurs durant cette saison.

REMERCIEMENTS : Nous remercions Mlle I. Aubry (Institut de Biologie Marine d'Arcachon), pour sa contribution à ce travail.

BIBLIOGRAPHIE

- ALZIEU D., Y. THIBAUD, M. HERAL & R. BOUTIER, 1980. Evaluation des risques dus à l'emploi des peintures antisalissures dans les zones conchylicoles. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.* 44 (4) : 305-348.
- ALZIEU C., M. HERAL, Y. THIBAUD, M.J. DARDIGNAC & M. FEUILLET, 1982. Influence des peintures antisalissures à base d'organostanniques sur la calcification de la coquille de l'huître *Crassostrea gigas*. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.* 45 (2) : 101-116.
- CARRUESCO C., P.J. LABOURG, Y. LAPAQUELLERIE & D. PRUNIER, 1982. Impact of Zinc and Tin in the intertidal environment of a lagoon ecosystem : the Arcachon Bay (France). Intern. Symp. on utilisation of coastal ecosystem : planing, pollution and productivity, Rio Grande, R.S.-Brazil. *Atlantica* (Abstr.) 5 (2) : 23-24.
- CARRUESCO C., Y. LAPAQUELLERIE, P.J. LABOURG & D. PRUNIER, 1986. Impact des métaux lourds sur un environnement lagunaire : le Bassin d'Arcachon. *Bull. Inst. Géol. Bassin d'Aquitaine* 39 : 85-93.
- CARBONEL P., C. CARRUESCO, J.C. DUMON, J. GAYET, R. CUIGNON, A. KLINGEBIEL. Bilan des connaissances sur le delta de l'Eyre; cadre physique : approche géologique, hydrologie du Delta. Public. Parc Naturel Régional des Landes de Gascogne (sous presse).

- DICKSON D.M., R.G. WYNJONES & J. DAVENPORT, 1980. Steady state osmotic adaptation in *Ulva lactuca*. *Planta* **150** : 158-165.
- DUMON J.C., 1972. Résultats du fractionnement de la matière organique humifiée extraite de sédiments fluviaux, lagunaires et marins. *Bull. Inst. Géol. Bassin Aquitaine* **12** : 15-23.
- DUMON J.C., Y. LAPAQUELLERIE & C. LA-TOUCHE, 1973. Sur la présence et l'origine pédologique possible des ilménites de la zone du Pyla (Gironde). *C.R. Acad. Sci.* **276** : 889-892.
- DUMON J.C., 1975 a. Action d'acides organiques divers sur un minéral titané. Comparaison de leur pouvoir d'extraction du titane avec celui d'acides minéraux. *Bull. Inst. Géol. Bassin d'Aquitaine* **17** : 95-100.
- DUMON J.C., 1975 b. Solubilisation du titane du rutile sous l'action de l'acide oxalique. *Bull. Inst. Géol. Bassin d'Aquitaine* **18** : 13-17.
- DUMON J.C., 1978. Caractéristique de quelques profils pédologiques de la grande lande. *Bull. Inst. Géol. Bassin d'Aquitaine* **24** : 147-178.
- DUMON J.C., 1981. Comportement du titane dans les phénomènes d'altération et de sédimentation sous différents climats. Esquisse d'un cycle biogéochimique. Thèse Doc. Etat, Univ. Bordeaux I, n°178, 296 p., 50 tabl., 63 fig., 10 pl photos, 23 p. d'annexes.
- DUMON J.C., 1986. Environnement pédologique du Bassin d'Arcachon et des lacs landais : éléments majeurs, mineurs et traces des podzols des Landes de Gascogne et du Médoc. Données préliminaires. *Bull. Inst. Géol. Bassin d'Aquitaine* **39** : 117-134.
- JUSTE C., 1965. Contribution à l'étude de la dynamique de l'aluminium dans les sols acides du Sud-Ouest atlantique : application à leur mise en valeur. Thèse Ing. Doct., Nancy, n°427, INRA. 1966. 143 p., 27 fig., 39 tabl.
- LABANAUSKAS C.K., L.H. STOLZY, L.J. KLOTZ & T.A. DEWOLFE, 1965. Effects of soil temperature and oxygen on the amount of macronutrients and micronutrients in citrus seedlings (*Citrus sinensis* var. *Bessie*). *Soil Sc. Soc. Amer. Proceed.* **29** (1) : 60-64.
- VINOGRADOV A.P., 1953. The elementary chemical composition of marine organisms. Sears Foundation for marine research. Yale, University n°II, 647 p.
- WASSERMAN J.C. Etude de la dynamique des métaux chez *Zostera nana*, dans la lagune d'Arcachon (France) (en préparation).

Reçu le 9 juin 1989 ; received June 9, 1989
Accepté le 28 novembre 1989 ; accepted November 28, 1989

que. *Tbasc Doc. Etat Univ. Bordeaux I* n°178, 288 p., 20 tabl., 63 fig., 10 pl. photos, 23 p. d'annexes.

DUMON J.C., 1986. Environnement pédoécologique du Bassin d'Arcachon et des lacs landais : éléments morphologiques et traces des polluxols des Landes de Gascogne et du Médoc. *Données préliminaires*. *Bull. Inst. Géol. Bassin d'Aquitaine* 39 : 117-134.

JUSTE C., 1982. Contribution à l'étude de la dynamique de l'aluminium dans les sols acides du Sud-Ouest atlantique : application à leur mise en valeur. *Tbasc Doc. Nancy n°423, INRA*, 1986, 143 p., 27 fig., 29 tabl.

LABANAUSKAS C.K., L.H. STOLZY, L.I. KLITZ & T.A. DEWOLFE, 1965. Effects of soil temperature and oxygen on the amount of macro nutrients and micronutrients in citrus seedlings (Citrus sinensis var. Bessie). *Soil Sc. Soc. Amer. Proceed.* 29 (1) : 63-64.

VINOGRADOV A.P., 1953. The elementary chemical composition of marine organisms. *Seas Foundation for marine research, Yale University* n°II, 647 p.

WASSERMAN J.C. Etude de la dynamique des métaux chez Zostera nana, dans la lagune d'Arcachon (France) (en préparation).

Reçu le 2 juin 1989 ; received June 9, 1989
 Accepé le 28 novembre 1989 ; accepted November 28, 1989

DICKSON D.M., R.G. WYNJONES & J. DAVENPORT, 1980. Stable state osmotic adaptation in Ulva lactuca. *Plants* 150 : 158-165.

DUMON J.C., 1972. Résultats de fractionnement de la matière organique humifiée extraite de sédiments littoraux, lagunaires et marins. *Bull. Inst. Géol. Bassin Aquitain* 12 : 12-23.

DUMON J.C., Y. LAPAQUELLERIE & C. LA-TOUCHE, 1973. Sur la présence et l'origine pédo-ogénique possible des limonites de la zone du Pyla (Gironde). *C.R. Acad. Sc. 276 : 889-892.*

DUMON J.C., 1975. Action d'acides organiques divers sur un minéral titané. Comparaison de leur pouvoir d'extraction du titane avec celui d'acides minéraux. *Bull. Inst. Géol. Bassin d'Aquitaine* 17 : 92-100.

DUMON J.C., 1975. Solubilisation du titane du rutile sous l'action de l'acide oxalique. *Bull. Inst. Géol. Bassin d'Aquitaine* 18 : 13-17.

DUMON J.C., 1978. Caractéristiques de quelques profils pédoécologiques de la grande lande. *Bull. Inst. Géol. Bassin d'Aquitaine* 24 : 147-178.

DUMON J.C., 1981. Comportement du titane dans les phénomènes d'altération et de sédimentation sous différents climats. *Espresse d'un cycle biogéochimique*

LE MÉIOBENTHOS DES SABLES FINS INFRALITTORAUX DE BANYULS-SUR-MER : DONNÉES QUANTITATIVES

The meiobenthos of infralittoral fine sands off Banyuls-sur-Mer : Quantitative data

J. Y. BODIOU et P. ALBERT

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

CYCLE QUANTITATIF ANNUEL
MÉIOBENTHOS
SABLES INFRALITTORAUX

RÉSUMÉ – Les variations quantitatives annuelles du méiobenthos infralittoral ont été étudiées dans les sables côtiers de la baie de Banyuls-sur-Mer. Malgré les faibles différences de profondeur, cinq stations de 5 à 25m, les trois milieux rencontrés (sables grossiers, sables fins et sables vaseux) s'individualisent très bien sur le plan quantitatif, les sables fins étant nettement plus pauvres que les deux biotopes limitrophes. Les densités du méiobenthos vrai varient de plus en plus quand on se rapproche du littoral avec des pics de populations à la fin du printemps, en été et surtout en automne. En ce qui concerne le méiobenthos transitoire, le cycle des Bivalves présente une forte poussée printanière entre 10 et 25m, tandis que les Annélides se répartissent plus régulièrement tout au long de l'année. En dehors de l'influence des conditions climatiques, importante à faible profondeur, il semble que les densités du méiobenthos soient liées à la poussée de production primaire du printemps et à l'arrivée sur le fond des débris des macroalgues littorales en automne.

ANNUAL QUANTITATIVE CYCLE
MÉIOBENTHOS
INFRALITTORAL SAND

ABSTRACT – The annual density fluctuations of the infralittoral meiobenthos were studied in the coastal sandy bottom of the Bay of Banyuls-sur-Mer. Despite the small difference between the depths, i.e. five stations between 5 and 25 m depth, three separate sediment types were encountered (coarse sand, fine sand and silty sand) which were quantitatively distinguishable; the fine sands are clearly poorer than the two others. The densities of the "permanent meiobenthos" are more variable closer to the coast with population peaks in spring, summer and especially autumn. For the "transitory meiobenthos", the bivalves present a strong peak in spring between 10 and 25 m of depth while the annelids are present throughout the year. In addition to the climatic conditions which are very important at shallow depths, it seems that the meiobenthic densities are linked to spring primary production, and to the arrival of littoral macroalgal detritus on the bottom in autumn.

INTRODUCTION

L'étude quantitative présentée dans ce travail porte sur les variations annuelles de la méiofaune à l'intérieur du biotope des sables fins infralittoraux de la Baie de Banyuls-sur-Mer, le long d'un transect partant du littoral jusqu'à 25 m de profondeur. Il s'agit d'une étude spatio-temporelle des densités de méiobenthos à l'intérieur d'une même communauté, sur une petite échelle de distances et de profondeurs. L'examen des populations limitrophes situées dans les gravelles littorales et les sables vaseux permet de mieux re-

placer les résultats obtenus dans un contexte plus général.

Les premières prospections quantitatives dans ce milieu ont été effectuées par Soyer (1971) et Guille (1971) qui ont défini les positions des différentes communautés benthiques de la région de Banyuls-sur-Mer pour le méio- et le macrobenthos. Dans les sables fins infralittoraux, les variations spatio-temporelles de la composition faunistique du peuplement de Copépodes Harpacticoides ont déjà été mises en évidence (Bodiou et Chardy, 1973; Bodiou, 1975, 1980); les variations dans la répartition des formes littorales

correspondent à l'arrivée ou à la disparition de contingents faunistiques liés à des paramètres essentiellement trophiques ou hydrodynamiques (Bodiou *et al.*, 1990). Sur le même site de prélèvement, nous présentons maintenant les variations annuelles des densités des principaux groupes du méiobenthos.

Les données quantitatives sur le méiobenthos sont nombreuses et très diversifiées, à la fois en données géographiques et en données saisonnières (cf. revue de Hicks et Coull, 1983; Rudnick *et al.*, 1985). Elles sont malheureusement difficilement comparables en raison du manque d'uniformité dans les méthodes de récolte, de manipulation des échantillons et de tri.

Les résultats présentés sont dépendants des méthodes de travail utilisées, de la périodicité des prélèvements et du biotope. Rudnick *et al.*, (1985) ont bien situé le problème en considérant que les densités particulièrement élevées qu'ils ont trouvées à 7 m de profondeur dans la Baie de Narraganset ne sont certainement pas uniques et résultent essentiellement de leur protocole expérimental. Pour le présent travail et dans la mesure où la totalité des prélèvements a été effectuée de la même manière, nous avons comparé les résultats obtenus les uns par rapport aux autres pour mettre en évidence les tendances qui se dégagent dans l'évolution annuelle des densités de la méiofaune.

Les groupes zoologiques étudiés sont les représentants classiques de la méiofaune benthique. Ils peuvent appartenir au méiobenthos dit "vrai" quand les organismes concernés restent toujours inférieurs à la taille de 2mm : ce sont essentiellement les Nématodes libres et les Copépodes Harpacticoïdes. Ils peuvent appartenir au méiobenthos dit «transitoire» quand ce sont des formes jeunes du macrobenthos : c'est le cas des juvéniles d'Annelides et de Bivalves qui ont été recensés.

LIEU DE TRAVAIL, MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le cycle annuel entrepris est allé du 15.01.1969 au 04.02.1970 à 5, 10, 15, 20 et 25 m de profondeur, avec une périodicité moyenne de 3 semaines. Les dates de prélèvement sont identiques à celles des études qualitatives (Bodiou et Chardy, 1973; Bodiou, 1975) qui ont porté sur 3 des 5 stations prospectées dans ce travail. Ces 3 points, à 10, 15 et 20 m de profondeur se situent dans les sables fins infralittoraux de la baie de Banyuls-sur-Mer, c'est-à-dire dans la communauté à *Halectinosoma herdmani* et *Harpacticus flexus* de Soyer (1970) qui correspond au milieu des Sables Fins Bien Calibrés (S.F.B.C.) de Pérès et Picard (1964). Ils couvrent l'étendue du biotope typiquement sableux

entre 10 et 20 m de profondeur, le long d'un transect perpendiculaire aux isobathes.

Au N-W, on trouve une communauté de sables grossiers à *Amphioxus*; elle se substitue aux sables fins entre 0 et 10 m de profondeur en raison d'une rhéologie sensiblement plus forte. La 4^e station se situe dans cette zone de gravelles et a été prospectée à 5 m de profondeur.

Vers le large, les sables s'ensavent progressivement et cèdent la place aux sables vaseux (entre 25 et 30 m), puis aux vases. La 5^e station, à 25m de profondeur, se situe au commencement des sables vaseux et marque l'arrivée des contingents vasicoles.

Au S-E, les sables fins se terminent directement contre les fonds rocheux.

Tous ces prélèvements ont été effectués à l'aide du carottier-tripode de Willemoës (1964) qui prélevait 3 carottes dont la surface totale correspondait à 10 cm² pour environ 5 cm de profondeur.

Les comptages ont porté sur les principaux groupes de la méiofaune présents dans le milieu.

Tous les prélèvements effectués ont été concentrés par élutriation, fixés à l'alcool, puis triés sous une loupe binoculaire à l'aide d'une cuve de Dollfus après coloration au Rose Bengale.

Les résultats exprimés dans ce travail correspondent à des densités d'organismes par unité de surface de 10 cm².

RÉSULTATS

Moyennes annuelles

Pour les 5 profondeurs étudiées, les données moyennes correspondant à chaque profondeur sont exprimées dans le tableau I.

Les densités moyennes annuelles du méiobenthos à chaque station (fig. 1A) montrent que les méiobenthos sont plus nombreux dans les gravelles (173 ind./10 cm²) et les sables vaseux (196 ind./10 cm²) que dans les sables fins (de 115 à 144 ind./10 cm²). Les 3 stations des sables, avec des densités moyennes qui n'augmentent que très progressivement avec la profondeur, restent quantitativement très proches.

Si on considère les valeurs extrêmes, minimales et maximales, observées à chaque profondeur au cours du cycle annuel, on constate que la densité minimale du méiobenthos total est très basse à 5 m de profondeur (10 ind./10 cm²) et remonte progressivement avec la profondeur (fig. 1D). Le schéma est différent avec les densités maximales qui sont plus faibles dans les sables fins *sensu stricto* (autour de 250 ind./10 cm²) que dans les milieux limitrophes, gravelles littorales et sables

Tabl. I. — Densités en nombre d'individus par 10 cm² du méiobenthos enregistrées lors du cycle annuel. MEIOV = méiobenthos vrai; NEMA = Nématodes libres; COPE = Copépodes Harpacticoïdes; MIXO = méiobenthos transitoire; BIVA = Mollusques Bivalves; ANNE = annélides; TOTAL = totalité des organismes méiobenthiques recensés.

Meiofaunal densities recorded as numbers per 10 cm² during the annual cycle. MEIOV = Permanent meiofauna; NEMA = Free living nematodes; COPE = Harpacticoid copepods; MIXO = Temporary meiofauna; BIVA = Bivalve molluscs; ANNE = Annélides; TOTAL = Total number of meiofaunal individuals counted.

DATE	MEIOV 5 M	MEIOV 10 M	MEIOV 15 M	MEIOV 20 M	MEIOV 25 M	DATE	NEMA 5 M	NEMA 10 M	NEMA 15 M	NEMA 20 M	NEMA 25 M	DATE	COPE 5 M	COPE 10 M	COPE 15 M	COPE 20 M	COPE 25 M	DATE	MIXO 5 M	MIXO 10 M	MIXO 15 M	MIXO 20 M	MIXO 25 M
15.01	137	78	43	41	51	15.01	69	55	13	20	27	15.01	68	17	25	21	22	15.01	17	11	6	12	43
28.01	146	80	88	69	75	28.01	139	57	76	46	44	28.01	7	18	10	14	31	28.01	9	12	13	15	34
20.02	9	28	81	178	118	20.02	6	10	31	127	65	20.02	3	18	47	41	48	20.02	1	15	9	14	33
13.03	62	91	89	88	162	13.03	55	34	69	48	85	13.03	5	49	18	24	65	13.03	13	32	41	52	33
08.04	49	27	56	92	137	08.04	35	17	40	64	77	08.04	10	6	12	20	50	08.04	18	4	52	97	52
02.05	27	33	161	72	111	02.05	16	18	97	42	69	02.05	10	13	55	21	35	02.05	1	22	32	58	71
23.05	159	49	17	53	86	23.05	74	20	9	19	61	23.05	84	24	6	21	19	23.05	18	39	16	18	90
11.06	89	54	79	80	84	11.06	58	29	60	55	52	11.06	28	22	14	19	30	11.06	14	35	13	43	24
26.06	208	17	151	84	141	26.06	114	8	117	67	101	26.06	92	3	29	17	36	26.06	24	16	24	56	37
18.07	246	137	131	121	69	18.07	131	79	70	84	43	18.07	109	50	59	36	25	18.07	6	9	14	8	20
06.08	192	143	171	93	151	06.08	74	73	59	49	74	06.08	116	64	112	44	75	06.08	7	19	15	5	32
27.08	156	32	69	57	169	27.08	65	15	27	34	90	27.08	90	14	37	23	78	27.08	8	1	5	3	26
18.09	137	100	90	150	131	18.09	69	37	48	101	54	18.09	68	58	39	47	75	18.09	8	13	17	15	12
06.10	270	261	130	227	278	06.10	178	95	64	150	172	06.10	89	163	65	75	103	06.10	18	4	16	15	59
28.10	276	175	132	171	273	28.10	35	125	100	114	166	28.10	234	42	26	53	102	28.10	16	11	11	13	15
20.11	365	148	137	192	180	20.11	111	86	96	142	189	20.11	228	52	37	47	88	20.11	11	5	18	13	11
14.01	72	158	137	121	226	14.01	38	126	94	76	151	14.01	34	23	38	43	70	14.01	6	12	3	9	29
04.02	305	179	206	223	303	04.02	222	112	164	160	127	04.02	72	61	40	62	169	04.02	12	27	54	24	58
TOTAL	2905	1790	1968	2112	2745	TOTAL	1489	996	1234	1398	1647	TOTAL	1347	697	669	628	1121	TOTAL	207	287	359	470	679
MOYENNE	161,4	99,4	109,3	117,3	152,5	MOYENNE	82,7	55,3	68,55	77,66	91,5	MOYENNE	74,8	38,7	37,2	34,8	62,3	MOYENNE	11,5	15,9	19,9	26,1	37,7

DATE	BIVA 5 M	BIVA 10 M	BIVA 15 M	BIVA 20 M	BIVA 25 M	DATE	ANNE 5 M	ANNE 10 M	ANNE 15 M	ANNE 20 M	ANNE 25 M	DATE	TOTAL 5 M	TOTAL 10 M	TOTAL 15 M	TOTAL 20 M	TOTAL 25 M
15.01	1	2	2	5	2	15.01	15	6	2	4	39	15.01	154	89	49	53	94
28.01	0	2	3	3	1	28.01	9	7	4	7	29	28.01	155	92	101	84	109
20.02	0	7	4	4	6	20.02	1	8	4	7	22	20.02	10	43	90	192	151
13.03	5	25	38	39	11	13.03	8	6	1	3	15	13.03	75	123	130	140	195
08.04	6	3	49	90	35	08.04	1	0	1	4	12	08.04	67	31	108	189	189
02.05	0	17	2	52	58	02.05	1	4	30	5	11	02.05	28	55	193	130	182
23.05	6	36	12	13	80	23.05	11	3	4	4	10	23.05	177	88	33	71	176
11.06	1	17	3	24	2	11.06	6	17	9	9	14	11.06	103	89	92	124	108
26.06	0	14	16	50	24	26.06	23	2	0	1	10	26.06	232	33	175	140	178
18.07	0	1	1	2	0	18.07	5	6	7	4	19	18.07	252	146	145	129	89
06.08	0	1	0	1	1	06.08	7	11	13	2	26	06.08	199	162	186	98	183
27.08	0	0	2	0	2	27.08	7	0	2	1	18	27.08	164	33	74	60	195
18.09	0	1	4	1	1	18.09	8	6	10	7	7	18.09	145	113	107	165	143
06.10	0	0	4	4	0	06.10	7	2	10	11	59	06.10	288	265	146	242	337
28.10	0	0	0	1	2	28.10	16	10	10	11	11	28.10	292	186	143	184	288
20.11	0	0	0	0	0	20.11	10	4	6	9	11	20.11	376	153	155	205	291
14.01	0	0	1	6	1	14.01	5	12	1	2	26	14.01	78	170	140	130	260
04.02	0	20	34	4	0	04.02	12	6	18	18	55	04.02	317	206	260	247	361
TOTAL	19	146	175	299	226	TOTAL	152	110	132	109	394	TOTAL	3112	2077	2327	2583	3529
MOYENNE	1	8	9,7	16,6	12,55	MOYENNE	8,4	6	7,3	6,05	21,88	MOYENNE	172,8	115,3	129,2	143,5	196

vaseux, respectivement 376 et 361 ind./10cm² (fig. 1E).

Le rapport maxi/mini, rapport entre la plus faible et la plus forte valeur de la densité de méiobenthos observées à chaque profondeur (fig. 1F) peut donner un aperçu de l'importance des variations quantitatives au niveau de chaque station : il est très important dans les gravelles (40), beaucoup moins important à 10 et 15 m de profondeur (9 et 8) et plutôt faible à 20 et 25 m (5 et 4).

Les densités des peuplements évoluent progressivement des sables fins vers les sables vaseux, mais la transition est beaucoup plus brutale avec les gravelles littorales.

L'évolution des densités moyennes du méiobenthos vrai est tout à fait similaire à celle du méiobenthos total, avec des sables fins sensiblement plus pauvres que les communautés limitrophes et s'enrichissant vers le large (fig. 1B).

En ce qui concerne les groupes zoologiques, les Nématodes libres (fig. 1G) sont les plus nombreux et ils constituent avec les Copépodes Harpacticoïdes (fig. 1H), 2^e groupe le mieux représenté, la très grande majorité de la méiofaune (85 %).

La représentativité de ces 2 groupes à chaque profondeur est globalement similaire à celles du méiobenthos (total et vrai) avec les sables fins moins riches que les deux milieux limitrophes. Il faut noter une grande homogénéité quantitative des Copépodes sabulicoles (10, 15 et 20 m) tandis que les densités de Nématodes évoluent graduellement de 10 à 25 m de profondeur.

Le rapport des densités Nématodes/Copépodes (fig. 1I) évolue positivement de 5 à 20 m de profondeur, lié peut-être à l'augmentation progressive du pourcentage de particules fines dans le milieu. Le recul du même rapport à 25 m correspond à une forte augmentation du nombre des Copépodes, sans doute liée à la présence du contingent limicole.

Pour le mixobenthos (fig. 1C), l'évolution des densités n'a rien à voir avec celle du méiobenthos vrai : les gravelles côtières se révèlent très pauvres en méiofaune transitoire et les populations augmentent régulièrement du littoral vers le large avec une plus grande homogénéité dans les sables fins et des densités sensiblement plus fortes à 25 m, dans les sables vaseux.

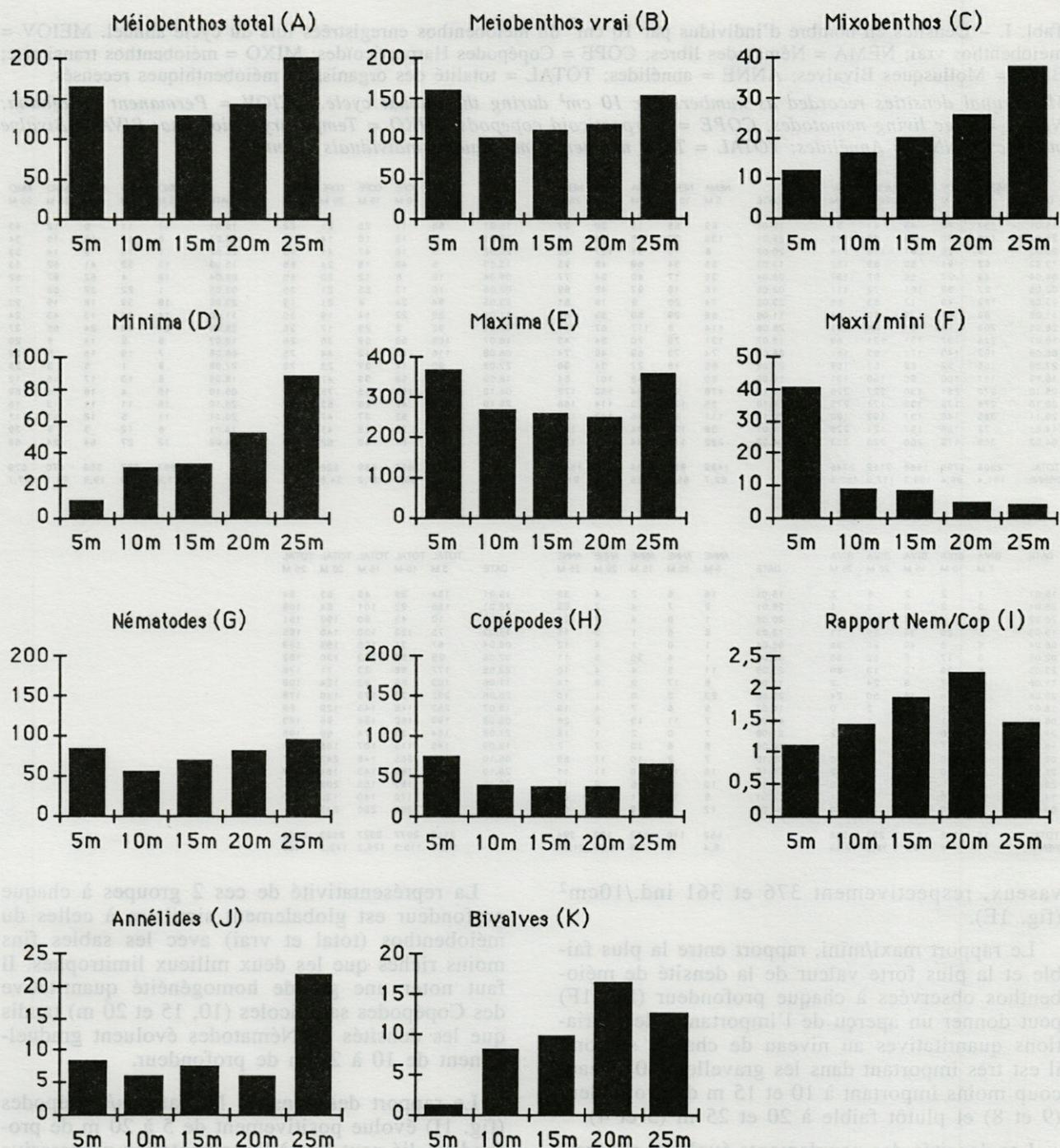


Fig. 1. - Evolution avec la profondeur des populations moyennes du méiobenthos et des maxima et minima enregistrés au cours du cycle annuel (nb. d'ind./10cm²).

Evolution with depth of the mean meiofaunal densities and the maximum and minimum values recorded during the annual cycle (ind/10 cm²).

Les Annélides (fig. 1J) et les Lamellibranches (fig. 1K) en sont les représentants quasi-exclusifs et constituent 13 % de la méiofaune totale en nombre d'individus.

Les autres organismes, surtout des Ostracodes, des Kinorhynques, des Halacariens et quelques jeunes Amphipodes, ne constituent qu'une très petite fraction du peuplement recensé.

Cycle annuel du méiobenthos

La figure 2 présente les variations quantitatives de l'ensemble de la méiofaune triée pour l'année 1969 : dans les sables fins à 10, 15 et 20 m de profondeur, dans les gravelles à 5 m et dans les sables vaseux à 25 m.

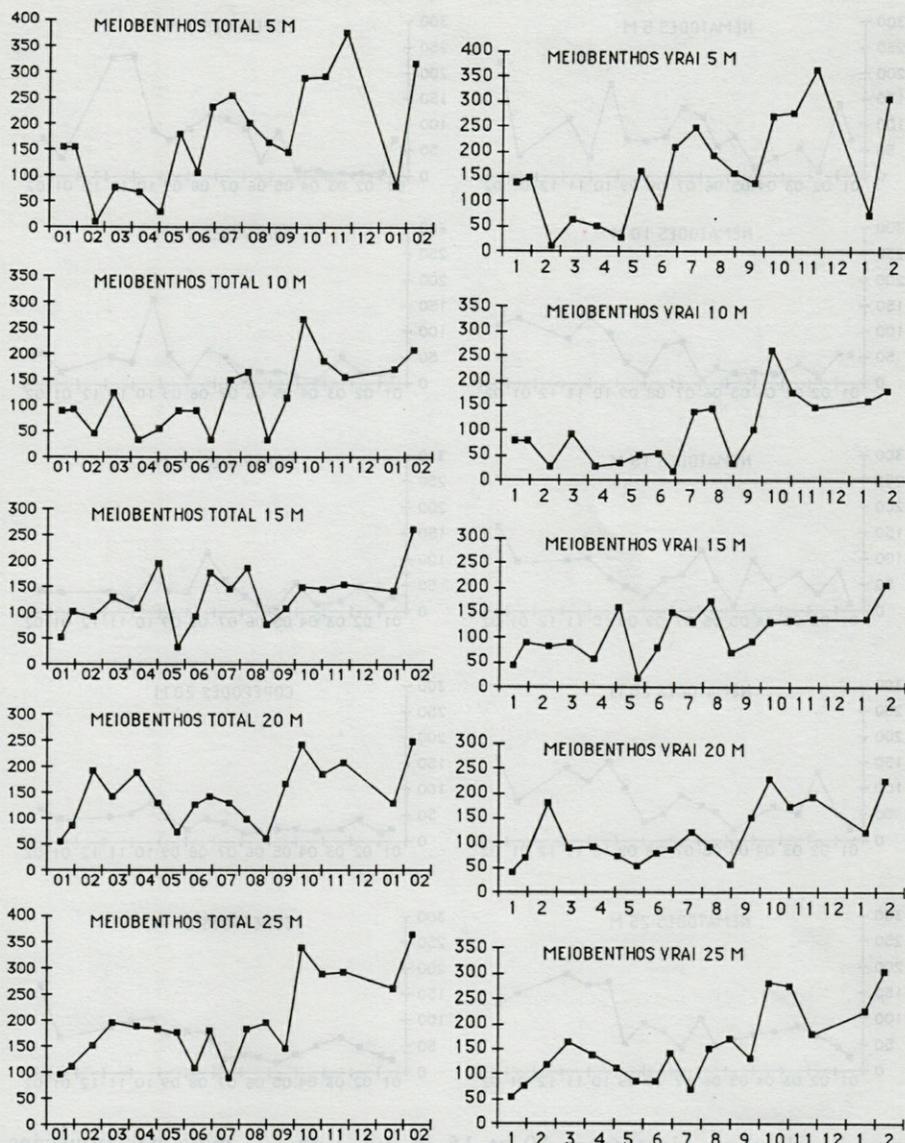


Fig. 2. — Cycle annuel du méiobenthos total et du méiobenthos vrai à chaque profondeur étudiée (nb. d'ind. / 10 cm²)

Annual cycles of the total and temporary meiofauna at each studied depth (ind./10 cm²).

Le cycle annuel de chaque groupe répertorié est représenté sous la forme de 5 courbes quantitatives correspondant aux 5 stations étudiées.

Le cycle annuel du méiobenthos total montre 3 périodes bien distinctes : l'hiver et le début du printemps, quand les peuplements sont très variables, surtout à faible profondeur; l'été qui se caractérise par une poussée suivie d'une retombée quasi-synchrone des densités en août ou septembre; l'automne enfin qui enregistre des peuplements importants dans le cycle annuel de laquelle soit la profondeur considérée.

La représentation des densités du méiobenthos vrai (fig. 3) est tout-à-fait similaire à celle du méiobenthos total, particulièrement en été et en automne. Les densités de Copépodes sont très faibles en hiver à 5 m. Les pics d'été et d'automne sont synchrones et bien marqués chez les Nématodes et les Copépodes (fig. 4). Chez les Copépodes, par rapport au reste du cycle annuel, ces

pics sont quantitativement de plus en plus importants au fur et à mesure que la profondeur diminue.

Le mixobenthos (fig. 5) évolue de manière différente dans la mesure où les densités les plus importantes sont enregistrées au printemps, sauf à 25 m où on note 2 maxima : au printemps et en automne.

Si on considère les cycles annuels des Lamellicornes et des Polychètes (fig. 6), on constate que leurs modes de recrutement sont différents et évoluent avec la profondeur.

La présence des jeunes Bivalves sur les fonds sableux commence début mars et se termine fin juin. Les fonds à 10 et 15 m sont moins colonisés (en moyenne 20 ind./10 cm²) que ceux de 20 et 25 m (respectivement 45 et 35 ind./10 cm²). Ces organismes, qui appartiennent en très grande majorité à l'espèce *Spisula subtruncata*, connaissent un recrutement maximum entre 20 et 25 m, mais,

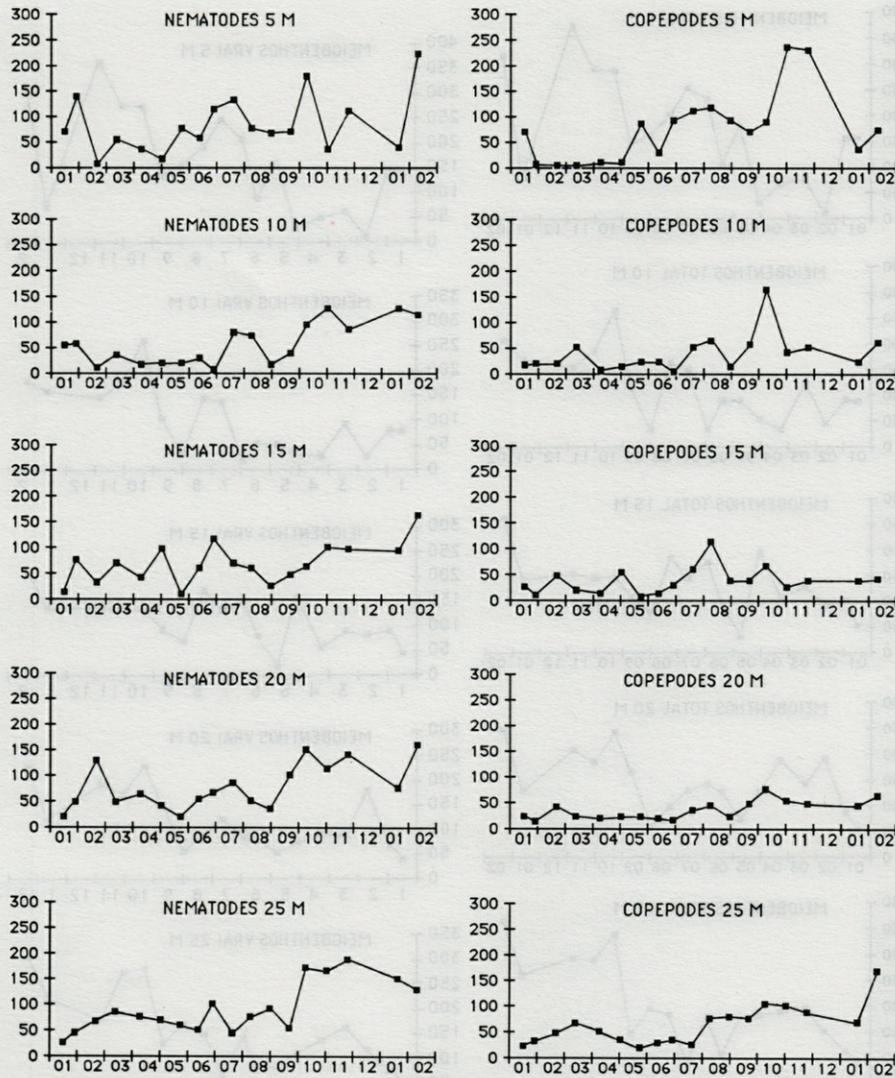


Fig. 3. – Cycles annuels des populations de Nématodes et de Copépodes Harpacticoides à chaque profondeur étudiée (nb. d'ind./10cm²).

Annual cycles of the nematode and harpacticoid copepod populations at each studied depth (ind./10 cm²).

paradoxalement, c'est entre 10 et 15 m que l'on retrouve ensuite les plus fortes densités de Spiules adultes (obs. pers.). Il semblerait que nous soyions en présence d'un recrutement des larves plus abondant entre 20 et 25 m, mais plus efficace entre 10 et 15 m.

Cela peut s'expliquer par des conditions de milieu plus favorables dans la partie supérieure du biotope (granulométrie, qualités des apports nutritifs dans une aire recevant plus de lumière...), par une compétition inter- ou même intraspécifique pour la colonisation du substrat ou par des variations dans la prédation. Cela a déjà été montré chez des Praires de Mauritanie (Diop et Glémarec, 1990).

La répartition spatio-temporelle des jeunes Annélides est moins nette et correspond vraisemblablement à l'installation de plusieurs espèces dans les sites étudiés. On peut séparer le transect en 2 parties : entre 5 et 20 m de profondeur, la présence des jeunes Annélides n'est pas constante : des densités très faibles alternent durant toute l'année

avec des poussées de faible amplitude, non synchrones aux diverses profondeurs; par contre, à 25 m, les jeunes Annélides sont toujours présents et on peut enregistrer de fortes densités en hiver et en automne.

On peut en conclure que les sables fins bien calibrés ne sont pas un milieu préférentiel pour les Annélides; ils connaissent quand même l'arrivée de petits «nuages» épisodiques et il en est de même pour les sables grossiers pour lesquels il faut tenir compte de la présence éventuelle d'un contingent interstitiel (Archiannélides... etc) qui n'existe pas aux autres profondeurs et qui peut avoir de l'importance.

Le cycle du méiobenthos transitoire présente donc une baisse estivale des densités précédée par le fort pic printanier dû essentiellement aux Bivalves et suivie d'un long palier automnal de densités moyennes lié à la présence des Annélides dont l'abondance est plus importante quand le sédiment devient plus vaseux.

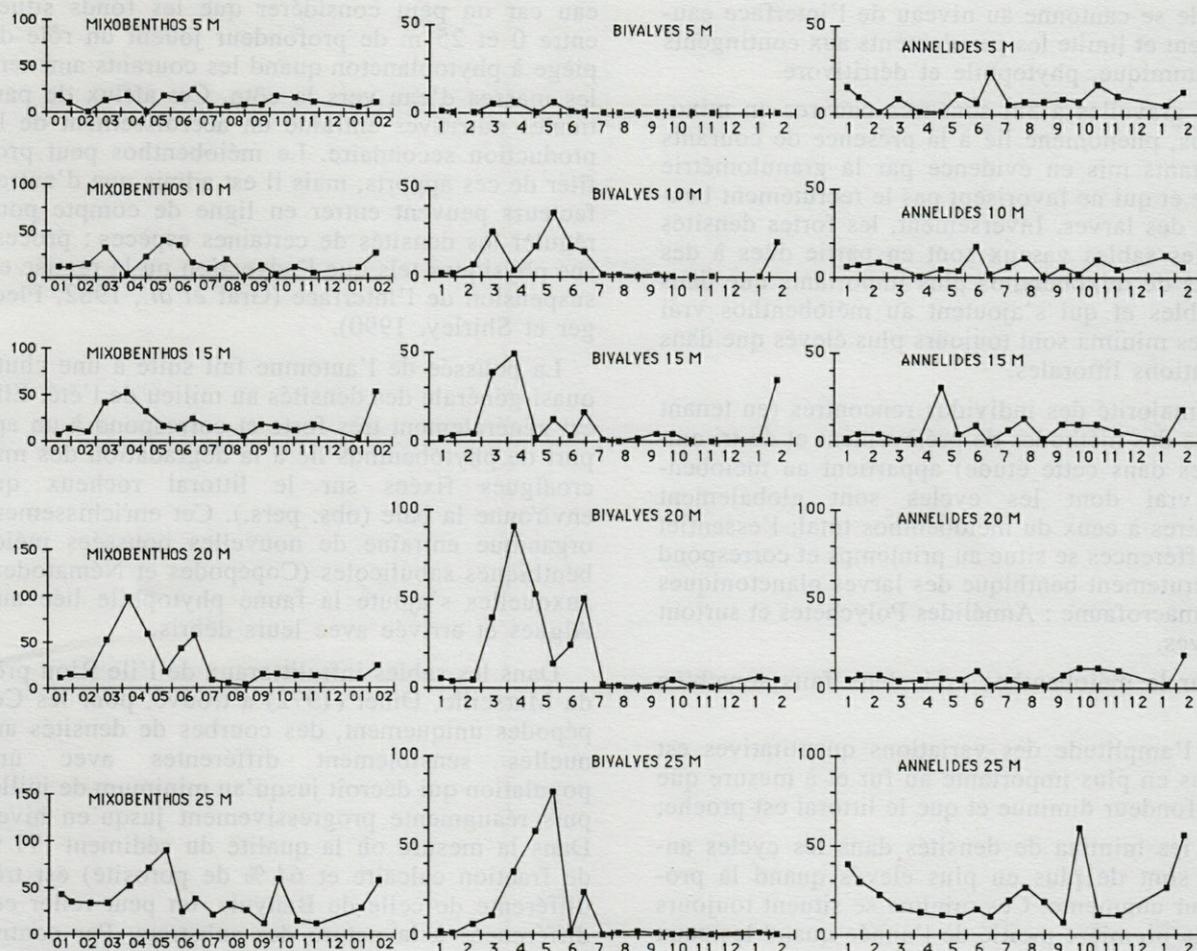


Fig. 4. — Cycle annuel du méiobenthos transitoire (mixobenthos) et des populations d'Annélides et de Lamellibranches à chaque profondeur étudiée (nb. d'ind./10cm²).

Annual cycles of the temporary meiofauna and the annelid and bivalve populations at each studied depth (ind./10 cm²).

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Au vu des résultats obtenus, on voit que le méiobenthos des sables présente des variations saisonnières bien marquées sur toute l'étendue de l'étagage infralittoral.

En données globales (tous les groupes totalisés sur toute l'année), on constate une évolution bien marquée des densités en fonction de la profondeur. D'abord des sables grossiers, propres et bien calibrés, qui présentent les plus faibles et les plus fortes densités enregistrées au cours du cycle annuel. Ces écarts s'expliquent par la position très côtière de la zone prospectée, ce qui la rend très dépendante des conditions météorologiques et hydrodynamiques. Ensuite des sables fins bien calibrés, plus stables, relativement pauvres, ils constituent un milieu bien homogène malgré une atténuation très progressive des variations quantitatives avec la profondeur. Enfin, des sables vaseux avec un peuplement dans lequel commencent à apparaître les caractéristiques des fonds de vase

(densités plus fortes, variations saisonnières plus faibles).

Dans certains milieux, la structure du fond peut être modifiée par des organismes macrobenthiques qui multiplient considérablement les possibilités d'existence de certains méiobenthos (cas des terriers ou de la surface remaniée par les fousseurs) ou qui, au contraire, les empêchent de se développer (Scherer et Reise, 1981; Reise, 1983). Les sables fins de Banyuls, très compacts parce que bien calibrés autour de 125 microns, sont un milieu homogène où les macrobenthos fousseurs ou constructeurs de terriers sont rares. On peut considérer que la répartition du méiobenthos y est régulière, avec des densités plutôt faibles par rapport aux biotopes voisins en raison du nombre relativement restreint de niches écologiques disponibles dans le substrat. Cela individualise les 3 stations à 10, 15, et 20 m des gravelles et des sables vaseux, globalement plus riches grâce à la présence d'un contingent interstitiel dans les premières, de formes fousseuses de l'endofaune dans les seconds. La quasi-totalité du méiobenthos sa-

bulicole se cantonne au niveau de l'interface eau-sédiment et limite les peuplements aux contingents épipsammique, phytophile et détritivore.

Les gravelles à 5m sont très pauvres en mixobenthos, phénomène lié à la présence de courants importants mis en évidence par la granulométrie du site et qui ne favorisent pas le recrutement benthique des larves. Inversement, les fortes densités dans les sables vaseux sont en partie dûes à des apports de mixobenthos plus importants que dans les sables et qui s'ajoutent au méiobenthos vrai dont les minima sont toujours plus élevés que dans les stations littorales.

La majorité des individus rencontrés (en tenant compte des méthodes de prélèvement et de tri employées dans cette étude) appartient au méiobenthos vrai dont les cycles sont globalement similaires à ceux du méiobenthos total; l'essentiel des différences se situe au printemps et correspond au recrutement benthique des larves planctoniques de la macrofaune : Annélides Polychètes et surtout Bivalves.

Pour le méiobenthos vrai, deux faits sont bien nets :

- l'amplitude des variations quantitatives est de plus en plus importante au fur et à mesure que la profondeur diminue et que le littoral est proche;

- les minima de densités dans les cycles annuels sont de plus en plus élevés quand la profondeur augmente. Ces minima se situent toujours dans la première moitié de l'année quand les eaux sont les plus froides et les plus agitées.

Pour le méiobenthos transitoire, on peut dire que les sables fins infralittoraux sont un milieu relativement pauvre, mais cela n'exclut pas la présence de formes intéressantes telles que *Spisula* dont c'est le biotope exclusif.

Là aussi, on peut avancer quelques conclusions :

- le recrutement des jeunes Bivalves est exclusivement printanier et se situe entre et 10 et 25 m de profondeur;

- les jeunes Annélides sont très présents à partir de 25 m, à la limite inférieure de la communauté étudiée, avec un recrutement plus diffus sur toute l'année;

- le recrutement de ces 2 groupes dans les sables grossiers est quantitativement très faible.

Il existe deux périodes importantes dans le cycle vital des sables infralittoraux, le printemps et l'automne. Ces deux périodes sont liées pour des raisons différentes au cycle de la production primaire.

La poussée du printemps correspond aux grands phénomènes liés à l'augmentation de l'ensoleillement et au réchauffement des eaux : production primaire au niveau du fond mais aussi en pleine

eau car on peut considérer que les fonds situés entre 0 et 25 m de profondeur jouent un rôle de piège à phytoplancton quand les courants amènent les masses d'eau vers la côte. Cet afflux de particules nutritives entraîne un accroissement de la production secondaire. Le méiobenthos peut profiter de ces apports, mais il est admis que d'autres facteurs peuvent entrer en ligne de compte pour réguler les densités de certaines espèces : processus physiques tels que l'advection ou la remise en suspension de l'interface (Graf *et al.*, 1982; Fleeger et Shirley, 1990).

La poussée de l'automne fait suite à une chute quasi-générale des densités au milieu de l'été. Elle est généralement très forte et correspond à un apport de phytobenthos lié à la dégradation des macroalgues fixées sur le littoral rocheux qui environne la baie (obs. pers.). Cet enrichissement organique entraîne de nouvelles poussées méiobenthiques sabulicoles (Copépodes et Nématodes) auxquelles s'ajoute la faune phytophile liée aux Algues et arrivée avec leurs débris.

Dans les sables infralittoraux de l'île Riou près de Marseille, Dinet (1972) a trouvé, pour les Copépodes uniquement, des courbes de densités annuelles sensiblement différentes avec une population qui décroît jusqu'au minimum de juillet puis réaugmente progressivement jusqu'en hiver. Dans la mesure où la qualité du sédiment (77 % de fraction calcaire et 64 % de porosité) est très différente de celle de Banyuls, on peut relier ces différences à la nature des substrats. Par contre, toujours près de Marseille, Nodot (1975) présente un cycle annuel de Copépodes très semblable à celui de Banyuls dans les sables grossiers bien calibrés de l'anse du Verdon, avec une chute estivale des densités beaucoup moins marquée.

Dans les milieux envasés limitrophes du site d'étude, les cycles annuels de méiofaune présentent des tendances saisonnières similaires (Bovéé et Soyer, 1974; Soyer *et al.*, 1988).

L'explication des résultats obtenus est donc, au moins pour une partie, à rechercher dans le potentiel trophique de chaque site étudié. La sédimentation est variable et augmente progressivement avec la profondeur; elle est d'autant plus forte que la granulométrie est fine et cela multiplie les types alimentaires qui peuvent s'installer. Rudnick (1989) a montré que la variété du méiobenthos lui permet d'utiliser différentes sources de matière organique dans les 5 premiers millimètres d'un sédiment sans qu'il y ait concurrence entre les groupes d'organismes répertoriés.

Si on se réfère aux conclusions de Coull et Dudley (1985), un cycle sur 2 années aurait apporté des conclusions mieux assurées. Il est indéniable qu'un cycle d'un an est trop court pour tirer des conclusions définitives sur un peuplement et les différences de densités entre janvier-février de

1969 et 1970 montrent la variabilité qui peut exister d'une année à l'autre : la baisse des densités n'intervient qu'après la première grosse tempête hivernale et celle-ci est parfois très tardive. Mais après l'hiver, la dynamique du méiobenthos sabulicole répond à des stimuli saisonniers au printemps et en automne, l'intensité des variations obtenues étant liée à la profondeur car les stations les moins profondes sont sous l'influence directe des facteurs météorologiques et l'amplitude des variations annuelles s'atténue progressivement avec la profondeur. L'influence des conditions climatiques est généralement très importante dans la frange littorale (Emerson, 1989; Bodiou *et al.*, 1990) et plus particulièrement dans les sables (Eskin et Coull, 1987) quand le régime hydrodynamique est important. Les organismes de la méiofaune sont d'autant plus inféodés à la qualité du substrat que leur petite taille les rend très dépendants de facteurs tels que la granulométrie et la porosité.

Si on tient compte du fait que ce travail a porté sur un transect de 5 points à 5 profondeurs différentes, la répétitivité dans l'allure générale des courbes obtenues à chaque station peut être considérée comme un indice de fiabilité. De plus, des données quantitatives annuelles sur les Copépodes benthiques littoraux du même milieu ont donné des cycles annuels avec des variations de densités similaires du printemps jusqu'à la fin de l'automne (Bodiou *et al.*, 1990).

Ce travail avait pour but de mettre en évidence l'importance des variations quantitatives de la méiofaune sur de petites échelles de distances et de profondeurs en zone littorale. La frange côtière est un carrefour où les actions des facteurs physico-chimiques, météorologiques, hydrodynamiques et trophiques viennent se conjuguer. Il en résulte une variabilité très rapide des conditions écologiques et corrélativement une évolution tout aussi rapide des peuplements benthiques, particulièrement chez les organismes de petite taille.

En plus des conditions naturelles de distribution des espèces, il faut aussi tenir compte de l'influence humaine sur les fonds côtiers et parmi les facteurs anthropogéniques, la pollution est un des problèmes les plus importants, à déceler et à résoudre. Il est bien admis que l'épifaune méiobenthique peut être dépendante de la pollution du milieu (Govaere *et al.*, 1980) et les travaux réalisés après le naufrage du pétrolier "Amoco-Cadiz" sur la côte nord de la Bretagne sont là pour le démontrer (Boucher, 1983; Bodin et Boucher, 1983 et Bodin, 1988).

L'importance des suivis écologiques n'est donc pas à démontrer en milieu littoral et le méiobenthos constitue un matériel particulièrement bien adapté à cette direction de recherche.

BIBLIOGRAPHIE

- BODIN P., 1988. Results of ecological monitoring of three beaches polluted by the «Amoco Cadiz» oil spill : development of meiofauna from 1978 to 1984. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **42** : 105-123.
- BODIN P. & D. BOUCHER, 1983. Evolution à moyen terme du méiobenthos et des pigments chlorophylliens sur quelques plages polluées par la marée noire de l'«Amoco Cadiz». *Oceanol. Acta* **6** (3) : 321-332.
- BODIOU J.Y., 1975. Copépodes Harpacticoïdes des sables fins infralittoraux de Banyuls-sur-Mer. I.- Description de la communauté. *Vie Milieu* **25** (2B) : 313-330.
- BODIOU J.Y., 1980. Copépodes Harpacticoïdes (Crustacea) des sables fins infralittoraux de Banyuls-sur-Mer. II. Variations saisonnières qualitatives du peuplement. *Vie Milieu* **30** (3-4) : 269-274.
- BODIOU J.Y., 1988. Cycle annuel de la méiofaune dans les sables fins infralittoraux. Actes du Colloque International Ecomarge, Perpignan, juin 1987. Editions du C.I.E.S.M., p. : 70.
- BODIOU J.Y. & P. CHARDY, 1973. Analyse en composantes principales du cycle annuel d'un peuplement de copépodes harpacticoïdes des sables fins infralittoraux de Banyuls-sur-mer. *Mar. Biol.* **20** (1) : 27-34.
- BODIOU J.Y., DELILLE D. & L. TITO de MORAIS, 1990. Influence of organic matter and climatic factors on the harpacticoid copepod (Crustacea) population from the well sorted fine sands of the Banyuls Bay. *Helgol. Meeresunters.* **44** (2) : 265-274.
- BOUCHER G., 1983. Evolution du méiobenthos des sables fins infralittoraux de la baie de Morlaix de 1972 à 1982. Proc. 17^e E.M.B.S. Brest, *Oceanol. Acta*, NSP : 33-37.
- BOVEE F. de & J. SOYER, 1974. Cycle annuel quantitatif du méiobenthos des vases terrigènes côtières. Distribution verticale. *Vie Milieu* **24** (1B) : 141-157.
- COULL B.C. & B.W. DUDLEY, 1985. Dynamics of meiobenthic copepod populations : a long-term study (1973-1983). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **24** : 219-229.
- DINET A., 1972. Etude écologique des variations quantitatives annuelles d'un peuplement de copépodes harpacticoïdes psammiques. *Tethys* **4** (1) : 95-112.
- DIOP M.S. & M. GLEMAREC, 1990. Rôle des facteurs abiotiques et biotiques sur le recrutement du bivalve *Venus rosalina* (Rang) en Mauritanie. *Vie Milieu* **40** (1) : 1-15.
- EMERSON C.W., 1989. Wind stress limitation of benthic secondary production in shallow, soft-sediment communities. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **53** : 65-77.
- ESKIN R.A. & B.C. COULL, 1987. Seasonal and three-year variability of meiobenthic nematode populations at two estuarine sites. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **41** : 295-303.
- FLEEEGER J.W. & T.C. SHIRLEY, 1990. Meiofaunal responses to sedimentation from an Alaskan spring bloom. II. Harpacticoid population dynamics. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **59** : 239-247.
- GOVAERE J.C.R., VAN DAMME D., HEIP C. & A. P. DE CONINCK, 1980. Benthic communities in the Southern Bight of the North Sea and their use in eco-

- logical monitoring. *Helgol. Meeresunters.* **33** : 507-521.
- GRAF G., BENGTSSON W., DIESNER U., SCHULZ R. & H. THEEDE, 1982. Benthic Response to Sedimentation of a Spring Phytoplankton Bloom : Process and Budget. *Mar. Biol.* **67** : 201-208.
- HICKS G.R.F. & B.C. COULL, 1983. The ecology of marine meiobenthic harpacticoid copepods. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* **21** : 67-175.
- HUYS R., HERMAN R.L. & C. HEIP, 1986. Seasonal fluctuations in vertical distribution and breeding of a subtidal harpacticoid community in the Southern Bight, North Sea. *Neth. J. Sea Res.* **20** (4) : 375-383.
- NODOT C., 1975. Cycles biologiques du méiobenthos des sables fins infralittoraux. Analyse in situ et étude expérimentale des effets du facteur thermique. Thèse 3e cycle, Univ. Aix-Marseille II : 1-77
- PERES J.M. & J. PICARD, 1964. Nouveau manuel de bionomie benthique de la mer Méditerranée. *Recl Trav. Stn mar. Endoume*, **23** (14) : 5-122.
- REISE K., 1983. Experimental removal of lugworms from marine sands affects small zoobenthos. *Mar. Biol.* **74** : 327-332.
- RUDNICK D.T., 1989. Time lags between the deposition and meiobenthic assimilation of phytodetritus. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **50** : 231-140.
- RUDNICK D.T., ELMGREN R. & J.B. FRITHSEN, 1985. Meiofaunal prominence and benthic seasonality in a coastal marine ecosystem. *Oecologia* (Berl.) **67** : 157-168.
- SCHERER B. & K. REISE, 1981. Significant predation on micro- and macrobenthos by the crab *Carcinus maenas* L. in the wadden sea. *Kieler Meeresforsch., Sonderh.* **5** : 490-500.
- SOYER J., 1970. Bionomie benthique du plateau continental de la côte catalane française. III. Les peuplements de Copépodes Harpacticoides (Crustacea). *Vie Milieu* **21** (2B) : 337-511.
- SOYER J., 1971. Bionomie benthique du plateau continental de la côte catalane française. V. Densités et biomasses du méiobenthos. *Vie Milieu* **22** (2B) : 351-424.
- SOYER J., BODIU J.Y., BOVEE F. de & L. GUIDI, 1988. Evolution quantitative du méiobenthos sur le plateau continental et la marge de la côte catalane française. Actes Coll. Intern. Ecomarge, Perpignan, juin 1987. Editions C.I.E.S.M. : 68.
- WILLEMOS M., 1964. A ball-stoppered quantitative sampler for the microbenthos. *Ophelia* **1** : 235-240.
- Reçu le 27 juin 1990; received June 27, 1990
 Accepté le 14 décembre 1990; accepted December 14, 1990

ÉTUDE HISTO-ANALYTIQUE DE L'INTOXICATION PAR L'ARGENT CHEZ DEUX MOLLUSQUES D'EAU DOUCE, *DREISSENA POLYMORPHA* ET *VIVIPARUS VIVIPARUS*

Histoanalytical study of silver intoxication in two freshwater molluscs, Dreissena polymorpha and Viviparus viviparus

M. Martoja⁽¹⁾ et M. Truchet⁽²⁾

⁽¹⁾ Institut océanographique, 195 rue Saint Jacques, 75005 Paris, France

⁽²⁾ Université P. et M. Curie, Laboratoire d'Histophysiologie fondamentale et appliquée, 12 rue Cuvier, 75005 Paris, France

MOLLUSQUES
ARGENT
EAU DOUCE

RÉSUMÉ – Lors d'une intoxication expérimentale, 40 % des *Dreissena* et 60 % des *Viviparus* supportent d'être exposés, pendant 4 semaines, à des doses d'argent assimilable atteignant 1 mg.l⁻¹. Les lésions histologiques et l'accumulation décelable par microanalyse dans les tissus mous ne sont pas considérables. Cette assez bonne résistance à l'intoxication pourrait s'expliquer par une diminution de l'absorption.

MOLLUSCA
SILVER
FRESHWATER

ABSTRACT – During an experimental intoxication, 40 % among *Dreissena* and 60 % among *Viviparus* tolerate silver amounts as high as 1 mg.l⁻¹, during 4 weeks. The histological injuries and the accumulation of silver, detected by microanalysis in soft tissues, are not very important. This rather good resistance to poisoning may be due to a decrease of the absorption.

INTRODUCTION

L'argent est présent dans les tissus mous des Mollusques en dehors d'une surcharge du milieu, mais la teneur en est très variable selon les espèces. Une étude comparative de la quantité de cet argent « naturel », estimée d'après microanalyse, a suggéré qu'elle dépendait davantage de l'habitat que de la position systématique des animaux. Abondant dans les espèces marines, moyennement représenté dans les formes terrestres, l'argent est resté indécélable chez les Mollusques d'eau douce (Martoja *et al.* 1985) alors que celle-ci en contient autant que l'eau de mer (Brewer, 1975). La concentration de métaux sous une forme non biodégradable étant un moyen de défense habituel des Mollusques, ces faibles capacités d'accumulation posent le problème de la réaction des espèces dulcicoles face à une altération accidentelle de l'environnement. C'est pourquoi nous avons entrepris de rechercher la toxicité et la répartition histologique de l'argent, après intoxication expérimentale, chez la Moule d'eau douce

(*Dreissena polymorpha* Pallas, Bivalve Eulamellibranche) et chez la Paludine (*Viviparus viviparus* (L.), Gastéropode Prosobranchie).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les Moules d'eau douce ou Moules zébrées ont été récoltées dans la Seine (confluent de l'Yonne) et les Paludines dans le canal du Nivernais (massif du Morvan). Elles ont été placées à 10°C, à raison d'une dizaine par bac de 20 l, et nourries d'Algues lyophilisées du commerce. Les élevages ont été réalisés dans l'eau minérale d'Evian, renouvelée chaque jour. Selon les indications commerciales, le pH de cette eau est de 7,2 et la teneur en ions, exprimée en mg.l⁻¹ est la suivante : Na⁺, 5; Ca²⁺, 78; Mg²⁺, 24; K⁺, 1; Cl⁻, 2,2; NO₃⁻, 3,8; HCO₃⁻, 357. Des lots de Moules ont été maintenus dans les mêmes conditions d'installation et de température, mais en eau de Seine non filtrée. L'argent a été introduit sous forme d'AgNO₃. Les doses de

Tabl. I. — A, *Dreissena polymorpha* : conditions expérimentales et mortalité. B, *Viviparus viviparus* : conditions expérimentales et mortalité.

A, *Dreissena polymorpha* : experimental conditions and mortality. B, *Viviparus viviparus* : experimental conditions and mortality.

A					
dose finale d'argent ($\mu\text{g.l}^{-1}$)	durée de l'expérience (jours)	nature du milieu	nombre d'animaux	taille des animaux (nm)	mortalité (%)
témoins	28	eau de rivière	60	12-18	0
		ou eau minérale		19-25	10
400	28	eau de rivière	60	12-25	13
		eau minérale	60	12-18	33
1000	24	eau de rivière	60	12-25	50-60
		ou eau minérale			
B					
dose finale d'argent ($\mu\text{g.l}^{-1}$)	durée de l'expérience (jours)	nature du milieu	nombre d'animaux	taille des animaux (mn)	mortalité (%)
témoins	44		30		0
200	23		30		0
400	16	eau minérale	30	28	0
	44		30		16
1000	28		30		40

20 $\mu\text{g Ag.l}^{-1}$, précédemment utilisées pour des espèces marines, n'ayant donné aucun résultat, nous avons été conduits à retenir des doses beaucoup plus élevées. Celles-ci, ainsi que la taille des animaux et la durée des expériences figurent dans le tableau I A et B.

Des individus autopsiés dès leur capture et d'autres ayant séjourné en aquarium pendant le même temps que les animaux intoxiqués ont été examinés à titre de témoins.

Les pièces ont été fixées par le mélange de Carnoy, incluses à la paraffine et débitées en coupes de 5 μm . L'examen microscopique a été pratiqué sur coupes colorées par le rouge solide-picroindigocarmin, le trichrome de Prenant, la réaction à l'acide periodique-Schiff (APS), la coloration au

bleu alcian et la réaction au ferricyanure ferrique qui révèle Ag_2S (voir Martoja, R. et M., 1967, pour le détail des techniques).

L'analyse élémentaire a été effectuée au moyen d'une microsonde électronique en dispersion de longueur d'onde (CAMECA MS 46) et d'un microanalyseur par émission ionique secondaire (CAMECA SMI 300). Les coupes destinées à la microanalyse X ont été étalées sur support de mylar carboné, séchées et déparaffinées. L'argent a été recherché avec le cristal P.E.T. (penta-érythritol), raies $L\alpha$ et $L\beta$, sous une tension d'accélération des électrons de 15 kV, courant d'échantillons de 40 nA et diamètre de sonde de 1 μm . Les coupes destinées à l'analyse ionique ont été étalées sur support de platine, déparaffinées et bombardées à l'oxygène O_2^+ , sous 10 KeV. La

sonde ionique, de 7 μA d'intensité totale, a été fortement défocalisée. Le diaphragme de contraste était de 200 μm , la bande passante longitudinale de 20 eV et la projection réglée pour un grandissement de 110 environ sur l'appareil. La résolution en masse était de 300. Pour chaque cliché, les intensités et les temps de pose sont indiqués dans les légendes des figures.

RÉSULTATS

Dreissena polymorpha

En l'absence de contamination, ce sont les animaux de petite taille qui supportent le mieux le séjour en aquarium mais ils résistent moins bien à l'intoxication (Tabl. IA). En 4 semaines, la mortalité y est de 13 % lorsqu'ils sont intoxiqués par 400 $\mu\text{g Ag.l}^{-1}$ en eau de rivière et de 33 % lorsqu'ils le sont en eau pure. A la même dose, les taux de mortalité sont de 13 % en eau de rivière et de 25 % en eau pure, pour les plus gros individus. L'intoxication est donc mieux tolérée en eau de rivière. Dans les 2 classes de taille, la concentration de 1000 $\mu\text{g Ag.l}^{-1}$ est supportée par 40 % des individus pendant 24 j. A cette dose, il n'y a plus de différence significative entre les lots placés en eau pure et en eau de rivière. D'autre part, certains animaux intoxiqués ne se fixent plus et perdent leur byssus.

A l'examen histologique, l'intoxication se manifeste sous 3 formes. En premier lieu, elle provoque des lésions plus ou moins fréquentes selon les organes. Elles sont constantes dans le rein, qui, dans tous les cas, est l'organe le plus sévèrement affecté. L'épithélium se desquame et les débris cellulaires envahissent la cavité (Fig. 1, A, B). Des desquamations peuvent se produire également dans l'estomac et l'intestin, mais elles sont peu importantes et n'atteignent que quelques individus. Les diverticules digestifs sont plus rarement touchés (Fig. 1, C, D). L'œsophage et le rectum sont toujours intacts. Chez certaines femelles, il y a une désorganisation des cystes ovariens, accompagnée d'une dégénérescence des oocytes (Fig. 1, E, F). Ces désordres se produisent surtout à la périphérie de l'ovaire. Chez les mâles, le testicule reste normal. L'invasion de divers organes par des cellules, probablement d'origine sanguine, est la seconde réaction. Le phénomène est surtout sensible dans la paroi de l'estomac et de l'intestin dont l'épithélium est infiltré de façon massive. La 3^e manifestation consécutive à l'intoxication consiste en la formation d'un précipité naturellement noir, réducteur et coloré en bleu par la réaction au ferricyanure ferrique. Les cellules où a lieu cette précipitation sont peu nombreuses. Certaines se trouvent dans la cavité des glandes péricardi-

ques et dans les veines branchiales, les autres sont dispersées dans le tissu conjonctif. Les cellules péricardiques elles-mêmes ne contiennent pas de précipité. Au plan histochimique, il y a une légère augmentation des composés APS-positifs dans l'épithélium palléal externe.

En raison de la perte du byssus observée *in vivo*, l'appareil byssogène méritait une attention particulière. Le complexe glandulaire n'ayant jamais été décrit, une étude topographique préalable a été effectuée. Elle a révélé une organisation identique à celle d'autres Eulamellibranches (Yankson, 1986). La comparaison des témoins et des animaux intoxiqués n'a montré aucune modification des glandes pédieuses, génératrices des filaments. En revanche, la sécrétion de la glande primaire est souvent abolie et la racine du byssus ne se forme plus. L'épithélium des lames peut manquer. A l'échelle de la microscopie photonique, l'absence de sécrétion ne s'accompagne ni de lésions ni de précipitation de composés réducteurs dans les cellules de la glande primaire.

L'immobilisation d'argent est faible. La microanalyse le décelé dans de petites vésicules des cellules branchiales, dans l'épithélium palléal externe, parfois dans le tégument de la masse viscérale (Fig. 2 A, B) et exceptionnellement dans la lame basale de l'estomac et des diverticules digestifs mais les méthodes traditionnelles de l'histologie ne permettent pas de repérer ces sites d'immobilisation. Seuls les précipités noirs des quelques cellules éparses entre les organes ou contenues dans la cavité des glandes péricardiques et dans les veines branchiales sont visibles par ces méthodes et contiennent de l'argent décelable par microanalyse; ils sont dépourvus de cuivre. Aucune accumulation d'argent n'a été décelée dans le complexe glandulaire byssogène ni dans les divers segments de byssus lorsqu'ils existent.

Viviparus viviparus

Les Paludines supportent d'être exposées pendant 6 semaines à une dose de 400 $\mu\text{g Ag.l}^{-1}$ et pendant 4 semaines à une dose de 1000 $\mu\text{g.l}^{-1}$ sans que la mortalité dépasse respectivement 16 et 40 % des individus (Tabl. IB). Elles y répondent en s'immobilisant puis en se rétractant dans leur coquille. Leur mode de nutrition étant de type filtreur (Cook, 1949), elles cessent de s'alimenter. En outre, à chaque renouvellement d'eau additionnée de nitrate d'argent, le céphalopodium est animé de contractions évoquant une régurgitation.

La vacuité du tube digestif, constatée à l'examen histologique, confirme que les animaux ne se nourrissent plus. Les lésions sont rares et peu étendues. Elles se limitent à quelques plages desquamées dans l'épithélium de l'estomac. Des débris cellulaires sont parfois visibles dans la lumière des

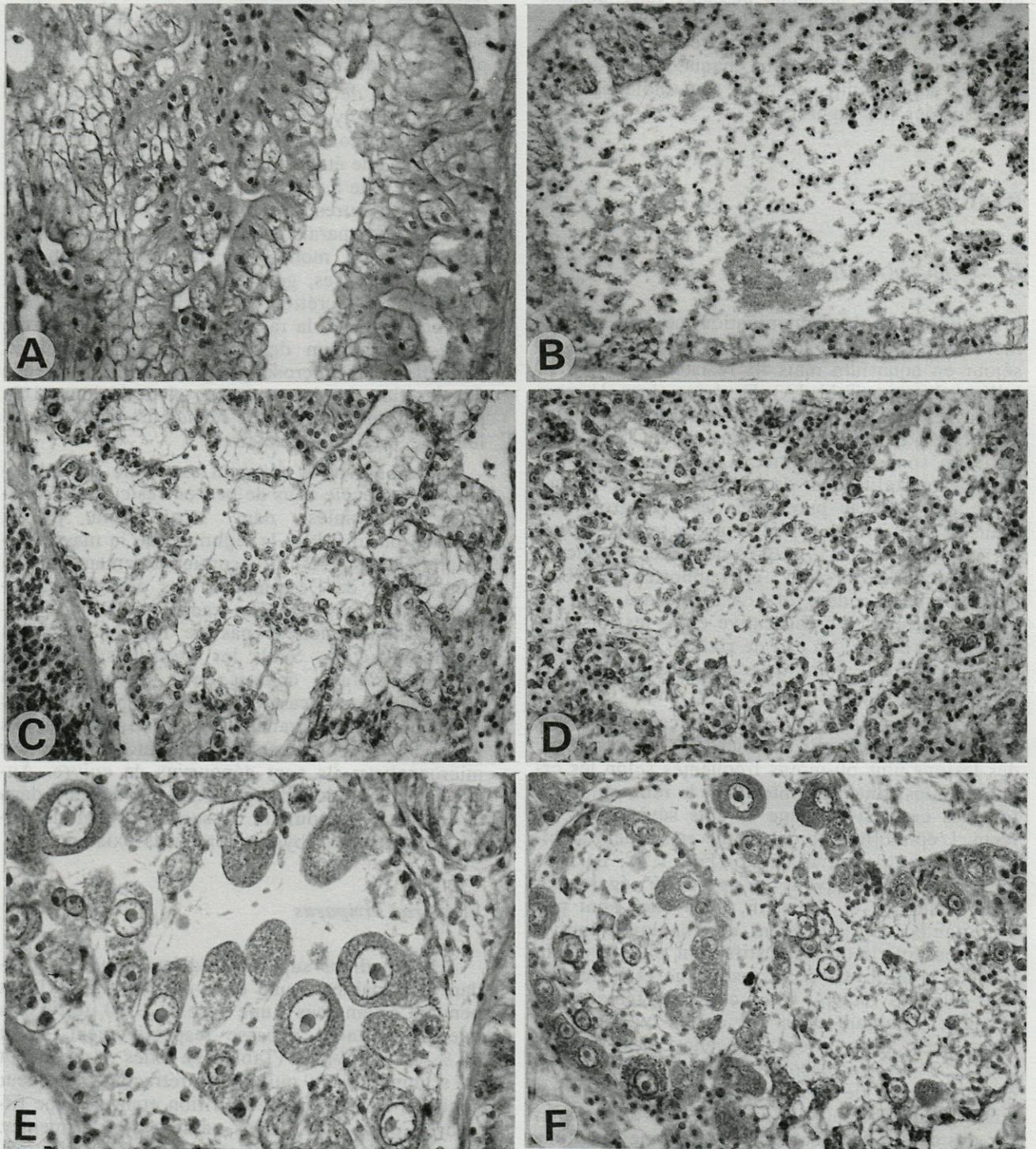


Fig. 1. — Rein (A, B), diverticules digestifs (C, D) et ovaire (E, F) de *Dreissena* témoin (A, C, E) et exposée à l'argent (B, D, F), montrant les nécroses et les desquamations (fixateur de Carnoy; rouge nucléaire solide, picro-indigocarmin; A, B, E, F, x 450; C, D x 225).

Kidney (A, B), digestive diverticula (C, D) and ovary (E, F) of a control (A, C, E) and exposed to silver *Dreissena* (B, D, F), showing necrosis and lack of epithelium (Carnoy's fixative; nuclear fast red, picric acid, indigo carmine. A, B, E, F x 450; C, D x 225).

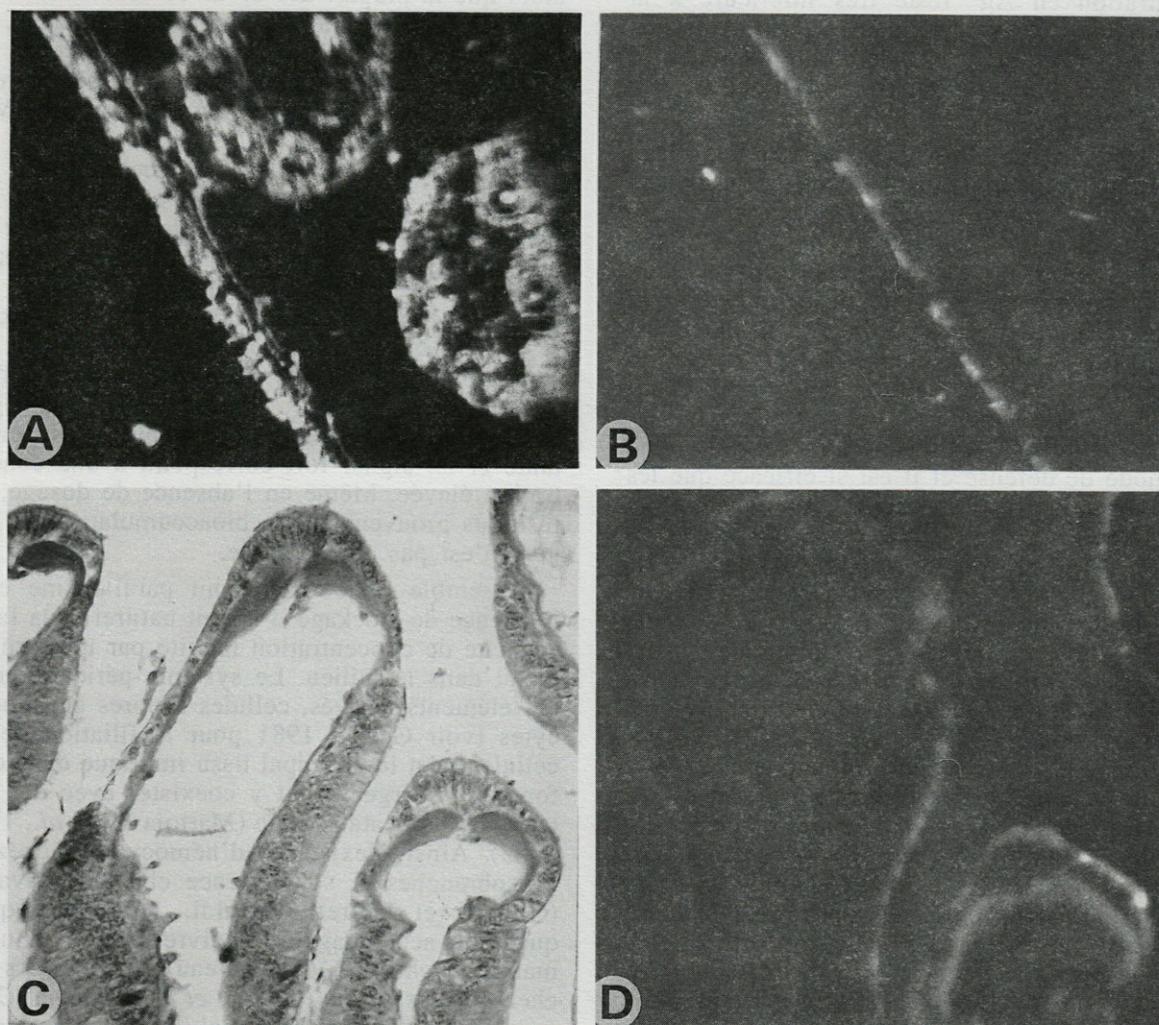


Fig. 2. – Epithélium externe et diverticules digestifs d'une *Dreissena* exposée à l'argent, montrant la localisation du calcium (A) et de l'argent (B). Branche d'une *Viviparus* exposée à l'argent montrant la structure intacte de l'organe (C) et la localisation de l'argent (D). (A, B, D, images ioniques; A : $^{40}\text{Ca}^+$ (3.10^{-14}A , 20 s) – B : $^{109}\text{Ag}^+$ (10^{-17}A , 20 mn) – D : $^{109}\text{Ag}^+$ (3.10^{-17}A , 20 mn); C : fixateur de Carnoy; rouge nucléaire solide, picro-indigocarmin; A, B, C, D x 450).

Outer epithelium and digestive diverticula of a Dreissena exposed to silver, showing calcium (A) and silver (B) localization. Gill of a Viviparus exposed to silver, showing unaffected structure of the organ (C) and silver localization (D). (A, B, D, ion images : A : $^{40}\text{Ca}^+$ (3.10^{-14}A , 20 s) – B : $^{109}\text{Ag}^+$ (10^{-17}A , 20 mn) – D : $^{109}\text{Ag}^+$ (3.10^{-17}A , 20 mn); C : Carnoy's fixative; nuclear fast red; picric acid, indigo carmine; A, B, C, D x 450).

tubes de la glande digestive. Les concrétions, normalement présentes dans la cavité du rein sont plus nombreuses que chez les témoins mais le tissu lui-même ne présente pas d'anomalie. Les autres organes et les larves, en incubation chez les femelles sont intacts.

Par microanalyse, l'argent a été décelé à l'apex des cellules branchiales et dans la structure de soutien sous-jacente (Fig. 2 C, D). Parmi les cellules à pores dispersées dans le tissu conjonctif, certaines émettent de faibles signaux Ag accompagnés de signaux Cu. L'argent est resté indécélable chez les larves.

DISCUSSION

La Moule d'eau douce et la Paludine supportent des doses d'argent 10 à 50 fois plus élevées que des espèces marines telles que l'Huître ou le Chlamys (Martoja R. *et al.*, 1988; Martoja M. *et al.*, 1989) sans que la mortalité et l'accumulation de métal dans les tissus mous soient considérables. Cette différence ne peut être attribuée à la forme chimique sous laquelle l'argent a été administré et qui se trouve être la même dans les deux cas. En effet, l'argent, qui a été ajouté à l'eau minérale sous forme ionique, a plus d'affinité pour l'anion chlore que pour les ligands oxygénés, tels que nitrates et surtout bicarbonates. Donc, tant que la

concentration en Ag^+ reste très inférieure à la concentration en Cl^- , ce qui est le cas dans nos expériences, il se forme des chloroargentates, AgCl_4^{3-} , AgCl_3^{2-} et AgCl_2^- , comme en eau de mer (Collongues, 1957).

La résistance des Prosobranches dulcicoles au cuivre et à l'étain contenus dans les molluscicides est bien connue dans le genre *Oncomelanta*, vecteur de bilharziose (Winkler et Chi, 1967; Malek et Cheng, 1974). Cette résistance aux métaux lourds, apparemment générale, se manifeste aussi à l'égard de l'argent. En sa présence, les Paludines se rétractent et jeûnent, comme les *Oncomelania* confrontées à une intoxication par le cuivre (Winkler et Chi, 1964). Également observé chez le Pulmoné *Biomphalaria*, ce comportement correspond à un mode de défense et il est si efficace que les fortes doses de cuivre qui le provoquent sont mieux tolérées que les faibles doses qui ne le provoquent pas (Sullivan et Cheng, 1975). Si elle n'entraîne pas de lésions, l'intoxication par l'argent a néanmoins des conséquences non négligeables et les désordres physiologiques sont probablement sévères. Ainsi, la régurgitation est un trouble neuro-moteur qui est induit par diverses substances nocives (McClellan, 1982). Il s'y ajoute les effets d'un jeûne prolongé et il est évident que la survie est limitée par la capacité des animaux à le supporter. Au contraire des Paludines, le comportement des Moules d'eau douce n'est pas modifié. N'étant isolées de l'eau ambiante que pendant les 12 h/j qui correspondent à la phase de fermeture des valves (Morton, 1969 b), elles sont au contact de l'élément dissous pendant des temps plus longs que les Paludines. Il en résulte des lésions graves lorsque les doses sont importantes. Celles qui affectent le rein sont sans doute irréversibles et létales. L'apparition de telles lésions constitue une différence essentielle entre les effets de la contamination lente en rivières polluées par divers métaux (Fe, Cu, Zn, Pb et Cr) et ceux de l'intoxication aiguë. Seules les concentrations anormales d'amoebocytes et la dégénérescence de l'ovaire (Nourisson et Pihan, 1985) sont communes à l'intoxication aiguë et à la contamination lente. L'absence de lésions lors d'une contamination en milieu naturel tient sans doute aux doses moins élevées et peut-être à la nature des métaux, mais un rôle protecteur des particules organiques en suspension, qui complexent l'argent et en abaissent la disponibilité, est également très probable. Leur effet bénéfique se traduit, dans nos expériences, par une mortalité plus faible en eau de Seine qu'en eau minérale. Cependant, les particules chargées d'argent devraient être absorbées et décelées à l'analyse. Or, elles ne le sont pas. Le paradoxe trouve son explication dans les mécanismes adaptatifs qui opposent les Moules d'eau douce aux autres Bivalves et leur permettent de vivre en des milieux fortement turbides. En effet,

alors que la plupart des bivalves absorbent toutes les particules en deçà d'une certaine taille, les Moules d'eau douce ont la possibilité de ne pas les laisser pénétrer dans leur cavité palléale et même de cesser d'ingérer toute nourriture (Morton, 1969 a).

Les régions où l'argent est décelable sont peu nombreuses et les signaux sont peu intenses. Les méthodes de microanalyse employées ne sont pas quantitatives, en ce sens qu'il n'est pas possible de relier avec précision l'intensité du signal à la concentration de l'élément dans le volume exploré; cependant, dans les conditions d'analyse très standardisées que nous utilisons (Ballan-Dufrançais et Martoja, 1971; Truchet, 1975), un signal faible correspond à une concentration peu importante et un signal fort correspond à une concentration élevée. Même en l'absence de dosage, ces résultats prouvent que la bioaccumulation de l'argent n'est pas considérable.

Il semble donc exister un parallélisme entre l'absence de stockage d'argent naturel et la faible capacité de concentration induite par un excès de métal dans le milieu. Le système péricardique et ses éléments dérivés, cellules à pores et amoebocytes (voir Cheng, 1981 pour la filiation de ces cellules), est le principal tissu impliqué dans cette fonction. L'argent peut y coexister avec des métaux issus du catabolisme (Martoja M. *et al.*, 1980, 1985). Ainsi, l'existence d'hémocyanine chez les Prosobranches et son absence chez les Bivalves (Ghiretti et Ghiretti-Magaldi, 1972) expliquent qu'il soit accompagné de cuivre chez la Paludine mais non chez la Moule d'eau douce. Alors que chez *Mytilus edulis* (George *et al.*, 1986) et *Chlamys varia* (Martoja M. *et al.*, 1989), il est situé dans les cellules péricardiques elles-mêmes, chez *Dreissena* comme chez *Crassostrea* (Martoja R. *et al.*, 1988), il est inclus dans des amoebocytes. Cette localisation particulière représente un type d'excrétion lent, propre aux espèces dont les glandes péricardiques ne communiquent pas avec le rein. Il est donc prévisible que la détoxification est lente chez *Dreissena*. Le second site d'immobilisation de l'argent est constitué par les lames basales qui ne fonctionnent comme piège à métaux qu'en cas de contamination, aussi bien chez les Gastéropodes (Martoja M. *et al.*, 1980; Nelson *et al.*, 1983) que chez les Bivalves (Galabrese *et al.*, 1984; Martoja R. *et al.*, 1988). La précipitation du métal dans les lames basales de la seule Moule d'eau douce confirme la faible absorption de l'élément par la Paludine. L'intervention du tissu de soutien des branchies des Prosobranches dans la capture de métaux n'avait pas été signalée mais son rôle dans l'excrétion par accumulation était connu (Cuénot, 1899). Enfin, contrairement à *Chlamys varia* (Martoja M. *et al.*, 1989), l'inhibition de la sécrétion du byssus ne s'accompagne pas d'une accumulation d'argent dans les cellules

glandulaires. Si elle existe, ce qui n'est pas exclu, elle est insuffisante pour être décelée par micro-analyse et donc peu importante.

Les autres organes où l'argent a été décelé peuvent être interprétés comme des sites de transit. En effet, on sait que l'épithélium branchial est impliqué dans l'absorption directe de substances dissoutes et que le manteau rejette, dans le fluide extra-palléal, divers composés organiques et inorganiques, qui sont ultérieurement incorporés à la coquille (Morton, 1983; Wilbur, 1972).

En conclusion, les deux espèces dulcicoles sont très résistantes à l'intoxication par l'argent présent sous une forme chimique absorbable. Leur mécanisme de défense ne fait pas intervenir une excrétion par accumulation. Il semble tenir, pour une large part, à une absorption moindre, liée à des adaptations neuro-sensorielles différentes de celles des espèces marines.

Ce travail a été exécuté dans le cadre de l'Action Thématique Programmée « Ecotoxicologie » financé par le Programme Interdisciplinaire de Recherche sur l'Environnement (PIREN). Il a bénéficié de l'assistance technique de Mme H. Moysan et des conseils du Pr P. Gouzerh (Laboratoire de Chimie des métaux de transition, Université P. et M. Curie) pour l'interprétation de la chimie de l'argent en solution.

BIBLIOGRAPHIE

- BALLAN-DUFRAUCAIS C. et R. MARTOJA, 1971. Analyse chimique d'inclusions minérales par spectrographie des rayons X et par cytochimie. *J. microsc.* **11** : 219-248.
- BREWER P.G., 1975. Minor elements in sea water. In Chemical oceanography. Edited by J.P. Riley and A.P. Skirrow. Academic press, New York - London, **1** : 415-496.
- CALABRESE A., J.R. MACINNES, D.A. NELSON, R.A. GREIG and P.P. YEVICH, 1984. Effects of long-term exposure to silver or copper on growth, bioaccumulation and histopathology in the blue mussel *Mytilus edulis*. *Mar. environm. res.* **11** : 252-274.
- CHENG T.C., 1981. Bivalves. In Invertebrate blood cells. Edited by N.A. Ratcliffe and A.F. Rowley, Acad. press, New York - London, **1** : 233-300.
- COLLONGUES R., 1957. Argent. In Nouveau traité de chimie minérale. Edité par P. Pascal, Masson Paris, **3** : 423-646.
- COOK P.M., 1949. A ciliary feeding mechanism in *Viviparus viviparus* (L.) *Proc. malac. Soc. London* **27** : 265-271.
- CUENOT L., 1899. L'excrétion chez les Mollusques. *Arch. Biol. Paris* **16** : 49-95.
- GEORGE S.G., B.J.S. PIRIE, A. CALABRESE and D.A. NELSON, 1986. Biochemical and ultrastructural observations of long-term silver accumulation in the mussel *Mytilus edulis*. *Mar. environ. Res.* **18** : 255-265.
- GHIRETTI F. and A. GHIRETTI-MAGALDI, 1972. Respiratory proteins in mollusks. In Chemical zoology. Ed. M. Florkin and B.T. Scheer. Acad. Press, New York - London, **7** : 201-217.
- MALEK E.A. and T.C. CHENG, 1974. Medical and economic malacology. Acad. Press, New York - London, 398 p.
- MARTOJA M., J.M. BOUQUENEAU, M. TRUCHET, R. MARTOJA., 1985. Recherche de l'argent chez quelques Mollusques marins, dulcicoles et terrestres. Formes chimiques et localisation histologique. *Vie Milieu* **35** : 1-13.
- MARTOJA M., M. TRUCHET et B. BERTHET, 1989. Effets de la contamination expérimentale par l'argent chez *Chlamys varia* L. (Bivalve pectinidé). Données quantitatives, histologiques et microanalytiques. *Ann. Inst. Océanogr. Paris* **65** : 1-13.
- MARTOJA M., VU TAN TUE et B. ELKAIM, 1980. Bioaccumulation du cuivre chez *Littorina littorea* (L.) (Gastéropode Prosobranchie) : signification physiologique et écologique. *J. exp. mar. biol. ecol.* **43** : 251-270.
- MARTOJA R., C. BALLAN-DUFRAUCAIS, A.Y. JEANTET, P. GOUZERH, J.C. AMIARD, C. AMIARD-TRIQUET, B. BERTHET et J.P. BAUD, 1988. Effets chimiques et cytologiques de la contamination expérimentale de l'huître *Crassostrea gigas* Thunberg par l'argent administré sous forme dissoute et par voie alimentaire. *Can. J. fish. aquat. sci.* **45** : 1827-1841.
- MARTOJA R. et M. MARTOJA, 1967. Initiation aux techniques de l'histologie animale. Masson, Paris, 345 p.
- McCLELLAN A.D., 1982. Movements and motor patterns of the buccal mass of *Pleurobranchaea* during feeding, regurgitation and rejection. *J. exp. biol.* **98** : 195-211.
- MORTON B., 1969 a. Studies on the biology of *Dreissena polymorpha* Pall. I. General anatomy and morphology. *Proc. malac. Soc. London* **38** : 301-321.
- MORTON B., 1969 b. Studies on the biology of *Dreissena polymorpha* Pall. II. Correlation of the rythms of adductor activity, feeding, digestion and excretion. *Proc. malac. Soc. London* **38** : 401-414.
- MORTON B., 1983. Feeding and digestion in bivalvia. In the Mollusca, K.M. Wilbur ed. Acad. press, New York-London **5** (2) : 165-147.
- NELSON D.A., A. CALABRESE, R.A. GREIG, P.P. YEVICH and S. CHANG, 1983. Long-term silver effects on the marine gastropod *Crepidula fornicata*. *Mar. ecol. progr. ser.* **12** : 155-165.
- NOURISSON N. et M. PIHAN, 1985. Essai d'utilisation d'un mollusque bivalve (*Dreissena polymorpha* Pallas) pour estimer le degré de pollution métallique d'une rivière : histologie et histopathologie de l'organisme intoxiqué. Convention n°81.370 du ministère de l'environnement. Rapport final, 4^e partie, 112 p.
- SULLIVAN J.T. and T.C. CHENG, 1975. Heavy metal toxicity to *Biomphalaria glabrata* (Mollusca : pulmonata). *Ann. N.Y. Acad. Sci.* **266** : 437-444.

TRUCHET M., 1975. Application de la microanalyse par émission ionique secondaire aux coupes histologiques : localisation des principaux isotopes de divers éléments. *J. microsc.* **24** : 1-22.

WILBUR K.M., 1972. Shell formation in mollusks. In *Chemical zoology*, M. Florkin and B.T. Scheer Ed. Acad. press, New York - London 7 : 103-145.

WINKLER L.R. and L.W. CHI, 1964. Defensive mechanisms of the shistosome snail host *Oncomelania formosana* against copper sulfate in adult and egg stages. *Amer. J. trop. med. hyg.* **13** : 897-902.

MARTOJA M., M. TRUCHET et B. BERTHET, 1989. Effets de la contamination expérimentale par l'argent chez *Cerastoderma glaucum* L. (Bivalve pélagique). Données quantitatives histologiques et microanalytiques. *Ann. Inst. Océanogr. Paris* **35** : 1-15.

MARTOJA M., YU TAN TUE et B. ELKAIM, 1980. Bioaccumulation du cuivre chez *Littorina littorea* (L.) (Gastéropode Prosobranché) : signification physiologique et écologique. *J. exp. mar. biol. ecol.* **43** : 251-270.

MARTOJA R., C. BAILLAN-DUPRANCARIS, A.Y. LEANTET, P. GOUZERH, I.C. AMIARD, C. AMIARD-TRIOUET, B. BERTHET et J.F. BAUD, 1988. Bilan chimique et cytologique de la contamination expérimentale de l'huître *Cerastoderma glaucum* par l'argent administré sous forme dissoute et par voie alimentaire. *Com. J. Inst. Océanogr. Paris* **34** : 1837-1841.

MARTOJA R. et M. MARTOJA, 1987. Introduction aux techniques de l'histologie animale. Masson, Paris. 312 p.

McCELLAN A.D., 1983. Movement and motor patterns of the buccal mass of *Pteropoda* during feeding, respiration and retraction. *J. exp. biol.* **98** : 195-211.

MORTON B., 1969 a. Studies on the biology of *Dactylopsopha* Fall. I. General anatomy and morphology. *Proc. malac. Soc. London* **38** : 301-321.

MORTON B., 1969 b. Studies on the biology of *Dactylopsopha* Fall. II. Constitution of the typhlosole and activity, feeding, digestion and excretion. *Proc. malac. Soc. London* **38** : 401-414.

MORTON B., 1983. Feeding and digestion in bivalves. In *The Mollusca*, K.M. Wilbur ed. Acad. press, New York-London 2 (2) : 163-187.

NELSON D.A., A. CALABRESSE, R.A. GREEN, B.P. YEYICH and S. CHANG, 1983. Long-term silver effects on the marine gastropod *Cerastoderma glaucum*. *Mar. toxicol. prog. ser.* **12** : 153-165.

NOURISSON M. et M. PIRAN, 1985. Essai d'utilisation d'un mollusque bivalve (*Dactylopsopha* Fall.) pour estimer le degré de pollution métallique d'une rivière : histologie et histopathologie de l'organe filtrateur. *Convention n° 81/70 du ministre de l'environnement. Rapport final*, 2 parties, 112 p.

SULLIVAN J.T. and T.C. CHENG, 1975. Heavy metal toxicity to *Hydrobia ulvae* (Mollusca). *Int. J. Invertebr. Reprod. Biol.* **5** : 437-444.

WINKLER L.R. and L.W. CHI, 1967. Enzymatic defenses of certain snails against metal ions. *Veliger* **10** : 188-191.

YANKSON K., 1986. Observations on byssus systems in the spat of *Cerastoderma glaucum* and *C. edule*. *J. mar. biol. Ass. U.K.* **66** : 277-292.

Reçu le 31 mai 1990; received May 31, 1990
 Accepté le 20 août 1990; accepted August 20, 1990

En conclusion, les deux espèces bivalvales sont très résistantes à l'histotoxicité par l'argent présent sous une forme chimique absorbable. Leur mécanisme de défense ne fait pas intervenir une excréto-lyse par détoxification. Il semble tenir pour une large part à une absorption moindre, liée à des adaptations morpho-physiologiques différentes de celles des espèces marines.

Ce travail a été exécuté dans le cadre de l'Action Interministérielle Programmée « Ecotoxicologie » financée par le Programme Interdisciplinaire de Recherche sur l'Environnement (PIRE). Il a bénéficié de l'assistance technique de Mme L. Moyan et des conseils du Dr P. Gouzerh (Laboratoire de Chimie des métaux de transition, Université R. et M. Curie) pour l'interprétation de la chimie de l'argent en solution.

BAILLAN-DUPRANCARIS C. et R. MARTOJA, 1971. Analyse chimique et inclusion minérale par spectroscopie aux rayons X et par cytochimie. *J. microsc.* **11** : 219-238.

BREWSTER J.C., 1975. Minor elements in sea water. In *Chemical oceanography*, Edited by J.E. Riley and A.F. Skirrow. Academic press, New York - London. 1 : 413-496.

CALABRESSE A., R. MAGNINER, D.A. NELSON, R.A. GREEN and R.E. YEVICH, 1984. Effects of long term exposure to silver or copper on growth, bioaccumulation and histopathology in the blue mussel *Mytilus edulis*. *Mar. Environ. Res.* **11** : 252-274.

CHENG T.C., 1981. Bivalves. In *Invertebrate blood cells*, Edited by N.A. Ratcliffe and A.E. Rowley. Acad. press, New York - London. 1 : 333-300.

GOLLOMBUEZ R., 1953. Argent, le nouveau trait de chimie minérale. Edité par R. Bascot, Masson Paris. 342 pages.

COOK P.M., 1969. A ciliary feeding mechanism in *Hydrobia ulvae* (L.). *Proc. malac. Soc. London* **37** : 255-275.

CURENOT J., 1989. Lixélation chez les Mollusques. *Ann. Inst. Océanogr. Paris* **35** : 49-57.

GEORGE S.O., B.L.S. PIRIE, A. CALABRESSE and D.A. NELSON, 1986. Biochemical and ultrastructural observations of long-term silver accumulation in

EXPLOITATION DES MILIEUX ET ORGANISATION DE L'ESPACE CHEZ DEUX MUSTELIDÉS EUROPÉENS : LA FOUINE ET LE PUTOIS

Environment exploitation and space organization of two european Mustelids : Stone Marten and Polecat

T. LODÉ

Université de Rennes 1, Laboratoire d'Ethologie, 35000 Rennes, France

EXPLOITATION DES MILIEUX
FOUINE
MUSTÉLIDÉS
PUTOIS
UTILISATION DE L'ESPACE

RÉSUMÉ – Le suivi par radiotélémétrie des déplacements d'une Fouine (*Martes foina*) et de deux Putois (*Mustela putorius*) dans l'ouest de la France, montre une utilisation non uniforme des milieux. L'espace est différencié et s'organise en secteurs d'activité distincts, sites de nourrissage, gîtes, caches, et couloirs de passage. Cette fréquentation irrégulière du domaine se caractérise par une exploitation intensive et temporaire de petits secteurs à haute valeur trophique. L'analyse du régime alimentaire de ces Mustélidés révèle cependant des spécialisations temporaires assez marquées. Cette alimentation sélective se traduit par la prédominance des Amphibiens dans le régime de printemps du Putois et des fruits dans le régime d'automne de la Fouine. L'étude de la disponibilité des ressources trophiques met en évidence l'étroite relation qui existe entre l'utilisation hétérogène de l'espace et les spécialisations de l'alimentation.

ENVIRONMENT EXPLOITATION
STONE MARTEN
MUSTELIDS
POLECAT
SPACE UTILIZATION

ABSTRACT – Radiotracking survey of Stone Marten (*Martes foina*) and two Polecats (*Mustela putorius*) moving in western France, shows a nonuniform environment exploitation. Space is differentiated and becomes organized in distinct activity areas, feeding zones, shelters, hiding place, corridors. This irregular utilization of the home range is characterized by temporary and intensive exploitation of small high trophic value areas. Nevertheless, the analysis of two Mustelids diversified diets reveals very outstanding temporary food specialization. This selective feeding entails a predominant use of Amphibians in the polecat spring-time diet for use of fruit in the stone marten falltime diet. The study of what is available as a trophic shows puts forwards the close relationship between heterogenous space utilization and feeding specialization.

INTRODUCTION

Chez la plupart des Mustélidés européens, l'organisation sociale semble fondée sur un mode de territorialité intrasexuelle (Lockie 1966, Powell 1979). Le territoire des mâles couvre en général une superficie plus importante que celui des femelles qu'il chevauche le plus souvent (Lockie, 1966; Erlinge, 1977; Powell, 1979; Hornocker *et al.*, 1983). L'intrusion d'un congénère du même sexe serait suivie de manifestations agressives de la part du résident. Poole (1972, 1973, 1974 a, 1974 b, 1978) a particulièrement étudié en captivité les conséquences de la confrontation des individus chez le Putois (*Mustela putorius*). La majorité des contacts suscite des agressions (Poole 1972) le plus souvent dirigées (83 % des attaques)

vers la nuque de l'intrus selon un schéma identique à la séquence de mise à mort des proies (Poole 1974 a). Les femelles sont attaquées sans discrimination par les mâles (Poole, 1973, 1974 b). Toutefois, le comportement qu'elles présentent en réponse à l'assaillant peut inhiber l'agressivité du mâle (Poole 1973, 1974 b, 1978).

Dans la nature, de nombreux combats sont évités, l'intrus ayant le plus souvent accès à l'information territoriale par le biais du marquage (Gossow 1970, Hornocker *et al.* 1983, Gorman 1984, Janett 1984, Leroy 1987). L'identification des « bornes » olfactives entraîne alors un contournement du secteur occupé.

Cependant, l'intolérance intraspécifique n'est pas aussi stricte qu'on pouvait le supposer. La plupart des espèces peuvent montrer une grande flexi-

bilité du comportement territorial (Hornocker *et al.* 1983, Kruuck et Parish 1982). De plus, la fonction des marquages ne semble pas se réduire à un rôle d'exclusion territoriale (Johnson 1973, Gosling 1982).

Les nombreuses études de l'utilisation de l'espace par la Fouine (*Martes foina* Erxleben, 1777) ou le Putois (*Mustela putorius* Linné, 1766) ont fait apparaître que les déplacements s'effectuaient préférentiellement le long des milieux bordures (Walton 1968, Danilov & Rusakov 1969, Waechter 1975, Baumgart 1977, Nilsson 1978, Braakhekke 1979, Waechter 1979, Weber 1987, Lodé, 1988). L'utilisation du domaine n'est pas uniforme. L'activité se concentre sur certains secteurs tandis que d'autres zones semblent totalement délaissées (Nilsson 1978, Herrenschildt 1982, Labrid 1987, Weber 1987, Lodé 1988, Lodé 1989 a). Enfin la plupart des auteurs (Hainard 1961, Danilov & Rusakov 1969, Waechter 1975, Kalpers 1984, Skirnisson 1986, Weber 1987, Lodé 1988) reconnaissent une différenciation de l'espace en fonction de l'activité des animaux, gîtes de repos diurnes, zones de nourrissage, caches alimentaires, coulées, « bornes » territoriales.

Toutefois, l'influence qu'exerce l'environnement sur l'utilisation de l'espace n'a encore été que fort peu abordé chez ces deux Mustélidés. La dispersion des ressources trophiques notamment pourrait déterminer l'importance des déplacements.

La Fouine et le Putois sont deux Mustélidés particulièrement bien représentés dans l'Ouest de la France où ils occupent une grande variété de milieux (Saint Girons 1973, Lodé 1988, Saint Girons *et al.* 1988). Il nous a paru intéressant de comparer la manière dont ces deux carnivores terrestres exploitaient leur domaine dans des conditions de milieux identiques. Nous avons pu réaliser un suivi détaillé de l'activité de 2 Putois et d'1 Fouine durant plusieurs semaines. L'étude de l'utilisation de l'espace a été mis en relation avec une analyse des variations du régime alimentaire de chaque espèce. Enfin, une évaluation de la disponibilité des principales ressources a été réalisée. Cette approche originale permet de dégager quelques éléments des stratégies d'exploitation des milieux mises en œuvre par ces prédateurs.

MÉTHODOLOGIE

1. Aire et conditions de l'étude

L'aire d'étude est située en Loire-Atlantique dans l'Ouest de la France (47°06 N, 1°40 O), en bordure du lac de Grand-Lieu. La roche est siliceuse (micaschistes et gneiss) et tapissée de ter-

rains sédimentaires récents. Les prairies inondables permettent la croissance d'une abondante végétation hygrophile, surtout représentée par des Phragmites, des Carex et des Saules, qui cède peu à peu la place à une flore plus caractéristique de l'Agrosystème, bordée de haies d'Aubépines, de Chênes pédonculés et de Frênes oxyphiles. Les températures moyennes ont une amplitude comprise entre 7,5°C et 16°C. Une description générale du secteur d'étude a fait l'objet d'une publication détaillée par Marion et Marion (1975).

L'étude a été effectuée de novembre 1988 à mars 1989, période restée particulièrement clémente : conditions automnales jusqu'au milieu décembre; janvier et février exceptionnellement doux, reprise de la végétation très précoce.

2. Radiotélémetrie

Deux Putois (1 ♀, 1 ♂) et une Fouine (♀) ont été capturés en boîte-piège (autorisation D.P.N. 1986) et équipés d'émetteurs fonctionnant dans la bande des 148 MHz. L'ensemble de réception A.V.M. est couplé à une antenne de type Yagi. La technique employée a fait l'objet d'une description complète par Zimmermann *et al.* (1976). Les animaux ont pu être régulièrement suivis pendant des périodes variant de 4 à 9 semaines (Tabl. I A). Un relevé et une cartographie des indices de présence (traces, fèces...) a permis de compléter cette approche.

3. Alimentation

Etude du régime alimentaire des Carnivores réalisée par analyse des fèces récoltées sur le terrain. La forme caractéristique des fèces de Mustélidés et une mensuration précise des excréments permet le plus souvent l'identification. La mesure du diamètre des fèces de Putois (moyenne 9 mm) et de Fouine (moyenne 12 mm) est cependant soumise à d'importantes variations selon l'état de santé (diarrhées) ou l'alimentation du prédateur (ingestion d'Amphibiens) (Lodé & Le Jacques 1988, Lodé 1989 a). Il est par conséquent nécessaire de s'entourer de précautions (relevés réguliers d'excréments frais, mesures minutieuses, etc...) pour assurer la détermination du matériel.

Traitement à l'acide picrique d'un volume de la solution pour rechercher la présence de Lombricidés (coloration des soies, Bradbury 1977). Eléments non digérés présents dans les fèces identifiés à partir d'une collection de référence et des clés de détermination des ossements de Mammifères (Chaline *et al.* 1974) et d'Amphibiens (Rage 1974), des plumes (Day 1966) et des autres phanères (Day 1966, Debrot *et al.* 1982).

Tabl. I. – A, Caractéristiques des animaux suivis. B, Distribution des localisations (%) de la Fouine selon le milieu. C, Distribution des localisations (%) des Putois selon le milieu.

A, Animal characteristics chart. B, Distribution of stone marten localization according to environment. C, Distribution of polecats localization according to environment.

A			
Espèce	Sexe	Période	Localisations
Putois	M	16.11.88/18.12.88	73
Fouine	F	18.11.88/08.01.89	109
Putois	F	20.01.89/24.03.89	126

B			
Fouine	Nov/Déc.	Janvier	Total
Boisements	12	15	13,5
Haies	43	30	36,5
Vignes/vergers	29	9	19
Prairies	8	32	20
Granges	8	14	11

C				
Putois	Nov/Déc.	Février	Mars	Total
Boisements	13	7	4	8
Haies	23	20	24	22,3
Prairies	16	36	8	20
Mares/douves	38	37	64	46,3
Granges	4	-	-	1,3
Vignes/vergers	6	-	-	2

Résultats des analyses présentés en distribution de fréquence relative égale au rapport du nombre d'apparitions d'une catégorie alimentaire sur le nombre total des apparitions.

4. Mise en évidence des disponibilités trophiques

Au cours de cette étude, nous avons tenté d'estimer la disponibilité de 2 types de ressources alimentaires.

Végétaux : recensement, limité aux espèces présentes dans l'alimentation des Carnivores, réalisé sur l'aire d'étude; époque de fructification notée et période de production maximale notée.

Disponibilité faunistique des petits Mammifères : échantillonnage réalisé par pose de pièges grillagés (cf. Saint Girons et Fons 1986, 1987). Nous avons préféré à une estimation des densités

des populations un simple échantillonnage relatif à partir de 3 lignes de 53 pièges, de 42 pièges et de 23 pièges disposées durant 3 nuits consécutives et totalisant 354 nuit-pièges à chaque période. Indice de présence : $Ic = C/nP \times 100$, avec C, nombre d'individus capturés, nP nombre de nuit-pièges réalisées par période.

RÉSULTATS

1. Utilisation de l'espace

Le suivi radiotéléométrique réalisé sur la Fouine peut se diviser en 2 sous-périodes. La première s'étend de la mi-novembre à la mi-décembre et se caractérise par un regroupement des localisations sur quelques secteurs de faible surface (Fig. 1A). Les déplacements sont restreints et l'activité se concentre le long des haies, dans les vergers et les vignes ou à l'orée de petits boisements (Tabl. IB).

La seconde période correspond à une plus grande dispersion des localisations et une augmentation de la longueur des trajets. La fréquentation des vignes et vergers s'amenuise tandis que celle des prairies s'accroît de manière importante. C'est essentiellement à cette période que l'animal s'approche le plus souvent des habitations humaines.

Les localisations des Putois suivis par radiotéléométrie peuvent se différencier en 3 périodes : déplacements d'hiver (février) puis de printemps (mars) pour la ♀ et déplacements d'automne (nov.-déc.) pour le ♂. A cette période, la longueur des trajets est importante (Fig. 1B) et la distribution des localisations concerne chaque milieu (Tabl. IC). En hiver, les localisations paraissent encore relativement dispersées. Les prairies deviennent très visitées. Par contre en mars, l'activité se concentre sur des zones de superficie extrêmement réduite. La zone humide et les mares sont fréquentées assidûment.

Les déplacements de la Fouine et des Putois sont comparables et s'effectuent le plus souvent à l'abri du couvert ligneux. Les zones découvertes (pâtures, chemins) sont parcourues rapidement. L'exploration concerne essentiellement les milieux-bordures (rives de mares ou de douves, haies et orées de boisements). L'examen des traces et indices de présence que nous avons relevés pour ces Carnivores montre qu'il existe de véritables « couloirs de passage » le long des haies. Des dépôts d'excréments jalonnent les sentes. C'est également le cas sur les sites exploités. La Fouine a déposé ses fèces en évidence près de pommiers ou des vignes. La ♀ de Putois a laissé des fèces près de chacune des mares qu'elle a visitée au printemps. Des fèces de Putois étaient posées dans les « coulées » de Surmulots en février. Le relevé

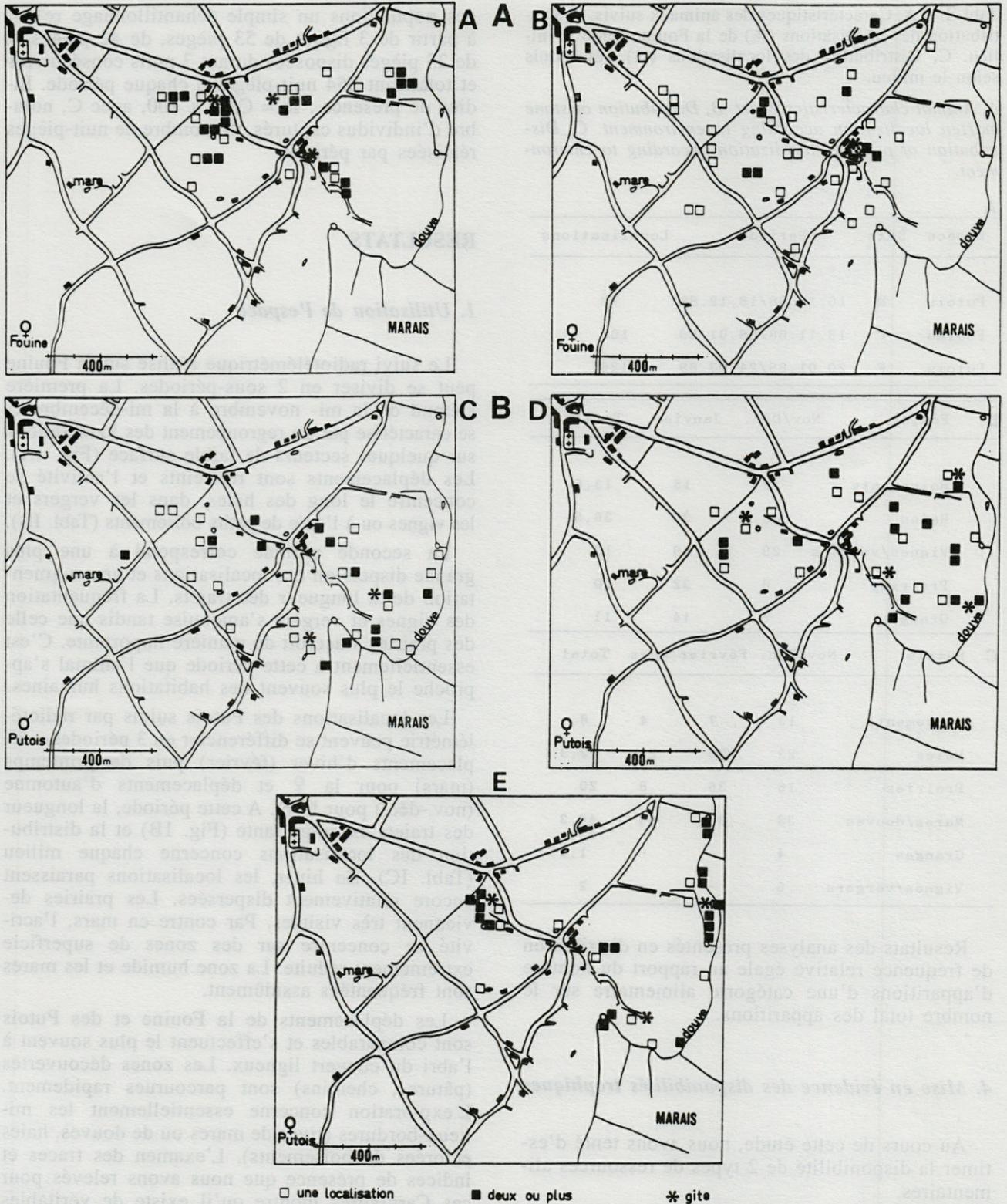


Fig. 1. — A, visualisation des localisations de la Fouine en novembre-décembre (A) et janvier (B). B, Visualisation des localisations des Putois en novembre/décembre (C), février (D) et mars (E).

A, Visualization of stone marten localization. B, Visualization of polecats localization.

cartographique des dépôts d'excréments (Fig. 2) montre que les secteurs les plus « marqués » sont ceux où l'activité se concentre, gîte, zone de nour-

rissage, passages... Le renouvellement des marquages sur les sites de défécation ne semble persister que durant la période d'exploitation du secteur.

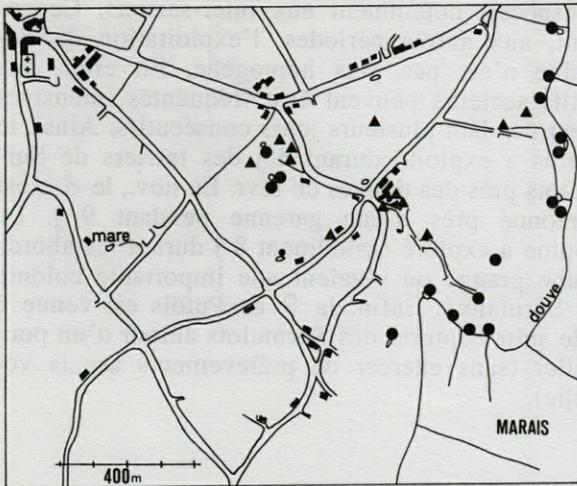


Fig. 2. – Cartographie des sites de défécation de la Fouine (▲) et des Putois (●).

Map showing the different defecation sites of stone marten (▲) and polecats (●).

Les reliefs de repas que nous avons découverts le plus souvent en retrait des zones exploitées, suggèrent qu'un transport de la proie succède généralement à la capture, et que la consommation se déroule dans un secteur présentant de bonnes garanties de quiétude. Les proies sont parfois emmenées et dévorées au gîte. Chaque individu peut disposer de plusieurs abris de repos diurnes. En 1985, nous avons relevé l'occupation de 29 gîtes différents. Une couche sommaire peut être installée par le Putois dans un buisson ou derrière un chablis. En février, le Putois a logé dans une grange. La Fouine a presque toujours préféré un pailler dans une grange (76 % des localisations de repos). Un grenier a été également utilisé comme site de repos diurne par la Fouine.

2. Alimentation et disponibilités trophiques

Nous avons analysé 127 fèces de Putois prélevées sur le terrain d'étude entre le début nov. 1988 et la fin mars 1989, correspondant à 143 apparitions de catégories alimentaires.

Le régime alimentaire du Putois présente d'importantes variations saisonnières de la distribution des catégories (Fig. 3A). Ainsi, en automne et en hiver l'alimentation est basée sur une importante prédation mammalienne ou prédominant les petits Rongeurs (*Microtus sp.*, *Clethrionomys* et *Apodemus*). Les Surmulots (*Rattus norvegicus*) totalisent 20 % du spectre en janv. et févr., mais ne représentent que 8 % en nov. et ne sont pas consommés en déc. Les Musaraignes (*Sorex sp.*) complètent le régime notamment en déc. Au printemps, la proportion des Amphibiens (*Rana dalmatina*, *Rana esculenta* et *Bufo bufo*) atteint 50 % de l'alimentation du Putois, alors qu'elle ne totalise que 6 %

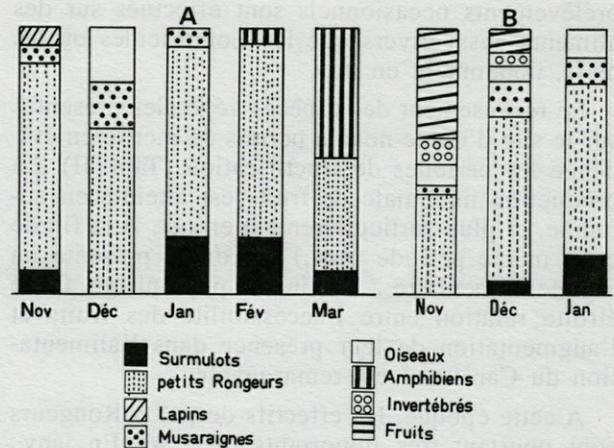


Fig. 3. – A, Variations de l'alimentation du Putois. B, Variations de l'alimentation de la Fouine.

A, Variations of polecat diet. B, Variations of stone marten diet.

en févr. Au cours de cette période, la prédation sur les petits Rongeurs s'atténue.

L'examen de 46 fèces déposées sur le terrain par la Fouine entre nov. 1988 et janv. 1989 met en évidence 65 apparitions de catégories alimentaires. La distribution des aliments est bien différente en nov. et en janv. (Fig. 3B). Les petits Rongeurs constituent plus de 60 % de l'alimentation de déc. et janv. Les Surmulots et les Musaraignes complètent ce régime en hiver. En nov., les prélèvements effectués sur les petits Rongeurs sont beaucoup plus faibles. Les végétaux, des fruits essentiellement (mures, raisin, pommes) représentent en nov. près de la moitié de l'apport alimentaire. La prédation sur l'Avifaune reste plus régulière au cours de ces 3 mois. En outre, des

Tabl. II. – Période de fructification maximale des végétaux.

Maximal profitability of vegetable.

Espèce		Période de reproduction
Vigne	<i>Vitis vinifera</i>	Octobre
Chèvrefeuille	<i>Lonicera sp.</i>	Eté
Sureau	<i>Sambucus nigra</i>	Sept/oct.
Ronce	<i>Rubus sp.</i>	Sept/nov.
Prunelier	<i>Prunus spinosa</i>	Septembre
Cerisier	<i>Prunus avium</i>	Juin
Pommier	<i>Malus sp.</i>	Octobre
Aubépine	<i>Crataegus sp.</i>	Août/sept.
Eglantier	<i>Rosa arvensis</i>	Août/sept.

prélèvements occasionnels sont effectués sur des aliments aussi divers que les Lombricidés ou les œufs, notamment en nov.

Le recensement des espèces végétales présentes sur le site d'étude nous a permis de mettre en évidence les périodes de fructification (Tabl. II). La production maximale de fruits est atteinte en automne, et plus particulièrement en oct. A la fin de cette même période (nov.) la Fouine présente un régime alimentaire à dominante phytophage. Cette étroite relation entre l'accessibilité des fruits et l'augmentation de leur présence dans l'alimentation du Carnivore est remarquable.

A cette époque, les effectifs de petits Rongeurs sont pourtant très importants (Fig. 4). En janv., les populations ne semblent pas connaître de diminution. Cette stabilité apparente peut être liée aux conditions particulièrement clémentes de l'hiver 1988/1989. Il existe généralement un effondrement des effectifs en hiver, attribué à l'appauvrissement du potentiel trophique (Ashby 1967). C'est en mars que l'abondance relative des petits Rongeurs est la plus faible dans le milieu. Cette chute des effectifs semble à la fois le résultat de la forte mortalité hivernale et de la diminution des parturitions.

En revanche, les effectifs de Musaraignes paraissent n'être sujets qu'à des fluctuations très atténuées. Toutefois, la faiblesse de notre échantillon (capture de 11 *Sorex* contre 163 Rongeurs) nous oblige à interpréter prudemment ces variations minimes.

Il est remarquable de constater que le changement de proies (*switching*) s'accompagne parallèlement d'un changement de zone exploitée par les

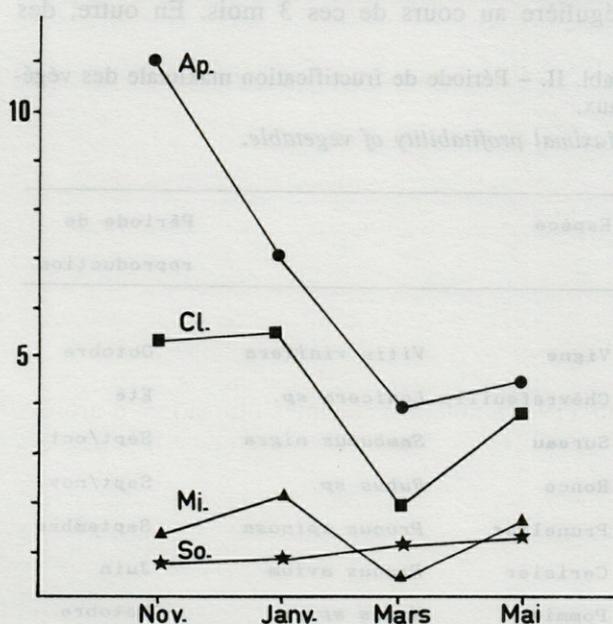


Fig. 4. — Abondance relative des petits Mammifères.
Relative abundance of small mammals.

2 espèces, notamment aux inter-saisons. Cependant, aux autres périodes, l'exploitation du domaine n'est pas plus homogène. En effet, des petits secteurs peuvent être fréquentés intensivement pendant plusieurs jours consécutifs. Ainsi, le Putois a exploité durant 4 j des terriers de Surmulots près des douves en févr. En nov., le ♂ s'est cantonné près d'une garenne pendant 9 j. La Fouine a exploré assidûment 8 j durant les abords d'une grange où vivaient une importante colonie de Surmulots. Enfin, la ♀ de Putois est venue 6 j de suite capturer des Surmulots autour d'un poulailler (sans exercer de prélèvements sur la volaille).

DISCUSSION ET CONCLUSION

L'étude que nous avons menée met en évidence l'importance du facteur trophique dans la définition du domaine vital chez ces Mustélinés. L'utilisation du domaine n'est pas uniforme et des secteurs de superficie très réduite concentrent une importante activité. C'est notamment le cas pour la Fouine en automne et au printemps pour le Putois. Cette fréquentation assidue de faibles surfaces est attribuée à l'exploitation intensive de sites offrant une forte densité de ressources alimentaires, Amphibiens, ou Surmulots pour le Putois (Danilov & Rusakov 1969, Grossenbacher & Neuenschwander 1978, Nilsson 1978, Herrenschmidt 1982, Weber 1987, Lodé 1989 a, 1989 b) et Rongeurs ou fruits pour la Fouine (Kalpers 1984, Labrid 1987). Ces variations de l'aire exploitée correspondent en effet à d'importantes modifications de l'alimentation des deux Carnivores.

Notre analyse partielle du régime alimentaire du Putois montre la prépondérance des Anoures en mars tandis que l'alimentation hivernale est dominée par une prédation accentuée sur les Rongeurs. L'éclatement alimentaire de *Mustela putorius* a été abondamment illustré par les études de son régime. Les proies les plus diverses sont consommées. Poisson, Taupe (Danilov & Rusakov 1969), Gastéropodes, larves et Insectes (Goethe 1939, Mouches 1982, Weber 1987), Lombricidés et Rongeurs (Lodé 1988), fruits (Herrenschmidt *et al.* 1983, Weber 1987), mais l'alimentation reste très carnivore et est le plus souvent dominée par les petits Rongeurs et les Amphibiens (Goethe 1939, Walton 1966, Danilov & Rusakov 1969, Brugge 1977, Weber 1987, Lodé 1988, 1989 a). L'analyse des fèces de Fouine récoltées entre novembre et janvier montre qu'elle présente un régime très euryphage où les végétaux tiennent la part principale en automne alors que le régime d'hiver est marqué par une prédation plus soutenue sur les Rongeurs. La plupart des études montrent que la Fouine possède un régime alimentaire très diversifié, où ap-

paraissent aussi bien les Lombricidés (Clément & Saint Girons 1982), les Coléoptères (Clément & Saint Girons 1982, Herrenschmidt *et al.* 1983), les Lagomorphes (Holisova & Obrtel 1982, Kalpers 1983), les charognes et le miel (Delibes 1978, Amores 1980), les Poissons, Amphibiens et Reptiles (Amores 1980, Clément & Saint Girons 1982, Herrenschmidt *et al.* 1983) et parfois des Chiroptères (Kalpers 1983). Les petits Rongeurs, les Oiseaux et les Végétaux sont toutefois les catégories alimentaires le plus souvent consommées (Schmidt 1943, Waechter 1975, Goszczynski 1976, Delibes 1978, Amores 1980, Clément & Saint Girons 1982, Baud 1981, Poitevin 1981, Clément & Saint Girons 1982, Holisova & Obrtel 1982, Mouches 1982, Kalpers 1983). De fait, le régime alimentaire de ces deux Carnivores présente d'importantes fluctuations saisonnières caractérisées par le passage d'une alimentation relativement carnivore à un régime plus phytophage chez la Fouine (Schmidt 1943, Waechter 1975, Goszczynski 1976, Delibes 1978, Amores 1980, Clément & Saint Girons 1982, Kalpers 1983) et par la prédominance des Amphibiens dans le régime de printemps et d'été chez le Putois (Goethe 1939, Walton 1966, Danilov & Rusakov 1969, Weber 1987, Lodé 1988, 1989 a). Le processus saisonnier de changement d'aliment s'accompagne à la fois d'une réduction notable de l'espace exploité et d'une fréquentation de nouveaux sites. Ces petits secteurs se caractérisent par la concentration élevée d'une ressource alimentaire particulièrement accessible, fruits en automne, Anoures au printemps. A cette époque en effet, les Amphibiens se regroupent en forte concentration dans les mares et les douves pour la reproduction (Matz & Weber 1983). L'exploitation intensive de ces zones se traduit par une *spécialisation temporaire* de l'alimentation. Dans un écosystème diversifié, cette spécialisation sur une proie abondante peut se révéler être une stratégie très efficace pour un prédateur (Frochot 1967, Brosset 1980). Nos résultats ne paraissent pas indiquer que cette modification du comportement alimentaire soit seulement dépendante de l'effondrement de l'effectif des autres proies. Si l'accentuation de la prédation du Putois sur les Anoures concorde avec l'affaiblissement de l'abondance des Rongeurs, la consommation de fruits par la Fouine ne semble répondre à aucune chute des densités. L'accessibilité soudaine des ressources conjuguée à leur abondance dans le milieu pourrait être l'un des facteurs déterminant le changement et la spécialisation temporaire de l'alimentation. Il s'agit également d'un des déterminants majeurs du comportement d'amassage (Lodé 1989 b).

De nombreux auteurs ont insisté sur l'étroite relation qui existe entre la taille du domaine fréquenté par les Carnivores et les disponibilités des ressources trophiques (Storm 1965, Erlinge 1977,

Kruuck & Parish 1982, King 1983, Voigt & MacDonald 1984, Carr & MacDonald 1986, Goszczynski 1986, Weber 1987). La dispersion des ressources peut ainsi rendre compte de la dimension du domaine. L'exploitation intensive de milieux qui offrent temporairement une forte disponibilité trophique s'accompagne en effet d'une réduction notable des surfaces explorées. La distance séparant les sites exploités détermine alors la superficie totale du domaine vital. Pour Weber (1987) la dimension du domaine du Putois serait dépendante de la biomasse disponible en Anoures dans le milieu. Skirnisson (1986), Kalpers (1984) et Labrid (1987) concluent également que l'alimentation conditionne l'utilisation de l'espace chez la Fouine.

Il existe chez ces Mustélidés une rotation de l'utilisation du domaine à travers l'exploitation successive de petites zones fortement attractives. Ces résultats sont identiques à ceux que nous avons obtenus en 1985 et 1986 lors du pistage d'animaux dans la neige et en 1988 avec le suivi radiotéléométrique d'une femelle de Putois durant 21 j (Lodé 1988, 1989 a). Baumler (1973), Nilsson (1978), Braakhekke (1979) et Weber (1987) font des observations similaires. Les secteurs d'activité sont reliés par un réseau de parcours depuis le gîte. De manière comparable, Storm (1965) observe chez le Renard (*Vulpes vulpes*) l'existence d'itinéraires réguliers entre différents sites (« *patches* ») utilisés intensivement. L'organisation de l'espace reste cependant très flexible et se prête à d'importantes variations chez le Putois et la Fouine. Ainsi, pour la Fouine en automne et le Putois au printemps, l'espace apparaît très structuré en « couloirs de passage » nettement définis entre des secteurs d'intensive activité, zones de nourrissage et sites de stockage notamment. Par contre à ces époques, les sites de repos diurnes peuvent se situer en plein air, sous un buisson ou dans la végétation. En hiver, l'organisation de l'espace paraît moins rigide, mais l'occupation de gîtes très abrités (terriers, granges, paillets) semble beaucoup plus régulière. Les déplacements peuvent être moins directs et l'exploration peut s'étendre à partir des parcours habituels. Chez la Fouine, le choix du gîte est fonction de l'isolation thermique qu'il peut lui assurer (Waechter 1975, Kalpers 1984, Leger 1984, Skirnisson 1986). Labrid (1983) note cependant l'utilisation d'arbres comme sites de repos dans 69 % de ses observations en milieu forestier. Sous un climat plus rigoureux, le Putois peut lui aussi préférer des refuges qui présentent une grande stabilité thermique (Danilov & Rusakov 1969, Nilsson 1978, Weber 1987). Toutefois, l'utilisation des gîtes ne paraît pas seulement conditionnée par la proximité des ressources ou la stabilité thermique qu'ils offrent. La quiétude que présente le site pourrait être un facteur déterminant l'occupation régulière du

refuge. De la même manière, la consommation des proies se déroule dans un secteur garantissant une relative tranquillité. C'est également ce que notent Danilov et Rusakov (1969), Gossow (1970) et Weber (1987) pour le Putois et Waechter (1975) pour la Fouine. Cette utilisation de sites qui assure une plus grande quiétude pour la consommation des proies apparaît précocement dans l'ontogenèse et précède l'apparition du comportement de prédation chez le Putois (Lodé 1989 c).

Le plus souvent, il existe des sites de défécation près des secteurs d'activité. Cette régulière disposition des fèces sur des sites privilégiés étaye l'hypothèse d'une stratégie d'appropriation de l'espace par le biais des marquages. Toutefois, le rôle territorial attribué aux dépôts d'excréments (Lockie 1966, Gossow 1970, Hornocker *et al* 1983, Gorman 1984) ne nous paraît pas exclusif. Les limites ne semblent pas être nettement définies sur la totalité du domaine. Il est probable que les fèces livrent une information sur l'occupation du site qui donne à tout intrus un statut d'infériorité. Mais le signal paraît également de l'ordre du rappel mémoriel en familiarisant l'individu avec l'espace exploité, notamment sur les sites qui ont présenté une haute valeur attractive à un moment donné. Le comportement de marquage de tout objet nouveau (Goethe 1964) soutient cette idée de familiarisation comme le notent Johnson (1973), Gosling (1982) et Mont (1986).

L'organisation de l'espace chez la Fouine et le Putois semble en grande partie déterminée par la disponibilité des ressources alimentaires. Il reste toutefois à préciser comment le facteur trophique peut influencer la structure du domaine et de quelle manière intervient la compétition spécifique. Enfin, il serait particulièrement intéressant d'évaluer quelle part tient l'ontogenèse dans l'utilisation de l'espace chez les Mustélinés.

REMERCIEMENTS : Je tiens particulièrement à remercier MM. J.Y. Gautier, J.C. Guyomac'h et les membres du Laboratoire d'Ethologie de Rennes pour l'aide apportée à ce travail. J'exprime également ici toute ma reconnaissance à Mme Saint Girons qui m'a assuré de tous les conseils nécessaires à l'échantillonnage des petits Mammifères.

BIBLIOGRAPHIE

- AMORES F., 1980. Feeding habits of the Stone Marten *Martes foina* (Erxleben 1777) in South Western Spain. *Saugetierk. Mittl.* **28** (4) : 316-322.
- ASHBY K.R., 1967. Studies on the ecology of field mice and voles (*Apodemus sylvaticus*, *Clethrionomys glareolus* and *Microtus agretis*) in Houghall Wood, Durham. *J. Zool. Lond.* **152** : 389-513.
- BAUD F.J., 1981. Contribution à la connaissance du régime alimentaire du genre *Martes* en Haute Savoie. *Bièvre* **3** : 79-84.
- BAUMGART G., 1977. Densité et distribution de quelques carnivores d'Alsace en zone forestière. R.I.E.D., Selestat. 24 p.
- BAUMLER W., 1973. Ueber die Aktivitätsperiodik des Iltisses (*Mustela putorius*) und des Hermelins (*Mustela erminea*) sowie über dessen Farbwechsel. *Säugetierk. Mittl.* **21** (1) : 31-36.
- BRAAKHEKKE W., 1979. Het Terreingebruik van buning (*Putorius putorius* L.) en steenmarten (*Martes foina* E.). Arnhem Int. Rep. Res. Inst. Nat. Mgmt. 70 p.
- BRADBURY K., 1977. Identification of Earthworms in mammalian scats. *J. Zool. Lond.* **183** : 553-555.
- BROSSET A., 1980. La prédation. *Bull. O.N.C.* **54** : 14-24.
- BRUGGE T., 1977. Prooidierkeuze van wezel, hermelijn en buning in relatie tot geslacht en lichaamsgrootte (Prey selection of weasel, stoat and polecat in relation to sex and size). *Lutra* **29** : 39-49.
- CARR G.M. et D.W. MAC DONALD, 1986. The sociality of solitary foragers : a model based on resource dispersion. *Anim. Behav.* **34** : 1540-1549.
- CLEMENT R. et M.-C. SAINT GIRONS, 1982. Note sur les mammifères de France XVIII : le régime de la fouine (*Martes foina* Erxleben 1777) dans l'agglomération nantaise et milieu rural. *Mammalia* **46** (4) : 550-553.
- DANILOV P.I. and O.S. RUSAKOV, 1969. Peculiarities of the ecology of *Mustela putorius* in North West districts of the European part of the U.S.S.R. *Zool. Zhur.* **48** (9) : 1383-1394.
- DAY M.G., 1966. Identification of hair and feather remains in the gut and faeces of stoats and weasels. *J. Zool. Lond.* **148** : 201-217.
- DEBROT S., G. FIVAZ, C. MERMOD, J.M. WEBER, 1982. Atlas des poils de mammifères d'Europe. Inst. Zool. Univ. Neuchatel, 208 p.
- DELIBES M., 1978. Feeding habits of the Stone Marten (*Martes foina* Erx. 1777) in Northern Burgos Spain. *Säugetierk.* **43** : 282-288.
- ERLINGE S., 1977. Spacing strategy in stoat (*Mustela erminea*). *Oikos* **28** : 32-42.
- FROCHOT B., 1967. Réflexions sur les rapports entre prédateurs et proies chez les rapaces. II. Influence des proies sur les rapaces. *Rev. Ecol. Terre Vie* **67** (1) : 33-62.
- GOETHE F., 1939. Untersuchungen über die Winternahrung des Iltis nebst einigen weiteren biologischen Feststellungen. *Wild. u. Hund.* **45** : 720-722.
- GOETHE F., 1964. Das Verhalten der Musteliden. *Kunthenthal. HandB. Zool.* **VIII** : 1-80.
- GORMAN M.L., 1984. Scent marking and territoriality. *Acta Zool. Fenn.* **171** : 49-53.
- GOSLING L.M., 1982. A reassessment of the function of scent marking in territories. *Z. Tierpsychol.* **60** : 89-119.
- GOSSOW H., 1970. Vergleichende Verhaltensstudien an Marderartigen. I. Über Lautäusserungen und zehm Beuteverhalten. *Z. Tierpsychol.* **27** : 405-480.

- GOSZCZYNSKI J., 1976. Composition of the food of martens. *Acta Theriol.* **21** : 527-534.
- GOSZCZYNSKI J., 1986. Locomotor activity of terrestrial predators and its consequences. *Acta Theriol.* **31** : 79-95.
- GROSSENBACHER K. und U. NEUENSCWANDER, 1978. Iltis (*Putorius putorius*) tötet Erkröten (*Bufo bufo*). *Jahrb. Nat. Hist. Mus. Bern* **6** : 171-176.
- HAINARD R., 1961. Mammifères sauvages d'Europe. Ed. Delachaux & Niestlé, Neuchatel, Paris 328 p.
- HERRENSCHMIDT V., 1980. Mise au point d'une méthode d'étude qualitative et quantitative du régime alimentaire des petits carnivores. D.E.A. Univ. Paris VI. 39 p.
- HERRENSCHMIDT V., 1982. Note sur les déplacements et le rythme d'activité d'un putois (*Mustela putorius* L.) suivi par radiotracking. *Mammalia* **46** (4) : 554-556.
- HERRENSCHMIDT V., P. AUPETIT, P. HAFFNER, M. JEANNET, R. LIBOIS, M.A. PHILIPPE, R. ROUSOUX, M.C. SAINT GIRONS, F. TURPIN, 1983. Les Mammifères du Marais poitevin : le régime des carnivores. *Ann. Soc. Sc. Nat. Charente Maritime* **7** (1) : 101-104.
- HOLISOVA V. and R. OBRTEL, 1982. Scat analytical data on the diet of urban stone martens, *Martes foina* (Mustelidae, Mammalia). *Folia Zool.* **31** : 21-30.
- HORNOCKER M.G., J.P. MESSICK and W.E. MELQUIST, 1983. Spatial strategies in three species of Mustelidae. *Acta Zool. Fenn.* **174** : 185-188.
- JANNETT F.J. Jr., 1984. Scent communication in social dynamics of mammals. *Acta Zool. Fenn.* **171** : 43-47.
- JOHNSON R.P., 1973. Scent marking in mammals. *Anim. behav.* **21** : 521-535.
- KALPERS J., 1983. Contribution à l'étude écoéthologique de la fouine (*Martes foina*) : stratégies d'utilisation du domaine vital et des ressources alimentaires. I. Introduction générale et analyse du régime alimentaire. *Cahiers Ethol. Appl.* **3** (2) : 145-163.
- KALPERS J., 1984. Contribution à l'étude écoéthologique de la fouine (*Martes foina*) : stratégies d'utilisation du domaine vital et des ressources alimentaires. II. Radio repérage et discussion générale. *Cahiers Ethol. Appl.* **4** (1) : 11-26.
- KING C.M., 1983. Factors regulating Mustelid populations. *Acta Zool. Fenn.* **174** : 217-220.
- KRUUK H. and T. PARISH, 1982. Factors affecting population density group size and territory size of the European Badger (*Meles meles*). *J. Zool. Lond.* **196** : 31-39.
- LABRID M., 1983. Etude de l'utilisation de l'espace et du temps par la Martre (*Martes martes*) et la Fouine (*Martes foina*) en forêt de Chizé par la méthode du radiotracking. D.E.A. Univ. Paris XIII, 76 p.
- LABRID M., 1987. La Martre (*Martes martes*) et la Fouine (*Martes foina*) : Utilisation de l'espace et du temps et régime alimentaire de deux Mustéolidés sympatriques en milieu forestier. Thèse 3^e cycle, Paris XIII, 161 p.
- LEGER F., 1984. La Fouine, in S.F.E.P.M. *Atlas des Mammifères sauvages de France*, M.N.H.N. Paris, Secrétariat Faune Flore : 122-123.
- LEROY Y., 1987. L'univers odorant de l'animal. Ed. Boubée Paris, 375 p.
- LOCKIE J.D., 1966. Territory in small carnivores. *Symp. Zool. Soc. Lond.* **18** : 143-165.
- LODE T., 1988. Note préliminaire sur la biologie du comportement du Putois (*Mustela putorius* L. 1766) dans les bocages humides de l'Ouest de la France. *Bull. Sc. Nat. Ouest France* **10** (2) : 58-67.
- LODE T., 1989 a. Dynamique des relations trophiques de *Mustela putorius* et de ses proies : signification adaptative de la variabilité des stratégies de prédation. Thèse Univ. Rennes I., 236 p.
- LODE T., 1989 b. Le comportement de mise en réserves alimentaires des proies chez le Putois (*Mustela putorius*). *Cahiers Ethol. Appl.* **9** (2) : 19-30.
- LODE T., 1989 C. Ontogenèse des comportements de prédation et rôle de l'expérience alimentaire précoce chez *Mustela putorius*. *Mammalia* **53** (4) : 497-509.
- LODE T. et D. LE JACQUES, 1988. Le régime alimentaire des petits carnivores : contribution à l'identification des proies d'après l'analyse des fèces. *Suppl. Bull. Erminea* **6** (1) : 1-36.
- MARION L. et P. MARION, 1975. Contribution à l'étude écologique du Lac de Grand-Lieu. *Suppl. Bull. Soc. Sc. Nat. Ouest France* : 1-611.
- MATZ G. et D. WEBER, 1980. Guide des Amphibiens et Reptiles d'Europe. Ed. Delachaux & Niestlé, Neuchatel, Paris, 292 p.
- MONT de M., 1986. Etude des différentes modalités de communications et de leurs interrelations en fonctions des interactions sociales chez la Martre (*Martes martes*). Analyse D.E.A. Univ. Louis Pasteur, *Arvicola* **3** (1) : 31.
- MONTGOMERY W.I., 1979. Seasonal variations in numbers of *Apodemus sylvaticus*, *A. flavicollis* and *Clethrionomys glareolus*. *J. Zool. Lond.* **188** (2) : 283-286.
- MOUCHES A., 1982. Etude de la dynamique des populations de trois Mustéolidés (Martre, Putois, Fouine) : Application dans la gestion de la faune sauvage. Régime alimentaire et tendance évolutive des espèces. Rapport D.P.N., C.E.B.A.S., Chizé. 15 p.
- NILSSON T., 1978. Home range utilization and movements in Polecat (*Mustela putorius*) during autumn. *Congr. Theriol. Int. Brno.* : 173 (abstract).
- POITEVIN F., 1981. La Fouine dans le Parc Régional du Haut Languedoc : Evaluation des densités et impact alimentaire. Rapport D.P.N., Univ. Montpellier, 29 p.
- POOLE T.B., 1972. Diadic Interactions between Pairs of Male Polecats (*Mustela furo* and *Mustela furo* X *Mustela putorius* hybrids) under standardised Environmental Conditions during Breeding Season. *Z. Tierpsychol.* **30** : 45-58.
- POOLE T.B., 1973. The aggressive behaviour of individual male polecats (*Mustela putorius*, *M. furo* and hybrids) towards familiar and unfamiliar opponents. *J. Zool. Lond.* **170** : 395-414.

- POOLE T.B., 1974 a. Detailed analysis of fighting in polecats (Mustelidae) using cine film. *J. Zool. Lond.* **173** : 369-393.
- POOLE T.B., 1974 b. The effects of oestrus condition and familiarity on the sexual behaviour of polecats (*Mustela putorius*) and *M. furo* X *M. putorius* hybrids. *J. Zool. Lond.* **172** : 357-362.
- POOLE T.B., 1978. An analysis of social play in polecat (Mustelidae) with comments on the form and evolutionary history of the open mouth play face. *Anim. Behav.* **26** : 36-49.
- POWELL R.A., 1979. Mustelid Spacing Patterns : variations on a theme by *Mustela*. *Z. Tierpsychol.* **50** : 153-165.
- RAGE J.C., 1974. Batraciens fossiles du quaternaire. *Bull. Soc. Lin. Lyon* **43** (8) : 276-289.
- SAINT GIRONS M.C., 1973. Les mammifères de France et du Benelux. Ed. Doin, Paris 481 p.
- SAINT GIRONS M.C. et R. FONS, 1986. Le piègeage des Micromammifères. Première partie : appâts et types de pièges. *Arvicola* **3** (2) : 63-67.
- SAINT GIRONS M.C. et P. FONS, 1987. Le piègeage des Micromammifères. Deuxième partie : disposition des pièges. *Arvicola* **4** (1) : 23-27.
- SAINT GIRONS M.C., T. LODE et P. NICOLAUGUILLAUMET, 1988. Atlas des mammifères terrestres de Loire-Atlantique. M.N.H.N. Paris, Secrétariat Faune Flore, 103 p.
- SCHMIDT F., 1943. Naturegeschichte des Baum- und des Steinmarders. Monogr. Wildsäugetiere Bd. 10 : 132-244.
- SKIRNISSON K., 1986. Untersuchungen zum Raum Zeit-System freilebender Steinmarder (*Martes foina* Erxleben 1777). *Beitr. Wildbiol.* **6** : 200 p.
- STORM G.L., 1965. Movements and activities of foxes as determined by radiotracking. *J. Wild. Manag.* **29** (1) : 1-13.
- VOIGT D.R. and D.W. MAC DONALD, 1984. Variation in the spacial and social behaviour of the red fox *Vulpes vulpes*. *Acta Zool. Fenn.* **171** : 261-265.
- WAECHTER A., 1975. Ecologie de la Fouine en Alsace. *Rev. Ecol. Terre Vie* **29** (3) : 399-457.
- WAECHTER A., 1979. Alimentation et prédation chez la fouine (*Martes foina*). *Le Bièvre* **1** (3) : 15-16.
- WALTON K.C., 1966. Polecats. *Nature in Wales* **10** (2) : 65-68.
- WALTON K.C., 1968. The distribution of the polecat, *Putorius putorius* in Great Britain 1963-1967. *J. Zool. Lond.* **155** : 237-240.
- WEBER D., 1987. Zur Biologie des Iltisses (*Mustela putorius* L.) un den Ursachen seines Rückganges in der Schweiz. Naturhistorisches Museum Basel, Thesis, 194 p.
- ZIMMERMANN F., H. GERARD, P. CHARLES-BOUDURESQUE, 1976. Le radiotracking des vertébrés : conseils et techniques d'utilisation. *Rev. Ecol. Terre Vie* **30** (3) : 300-346.
- Reçu le 28 août 1989; received August 28, 1989
 Accepté le 13 novembre 1989; accepted November 13, 1989

EFFECTS OF THE CHELATING AGENT NITRILOTRIACETIC ACID (NTA) ON THE TOXICITY OF METALS (Cd, Cu, Zn and Pb) IN THE SEA URCHIN *PARACENTROTUS LIVIDUS* LMK

R. BRUNETTI, M. MARIN, M. BRESSAN, M. ZORDAN and A. SOGGIA

Department of Biology, University of Padua, Via Loredan
10, 35131 Padova, Italy

NITRILOTRIACETIC ACID
TOXIC METALS
Cd, Cu, Zn, Pb
SEA URCHIN

Abstract – The toxicity of Cd, Cu, Zn and Pb alone and in presence of increasing doses of the chelating agent nitrilotriacetic acid (NTA) was tested in embryos of the sea urchin *Paracentrotus lividus* Lmk. NTA is able to completely reduce the toxicity of Cu, Zn and Pb, but not that of Cd. The effect of NTA on metal toxicity is discussed.

ACIDE NITRILOTRIACÉTIQUE
MÉTAUX TOXIQUES
Cd, Cu, Zn, Pb
OURSIN

RÉSUMÉ – La toxicité du Cd, du Cu, du Zn et du Pb isolés ou en présence de doses croissantes d'agent chélateur, l'acide nitrilotriacétique (NTA) a été testée sur des embryons d'Oursin *Paracentrotus lividus*. L'acide nitrilotriacétique peut supprimer complètement la toxicité du cuivre, du zinc et du plomb, mais pas celle du cadmium. L'effet de cet acide sur la toxicité de ces métaux est discuté.

INTRODUCTION

The evaluation of the effects of metal complexation in the aquatic environment is a matter of interest since chelating agents have been considered for use as detergent builders in substitution for polyphosphates (Perry *et al.*, 1984).

Among the chelating agents, particular attention has been devoted to nitrilotriacetic acid (NTA). To date there is evidence that NTA is generally not toxic for marine animals (Eisler *et al.*, 1972; Bott *et al.*, 1980; Brunetti *et al.*, 1986 a,b) although it is able to influence the early development of marine invertebrates (Brunetti *et al.*, 1989).

In the present paper the results regarding the effects of NTA on the toxicity of cadmium, copper, zinc and lead in embryos of the sea urchin *Paracentrotus lividus* Lmk. are presented.

MATERIALS AND METHODS

Sea urchins were acclimatized for a week in laboratory with running sea water (salinity 35 ‰, temperature 18 °C) and fed with *Ulva* sp. Sperms

and eggs were obtained by current KCl-method (Ruggieri, 1975). As it is known that this organism is characterized by a high degree of interindividual variability in the response to changes in the environmental conditions (Bougis, 1967), in each experiment eggs from a single female were fertilized with sperm from a single male and, after fertilization, they were washed to eliminate the excess of sperm and distributed in 100 ml aliquots of experimental water at a concentration of about 50 eggs per ml.

Three replications per experimental condition were performed. After 40 hours at 25 °C the length of the somatic rod of eighty 4-arm echinoplutei per replicate was measured according to the technique previously described (Brunetti *et al.*, 1989).

Subsamples were drawn at 24 and 40 hours after fertilization in order to determine the frequencies of the different developmental stages.

Metals were added to sea water as CdCl₂.H₂O, ZnCl₂, PbCl₂ (Merck), CuCl₂.2H₂O (BDH-Chemicals Ltd) and the ratio metal : NTA was calculated considering the weight of the metal cation alone. All experiments were repeated three times.

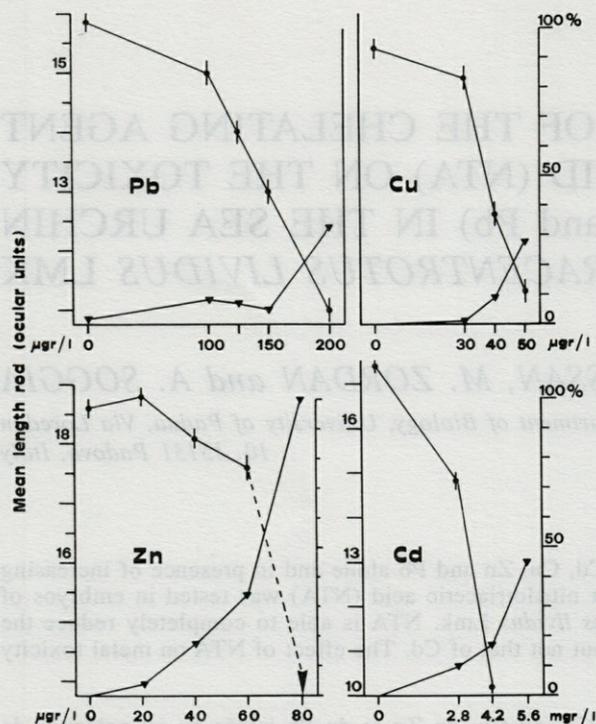


Fig. 1. - Mean length of rods of normal plutei (dots : sample size = 240) and frequencies of plutei with skeletal anomalies (triangles) at 40 hours from fertilization. Vertical bars represent the 95 % confidence interval of the mean. The arrow head indicates the impossibility of determining size as a 100 % of anomalies were present.

RESULTS

Preliminary experiments and selection of the metal doses

The effects of the metals along on echinopluteus size (expressed as mean length of the somatic

rod), and the percentages of skeletal anomalies with increasing metal concentrations are shown in Figure 1. These data, as well as the frequencies of the prism stage (Table 1), indicate that the metals induce a slowing down of development. The data also indicate that the developmental stages included between 0 and 24 h seem to be relatively insensitive to the metal toxicity.

The concentration of metal which induces a size reduction of two units with respect to the control (Pb = 150 µg/l; Cu = 40 µg/l; Cd = 2.8 mg/l) was selected for subsequent experiments with metal-NTA mixtures. In the case of Zn this reduction in size was not reached but at 80 µg/l the frequency of skeletal anomalies rose to 100 %. This dose was selected for the following experiments with NTA.

Effects of NTA on metal toxicity

In all cases the chelating agent strongly reduces the frequency of skeletal anomalies produced by the metal and, with the exception of Cd, it increases the echinopluteus sizes (Figs 2). It also brings the developmental rate back to control levels (Fig. 3).

DISCUSSION

The first evidence regarding the ability of NTA to reduce the toxic effects of heavy metals is due to Bizzi *et al.* (1955) who found a 100 % survival in mice injected with CuCl₂ plus NTA, while the same dose of metal alone was lethal.

Later this property of NTA, as well as of other chelating agents (i.e. EDTA), was evidenced also in the natural freshwater environment. NTA was found to reduce the toxicity of Cu and Zn (Sprague, 1968), Cd and Pb (Muramoto, 1980), Al

Table I. - Frequencies of prism stage (sample size = 200) at 24 and 40 hours from fertilization. The persistence of high frequencies of this stage indicates a slowing down of the developmental rate.

	Zn		Cu		Pb		Cd					
	Conc. (µgr/l)	Hours	Conc. (µgr/l)	Hours	Conc. (µgr/l)	Hours	Conc. (mgr/l)	Hours				
	0	0	0	6	0	0	0	13	0			
	20	7	0	30	20	2	100	-	3.5	2.8	16	0
	40	12	0	40	24	3	125	-	6.5	4.2	25	0
	60	34	4	50	50	30	150	-	5.5	5.6	51	0
	80	61	10	-	-	-	200	-	18	-	-	-

-- not determined

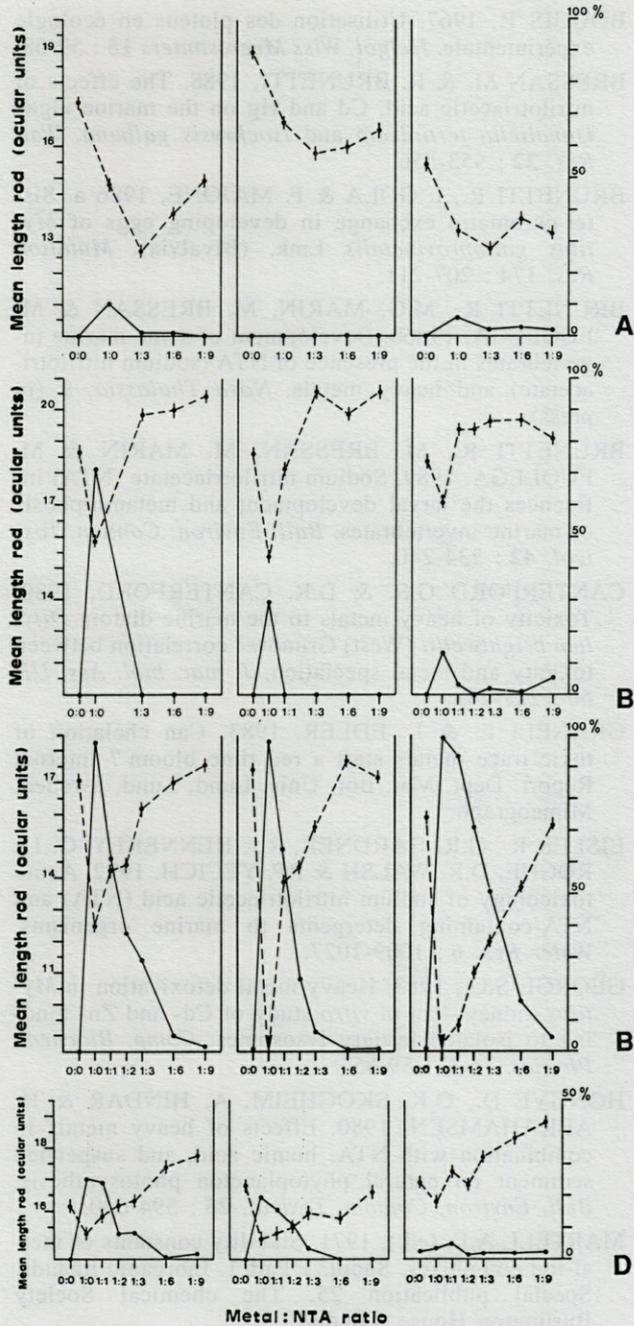


Fig. 2. — Experiments with various metal : NTA ratios (three experiments per metal). A = cadmium ($2.8 \mu\text{g/l}$), B = copper ($40 \mu\text{g/l}$); C = zinc ($80 \mu\text{g/l}$); D = lead ($150 \mu\text{g/l}$). Mean length of the somatic rod (dashed line) and percentages of plutei with skeletal anomalies (continuous line). Vertical bars represent the 95 % comparison intervals by T-method (see Sokal and Rohlf, 1981). The arrow head in C indicates the impossibility of determining the size as 100 % of anomalies were present.

(Allen *et al.*, 1980) and Cr (III) (Muramoto, 1981) in fishes; and that of Cd, Zn, Pb, Cu in phytoplankton (Hongve *et al.*, 1980; Allen *et al.*, 1980).

Only few studies have been devoted to the marine environment it was reported that NTA stimulates the population growth of some micro-

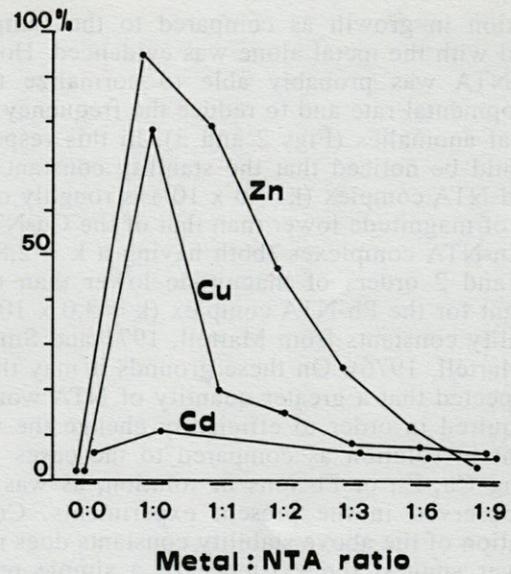


Fig. 3. — Developmental rate as frequency of prism stage at 24 hours from fertilization (data on Pb not taken).

algae (Yentsch *et al.*, 1974) and this effect has been explained as the consequence of a lowering in the toxicity of copper ions present in the environment (Anderson & Morel, 1978). This effect on microalgae was also observed by other authors (Granéli & Edler, 1983).

Canterford & Canterford (1980) showed that EDTA is also able to reduce the toxicity of Cu, Zn, Cd and Pb in a marine diatom.

The detoxifying power of chelating agents on heavy metals is generally explained as a consequence of the reduced availability of the free metal ions (Spencer, 1957; Morris & Russell, 1973; Allen *et al.*, 1980; Canterford & Canterford, 1980).

In fact the degree of toxicity of the metal appears to be correlated with the concentration of the chelating agent, however data collected by Eisler *et al.* (1972), in an acute toxicity test on fishes, seem to indicate that the metal dose is also important, the molar ratio metal : NTA required to produce a detoxifying effect being a function of the metal concentration. The mechanism of detoxification is not however clear.

Our data show that NTA is able to completely reduce the toxicity of copper, zinc and lead but not that of cadmium. A lack of detoxification of cadmium was already noticed by us in experiments using invertebrates (Brunetti *et al.*, 1986b) and microalgae (Bressan & Brunetti, 1988). In the latter case only metal : NTA molar ratios up to 1 : 3 were tested and this amount of NTA was considered to be probably insufficient to produce detoxification. In the present experiments metal : NTA ratios up to 1 : 9 were tested but no reduction in cadmium toxicity was noticed. On the contrary at the lower concentration of NTA (1 : 3) a clear

reduction in growth as compared to the sample treated with the metal alone was evidenced. However NTA was probably able to normalize the developmental rate and to reduce the frequency of skeletal anomalies (Figs 2 and 3). In this respect it should be noticed that the stability constant of the Cd-NTA complex ($k=1.6 \times 10^9$) is roughly one order of magnitude lower than that of the Cu-NTA and Zn-NTA complexes (both having a $k = 2.8 \times 10^{10}$) and 2 orders of magnitude lower than the constant for the Pb-NTA complex ($k = 3.0 \times 10^{11}$) (Stability constants from Martell, 1971 and Smith and Martell, 1976). On these grounds it may thus be expected that a greater quantity of NTA would be required in order to efficiently chelate the Cd present in solution as compared to the cases involving Cu, Zn or Pb ions in solution, as was in fact observed in the present experiments. Consideration of the above stability constants does not however suggest the existence of a simple relationship between the large differences in detoxifying capacity observed for NTA in association with Cu, Zn and Pb and the stability constants of the respective metal : NTA complexes.

In addition George (1983) described a pathway of Cd metabolism in *Mytilus* which involves a very long biological half-life. This suggests that a possible detoxifying effect of NTA on Cd might be masked by a high metabolic cost involved in discharging this metal from the organism, resulting in the observed reduction in size of the experimental animals.

In conclusion the present data demonstrate that NTA displays a marked ability to decrease the toxicity of the metal ions Zn, Pb and Cu even with respect to highly sensitive marine animals, and that since the concentrations of NTA required are sufficiently low to not produce toxic effects "per se", the possibility of using this substance as an anti-pollutant, firstly suggested by Sprague (1968), should be further investigated.

REFERENCES

- ALLEN H.E., R.H. HALL & T.D. BRISBIN, 1980. Metal speciation. Effects on aquatic toxicity. *Environ Sci. Technol.* **14** : 441-443.
- ANDERSON D.M. & F.M.M. MOREL, 1978. Copper sensitivity of *Gonyaulax tamarensis*. *Limnol. Oceanogr.* **23** : 283-295.
- BIZZI L., S. GARATTINI & C. MOR, 1955. Protezione verso la tossicità acuta da rame mediante l'impiego di sostanze chelanti. *Boll. Soc. Ital. Biol. Sper.* **31** : 867-870.
- BOTT T., R. PATRICK, R. LARSON & C. RHYNE, 1980. The effect of nitrilotriacetic acid (NTA) on the structure and functioning of aquatic communities in streams. US Environmental Protection Agency, Report No EPA-600/3-80-050.
- BOUGIS P., 1967. Utilisation des pluteus en écologie expérimentale. *Helgol. Wiss Meeresunters* **15** : 59-68.
- BRESSAN M. & R. BRUNETTI, 1988. The effects of nitrilotriacetic acid, Cd and Hg on the marine algae *Dunaliella tertiolecta* and *Isochrysis galbana*. *Wat. Res.* **22** : 553-556.
- BRUNETTI R., I. GOLA & F. MAJONE, 1986 a. Sister-chromatid exchange in developing eggs of *Mytilus galloprovincialis* Lmk. (Bivalvia). *Mutation Res.* **174** : 207-211.
- BRUNETTI R., M.G. MARIN, M. BRESSAN & M. FUOLEGA, 1986b. Development of some marine invertebrates in the presence of NTA (sodium nitrilotriacetate) and heavy metals. *Nova Thalassia*, 9 (in press).
- BRUNETTI R., M. BRESSAN, M. MARIN & M. FUOLEGA, 1989. Sodium nitrilotriacetate (NTA) influences the larval development and metamorphosis of marine invertebrates. *Bull. Environ. Contam. Toxicol.* **42** : 234-240.
- CANTERFORD G.S. & D.R. CANTERFORD, 1980. Toxicity of heavy metals to the marine diatom *Ditylum brightwellii* (West) Grunow : correlation between toxicity and metal speciation. *J. mar. biol. Ass. UK* **60** : 227-242.
- GRANELI E. & L. EDLER, 1983. Can chelation of toxic trace metals start a red tide bloom? Internal Report. Dept. Mar. Bot. Univ. Lund, Lund, Sweden, Mimeograph.
- EISLER R., G.R. GARDNER, R.J. HENNEKEY, G. LA ROCHE, D.R. WALSH & P.P. YECICH, 1972. Acute toxicology of sodium nitrilotriacetic acid (NTA) and NTA-containing detergents to marine organisms. *Water Res.* **6** : 1009-1027.
- GEORGE S.G., 1983. Heavy metal detoxication in *Mytilus* kidney - an *in vitro* study of Cd- and Zn- binding to isolated tertiary lysosomes. *Comp. Biochem. Physiol.* **76 C** : 59-65.
- HONGVE D., O.K. SKOGHEIM, A. HINDAR & H. ABRAHAMSEN, 1980. Effects of heavy metals in combination with NTA, humic acid, and suspended sediment on natural phytoplankton photosynthesis. *Bull. Environ. Contam. Toxicol.* **25** : 594-600.
- MARTELL A.E. (ed.), 1971. Stability constants of metal-ion complexes. Suppl. 1 Part 1. Inorganic ligands. Special publication 25. The chemical Society Burlington House, London.
- MORRIS O.P. & G. RUSSELL, 1973. Effect of chelation on toxicity of copper. *Mar. Pollut. Bull.* **4** : 159-160.
- MURAMOTO S., 1980. Effect of complexants (EDTA, NTA and DTPA) on the exposure to high concentrations of cadmium, copper, zinc and lead. *Bull. Environ. Contam. Toxicol.* **25** : 941-946.
- MURAMOTO S., 1981. Influence of complexants (NTA, EDTA) on the toxicity of trivalent chromium (chromium chloride, sulfate) at levels lethal to fish. *J. Environ. Sci. Health* **A16** : 605-610.
- PERRY R., P.W.W. KIRK, T. STEPHENSON & J.N. LESTER, 1984. Environmental aspects of the use of NTA as detergent builder. *Water Res.* **18** : 255-276.
- RUGGIERI G.D., 1975. Echinodermata. In : Smith W.L. and Chanley M.H. (eds), Culture of marine inverte-

- brate animals. Plenum Press, N.Y. & London : 229-243.
- SMITH R.M. & A.E. MARTELL (eds) 1976. Critical Stability constants. Vols 1-5. Plenum Press New York.
- SOKAL R.R. & F.J. ROHLF, 1981. Biometry. Freeman W.H. & Co., San Francisco, 859 p.
- SPENCER C.P., 1957. Utilization of trace elements by marine unicellular algae. *J. Gen. Microbiol.* **16** : 282-285.
- SPRAGUE J.B., 1968. Promising anti-pollutant : chelating agent NTA protects fish from copper and zinc. *Nature* **220** : 1345-1346.
- YENTSCH C.M., C.S. YENTSCH, C. OWEN & M. SALVAGGIO, 1974. Stimulatory effects on growth and photosynthesis of the toxic red tide dinoflagellate *Gonyaulax tamarensis* with the addition of nitrilotriacetic acid (NTA). *Envir. Lett.* **6** : 231-238.

*Reçu le 18 août 1988; received August 18, 1988
Accepté le 7 janvier 1990; accepted January 7, 1990*

STRUCTURE DÉMOGRAPHIQUE ET ÉTHOLOGIE ALIMENTAIRE DE L'ÉCREVISSE PALLIPÈDE (*AUSTROPOTAMOBIOUS PALLIPES*) DANS QUATRE COURS D'EAU

*Demographic structure and feeding ethology
in the crayfish Austropotamobius pallipes of four rivers*

A. ZEKHNINI and C. CHAISEMARTIN

Laboratoire d'Hydrobiologie, Unité Associée au CNRS 54,
Faculté des Sciences (Université de Limoges), 87060 Limoges Cédex, France

CRUSTACÉ
ASTACINAE
ÉCREVISSE
STRUCTURE DÉMOGRAPHIQUE
NUTRITION

RÉSUMÉ – L'abondance des populations de quatre cours d'eau a été évaluée par la méthode de De Lury. Sa structure est caractérisée par la méthode de BHATTACHARYA, en tenant compte des deux sexes. La population d'Ecrevisses de la Nouère apparaît être la plus dense (9 individus par m²) et comprenant 3,72 % d'individus atteignant la taille légale de capture de 90 mm. Les autres cours d'eau en sont dépourvus. Le sex-ratio est déséquilibré, soit en faveur des mâles (L'Issoire et la Galamache), soit en faveur des femelles (La Nouère et l'Anglin). Le taux moyen de croissance est plus élevée chez les femelles que chez les mâles dans l'Issoire et la Nouère, par contre, le contraire est observé dans l'Anglin. Aucun choix de nourriture n'est observé dans le cas où la population d'Ecrevisses est dense (La Nouère). Dans les autres cas, l'Ecrevisse pallipède choisit sa nourriture parmi les espèces les moins mobiles et les plus riches en énergie.

CRUSTACEA
ASTACINEA
CRAYFISH
DEMOGRAPHIC STRUCTURE
FEEDING

ABSTRACT – The population densities in four streams were calculated with the De Lury method. Its structure is defined by the BHATTACHARYA method, both sexes being taken into account. The crayfish population in the Nouere seems to be the most dense (9 individuals per m²) and contains 3,72 % of individuals of the legal capture size (i.e. 90 mm). The other streams have not such individuals. The sex-ratio was found unbalanced, either in favour of males (in the Issoire and Galamache) or of females (Nouere and Anglin). The average rate of growth is higher among females than among males in the Issoire and the Nouere brooks; this proportion is reversed in the Anglin. When the crayfish population is dense (for instance in the Nouere), it appears that food is chosen indiscriminately. In the other cases, palliped Crayfish choose their food among the less mobile and most energy-rich species.

INTRODUCTION

La raréfaction de l'Ecrevisse pallipède sur la bordure ouest du Massif Central, a un certain nombre de causes :

1. Les aménagements de ruisseaux (curage, recalibrage), entraînent une diminution importante des abris disponibles pour les Ecrevisses et une raréfaction de leur nourriture exploitable.

2. L'altération de la qualité de l'eau par des rejets d'exhaure des puits de mines et des déverse-

ments de produits de toutes natures sont mal supportés par les Ecrevisses pallipèdes. La toxicité des micropolluants est soulignée par les auteurs (Chaisemartin, 1975).

3. La pêche intensive dans certains ruisselets et le braconnage dans d'autres ont provoqué la disparition des populations qui avaient résisté aux maladies et aux épizooties (*Sangsues - Brachiobdella*) endémiques et aux perturbations diverses des milieux.

4. L'introduction de Truites arc-en-ciel dans de nombreux ruisselets a été préjudiciable aux popu-

lations d'Ecrevisses surtout en juvéniles et aux Ecrevisses qui viennent de muer.

5. Les modifications de débit dont l'impact est voisin de celui des restaurations mal conduites entraînent une altération des habitats aquatiques et provoquent une forte diminution de la faune nourricière.

Cependant, quelques ruisseaux en Haute-Vienne conservent leurs populations d'Ecrevisses (Chartier et Chaisemartin, 1982).

Nous avons pu étudier 3 cas de figure :

— Maintien d'une population abondante (8 à 10 individus/m² : la Nouère) au sein de laquelle sévit une microsporidiose facile à déceler macroscopiquement et parasitant au moins 10 % des individus récoltés.

— Maintien de 2 populations de densité moyenne (4 à 6 individus/m²), l'une apparemment saine dans l'Anglin, l'autre dans la Galamache comprenant 2 à 4 % d'individus parasités.

— Maintien d'une population d'Ecrevisses de faible densité et dépourvue de parasitose : l'Issoire.

Notre objectif est d'approcher comparativement, le déterminisme de la production chez *A. pallipes* représenté au sein des 4 populations, et de préciser les points de blocage dans nos connaissances sur l'éthologie alimentaire.

Dans un premier temps, nous devons préciser la structure démographique et la dynamique des 4 populations : L'Issoire, La Nouère, l'Anglin et la Galamache.

Dans un 2^e temps, nous établissons le spectre alimentaire de l'Ecrevisse pallipède et sa variabilité au sein de ces 4 populations dans leur milieu afin de comparer les principales catégories d'aliments exploitées.

MÉTHODES D'ÉTUDES

1. Cours d'eau

Notre étude concerne 4 cours d'eau dont les principaux paramètres sont résumés dans le tableau I. Ces ruisseaux appartiennent à la même région géographique. Situés entre 120 et 260 m d'altitude, ils présentent la même morphologie. Leur profondeur moyenne varie de 10 à 30 cm avec un substrat ouvert, propre, constitué de blocs en place, granitiques, ou de pierres calcaires (Nouère). Le couvert végétal, 10 à 40 % est constitué par *Alnus glutinosa* et *Salix nigra*.

Tabl. I. — Caractéristiques hydrochimiques et morphométriques des cours d'eau.

Hydrochemicals and morphometrical characteristics of the streams.

Cours d'eau	Issoire		Nouère		Anglin		Galamache	
	Juin	Oct.	Juin	Oct.	Juin	Oct.	Juin	Oct.
Altitude	192		122		210		261	
Distance à la source (Km)	3,7		4,5		2,8		1,4	
T° moyenne	18°,4	7°,4	21°,2	9°,8	17°,6	5°,8	16°,9	4°,4
mensuelle pourcentage	87	96	82	92	89	99	108	120
d'O ₂ dissous	82	54	210	168	66	37	44	19
Conductivité	en µS / cm		Ca ²⁺ mg / l		PH		Débit l / s	
	9,4	7,3	92,6	87,4	12,6	8,4	4,3	2,9
	7,1	7,0	7,9	7,7	7,2	7,0	6,6	6,4
	330	268	260	280	210	180	187	130
Largeur	4,7	5,0	3,8	3,8	3,4	2,7	2,4	1,8
moyenne (m)	Granulométrie		dominante		argile, débris végétaux		pierres, graviers	
					blocs, pierres		galets, débris végétaux	

2. Echantillonnage

Les auteurs ont essentiellement utilisés 3 modes de capture :

— la pêche de nuit à la main, en remontant le ruisseau. La lampe électrique n'est utilisée que pour localiser les Ecrevisses. Cette technique permet dans certains cas de capturer des individus de toutes les classes de taille (Fenouil et Chaix, 1985).

— la pose de nasses appâtées. Cette méthode plus sélective ne permet que la capture des individus les plus actifs et les plus grands.

— Des essais de pêche électrique ne nous ont pas donné les résultats escomptés (Westman *et al.* 1978; Daguerre de Hureaux *et al.*, 1981).

La faible efficacité des méthodes de piégeage passif, leur forte sélectivité, interdit toute approche de la dynamique de la population d'*A. pallipes* dans chacun des 4 cours d'eau.

A la recherche d'une méthode rapide, permettant d'obtenir une estimation globale du stock, nous avons utilisé la pêche à la trouble (= haveneau).

a. Méthode de De Lury

L'importance de la population est évaluée par la méthode de De Lury, 1947, basée sur des pêches successives. Cette méthode est fondée sur le principe que le nombre d'individus capturés lors d'une pêche est proportionnel au nombre d'Ecrevisses qui se trouvaient sur le secteur exploité avant la pêche. En effectuant 2 ou plusieurs pêches con-

sécutive, dans les mêmes conditions, il est possible d'apprécier l'importance du peuplement initial.

Selon les auteurs, cette méthode d'évaluation indirecte peut donner de bons résultats lorsque les zones prospectées sont bien délimitées, que l'efficacité de la pêche est forte et que le peuplement est important (Laurent et Lamarque, 1974).

Pour des raisons de commodité, l'évaluation a été faite grâce à 2 pêches.

Dans le cas le plus simple, si P désigne le peuplement initial de la zone choisie, m le nombre de captures à la première pêche et n le nombre de captures à la seconde :

$$P = \frac{m^2}{m - n} \quad (1)$$

Cependant, 2 inégalités doivent être vérifiées au préalable (Seber et le Cren, E.D. 1967).

$$m > n \quad (2)$$

$$\text{par } \frac{n^2(m - n)^2}{n^2(m + n)^2} > 16 \quad (3)$$

Si ces 2 inégalités sont vérifiées, on peut alors définir l'intervalle de confiance du peuplement initial P, en calculant sa variance, V (P).

$$\text{par } V(P) = \frac{m^2 n^2 (m + n)}{(m - n)^4} \quad (4)$$

Outre ces 2 inégalités, les conditions d'application de cette méthode sont, d'une part, la constance de l'effort de pêche, d'autre part, l'absence de déplacements des animaux en dehors de la zone étudiée. Nous avons tenté de respecter au mieux ces impératifs, non seulement en conservant les mêmes conditions de pêche, mais aussi en effectuant les 2 pêches dans un temps assez court (quelques heures) (tabl. II) et sur des zones délimitées, autant que possible, par des obstacles naturels (dépôts alluviaux de branchages, par ex).

Des collecteurs, constitués par des filets métalliques tendus en travers du ruisseau, permettent d'apporter plus de rigueur à l'estimation.

b. Application de la méthode de De Lury dans les quatre cours d'eau

Pour chacun des cours d'eau, nous présentons les résultats détaillés sous forme de tableau synthétique (tabl. II).

Précisons également qu'après chaque pêche, les Ecrevisses sont mesurées (de l'apex du rostre à l'extrémité du telson) et conservées sur la berge comme l'exige la méthode.

3. Essai de détermination des classes de taille

L'effectif analysé étant trop faible pour une détermination classique des groupes d'âge (effectif

— fréquence), nous avons essayé d'employer la méthode de Bhattacharya (1967).

a. Principe de la méthode

On regroupe les données en classes d'égale amplitude h et de point médian X. On construit un graphique en portant en ordonnée pour chaque abscisse X la quantité :

$\Delta \log(Y) = \log Y(X + h) - \log Y(X)$ où Y (X + h) et Y (X) sont les effectifs des classes de points médians (X + h) et (X). Pour toute valeur de X, il faut que Y (X) \neq 0, il y a donc nécessité d'avoir des distributions composantes suffisamment séparées pour qu'il existe, pour chaque composante, une région où l'effet des autres composantes est relativement négligeable.

On recherche alors des droites de pente négative, passant par 2 ou plusieurs points consécutifs. Le nombre de droites obtenues correspond au nombre de sous-populations, dont on peut calculer les moyennes d'âges respectives. Pour cela, on montre que les estimations de la moyenne \bar{X} et de la variance σ^2 s'écrivent :

$$X_i = R_i + h/2 \quad \text{et} \quad (5)$$

$$\sigma_i^2 = h \cotg(\phi_i) = h^2/12 \quad (6)$$

R_i = Abscisse des points d'intersections des droites de pente négative sur l'axe des X, ϕ_i = Angle aigu que forment ces droites avec l'axe des X, i = ième sous-population

De même, la fréquence totale, N_i , de chaque sous-population peut être calculée par la formule suivante :

$$N_i = \frac{\sum y(X)}{\sum P_i(X)} \quad (7)$$

où $P_i(x)$ correspond à la fonction de distribution normale, définie par :

$$P_i(x) = P\left(\frac{x + \frac{1}{2}h - \bar{X}_i}{\sigma_i}\right) - P\left(\frac{x - \frac{1}{2}h - \bar{X}_i}{\sigma_i}\right) \quad (8)$$

Le taux moyen de croissance T_m est calculé de la façon suivante :

$$T_m = \frac{\bar{X}_{i+1} - \bar{X}_i \times 100}{\bar{X}_i} \quad \text{où} \quad (9)$$

\bar{X}_i = taille moyenne de la classe i,

\bar{X}_{i+1} = taille moyenne de la classe i+1

4. Contenus stomacaux

L'analyse des contenus stomacaux a été réalisée sur un échantillon de 48 Ecrevisses par population, capturées de 20 à 22 h, période d'alimentation active crépusculaire. Les Ecrevisses sont plongées dès leur capture dans une solution de formol à 4 %. Cette technique très simple élimine tout processus de digestion postérieur à la prise de nour-

Tabl. II. – Estimation des peuplements par la méthode de De Lury.

Estimation of the populating by the De Lury method.

COURS D'EAU		ISSOIRE	NOUERE	ANGLIN	GALAMACHE
DATE DE LA PECHE		18 OCTOBRE	25 OCTOBRE	4 NOVEMBRE	30 NOVEMBRE
DUREE DE LA PECHE		2h30 X 2	2h30 X 2	2h30 X 2	2h30 X 2
SURFACE EXPLORÉE		153 m ²	160 m ²	160 m ²	153 m ²
	TOTAL DES CAPTURES	154	1040	520	616
	1 ^{ère} MALES	79	500	250	316
	FEMELLES	75	540	270	300
PECHE	TAILLE MOYENNE	44,70	36,04	47,20	36,20
	TAILLE MOYENNE	41,30	38,20	44,82	34,6
	2 ^{ème} TOTAL	57	230	115	228
PECHE	MALES	30	110	55	120
	FEMELLES	27	120	60	108
CONDITION $m > n$		154 > 57	1040 > 230	104 > 23	616 > 228
D'APPL. $\frac{n^2 (m-n)^2}{n^2 (m+n)}$ 16		325 > 16	1056 > 16	1056 > 16	228 > 16
P		224,49	1335,30	667,65	898,00
VARIANCE (P)		183,64	168,80	168,80	734,56
INTERVALLE DE CONFIANCE à 95 %		197,39 < P < 251,59	1253,1 < P < 1417,4	625,5 < P < 708,7	789,6 < P < 1006
SEX RATIO	1 ^{ère} PECHE	0,513	0,48	0,48	0,51
	2 ^{ème} PECHE	0,526	0,48	0,48	0,52
	ENSEMBLE	0,516	0,48	0,48	0,52
MICROSPORIDIOSE en %		0 %	10,1 %	0 %	5,6 %
POURCENTAGE DE CREVISSES à 9 cm		0 %	3,72 %	0 %	0 %
DENSITE INDIVIDUS/m ²		1,6	9	4,5	6,4

riture. Seul le contenu stomacal est prélevé au moment de la dissection au laboratoire, il est immédiatement analysé. Plus restrictivement, la portion antérieure est le plus souvent seule considérée. Le contenu de la portion pylorique, en aval du moulinet gastrique, est indéterminable, dans la plupart des cas.

5. Protocole de prélèvement

Nous avons effectué courant juin et octobre 1987, des prélèvements quantitatifs de la faune benthique à l'aide d'un filet échantillonneur standard de Surber (0,1 m de surface et 0,25 mm de vide de maille), dans les 4 cours d'eau. De nom-

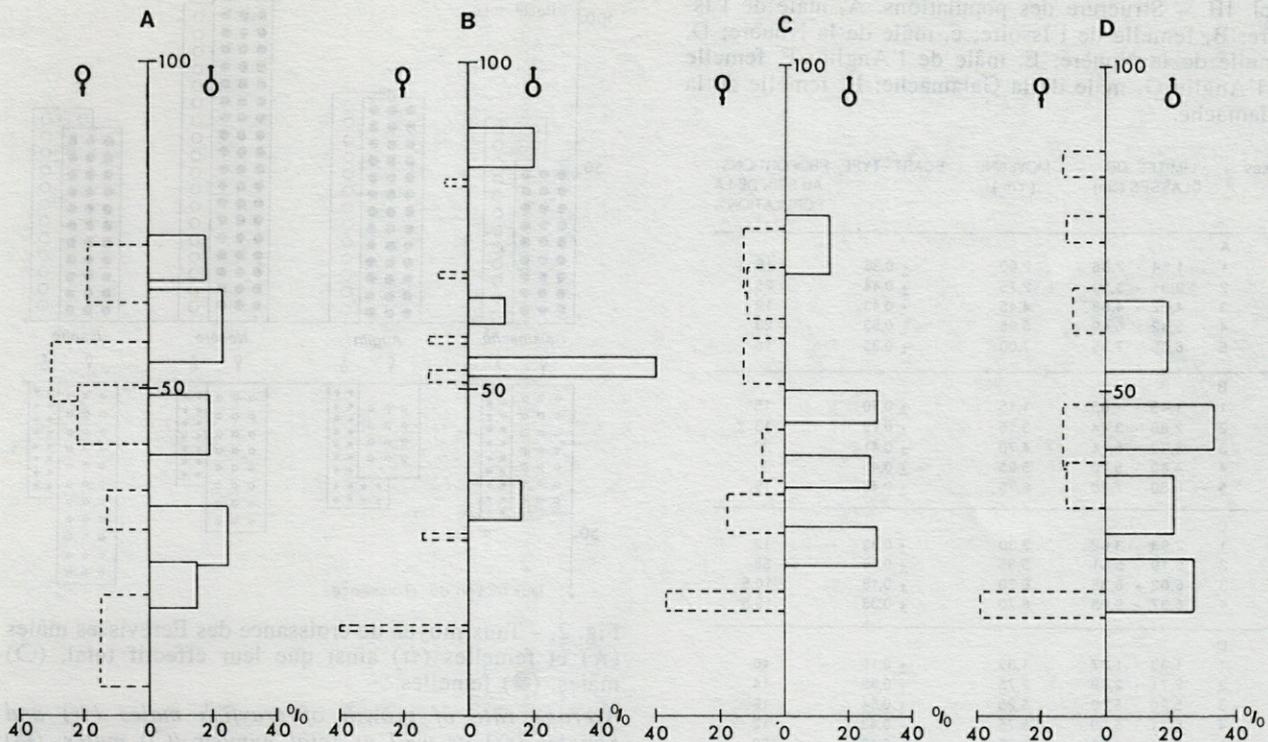


Fig. 1. — Diagramme polymodale taille-fréquence des Ecrevisses dans 4 cours d'eau : Issoire (A), Nouère (B), Anglin (C), Galamache (D).

Polymodal size-frequency diagram for crayfish in four streams.

breux animaux sont récoltés directement sur les pierres du substratum (Planaire, Sangsues, Trichoptères, Diptères...).

En faciès lentique, ou lénitique, les surfaces sablo-vaseuses ou de graviers sont prospectées avec une drague à manche (1 dm³). Les prélèvements sont tamisés sur le terrain (colonne de tamis, dont le vide de maille, le plus fin, atteint 0,315 mm). Les végétaux aquatiques sont coupés à l'intérieur du cadre et conservés séparément. Les cailloux sont brossés à l'intérieur du filet. Le substrat sableux a été gratté sur 2 à 3 cm de profondeur.

Le contenu du filet de Surber est placé dans un Erlenmayer de 1 l, rempli d'une solution de saccharose de densité 1,18 à 1,20. Le contenu du flacon est agité puis laissé à décanter 2 à 3 min. Les invertébrés légèrement moins denses que les débris, montent en surface, les débris restent au fond et le surnageant est récupéré. Agitation, décantation et récupération du surnageant sont répétées 2 autres fois.

Les surnageants sont conservés dans l'alcool éthylique à 4 %, tandis que le résidu (les débris et les animaux qui n'ont pas flotté) est placé dans une solution de formol à 2 %. La flottaison n'a pas été effectuée sur les échantillons de végétaux vivants, car ceux-ci présentent une densité faible et se retrouvent dans le surnageant.

Nous avons prospecté tous les biotopes susceptibles d'héberger des Ecrevisses, dans chacun des 4 cours d'eau (L'Issoire, la Nouère, l'Anglin et la Galamache), ceci afin d'obtenir le maximum de diversité des espèces présentes. La faune benthique dans chaque cours d'eau a été sensiblement la même pendant les deux périodes de prélèvement.

RÉSULTAT

L'estimation du peuplement par la méthode de De Lury donne le nombre d'Ecrevisses sur chacun des 4 secteurs exploités, à une période programmée. Ce qui représente une densité de 1,6, 9, 4,5 et 6,4 Ecrevisses par m², soit 104,6, 562,5, 281,2 et 418,3 individus par ha dans l'Issoire, la Nouère, l'Anglin et la Galamache respectivement (Tabl. II).

Les figures 4 représentent les différentes classes de taille des quatre cours d'eau, définies par la méthode de BHATTACHARYA.

1. L'Issoire

Dans le cas de l'Issoire, les populations mâles et femelles, se répartissent en 5 classes de taille (tabl. III A et B). 2 d'entre elles chevauchent peu, mais les écarts-types restent très faibles (fig.1). Le

Tabl. III. – Structure des populations. A, mâle de l'Issoire; B, femelle de l'Issoire; c, mâle de la Nouère; D, femelle de la Nouère; E, mâle de l'Anglin; F, femelle de l'Anglin G, mâle de la Galamache; H, femelle de la Galamache.

Classes	LIMITES DE CLASSES (cm)	MOYENNE (cm)	ECART - TYPE	PROPORTIONS AU SEIN DE LA POPULATION%
A				
1	1,64 - 2,36	2,00	± 0,36	15
2	2,31 - 3,19	2,75	± 0,44	25
3	4,02 - 4,88	4,45	± 0,43	19
4	5,42 - 6,49	5,95	± 0,53	23
5	6,65 - 7,35	7,00	± 0,35	18
B				
1	1,45 - 1,85	1,15	± 0,70	15
2	2,86 - 3,44	3,15	± 0,29	13
3	4,29 - 5,11	4,70	± 0,41	22
4	4,80 - 5,70	5,25	± 0,45	30
5	6,30 - 7,20	6,75	± 0,45	19
C				
1	2,98 - 3,62	3,30	± 0,32	12
2	5,19 - 5,51	5,35	± 0,16	58
3	6,02 - 6,38	6,20	± 0,18	10,5
4	8,37 - 9,03	8,70	± 0,33	19,5
D				
1	1,33 - 1,37	1,35	± 0,16	40
2	2,71 - 2,79	2,75	± 0,39	14
3	5,20 - 5,30	5,25	± 0,54	16
4	5,71 - 5,80	5,75	± 0,43	12
5	6,71 - 6,80	6,75	± 0,43	09
6	8,16 - 8,24	8,20	± 0,39	07
E				
1	2,29 - 2,91	2,60	± 0,30	29
2	3,47 - 4,03	3,75	± 0,28	27
3	4,48 - 5,02	4,75	± 0,27	29
4	6,78 - 7,72	7,25	± 0,47	14
F				
1	1,57 - 1,93	1,75	± 0,18	37
2	2,81 - 3,29	3,05	± 0,24	18
3	3,63 - 4,37	4,00	± 0,37	07
4	5,08 - 5,82	5,45	± 0,37	13
5	6,11 - 6,89	6,50	± 0,39	12
6	6,53 - 7,47	7,00	± 0,47	12
G				
1	1,60 - 2,40	2,00	± 0,40	27
2	2,79 - 3,71	3,25	± 0,46	21
3	4,05 - 4,75	4,40	± 0,35	33
4	5,31 - 6,39	5,85	± 0,54	19
H				
1	1,48 - 1,92	1,70	± 0,22	39
2	3,19 - 3,91	3,55	± 0,36	12
3	3,87 - 4,83	4,35	± 0,48	13
4	5,89 - 6,61	6,25	± 0,36	10
5	7,27 - 7,73	7,50	± 0,23	12
6	8,28 - 8,72	8,50	± 0,22	13

sex-ratio est légèrement en faveur des mâles (0,52) (tabl. II). Le taux de croissance moyen est 2 fois plus élevé chez les femelles que chez les mâles (fig.4). La faune benthique de l'Issoire est représentée surtout d'Oligochètes et de Trichoptères; mais les Ecrevisses de ce cours d'eau, exploitent tous les types d'Invertébrés en même proportion (fig. 3).

2. La Nouère

La population femelle de la Nouère se répartit en 6 sous-classes de taille. La classe de taille comprise entre 1,33 et 1,37 cm est la plus importante

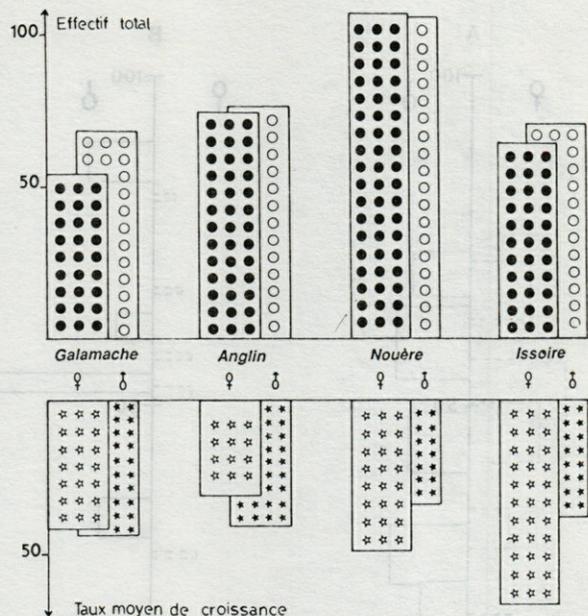


Fig. 2. – Taux moyen de croissance des Ecrevisses mâles (★) et femelles (☆) ainsi que leur effectif total, (○) mâles, (●) femelles.

Average rate of growth of crayfish males (★) and females (☆) as well as total number (○) males, (●) females.

(40 %). Les mâles se répartissent en 4 classes de taille bien distinctes (fig. 1). La classe de taille comprise entre 5,19 et 5,51 cm est la plus abondante (58 %) (Tabl. III C). Le sex-ratio est en faveur des femelles (0,48), à la différence de la population de l'Issoire.

Le taux de croissance est plus élevé chez les femelles que chez les mâles (fig. 4).

L'inventaire faunistique de ce cours d'eau, donne une prédominance des Diptères, Mollusques et Gastéropodes. Les Coléoptères sont absents. Les Ecrevisses dans ce ruisseau choisissent leur nourriture parmi les Invertébrés les plus abondants (Fig. 3).

3. L'Anglin

Le tableau III E et F exprime les classes de taille mâle et femelle dans l'Anglin. Les écarts-types étant petits, ces classes sont bien distinctes (fig.2). Chez les femelles, la classe de taille la plus petite est la plus représentative (37 %), alors que chez les mâles, la répartition est presque la même.

Le sex-ratio est en faveur des femelles (0,48), par contre, le taux moyen de croissance est plus élevé chez les mâles que chez les femelles (fig.4).

Les Diptères, Mollusques et les Gastéropodes sont les plus représentatifs de la faune benthique de l'Anglin. Les Ecrevisses qui y vivent consomment sans préférence plus d'invertébrés pendant le mois de juin que pendant le mois d'octobre (fig. 3).

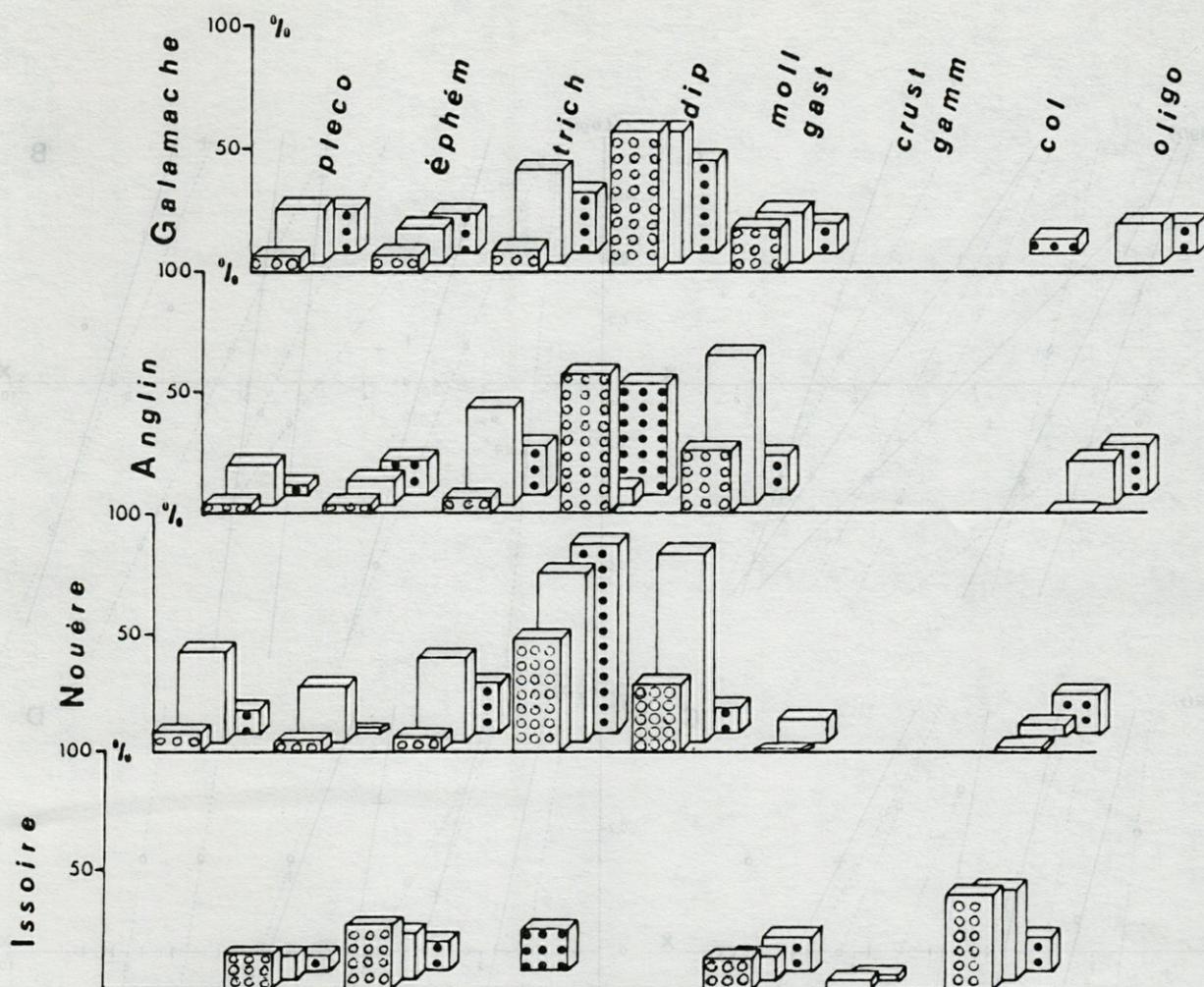


Fig. 3. — Contenus stomacaux des Ecrevisses pallipèdes pendant le mois de juin (blanc) et d'octobre (●●●). (OOO) = faune benthique des 4 cours d'eau.

Natural feeding of the crayfish *A. pallipes*, in June (blanc) and October (●●●). (OOO) = benthic wildlife. (pléco = Pléocoptères, éphém = Ephéméroptères, trich = Trichoptères, dip = Diptères, moll = Mollusques, gast = Gastéropodes, col = Coléoptères, oligo = Oligochètes).

4. La Galamache

La population mâle de la Galamache se compose de 4 classes de taille homogènes et bien distinctes (fig. 2), les écarts-types sont petits (tableau III). Les femelles, par contre, se répartissent en 6 sous-populations (fig. 2) dont la classe de taille comprise entre 1,48 et 1,92 cm est la plus abondante (39 %) (Tabl. III).

Le sex-ratien est en faveur des mâles (0,52) (Tabl. II). Le taux moyen de croissance est sensiblement le même chez les 2 sexes.

A. pallipes de la Galamache consomme la même proportion d'Invertébrés en juin et en octobre.

DISCUSSION

La méthode de De Lury est la plus crédible pour l'estimation des populations d'Ecrevisses des

cours d'eau (Arrignon et Roche, 1981). En utilisant cette même méthode, ces auteurs trouvent 1,3 individus/m², soit 52 ind./ha. Ils considèrent la présence probable dans la rivière Fium'alto en Corse (France), de 3 Ecrevisses/m².

Dans un ruisseau de Lozère, Arrignon et Magne, (1978) donnent les valeurs de 4 ind./m². Un tel peuplement a été qualifié de dense par Laurent, (1972).

La Nouère semble avoir la population la plus dense et l'Issoire, la population la moins dense.

Chartier (1983), note que lorsque l'Ecrevisse se trouve en abondance, elle ne choisit pas sa nourriture, mais mange ce qui abonde. Cela a été vérifié dans le cas de la Nouère. Les mêmes conclusions ont été faites par Fenouil et Chaix (1985). Par contre, plusieurs sources de nourriture semblent être utilisées, quand il y a peu d'aliment, c'est le cas dans l'Issoire.

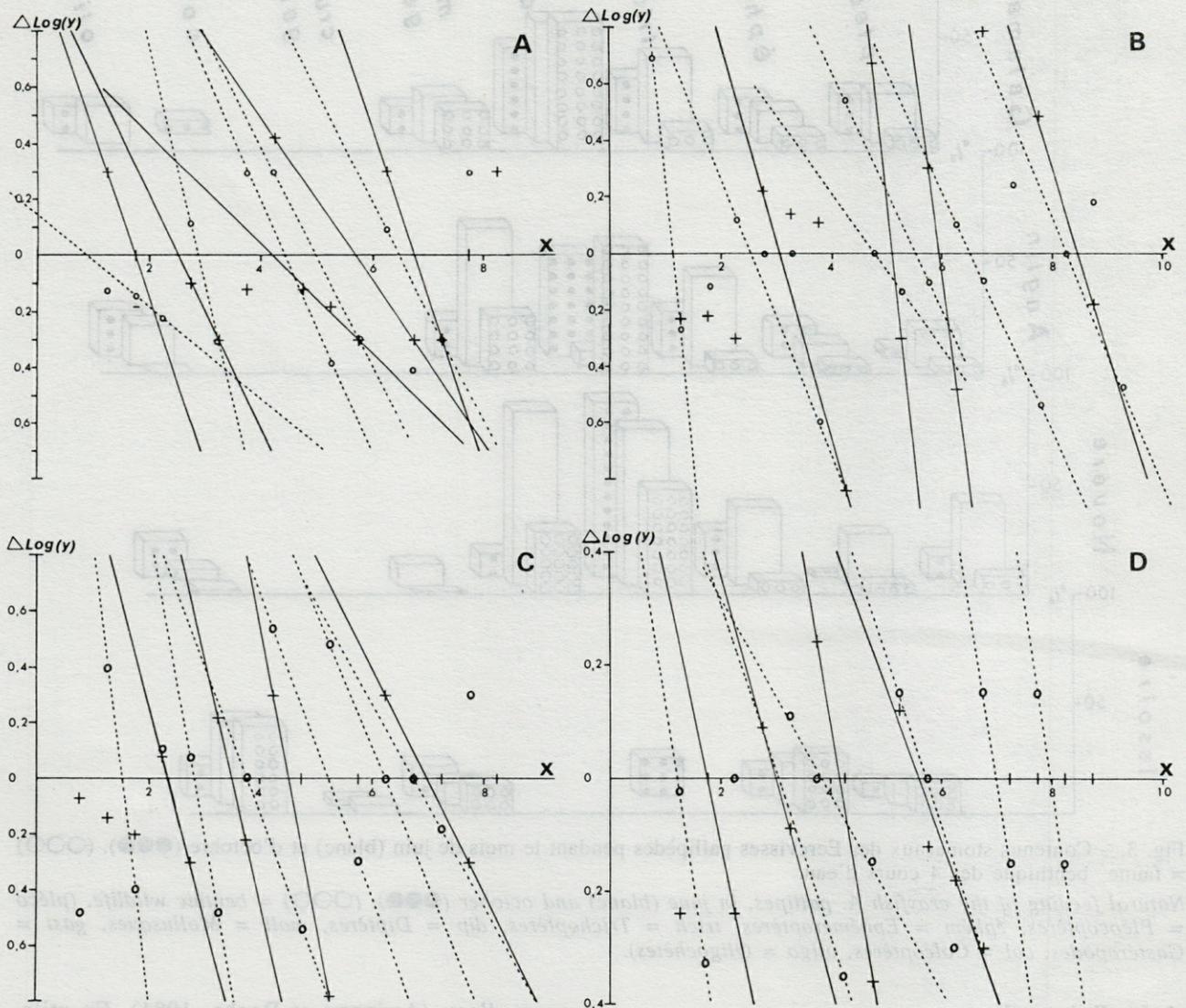


Fig. 4. — Représentation graphique de « Bhattacharya ». Classe de taille de la population des écrevisses de (—) mâles, (---) femelles. A, Issoire; B, Nouère; C, Anglin; D, Galamache.

The « Bhattacharya » graphic representation. Size class of the Crayfish population in the Issoire. (—) males, (---) females.

Un comportement d'économie dans la recherche de la nourriture est observé dans le cas de l'Écrevisse pallipède. Elle exploite les sources de nourriture des espèces les moins mobiles (larves d'Insectes aquatiques (Simuliidae et Plécoptères) et Mollusques). Il ne faut pas oublier qu'une larve d'Insecte est plus riche en énergie (Coste, 1985).

On remarque aussi que l'Écrevisse pallipède « préfère » les invertébrés de fond qui sont renouvelables et abondants.

Pacifastacus leniusculus trowbridgii subit un changement majeur dans sa nourriture de base. Les

jeunes de moins d'un an consomment plus de 65 % de leur poids en matériel animal, alors que les adultes de plus de 80 mm ne consomment que 10 % (Mason, 1974). Ce phénomène n'est pas observé dans le cas de l'Écrevisse pallipède de nos 4 cours d'eau (résultats non publiés). Par ailleurs, les habitudes alimentaires de l'Écrevisse pallipède dans cette étude ne subissent pas de grand changement saisonnier. La même observation a été faite dans le cas de *Pacifastacus leniusculus* (Mason, 1974).

CONCLUSION

Faute de connaissances antérieures sur l'espèce en général et sur son importance dans les ruisseaux étudiés, il est délicat de caractériser ces populations d'Écrevisses à pieds blancs.

Les ruisseaux choisis sont particulièrement favorables pour les études de populations *in situ*; les surfaces échantillonnées sont réduites et la profondeur n'excède pas 40 cm.

L'alimentation de l'Écrevisse *pallipède* subit, d'un ruisselet à un autre des variations essentiellement quantitatives.

L'ensemble des observations, en comparant les 4 situations de cours d'eau fait apparaître le caractère omnivore sténophage de l'Écrevisse *pallipède* (pas de tendance opportuniste confirmée). De ce fait, elle est la clef de voûte dans la transformation d'énergie entre divers milieux trophiques par l'utilisation de tous les types de nourriture de ces milieux.

L'alimentation, plus ou moins omnivore, dépend du secteur d'étude et elle est influencée par la disponibilité et l'accessibilité des sources éventuelles de nourriture exploitable.

Si l'Écrevisse *pallipède* assure un rôle de « nettoyeur », elle devient particulièrement tributaire des conditions mésologiques, de la présence de matière organique en décomposition et aussi réceptrice de certaines infestations parasitaires.

BIBLIOGRAPHIE

- ARRIGNON J. & P. MAGNE, 1978. Population d'Écrevisses (*Atlanto-Astacus pallipes* Lereboullet) d'un ruisseau de Lozère, France. *Freshwater crayfish*, IV symposium, Thonon-les-Bains, France : 131-140.
- ARRIGNON J. & B. ROCHE, 1981. Population of the crayfish *Austropotamobius pallipes pallipes* Lereb. In a brook of Corsica France. *Freshwater crayfish* 5 : 229-238.
- BHATTACHARYA, 1967. A simple method of resolution of a distribution into Gaussian components. *Biometrics* 23 (1) : 115-135.
- CHAISEMARTIN C., 1975. Absorption, accumulation, transferts et impact des sels métalliques chez les Astacidae. 100^e congrès nation. des sociétés savantes, Paris 2 : 345-356.
- CHARTIER L. & C. CHAISEMARTIN, 1982. Relations entre biotopes et peuplements sains ou atteints d'une microsporidiose chez l'Écrevisse autochtone : *Austropotamobius pallipes* (Lereboullet, 1858). *Ann. Besses Chandesse* 16 : 42-125.
- CHARTIER L. & C. CHAISEMARTIN, 1983. Action de la microsporidie à *Thelohania*, sur les populations des milieux granitiques et calcaires de l'Écrevisse *pallipède*. *C.R. Acad. Sc. Paris* 297 : 441-443.
- COSTE P. & C. CHAISEMARTIN, 1985. Disponibilité et exploitation des sources trophiques des acides gras dulcicoles chez l'Écrevisse *pallipède* saine ou parasitée par *Thelohania*. Tableau synoptique - résumé. VIII^e réunion des carcinologistes de langue française. Roscoff.
- DAGUERRE de HUREAUX & ROQUEPLOH, 1981. Définition du biotope préférentiel de l'Écrevisse à pattes blanches, *Austropotamobius pallipes* (Ler) dans un ruisseau Landais. *Bull. Fr. Pisc.* 281 : 211-222.
- DE LURY D.B., 1947. On the estimation of biological population. *Biometrics* 3 (4) : 145-167.
- FENOUIL E. & J.C. CHAIX, 1985. Cycle biologique et comportement d'une population d'*Austropotamobius pallipes* (Lereboullet, 1858). *Ecologia Mediteranea* 11 (2/3) : 3-23.
- KABRE G. & C. CHAISEMARTIN, 1986. Variations éco-biochimiques de l'hémolymphe chez quatre populations d'Écrevisses dans une région minière. *Ann. Sci. Nat. Zool.* 8 : 19-23.
- LAURENT M. & M. LAMARQUE, 1974. Utilisation de la méthode des captures successives (de De Lury) pour l'évaluation des peuplements piscicoles. *Ann. hydrobiol.* 5 (2) : 121-132.
- LAURENT P., 1972. *Astacus* and *cambarus* in France. *Freshwater crayfish*, 1, Symp. : 69-78.
- MASON J.C., 1974. Crayfish production in a small woodland stream. *Freshwater crayfish* 2 : 449-479.
- MOMOT W.T., H. GOWING & P.D. JONES, 1978. The dynamics of crayfish and their role in ecosystems. *American Midland Naturalist* 99 (1) : 10-25.
- SEBER, E.D. LE GREN, 1967. In Laurent-Lamarque, 1974.
- WESTMAN K., O. SUMARI & U. PURSTAINÉ, 1978. Electric fishing in sampling crayfish. *Freshwater crayfish* 4 : 251-256.

Reçu le 18 mai 1989; received May 18, 1989

Accepté le 29 septembre 1989; accepted September 29, 1989

LUMBRINERIS CINGULATA (POLYCHAETA, LUMBRINERIDAE) ET SCOLELEPIS MESNILI (POLYCHAETA, SPIONIDAE) EN MÉDITERRANÉE

Lumbrineris cingulata (Polychaeta, Lumbrineridae) and *Scolelepis mesnili* (Polychaeta, Spionidae) new species for the Mediterranean

R. CAPACCIONI-AZZATI

Departamento de Biología Animal, Biología Celular, Genética y Parasitología, Facultad de Biológicas, Dr. Moliner, 50, 46100 Burjassot (Valencia), España.

POLYCHAETA
LUMBRINERIDAE
SPIONIDAE
MER MÉDITERRANÉE
ÉCOLOGIE
BIOGÉOGRAPHIE

RÉSUMÉ – Deux espèces nouvelles pour la faune des Polychètes de Méditerranée, sont signalées dans La Ensenada de Los Alfaques (Delta del Ebro, Méditerranée Occidentale); il s'agit de *Lumbrineris cingulata* (Ehlers, 1897) et de *Scolelepis mesnili* (Bellan et Lagardère, 1971). La diagnose et l'iconographie, ainsi que des données écologiques et bionomiques, et leur distribution géographique actuelle sont indiquées.

POLYCHAETA
LUMBRINERIDAE
SPIONIDAE
MEDITERRANEAN SEA
ECOLOGY
BIOGEOGRAPHY

ABSTRACT – *Lumbrineris cingulata* (Ehlers, 1897) and *Scolelepis mesnili* (Bellan and Lagardère, 1971), new species for the Polychaete fauna of the Mediterranean Sea, are reported from the Alfaques inlet (Delta del Ebro, Western Mediterranean Sea). A brief diagnosis and iconography, as well as other ecological and bionomical informations, and present geographical distribution are reported.

LUMBRINEREIS CINGULATA (EHLERS, 1897)

Lumbriconereis cingulata Ehlers (1897) : 76

Lumbriconereis cingulata Monro (1936) : 22

Lumbrineris patagonica Hartmann-Schröder (1962) : 119

Lumbrineris cingulata Hartman (1964) : 121 ; (1967) : 100; Orensanz (1973) : 361; Miura (1980) : 1038.

Lumbrineris limbata Hartmann-Schröder (1965) : 178.

Matériel examiné

Matériel récolté au cours d'une série de campagnes de prospection faunistique dans l'Anse de Los Alfaques (Delta et l'Ebre, Espagne) effectuées pendant les années 1984, 1985 et 1986 (Capaccioni, 1987). 32 stations dont 19 en substrats meubles et 13 sur substrats durs. *L. cingulata* a été localisée dans 2 stations : 1 exemplaire à B-5, 3 à D-5, à 7 et 8 m de profondeur, respectivement (Fig. 1).

Morphologie

Longueur du corps variant de 1 et 2 m; largeur : 1 mm, et 22 à 84 sétigères. Tous les exemplaires incomplets.

Prostomium en forme de poire, ovoïde et sans yeux (Fig. 2A), avec 2 lèvres ventrales. Péristomium formé de 2 segments, le second prolongé ventralement, dans le sens antérieur formant une partie de la lèvre inférieure.

Lobes pré- et postsétaux des sétigères antérieurs arrondis et rétractiles (Fig. 2B). Parapodes postérieurs avec les lobes postsétaux plus longs que les présétaux, mais plus courts que les soies.

Crochets composés et encapuchonnés présents sur les parapodes antérieurs; ils portent 8 dents subégales et se terminent en arrondi (Fig. 2C). Les crochets simples font leur apparition vers le 18^e sétigère et ils ont 5 dents (Fig. 2D); concernant ce caractère, précisons que l'on a observé une certaine variabilité dans des populations géographiquement très éloignées. Ainsi, des exemplaires de l'hémisphère austral (côtes pacifique et atlantique

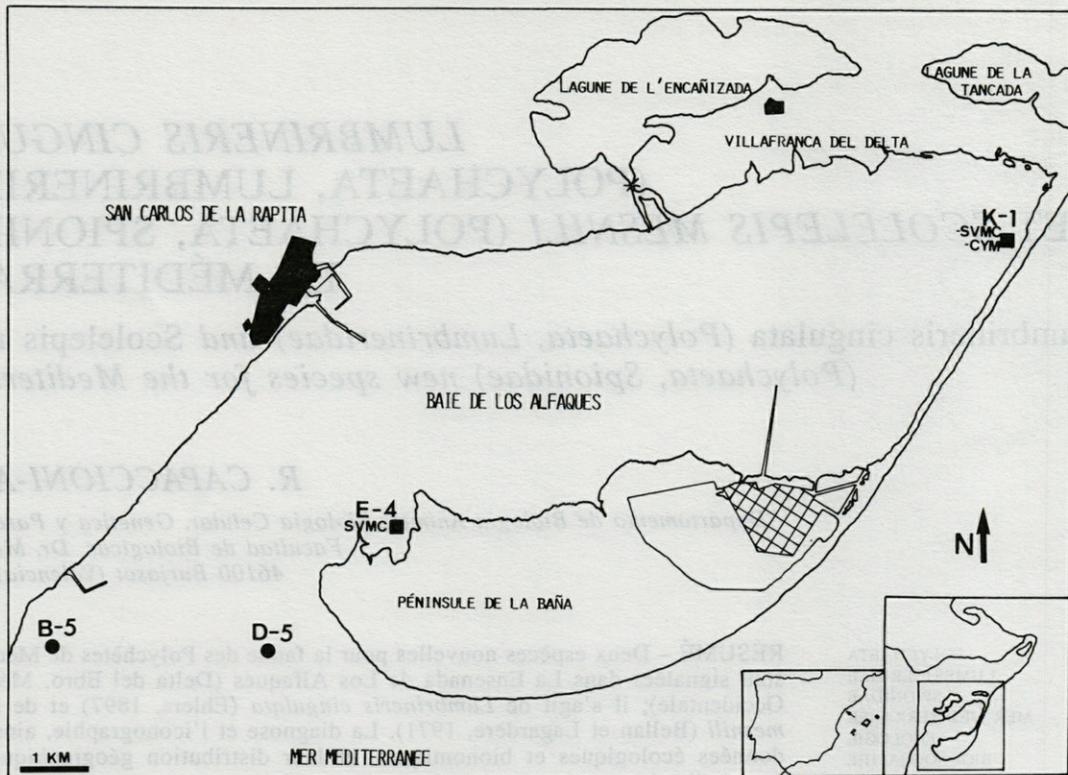


Fig. 1. – Carte de la Baie de Los Alfaques; distribution de *L. cingulata* (●) et de *Sc. mesnili* (■).
Map of Alfaques Inlet, records of *L. cingulata* (●) and *Sc. mesnili* (■).

sud-américaines) présentent 10 dents sur ces crochets (Orensanz, 1973) tandis que dans ceux de localisations boréales (Golfe de Gascogne, Mer d'Irlande : Miura, 1980), le nombre de dents est réduit à 4 ou 5. Ce fait pourrait se rapporter à l'existence d'une grande variabilité pour ce caractère (espèce polymorphique), ou à la présence réelle de 2 espèces vicariantes difficiles à distinguer au point de vue morphologique. La solution à ce problème serait probablement donnée par l'étude détaillée d'un plus grand nombre de populations européennes et par l'évaluation de ce caractère pour son utilisation à l'identification spécifique.

Serpe des crochets composés 4 fois plus longue que large. Acicules jaunes.

Branches postérieures des mandibules séparées sur une courte distance et aiguës, translucides, avec 3 ou 4 stries concentriques pigmentées (Fig. 2G).

Le système de nomenclature suivi pour décrire l'appareil maxillaire est celui employé par Fauvel (1923), Fauchald (1970), Orensanz (1973), Imajima & Higuchi (1975), avec les modifications introduites par Miura (1980). Il a des supports plus courts que *MI*; $MI = 1 + 1$ (avec forme des forceps arqués); $MII = 4 + 4$ (Fig. 2E) (sauf dans 1 exemplaire qui avait $5 + 5$); $MIII = B + B$, présente une structure caractéristique avec 2 expansions ali-

formes non dentées, délimitant un bord coupant long, épais et en forme d'arc (Fig. 2F); $MIV = 1 + 1$. Il y a aussi 2 longs supports à côté de *MI*, et 2 autres arrondis près de *MIV*. Couleur générale de l'appareil maxillaire très foncée.

L'espèce la plus proche de *L. cingulata* est *L. coccinea* (Renier, 1804). Elles se distinguent fondamentalement par la morphologie du prostomium, ovoïde chez la 1^{ère} et arrondi chez la 2^e, et par la morphologie particulière de *MIII* de *L. cingulata*. Quoiqu'il y ait aussi des différences au niveau écologique, *L. coccinea* se trouve surtout sur des fonds durs, tandis que *L. cingulata* est un élément des fonds meubles.

Dans d'autres espèces proches seraient *L. gracilis* (Ehlers, 1868), *L. latreilli* (Audouin et M. Edwards, 1834) et *L. inflata* (Moore, 1911) (Tabl. 1). Elles comportent toutes des crochets composés et simples comme *L. cingulata*, dont elles diffèrent par la formule de *MIII* et par leur morphologie.

Ecologie et bionomie

Cette espèce habite principalement les fonds mixtes et plus rarement le sable (Hartmann-Schröder, 1965). Elle est très commune dans l'endofaune des plages et des fonds infralittoraux sableux ou sablo-vaseux devant l'embouchure des

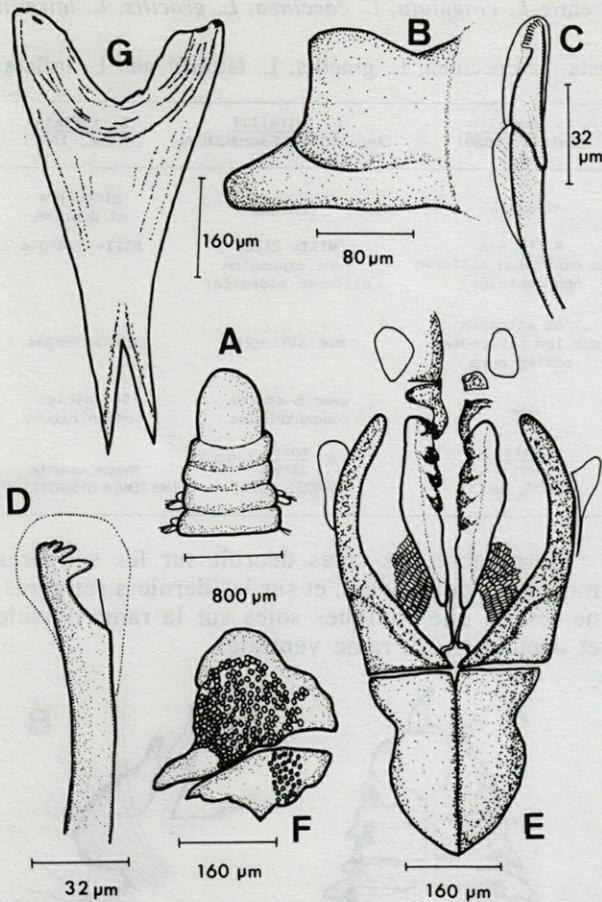


Fig. 2. — *Lumbrineris cingulata*. A, extrémité antérieure, vue dorsale. B, Parapode antérieure avec des lobes pré- et postsétaux (courts et longs). C, Crochet composé. D, crochet simple d'un parapode postérieur. E, Appareil maxillaire. F, Détail de MIII et MIV. G, Mandibules. Echelle 160 µm : E, F, G; éch. 800 µm : A; éch. 80 µm : B; éch. 32 µm : C, D.

Lumbrineris cingulata. A, Anterior end dorsal view, scale : 800 µm. B, Anterior foot with presetal (short) and postsetal (long) lobes, scale : 80 µm. C, compound hook, scale : 32 µm. D, simple hook from posterior foot, scale : 32 µm. E, Maxillary apparatus, scale : 160 µm. F, Detail of MIII and MIV, scale : 160 µm. G, Mandibles, scale : 160 µm.

fleuves (Orensanz, 1973). A Alfaques, *L. cingulata* occupe de tels habitats, y compris des enclaves plus superficielles (entre 7 et 8 m), des sédiments sablo-vaseux et vaso-argileux avec débris de coquille; la teneur en matière organique est modérée (4.38 et 5.83 %) et la médiane correspond à la vase grossière.

Le seul renseignement bionomique dont nous disposons est d'origine extraméditerranéenne, et il signale sa présence comme forme accompagnatrice dans la biocénose de *Onuphis setosacriantarios*, entre 50-190 m de profondeur (Orensanz, 1973).

Dans l'anse d'Alfaques elle occupe, exclusivement, la communauté des sables fins et vases à

Spisula subtruncata, avec quelques éléments indicateurs d'instabilité sédimentaire grâce aux apports des vases.

Bathymétrie : *L. cingulata* est une espèce eurybathe; elle s'étend de l'étage médiolittoral (Hartmann-Schröder, 1962) à l'étage bathyal où elle a été recueillie à 4835 m dans le Golfe de Gascogne (Miura, 1980).

Distribution Géographique

L. cingulata s'étend de l'Atlantique Nord-Oriental et de la Mer d'Irlande, au Golfe de Gascogne (Miura, 1980); dans l'Atlantique sud-occidental, du détroit de Magellan et des Iles Malvines, au Rio de la Plata et l'Uruguay (Orensanz, 1973). Dans le Pacifique Oriental, du canal du Beagle au Chili central (Hartmann-Schröder, 1962, 1965). Présente, également, dans les secteurs sub-antarctiques et antarctiques correspondant à la Mer de Scotia, aux Iles de Georgie du Sud et à la Péninsule Antarctique (Hartman, 1967).

Sa découverte récente dans la Baie de Los Alfaques (Fig. 1) en fait une espèce, nouvelle en Méditerranée et pour la Péninsule Ibérique.

Cette distribution apparaît disjointe vraisemblablement parce que les monographies portent sur des secteurs géographiques très éloignés : Méditerranée Ramos (1973), la province biogéographique argentine et autres secteurs sud-américains Orensanz (1973) (Hartman, 1964, 1967; Hartmann-Schröder, 1962), province japonaise (Imajima et Higuchi, 1975) et Golfe de Gascogne (Miura, 1980). Il s'agirait donc d'un modèle corologique provisoire à compléter avec la connaissance de ce taxon dans des zones géographiques insuffisamment étudiées.

SCOLELEPIS MESNILI (Bellan et Lagardère, 1971)

Nerine mesnili Bellan et Lagardère (1971) : 571; Laborda (1984) : 127.

Scolelepis mesnili : Junoy et Vieitez (en prensa) : 10

Matériel examiné

5 exemplaires provenant des stations E-4 SVMC, K-1 CYM et K-1 SVMC (Fig. 1), entre 0,3 et 0,4 m de profondeur, Baie de Los Alfaques.

Morphologie

Corps mince et long avec 15-38 sétigères, 2-6 mm de longueur; tous les exemplaires in-

Tabl. I. — Caractéristiques différentielles les plus importantes entre *L. cingulata*, *L. coccinea*, *L. gracilis*, *L. latreilli* et *L. inflata*.

Most important differential characteristics between *L. cingulata*, *L. coccinea*, *L. gracilis*, *L. latreilli* and *L. inflata*.

	<i>L. cingulata</i> (Ehlers, 1897)	<i>L. coccinea</i> (Renier, 1804)	<i>L. gracilis</i> (Ehlers, 1868)	<i>L. latreilli</i> (Audouin et M. Edwards, 1834)	<i>L. inflata</i> (Moore, 1911)
Morphologie du prostomium	conique	globuleux	ovoïde	conique	globuleux et déprimé
MIII	MIII= B+B (deux expansions aliformes bidentées)	MIII= B+B	MIII= A+A (une expansion aliforme non dentelée)	MIII= 2A+2A (une expansion aliforme bidentée)	MIII= 3-4+3-4
Longueur des lobes parapodiaux	non allongés	non allongés	très allongés sur les parapodes postérieurs	non allongés	non allongés
Mandibules	avec 3-4 stries concentriques pigmentées	avec 6-7 stries concentriques	—	avec 6 stries concentriques	6-7 stries concentriques
Longueur de la serpe des crochets composés	serpe courte (MIURA, 1980)	serpe longue (MIURA, 1980)	R soie = 3 R serpe = 3 (RAMOS, 1973)	R soie = 1.3-3.6 R serpe = 1.3-3.6 (RAMOS, 1973)	serpe courte (IMAJIMA & HIGUCHI, 1975)

complets, pygidium amputé, ce qui limite la portée des renseignements. Prostomium pointu antérieurement, dépourvu de cornes frontales, et portant une caroncule très accusée qui atteint le bord antérieur du 2^e sétigère. 4 yeux disposés en trapèze (Fig. 3A).

Palpes relativement courts et n'atteignant pas normalement le niveau du sétigère 9 ou 10.

1^{er} parapode avec des soies sur les 2 rames, sans branchies; lamelles dorsales semi-circulaires.

Branchies à partir du 2^e sétigère et atteignant leur plus grand développement à partir du 8-10^e sétigère, où elles dépassent de 1/3 la rame dorsale. Initialement les branchies sont adossées à la lamelle dorsale (Fig. 3B), mais elles tendent à s'en séparer dans la partie moyenne du corps (Fig. 3C). La lamelle dorsale présente des changements dans sa morphologie le long du corps de l'animal. Elle est très allongée, pointue et étroite, légèrement plissée sur son bord externe et accolée à la branchie (Fig. 3B). Dès les sétigères moyens, les branchies, qui progressivement se sont séparées des lamelles dorsales, apparaissent indépendantes d'elles, et la lamelle dorsale se raccourcit et s'élargit, tout en prenant une forme foliacée, un peu triangulaire (Fig. 3C). La lamelle ventrale présente aussi des modifications. Dans les sétigères antérieurs elle est étroite et convexe (Fig. 3B), puis elle devient presque rectiligne, et à partir du 20^e sétigère, elle présente une échancrure qui la sépare en 2, la partie supérieure étant 2 fois plus grande que la partie inférieure. Cette échancrure s'étend jusqu'à ce que les 2 parties de la lamelle ventrale s'écartent et toutes les soies ventrales se placent alors entre les 2 parties, la partie inférieure se réduisant presque à un cirre ventral (Fig. 3C).

Les soies capillaires sont présentes sur les 2 rames du premier sétigère et sont plus nombreuses sur le 2^e sétigère. Soies dorsales plus longues que les ventrales et faiblement limbées, les ventrales étant plus courtes et plus larges.

Le nombre des soies décroît sur les sétigères moyens et postérieurs, et sur les derniers sétigères, ne restent que quelques soies sur la rame dorsale et aucune sur la rame ventrale.

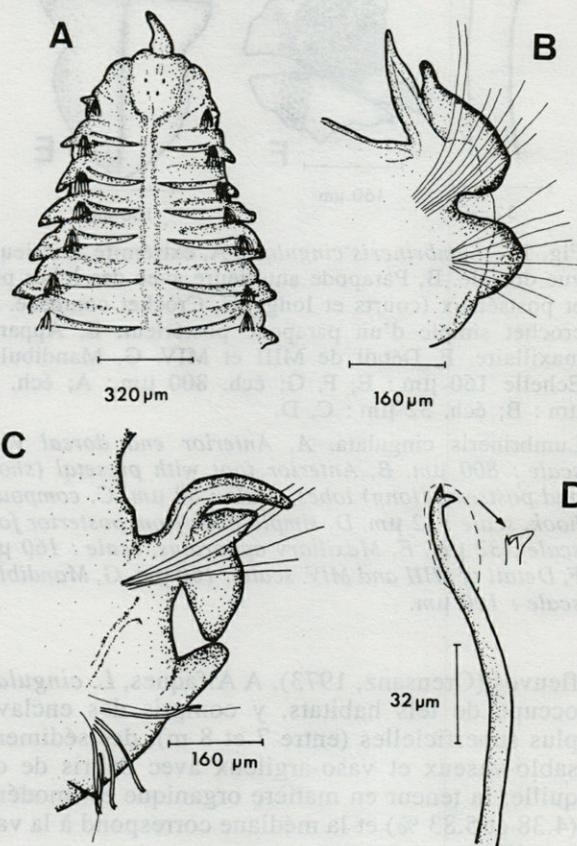


Fig. 3. — *Scolelepis mesnili*. A, Extrémité antérieure, vue dorsale, échelle : 320 µm. B, Parapode antérieur (4^e sétigère), éch. : 160 µm. C, Parapode postérieur, éch. : 160 µm. D, crochet encapuchonné, éch. : 32 µm.

Scolelepis mesnili. A, Anterior end dorsal view, scale : 320 µm. B, Anterior foot (4th setiger), scale : 160 µm. C, posterior foot, scale : 160 µm. D, hooded hook, scale : 32 µm.

Les crochets encapuchonnés sont tridentés (Fig. 3D), avec une dent principale aigüe surmontée de 2 petites situées sur le même plan (Fig. 3D). Ils font leur apparition ventralement entre les sétigères 30 et 32 et dans l'exemplaire le plus long (composé de 38 sétigères) on ne voit pas encore le niveau d'apparition des crochets dorsaux.

Pour la Méditerranée, 5 espèces du genre *Scolecilepis* étaient connues jusqu'à présent : *S. cantabra* (Rioja, 1919), *S. bonnieri* (Mesnil, 1896), *S. foliosa* (Audouin & M. Edwards, 1883), *S. tridentata* (Southern, 1914) et *S. squamata* (Müller, 1806).

S. cantabra et *S. tridentata* diffèrent de *S. mesnili* par l'absence d'échancrure à la lamelle ventrale des sétigères postérieurs et par l'absence de crochets sur les rames dorsales. En outre, *S. cantabra* présente des crochets bidentés mais pas de soies à la rame dorsale du premier sétigère.

S. bonnieri et *S. foliosa* s'écartent de *S. mesnili* par leurs crochets unidentés et par l'apparition tardive des crochets encapuchonnés à la rame ventrale (vers le sétigère 31, dans le cas de la 1^{ère}; vers le sétigère 58-60 dans le cas de la 2^e). D'autre part, dans *S. foliosa* les branchies sont complètement fusionnées à la lamelle dorsale dans la région antérieure, et sont absentes dans la région postérieure.

L'espèce la plus proche de *S. mesnili* et avec laquelle elle a souvent été confondue, est *S. squamata*, dont elle diffère par la morphologie nettement foliacée des lamelles dorsales dans les sétigères moyens, ainsi que par les proportions des parties antérieure (sans crochets), moyenne (avec crochets ventraux) et postérieure (avec crochets ventraux et dorsaux); en outre dans *S. squamata*, les crochets encapuchonnés sont bidentés et non tridentés comme dans *S. mesnili*.

Ecologie et bionomie

Les populations de *Sc. squamata* et *Sc. mesnili*, très proches par leur morphologie, ne cohabitent jamais (Bellan et Lagardère, 1971).

Sc. mesnili occupe en mode battu les niveaux supérieurs de l'infralittoral; elle est, en général en faible abondance; cependant, sur les plages proches des zones rocheuses de mode battu, elle peut se montrer particulièrement abondante (Bellan et Lagardère, *op. cit.*).

Son biotope optimal semble être le sable fin, enrichi de débris végétaux dans des eaux bien oxygénées et propres (Bellan et Lagardère, 1971). C'est dans de telles conditions, sur la péninsule ibérique, qu'elle a été recueillie par Laborda (1984) dans des sédiments modérément bien à modérément classés (coefficient de sélection de Trask

(1950) = 29-1.45) avec peu de matière organique (0.283-0.211 %).

A Alfaques, nous l'avons trouvée dans le sable à sélection modérément bonne à bonne (So = 1.18-1.3), avec une teneur basse en matière organique (0.45-1.45 %) et aux niveaux très superficiels (0.3-0.4 m).

Sc. mesnili se cantonne aux niveaux supérieurs de l'étage infralittoral, dans la partie supérieure de l'horizon qui reste découvert à marée basse, l'espèce jumelle (*S. squamata*) se disposant à des niveaux plus élevés que la 1^{ère} (Bellan et Lagardère, *op. cit.*). Le niveau de la marée où Laborda (1984) a trouvé *Sc. mesnili* se situe entre 0.37-1.79 m.

Au point de vue bionomique, elle occupe les faciès d'*Ophelia neglecta* dans le secteur moyen de la plage (Bellan, 1969), les sables à *Haustorius arenarius* (unité indicatrice médiolittorale sabulicole) et les sables à *Donax-Eocuma* (unité indicatrice en milieux battus) (Elkaim, 1976 a, b).

Nos stations, à la différence des travaux antérieurs, sont localisées d'un point de vue hydrodynamique dans la biocénose des sables vaseux de mode calme (SVMC), dans des prairies à *Cymodocea nodosa* ou sans couverture végétale.

Distribution géographique

Atlantique Oriental : de l'île d'Oléron (Lagardère, 1966) à Madeira (Bellan, 1969), dont la Côte Basque (Bellan, 1969) et le Maroc (Elkaim, 1976 a, b).

Sc. mesnili n'avait pas été trouvée, jusqu'à maintenant, en Méditerranée. Cependant, elle était connue en Péninsule Ibérique de la côte de Galice (Laborda, 1984).

REMERCIEMENT : L'auteur remercie le Prof. C. Rodriguez-Babio pour la révision de la traduction française, le Prof. A.M. Garcia-Carrascosa pour la lecture du manuscrit et pour ses conseils, et le Prof. J. Junoy pour sa documentation. Cette étude (projet n. 1858-3) a été financée par la C.A.Y.C.I.T. (Comision Asesora de Investigacion Cientifica y Tecnica del Ministerio de Education y Ciencias espanol).

BIBLIOGRAPHIE

- BELLAN G., 1969. Annélides Polychètes recueillies dans l'archipel de Madère au cours de la campagne scientifique du navire océanographique « Jean Charcot ». *Cah. Biol. mar.* 10 : 35-75.
- BELLAN G. & F. LAGARDERE, 1971. *Nerine mesnili* n. sp. Spionidien méconnu des plages sableuses de

- la province lusitanienne. *Bull. Soc. Zool. France* **96** (4) : 571-579.
- BLAKE J.A. & J.D. KUDENOV, 1978. The Spionidae (Polychaeta) from southeastern Australia and adjacent areas with revision of the genera. *Mem. Nat. Mus. Vic.* **39** : 171-280.
- CAPACCIONI-AZZATI R., 1987. Anélidos Poliuetos de la Ensenada de Los Alfaques (Delta del Ebro, Mediterráneo Occidental). Tesis Doct. Univ. Valencia.
- EHLERS E., 1897. Polychaeten. In: Ergebnisse der Hamburger Magalhaensischen sammelreise 1892-93 **3** : 148 p., 9 lam.
- ELKAIM B., 1976 a. Bionomie et écologie des peuplements des substrats meubles d'un estuaire Atlantique marocain : l'estuaire du Bou Regreg. I. Unités indicatrices infralittorales. *Vie Milieu* **26** (1B) : 107-169.
- ELKAIM B., 1976 b. Bionomie et écologie des peuplements des substrats meubles d'un estuaire atlantique marocain : l'estuaire du Bou Regreg. II. Unités indicatrices peu liées à l'étagement, ou médiolittorales. *Vie Milieu* **26** (2B) : 199-241.
- FAUCHALD K., 1970. Polychaetous Annelids of the families Eunicidae, Lumbrineridae, Iphitimidae, Arbellidae, Lysaretidae and Dorvilleidae from Western Mexico and adjacent areas in the Eastern Pacific Ocean. Allan Hancock Monographs. *Mar. Biol.* **7** : 575 p.
- FAUVEL P., 1923. Faune de France 5 : Polychètes Errantes. Le Chevalier ed., Paris, 488 p. 2011 figs.
- HARTMANN-SCHRODER G., 1962. Zur Kenntnis des Eulitorals der chilenischen Pazifikküste und der argentinischen Küste Süd-patagoniens unter besonderer Berücksichtigung der Polychaeten und Ostracoden. Die Polychaeten des Eulitorals. *Mitt. Hamburg. Zool. Mus. Inst.* **60** (suppl. vol.) : 57-169.
- HARTMANN-SCHRODER G., 1965. Zur Kenntnis des Sublitorals der chilenischen Küsten unter besonderer Berücksichtigung der Polychaeten und Ostracoden. Die Polychaeten des Sublitorals. *Mitt. Hamburg. Zool. Mus. Inst.* **62** (suppl. vol.) : 59-359.
- HARTMAN O., 1964. Polychaeta Errantia of Antarctica. Allan Hancock Found. Contribution 363. *Antartic Res. ser.* **3** : 128 p. Washington.
- HARTMAN O., 1967. Polychaetous Annelids collected by the USNS Eltanin and Staten Island cruises, chiefly from Antarctic Seas. Allan Hancock Found. Univ. Southern Ca., Los Angeles, 378 p.
- IMAJIMA M. & M. HIGUCHI, 1975. Lumbrineridae of Polychaetous Annelids from Japan, with descriptions of six new species. *Bull. Natnl. Sci. Mus. ser. A (Zool)* **1** (1) : 5-37.
- JUNOY J. & J.M. VIEITEZ. Biogeografía de las especies ibéricas de Spionidae (Annelida, Polychaeta). *Act. Simp. Ibér. Est. Bentos Mar.* St. Cruz de Tenerife (sous presse).
- LABORDA A.J., 1984. Estudio de la macrofauna bentónica sobre sustrato blando en el piso intermareal de la playa de Covas (o El Grallal), Ria de Viveiro, Lugo. Tesis Doct. Univ. Leon, 270 p.
- LAGARDERE J.P., 1966. Recherches sur la biologie et l'écologie de la macrofaune des sustrats meubles de la côte des Landes et de la côte basque. *Bull. C.E.R.S. Biarritz* **6** : 143-209.
- MIURA T., 1980. Lumbrineridae (Annélides Polychètes) abyssaux récoltés au cours de Campagnes du Centre Océanologique de Bretagne dans l'Atlantique et la Méditerranée. *Bull. Mus. Natn. Hist. Nat. Paris* **4** ser. **4** : 1019-1057.
- MONRO C.C.A., 1936. Polychaete worms, II. *Discov. Rep.* **12** : 59-198.
- ORENSANZ J.M., 1973. Los Anélidos Poliuetos de la provincia biogeográfica argentina. IV Lumbrineridae. *Physis. Sec. A.* **32** (85) : 343-393.
- RAMOS J.M., 1976. Lumbrineridae (Polychètes Errantes) de Méditerranée. *Ann. Inst. Oceanogr.* **52** (1) : 103-137.
- TRASK P.D., 1950. Applied sedimentation. John Wiley & Son inc. New York, 707 p.

Reçu le 18 avril 1988; received April 18, 1988
 Accepté le 30 mai 1988; accepted May 30, 1988

BIOMÉTRIE ET RÉPARTITION DE QUELQUES POPULATIONS D'APHAENOGASTER (SUPRASP.) SENILIS (HYMENOPTERES FORMICIDAE) DU BASSIN MÉDITERRANÉEN OCCIDENTAL ET DU MAROC

*Biometrical features and distribution of some populations
of Aphaenogaster (suprasp.) senilis (Hymenoptera, Formicidae)
from the Western Mediterranean area and Morocco*

H. CAGNIANT⁽¹⁾, X. ESPADALER⁽²⁾ & P. COLOMBEL⁽¹⁾

⁽¹⁾ Laboratoire de Bioécologie des Insectes, U.P.S., 118 route de Narbonne, 31062 Toulouse Cédex, France

⁽²⁾ Université Autonome, Bellaterra, Barcelone, Espagne

FORMICIDAE
APHAENOGASTER SENILIS
SYSTEMATIQUE
POPULATION
ANALYSES MULTIVARIÉES

RÉSUMÉ – Un abondant matériel, ouvrières et mâles, provenant de 32 localités réparties sur l'aire de distribution d'*Aphaenogaster (suprasp.) senilis* a été traité par des méthodes d'analyses multivariées (ACP, AFD). Le groupe des populations ibéro-insulaires (Péninsule ibérique, littoral méditerranéen français, Sardaigne, Baléares, Canaries et Açores) forme une entité biométriquement homogène (*A. senilis ssp. senilis*); l'ensemble des populations marocaines paraît plus diversifié.

FORMICIDAE
APHAENOGASTER SENILIS
POPULATIONS
TAXONOMY
MULTIVARIATE ANALYSIS

ABSTRACT – An extensive material of workers and males from 32 localities of the whole distribution area of *Aphaenogaster (suprasp.) senilis* was studied by multivariate analysis (PCA, DFA). The iberian-insular population group (Iberian Peninsula, French Mediterranean coast, Sardinia, Balearic Islands, Canary Islands and Azores) made up a biometrically homogeneous entity (*A. senilis ssp. senilis*); the Moroccan populations seemed more diversified.

D'après les données bibliographiques, la distribution de la Fourmi *Aphaenogaster senilis* (sensu lato) s'étend de la Sardaigne méridionale (localité type, Mayr 1853; Casevitz-Weulersse 1974) aux Canaries, île de Fuerteventura (Emery 1893; Barquin 1981 (= *A. testaceo pilosa*) et aux Açores : îles de Fayal, Pico, Graciosa et Terceira (Santschi 1933 a; Carthy 1955; Yarrow 1967; Donisthorpe, 1936 cite aussi *A. gemella*, ce qui semble plus douteux). Commune dans presque toute la Péninsule Ibérique (Collingwood et Yarrow 1969; Tinaut 1981), elle remonte en Catalogne jusque dans la région de Banyuls-sur-Mer (Bondroit 1918; Cagniant et Ledoux 1974; Sommer et Cagniant 1988) puis on la retrouve çà et là le long du littoral méditerranéen français : Albaron et Saintes-Marie de la Mer (Bernard 1968), Villefranche-sur-mer (Santschi 1933 b), sans qu'elle atteigne l'Italie ni la Corse (Baroni Urbani 1971). On la rencontre aux Baléares (Comín et De Haro 1980; Comín 1988) mais elle semble absente des îles Pityuses (Comín et Espadaler 1984); cependant Wheeler

(1926) mentionne *A. gemella* (à la suite d'une confusion ?) du port d'Ibiza.

Au Maroc, des morphes pouvant se rattacher à *A. senilis* sont répandues depuis la Côte atlantique au Moyen-Atlas ainsi que dans la région tangéroise, le Rif et vers le sud, jusqu'à Marrakech. Dans son travail sur les *Aphaenogaster* (1933 b), Santschi distingue de la « forme typique » de Sardaigne, une « variété » *occidua* des Pyrénées-Orientales et d'Espagne, une var. *grata* d'Espagne (décrite sur un mâle), une var. *açorensis* et une var. *disjuncta* du Maroc (sur des mâles de Rabat).

Nous proposons d'étudier un échantillonnage varié de populations de la supraspécies *A. senilis*. Le terme polyvalent de « supraspécies » a été critiqué par Dubois (1988 : 109); il n'est retenu ici que dans le sens de la quatrième alternative de ses créateurs (Génermont et Lamotte, 1980), c'est-à-dire une catégorie taxonomique supérieure à la prospecies et regroupant des formes allopatriques de statut (encore) incertain. Ce travail est en effet

présenté en préliminaire à une étude globale des populations marocaines du « complexe » *Aphaenogaster senilis*.

LISTE ET PROVENANCE DES ÉCHANTILLONS DE POPULATIONS

1 – Bois de la Salette, région de Banyuls-sur-Mer, Pyrénées-Orientales, France; sept. 1971. Maquis de Chênes lièges à Cistes, Calycotome et Ulex, 160 m.

2 – Banyuls-sur-Mer, idem; juin 1984. Mattoral à Cistes de Montpellier, Ulex, Calycotome et Lavande; 100 m.

3 – Col de Llagastèra, idem; juin 1969. Maquis à Cistes divers sous Chênes lièges épars; 250 m. 25 ouvrières.

4 – Bellaterra, région de Barcelone, Espagne; sept. 1982. Espadaler leg. 20 ouv., 12 mâles.

5 – San Cugat, idem; sept. 1988. Espadaler leg. 17 ouv.

6 – Sète, Hérault, France; mai 1958. Bordure d'un vignoble près de la ville; loc. inédite. Batisse leg. 20 ouv., 1 reine.

7 – Marseille, Bouches-du-Rhône, France; juil. 1938. Bernard leg. 9 ouv., 2 mâles.

8 – Antibes, Alpes-maritimes, France; avril 1948. Pinède. Bernard leg. 7 ouv.

9 – Cagliari, Sardaigne méridionale; sept. 1974; garrigue à Pins maritimes, 70 m. Colombel leg. 22 ouv. 10 mâles.

10 – Iglesias, versant occidental de la Sardaigne méridionale; sept. 1971. Maquis à Chênes lièges. Cazevitz Weulersse leg. 10 ouv., 1 mâle, 1 reine.

11 – Majorque, Baléares, 1983. Coll. Mus. nat. Paris. Friese leg. 4 ouv.

12 – Palma de Mallorca, Baléares; sept. 1973. Bordure d'une oliveraie vers 50 m. Colombel leg. 18 ouv., 2 mâles.

13 – Lisbonne, Portugal; sept. 1952. Jardin public. Bernard leg. 6 ouv., 3 mâles.

14 – Coimbra, Portugal; juin 1954. Batisse leg. 5 ouv.

15 – Séville, Espagne; mai 1950. Jardin. Bernard leg. 6 ouv.

16 – Grazalema près de Cadix, Espagne; août 1984. Tinaut leg. 15 ouv. 10 mâles.

17 – Horta, île de Faial, Açores; 1930. Chopard leg. Coll. Mus. Hist. nat. Paris. 2 ouv.

18 – Angra do Heroísmo, île de Terceira, Açores. Coll. F. Santschi, Bâle. 2 ouv. « types de la var. » *açorensis*.

19 – Ile de Fuerteventura, Canaries, Alluaud leg. Coll. Mus. Hist. nat. Paris. 4 ouv.

20 – Montagne de Tarifa, île de Grande Canarie; 1903; loc. inédite. Lesne leg. Coll. Mus. Hist. nat. Paris. 7 ouv.

21 – Cap Spartel, Maroc; mai 1986. Friche en bordure d'une garrigue à Pins, vers 200 m.

22 – Oued Bagra, environs de Rabat; mai 1984. Oliviers, Lentisques et Cistes, 100 m.

23 – Sidi Battache, environs de Rabat; mai 1984. Chênes lièges, Cistes et Palmiers nains, 120 m.

24 – Amira, forêt de la Mamora près de Rabat, mai 1984. Chênaie liège littorale à sous-bois de *Telinae lignifolia*, 120 m.

25 – Route d'El Hajeb, environs d'Azrou, Moyen-Atlas; mai 1982. Pâturage en bordure de la Chênaie caducifoliée de Jabaa, 1350 m.

26 – Azrou; mai 1982. Cèdraie, 1600 m.

27 – Bou Jirih, environs d'Azrou; mai 1987. Chênaie verte, 1700 m.

28 – Djebel Hebri, environs d'Azrou; mai 1982. Cèdraie, 2100 m.

29 – Ain Khala, Moyen Atlas; mai 1982. Cèdraie vers 1900 m.

30 – Oued Zem, Meseta; mai 1984. Pâturage vers 800 m.

31 – Maison forestière de Koumch, Atlas de Beni Mellal; mai 1984. Mattoral arboré mixte à Chênes verts et Genévriers rouges, 1350 m.

32 – Marrakech; mai 1983. Jardin en ville, 450 m.

Total examiné : 549 ouvrières, 260 mâles et 32 reines.

Sauf indications dans la liste, chaque échantillon est composé de 25 ouvrières, 15 mâles et 1 à 4 reines prélevés de la population totale de la colonie maintenue en élevage. La date indiquée est celle de la capture sur le terrain ou figurant sur les exemplaires communiqués. Pour les échantillons reçus de Musées, ou dont l'effectif est restreint, le nombre d'individus examinés est indiqué.

MÉTHODES

Echantillonnages et mesures

Les *Aphaenogaster* sont des Fourmis à polymorphisme monophasaire d'amplitude relativement faible; la largeur de la tête des ouvrières varie par ex. de 1,10 à 1,34 mm avec une moyenne de $1,230 \pm 0,03$ dans le prélèvement n° 1 de Banyuls. Dans chaque échantillon, on s'est efforcé de faire figurer l'individu le plus petit et le plus

grand de la population, les autres étant choisis de manière à refléter aussi fidèlement que possible la distribution des tailles. L'échantillonnage est ainsi plus représentatif alors qu'un tirage au hasard favorise les individus « moyens »

Les variables ont été mesurées dans leur dimension maximale (par ex. la longueur de la tête est la longueur de celle-ci dans sa plus grande extension), à l'aide du dispositif Wild MMS 235. Pour les ouvrières on a pris en compte : Longueur et largeur de la tête (Lte, lat), longueur du scape (Lsc), grand diamètre oculaire (Doe), longueur et largeur du thorax (Lth, lth), longueur de l'épine (Lep) pour le calcul de l'indice des épines selon Buschinger (1966), longueur, largeur et hauteur du pétiole (Lpe, lpe et hpe) ainsi que du postpétiole (Lpp, lpp, hpp). Les mêmes mesures sauf Lep mais avec la hauteur thoracique en plus (hth) ont été effectuées sur les mâles.

Analyses multivariées

Elles ont été programmées selon la méthode exposée par Fourcart (1982), modifiée selon les besoins de la présente étude. L'analyse en composantes principales (ACP) a lieu à partir de la matrice des corrélations et les composantes principales sont normées. Somers (1986) a proposé une méthode améliorée d'utilisation de l'ACP mais il n'a pas paru nécessaire de l'appliquer ici. Une éventuelle transformation logarithmique des données brutes n'améliorerait pas notablement les

corrélations entre caractères, les allométries étant peu marquées. Une première ACP a été réalisée avec toutes les variables, en excluant les échantillons comptant moins de 15 sujets dans le cas des ouvrières et moins de 10 dans celui des mâles (n°7, 8, 10, 11, 12 (mâles), 13, 14, 15, 17, 18, 19 et 20). Pour chaque échantillon et selon chaque composante principale (CP), on a calculé la moyenne des scores des individus afin d'obtenir la position du barycentre représentatif du prélèvement. Ces analyses préliminaires ont permis de juger du regroupement des barycentres sur les divers plans de projection; dans le cas présent, on a été conduit à distinguer 3 groupes, aussi bien avec les ouvrières qu'avec les mâles. On observe en outre que certaines variables sont étroitement corrélées linéairement (elles se disposent en faisceaux sur le cercle de corrélation et ont un coefficient r élevé); on peut donc soupçonner une certaine redondance de leur part.

Les données ont ensuite été traitées par l'analyse discriminante (AFD) en prenant une partition en 3 groupes pour hypothèse. On sait (Foucart 1982) qu'un nombre trop élevé de variables peut être préjudiciable à la qualité de la discrimination; il est aussi recommandé (Bonnet, com. person.) d'éliminer les variables ne présentant pas une différence significative entre leurs moyennes dans chaque groupe (test pour l'analyse de la variance). Nous avons ainsi été amenés à retenir : Lte, lat, Lsc, lth, Lep, hpe et hpp pour les ouvrières et Lte, lat, Lth, lth, lpe, hpe, lpp et hpp dans les mâles. La valeur prise par le « Pseudo F » permet d'ap-



Fig. 1. — Répartition d'*Aphaenogaster (suprasp.) senilis* d'après les données bibliographiques et inédites.

Distribution of Aphaenogaster (supraspecies) senilis from bibliographical and unpublished data.

précier si l'analyse est pertinente (au moins PsF_1 , calculé à partir de la première valeur propre, doit être supérieur au plus fort F trouvé lors des analyses de la variance des variables).

La méthode ne tient pas compte de la taille des groupes mais se montre surtout efficace lorsque ceux-ci sont d'effectifs voisins; cette condition est à peu près remplie pour les groupes 1 et 2 mais ne l'est pas pour le 3^e (réduit à un seul échantillon). Il est aussi souhaitable que les échantillons soient égaux afin d'homogénéiser les « poids » des barycentres. C'est pourquoi les individus des prélèvements de faible effectif ont été introduits comme « individus supplémentaires » (IS), ne participant pas au calcul des composantes discriminantes.

L'AFD est une méthode d'affectation à un centre de gravité par groupe (CG) et dégage un certain nombre d'« individus mal classés » (IMC) plus proches, en distance de Mahalanobis, d'un autre CG que de celui du groupe où on les avait placés. Des IMC nombreux dans un échantillon traduisent donc une affectation incorrecte de celui-ci; inversement, un fort pourcentage de « bien classés » confirme le bien fondé de la répartition des échantillons dans les groupes. Quelques IMC signifient soit des erreurs de mesures, soit des individus « marginaux » reflétant la grande variabilité des populations naturelles ou d'autres phénomènes que l'on peut essayer d'appréhender (voir discussion). Il est donc nécessaire de vérifier les mesures des individus mal classés, de corriger les erreurs éventuelles puis de refaire l'analyse.

Pour finir, une nouvelle ACP a été effectuée pour chaque sexe et dans laquelle seules les variables discriminantes jouent le rôle de « variables actives », les autres déclarées « illustratives » n'intervenant pas dans les calculs. Les sujets des petits échantillons ont été introduits à titre d'individus supplémentaires. Les moyennes des variables pour les 3 CG participent également en tant qu'IS afin de vérifier la congruence de l'analyse. Les barycentres sont calculés et représentés dans les différents plans.

En fonction du matériel étudié, 4 « sources de variations » peuvent être distinguées :

1 – entre les individus d'une même colonie (polymorphisme); elle est « gommée » lors du calcul des barycentres.

2 – entre les échantillons qui pourraient être tirés de la même colonie (erreur d'échantillonnage); des simulations montrent qu'elle reste négligeable si le nombre d'individus est assez grand et si l'échantillon est correctement réalisé.

3 – entre colonies de localités voisines (variation intrapopulationnelle); selon les principes de la génétique des populations, on doit s'attendre à la trouver relativement faible par rapport à la suivante.

4 – entre groupes d'échantillons de localités éloignées (var. interpopulationnelle); elle traduit les modifications morphologiques intervenant entre les groupes d'échantillons et constitue la finalité de l'étude.

RÉSULTATS

On obtient une bonne reconstruction des données dans l'espace des 3 premiers facteurs de l'ACP (sommées des Cos^2 des variables proches de l'unité). La première CP est un axe général de taille auquel toutes les variables sont fortement corrélées et apportent une contribution à peu près équivalente; ceci est normal dans ce type d'analyse de données biométriques. Il intègre d'une part les différences moyennes de taille entre les individus des divers prélèvements (par ex. les ouvrières de Banyuls et de Catalogne espagnole sont plus robustes que celles des îles) et d'autre part le polymorphisme au sein des colonies (si l'on avait figuré les sujets, on constaterait que leurs points représentatifs s'échelonnent tout au long de CP1).

Le plan le plus instructif, pour les ouvrières comme pour les mâles est celui des CP 2 et 3 qui réalisent une « description » des échantillons étudiés (fig. 2 et 3).

Dans le cas des ouvrières (fig. 2), ces deux composantes distinguent les mesures des pétioles et postpétioles des autres variables; l'axe 3 oppose Lep aux paramètres de tête, du scape et du thorax.

Les populations européennes et des îles constituent aussi bien avec les individus actifs que supplémentaires, un noyau relativement homogène de barycentres autour du premier CG. Tous les sujets sont « bien classés » mis à part 2 de l'échantillon de Cagliari (un est plus proche de CG2 et un de CG3) et 1 de Bellaterra (plus voisin de CG3). Les caractères biométriques de ce groupe sont l'allongement et l'étroitesse de la tête, le scape long, les épines développées (voir tableau des indices).

Les populations marocaines forment un ensemble plus diversifié où l'échantillon 31 (M.F. de Koumch) s'isole si nettement qu'il constitue à lui seul un groupe où tous les sujets sont bien classés (tête plutôt étroite, scape et épines relativement allongés mais nœuds larges et hauts). Les fourmis du groupe 2 (Côte atlantique et Atlas) présentent une tête large, les scapes et épines courts. On relève 5 IMC, plus proches du groupe 1 et répartis dans les échantillons 23, 24 et 29. La vérification de leurs mesures montre qu'il s'agit d'ouvrières petites, ayant des épines anormalement longues pour leur taille, donc de variation individuelle. Tous les autres IMC, 17 sujets, sont plus voisins du CG3. On les trouve répartis par 2 ou 3 dans

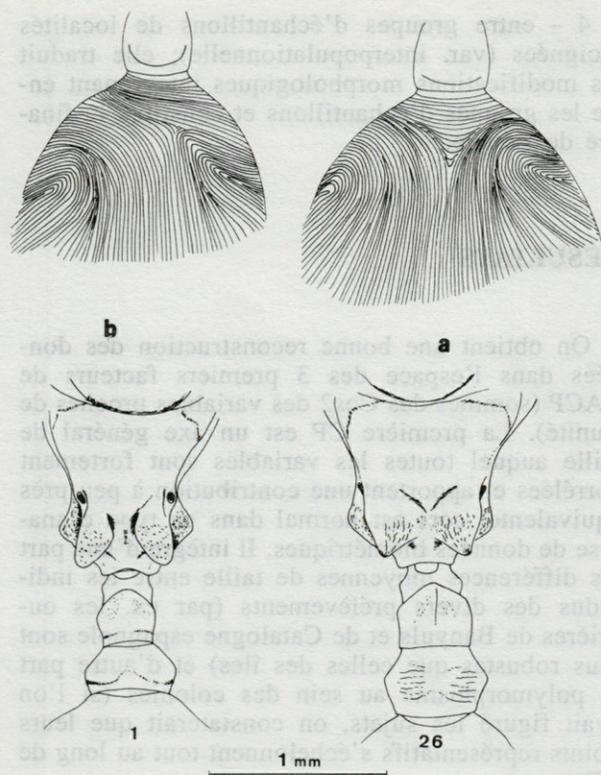


Fig. 3. — En haut, striation du gastre chez les ouvrières d'*Aphaenogaster senilis* ssp. *senilis* de Banyuls-sur-Mer (P.-O. France); a : type symétrique; b : type dissymétrique. En bas, epinotum vu de dessus (mâles); 1 de Banyuls-sur-mer (P.-O. France); 26 d'Azrou (Moyen-Atlas, Maroc).

(up) Workers gaster striation in *Aphaenogaster senilis* ssp. *senilis* from Banyuls-sur-Mer (P.-O.), France; a : symmetrical type; b : unsymmetrical type. (down) Propodea of males (dorsal view); 1 : male from Banyuls-sur-Mer, (P.-O.), France; 26 male from Azrou (Middle Atlas), Morocco.

les échantillons 25, 26, 27 et 29 tandis que le n°30 en rassemble 7 (voir discussion). Toutes les ouvrières de Marrakech (n°32) se classent dans le groupe 2.

L'analyse des mâles est représentée figure 3. L'axe 2 oppose principalement des longueurs et lat aux autres variables, en particulier lpp et lpe; lth est bien représentée sur l'axe 3. On retrouve la même disposition des barycentres en 3 groupes, confirmée par l'AFD. Les mâles du premier (Europe et îles) sont caractérisés par une tête allongée et un thorax bas et étroit. Ceux de Koumch ont le pétiole et le postpétiole gros. Ceux de la Côte atlantique et de l'Atlas marocain ont le pétiole plus ou moins bas, le thorax plutôt large et haut. Tous les individus des groupes 1 et 3 sont bien classés. Un seul mâle d'Azrou serait plus proche du CG1; les autres IMC (9, plus voisins de CG3) se répartissent à raison de un ou deux dans les échantillons 25, 26, 27 et 29 ainsi que dans le n°30 qui en compte 4. Les mâles de Marrakech (sauf

un plus proche de CG2) doivent à présent être rattachés au premier groupe.

TAXONOMIE d'*Aphaenogaster* (*suprasp.*) *senilis*

Caractères généraux d'*Aphaenogaster* (*suprasp.*) *senilis*

Ouvrières : teinte noire en entier; tégument réticulé, des rides plus ou moins marquées sur la tête, présentes ou non sur le thorax et l'épinotum. Epines plus ou moins développées mais pas totalement réduites. Stries transversales toujours présentes, bien qu'en nombre variable, à la base du gastre.

Reines : teinte noire; tête, alitronc et pétioles réticulés-ridés. Face dorsale de l'épinotum descendant en plan incliné vers l'arrière et faisant un angle obtus avec la déclive. Epines assez fortes. Ailes présentes.

Mâles : teinte noire; tête en moyenne 1,3 fois plus longue que large, ocelles petits (diamètre de l'antérieur = 1/4 de la distance séparant les postérieurs). Tête, alitronc et nœuds réticulés, pratiquement dépourvus de rides. Face dorsale de l'épinotum en courbe régulière, lisse; épaisissements médiaux plus ou moins développés, toujours marqués et portant des soies en touffes. Plaque sous génitale pentagonale, un peu encochée à son sommet; valves moyennes 3,8 à 4,6 fois plus longues que hautes, le digitus en crochet de forme très variable.

Caractères de la sous-espèce *A. senilis* ssp. *senilis*

Les populations ibéro-insulaires du premier groupe (Péninsule ibérique, côte méditerranéenne française, îles) forment une seule entité constituant la sous-espèce *A. senilis senilis* Emery. Nous ne disposons d'aucun argument pour conserver les « variétés » espagnoles ni celle des Açores (en accord avec l'opinion émise par Yarrow, 1967). Les caractères particuliers de la sous-espèce outre ceux tirés de la biométrie (tabl. I et II) sont :

Ouvrières : épinotum sans rides transversales; épines aigues, fines, presque aussi longues que leur intervalle à la base. 5 à 16 stries transversales (4 à 13 sur les exemplaires sardes) à la base du premier tergite du gastre, le plus souvent entre 7 et 12; disposition des stries symétrique (fig. 3 a) chez la majorité des individus et dans la plupart des populations; la disposition oblique (fig. 3 b) qui atteint 30-35 % sur les sujets de Catalogne (n°1 à 5) n'a pas été retrouvée ailleurs (n°6 à 20) mais les effectifs de beaucoup de ces échantillons sont restreints.

Tabl. I. — Valeur des indices biométriques dans les trois groupes de populations. Ouvrières. Le test de Kruskal-Wallis est un test de Chi² sur les rangs; le nombre de DDL est égal au nombre de groupes -1.

Biometrical index values for the three population groups. Workers. Kruskal-Wallis test is a Chi² test on rows where the number of DF is the number of groups -1.

Groupe 1 Effectif: 249

Variables:	minimum :	Moyenne :	ec. type :	maximum :
Long./larg. tête	1.34	1.399	0.004	1.48
L. scape/l. tête	1.34	1.481	0.006	1.64
ind. épines	1.14	1.425	0.010	1.64
L./haut. pétiole	1.36	1.533	0.009	1.82
L./h. postpétiole	0.98	1.156	0.008	1.40
l.postpét./l.pétiole	1.13	1.253	0.006	1.41

Groupe 2 Effectif: 275

Variables:	minimum :	Moyenne :	ec. type :	maximum :
Long./larg. tête	1.19	1.335	0.005	1.44
L. scape/l. tête	1.31	1.427	0.006	1.63
ind. épines	1.02	1.293	0.011	1.58
L./haut. pétiole	1.29	1.502	0.009	1.76
L./h. postpétiole	0.95	1.148	0.007	1.38
l.postpét./l.pétiole	1.12	1.267	0.008	1.50

Groupe 3 Effectif: 25

Variables:	minimum :	Moyenne :	ec. type :	maximum :
Long./larg. tête	1.36	1.390	0.007	1.48
L. scape/l. tête	1.41	1.460	0.008	1.56
ind. épines	1.35	1.508	0.014	1.68
L./haut. pétiole	1.28	1.372	0.010	1.47
L./h. postpétiole	1.00	1.108	0.012	1.24
l.postpét./l.pétiole	1.07	1.174	0.009	1.25

Test de Kruskal-Wallis sur les rapports

Long./larg. tête	***
L. scape/l. tête	***
ind. épines	***
L./haut. pétiole	***
L./h. postpétiole	*
l.postpét./l.pétiole	***

Reines : ailes guère plus grandes que la moitié du corps. Tête étroite (en moyenne : Lte/lat = 1,26; Lsc/lat = 1,30) ainsi que le thorax (Lth/lth = 2,10); épines bien développées (ind. = 1,65 - 1,85). Ornementation assez faible, les rides sur l'alitrone et en particulier le scutum peu marquées.

Mâles : épaissements médiaux très généralement forts, proéminents vers l'arrière en « cornicules » aplatis dessus et séparés par un sillon bien creusé. Le métasternum présente une constriction distincte en avant des coxae 3 (fig. 4,1). Face avant du nœud pétiolaire concave (fig. 5, n°1, 5, 9, 16), y compris chez les individus de Sardaigne contrairement au dessin de Santschi (1933 b, fig. 35); face dorsale plus ou moins convexe. Post-pétiole globuleux, court.

Digitus de la volselle en crochet rectangulaire, allant s'amincissant vers l'extrémité et cachant partiellement le cuspis. La forme de l'organe est un peu plus massive chez la majorité des mâles sardes et elle rappelle celle des mâles d'Andalousie (fig. 6, mêmes numéros).

Tabl. II. — Valeur des indices biométriques dans les trois groupes de populations. Mâles.

Biometrical index values for the three population groups. Males.

Groupe 1 Effectif: 80

Variables:	minimum :	Moyenne :	ec. type :	maximum :
Long./larg. tête	1.29	1.356	0.007	1.53
Long./larg. alitrone	1.82	2.152	0.013	2.32
Long./larg. pétiole	1.37	1.571	0.010	1.80
Long./haut. pétiole	1.14	1.384	0.007	1.71
L./larg. postpétiole	0.58	0.718	0.007	0.82
L./haut. postpétiole	0.88	1.013	0.006	1.15
l.postpét./l.pétiole	1.19	1.332	0.011	1.63

Groupe 2 Effectif: 165

Variables:	minimum :	Moyenne :	ec. type :	maximum :
Long./larg. tête	1.17	1.295	0.005	1.39
Long./larg. alitrone	1.69	2.013	0.011	2.33
Long./larg. pétiole	1.16	1.535	0.010	2.04
Long./haut. pétiole	1.17	1.436	0.007	1.82
L./larg. postpétiole	0.55	0.714	0.006	0.90
L./haut. postpétiole	0.88	1.102	0.007	1.36
l.postpét./l.pétiole	1.18	1.403	0.010	1.79

Groupe 3 Effectif: 15

Variables:	minimum :	Moyenne :	ec. type :	maximum :
Long./larg. tête	1.26	1.312	0.011	1.36
Long./larg. alitrone	1.84	1.939	0.027	2.12
Long./larg. pétiole	1.25	1.397	0.014	1.59
Long./haut. pétiole	1.19	1.322	0.017	1.45
L./larg. postpétiole	0.69	0.753	0.009	0.78
L./haut. postpétiole	0.90	1.031	0.011	1.19
l.postpét./l.pétiole	1.10	1.250	0.013	1.41

Test de Kruskal-Wallis sur les rapports

Long./larg. tête	***
Long./larg. alitrone	***
Long./larg. pétiole	**
Long./haut. pétiole	*
L./larg. postpétiole	*
L./haut. postpétiole	***
l.postpét./l.pétiole	***

Caractères des populations marocaines

Elles apparaissent polytypiques; nous n'avons distingué que 2 groupes pour les besoins de cette étude mais l'examen attentif des figures 2 et 3 montrent que les échantillons du Cap Spartel d'une part, de la côte atlantique de l'autre tendent à se séparer du noyau atlasique; d'autres populations de la région de Fez, Boulemane et Taza n'ont pas été pris en compte. Les mâles de l'échantillon 24 sont tout à fait semblables au type de la var. *disjuncta* de Santschi (1933 b).

Par rapport à *A. senilis ssp. senilis* les caractères généraux sont :

Ouvrières : des rides plus ou moins développées au niveau des épaules et sur l'épinotum, surtout à Koumch. La disposition des stries du gastre varie considérablement entre et à l'intérieur des échantillons; le nombre de stries transversales peut dépasser 30 sur les individus de la région tangéroise et tomber à 2 ou 3 chez certains de l'Atlas.

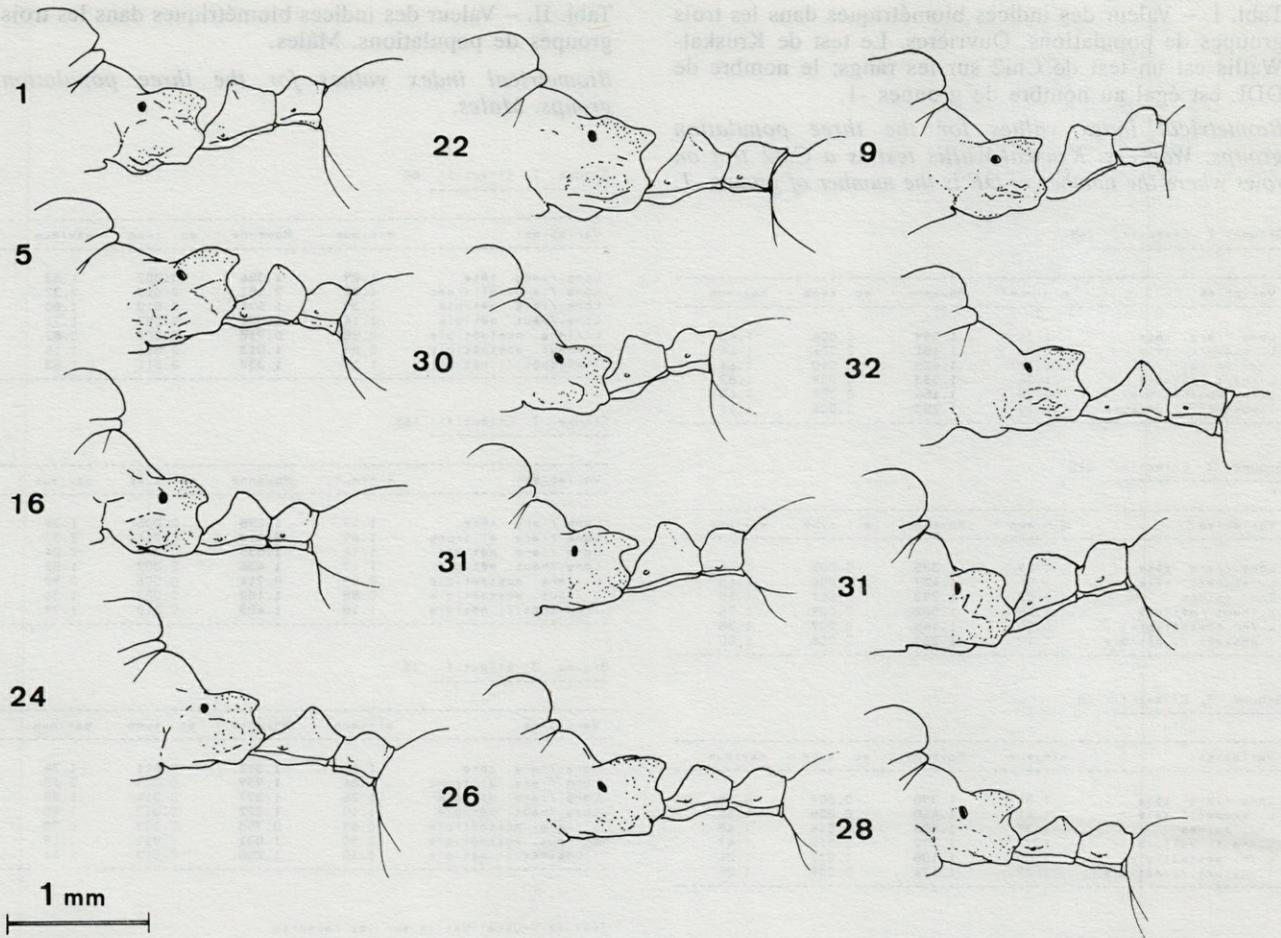


Fig. 4. – Epinotum et pétioles (de profil) des mâles d'*Aphaenogaster (suprasp.) senilis*; les numéros sont ceux des échantillons (voir texte).

Propodea and petioles (lateral view) of males in Aphaenogaster (suprasp.) senilis; the numbers are those of the samples (see text).

Reines : Ailes mieux développées (0,6 à 0,7 fois la long. corps); tête plus large ($Lte/lat = 1,19$ à $1,25$; $Lsc/lat = 1,20$ à $1,30$), ainsi que le thorax ($Lth/lth = 1,90$ à $2,30$); indice des épines = $1,60$ à $1,80$. Ornementation plus marquée, surtout à Koumch, avec des rides assez fortes sur le scutum.

Mâles : épaisissements médiaux très variables; la constriction métasternale est moins marquée (fig. 4, 26). Profil pétiolaire anguleux, massif dans l'échantillon de Koumch, sa face antérieure plus rectiligne (fig. 5, n° 22, 24, 26, 28, 30, 31). Dessins des volselles très divers (fig. 6, mêmes numéros); le cuspis peut être complètement découvert ou caché selon l'épaisseur prise par le digitus; cette variation des genitalia serait un bon indice de l'expression de pools différents de gènes pléiotropiques (Mayr 1974; Shapiro et Porter 1988).

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

On dispose de relativement peu de travaux myrmécologiques utilisant les analyses multivariées

(Gotwald et Barr 1980; 1987). Celles-ci permettent une approche globale et semblent bien adaptées à l'étude de taxons polytypiques où les différences sont essentiellement biométriques. L'approche statistique qui travaille « sur les moyennes » gomme la variation individuelle et fournit ainsi des résultats au niveau des populations, comme le recommandait Mayr (1963).

Les AFD (ici 95,2 % de bien classés pour les ouvrières, 95,6 % pour les mâles) permettent de vérifier le bien fondé des regroupements en « groupes de populations »; le statut taxonomique de ces groupes reste cependant à fixer (sous-espèces, semi-espèce, espèce distincte). Les ACP fournissent une description synthétique des données et aident à la mise en évidence des variables les plus discriminantes.

On constate que les barycentres des prélèvements d'une même région (ex. 1 à 5 de Catalogne ou 25 à 29 d'Azrou) tendent à se regrouper sur le plan de projection; la dispersion à l'intérieur des groupes est plus faible que celle qui existe en-

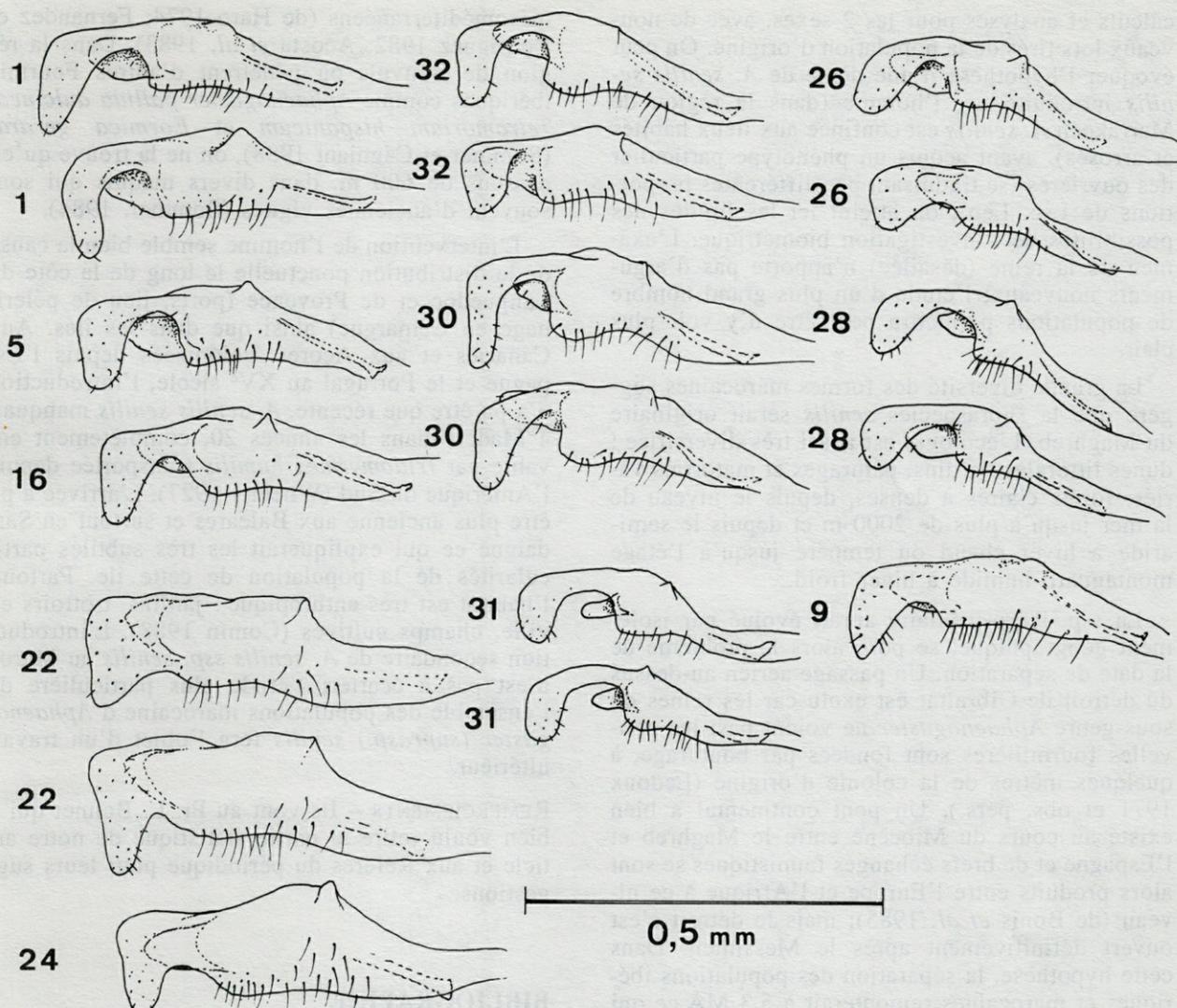


Fig. 5. – Valves moyennes (volselles) des mâles d'*Aphaenogaster (suprasp.) senilis*; mêmes conventions.
 Median valves (volsellae) of males in *Aphaenogaster (suprasp.) senilis*; same conventions.

tre les groupes. Cette cohérence des résultats confirme donc la validité de la méthode utilisée.

On a observé chez *Camponotus cruentatus* une variation géographique analogue à celle décrite ici; les ouvrières des populations marocaines avaient la tête plus large et les scapes proportionnellement plus courts que celles d'Europe méridionale et d'Algérie (Cagniant 1985). On sait que de telles petites variations phénotypiques peuvent être la manifestation externe de transformations adaptatives physiologiques importantes et dégagées par la sélection naturelle (Mayr 1974).

Une attention particulière doit être apportée aux échantillons 30 et 32. A Oued Zem (n°30), l'AFD révèle un nombre plus élevé qu'ailleurs d'IMC dans les deux sexes et plus proches du CG3 (Koumch). Etant donné que la localité se trouve en position intermédiaire entre celles de la côte et de l'Atlas et celle de Koumch, on peut interpréter

ce résultat comme l'indice d'un cline NW-SE, corrélié aux modifications climatiques.

A Marrakech (n°32), les mâles sont de type ibéro-insulaire aussi bien par leur biométrie (sauf un IMC) que par leur morphologie parfaitement concordantes (constriction métasternale marquée, épaissements médiaires forts et séparés par un sillon, valve moyenne rappelant celles des mâles catalans; fig. 5 et 6). Les ouvrières, par contre, tout en ayant une sculpture de *A. senilis ssp. senilis* se placent dans le groupe 2 par leurs caractères biométriques ($Lte/lat = 1,26 - 1,338 - 1,45$; $Lsc/lat = 1,31 - 1,428 - 1,50$; ind. ép. = $1,13 - 1,265 - 1,43$; $Lpe/hpe = 1,39 - 1,516 - 1,67$; $Lpp/hpp = 1,15 - 1,268 - 1,36$). On constatera la similarité de ces moyennes avec celles du groupe 2 (tabl. I). l'éventualité d'une erreur d'échantillonnage est à écarter car l'on retrouve les mêmes résultats contradictoires si l'on recommence les

calculs et analyses pour les 2 sexes, avec de nouveaux lots tirés de la population d'origine. On peut évoquer l'hypothèse d'une dème de *A. senilis senilis* introduite par l'homme (dans la région de Marrakech *A. senilis* est confinée aux lieux habités et arrosés), ayant acquis un phénotype particulier des ouvrières (se traduisant par différentes proportions de Lsc, Lep); on atteint ici les limites des possibilités de l'investigation biométrique. L'examen de la reine (désailée) n'apporte pas d'arguments nouveaux; l'étude d'un plus grand nombre de populations permettra peut être d'y voir plus clair.

La grande diversité des formes marocaines suggère que la supraspécies *senilis* serait originaire du Maghreb. L'écologie est aussi très diversifiée : dunes littorales, jardins, pâturages et matorraux variés, forêts claires à denses, depuis le niveau de la mer jusqu'à plus de 2000 m et depuis le semi-aride à hiver chaud ou tempéré jusqu'à l'étagé montagnard humide à hiver froid.

La ssp. ibéro-insulaire aurait évolué par isolement géographique; se pose alors le problème de la date de séparation. Un passage aérien au-dessus du détroit de Gibraltar est exclu car les reines du sous-genre *Aphaenogaster* ne voient pas; les nouvelles fourmières sont fondées par bouturage, à quelques mètres de la colonie d'origine (Ledoux 1971 et obs. pers.). Un pont continental a bien existé au cours du Miocène entre le Maghreb et l'Espagne et de brefs échanges faunistiques se sont alors produits entre l'Europe et l'Afrique à ce niveau (de Bonis *et al.* 1985); mais le détroit s'est ouvert définitivement après le Messinien. Dans cette hypothèse, la séparation des populations ibériques et marocaines remonterait à 5,3 MA ce qui peut paraître beaucoup vu le caractère somme toute minime des divergences observées. Reste l'éventualité de « radeaux » à une époque plus récente (mais indéterminée), qui cadrerait mieux avec la relative homogénéité des formes européennes par effet fondateur. La possibilité d'un transport par l'homme peut aussi être envisagée dans l'optique d'une évolution rapide. Clément (1981) évoque une évolution pléistocène du complexe *Reticulitermes lucifugus* pour expliquer la répartition de ces Termites; Puisségur (1988) évalue à 8 millénaires la séparation géographique des 2 quasispécies de *Chrysocarabus*, *C. auronitiens* et *C. punctatoauratus*.

A. senilis ssp. senilis s'est répandue dans la Péninsule partout où les conditions écologiques lui étaient acceptables car cette forme est sensible au froid et ne subsiste que sous les températures hivernales relativement élevées des climats méditerranéens (Ledoux 1967). Elle remonte jusqu'à 1800 m en Andalousie mais en stations très ensoleillées (Tinaut 1981); elle ne semble guère dépasser 900 m en Castille et en Catalogne, peuplant surtout des lieux découverts, broussailles pâturages et maquis

mésoméditerranéens (de Haro 1974; Fernandez et Rodriguez 1982; Acosta *et al.* 1983). Dans la région de Banyuls où pénètrent d'autres Fourmis ibériques comme *Aphaenogaster pallida dulcinea*, *Tetramorium hispanicum* et *Formica gerardi* (Sommer et Cagniant 1988), on ne la trouve qu'en dessous de 600 m, dans divers maquis qui sont souvent d'anciennes vignes (Sommer, 1984).

L'intervention de l'homme semble bien la cause de la distribution ponctuelle le long de la côte du Languedoc et de Provence (ports, lieu de pèlerinage en Camargue) ainsi que dans les îles. Aux Canaries et aux Açores, colonisées depuis l'Espagne et le Portugal au XV^e siècle, l'introduction n'a pu être que récente. *A. senilis senilis* manquait à Madère dans les années 20, complètement envahie par *Iridomyrmex humilis* transportée depuis l'Amérique du Sud (Wheeler 1927). L'arrivée a pu être plus ancienne aux Baléares et surtout en Sardaigne ce qui expliquerait les très subtiles particularités de la population de cette île. Partout, l'habitat est très anthropique : jardins, trottoirs en ville, champs cultivés (Comín 1988). L'introduction secondaire de *A. senilis ssp. senilis* au Maroc n'est pas à écarter; l'étude plus particulière de l'ensemble des populations marocaine d'*Aphaenogaster (suprasp.) senilis* fera l'objet d'un travail ultérieur.

REMERCIEMENTS – Ils vont au Pr. L. Bonnet qui a bien voulu relire la partie statistique de notre article et aux Référés du périodique pour leurs suggestions.

BIBLIOGRAPHIE

- ACOSTA SALMERON F.J., M.D. MARTINEZ IBANEZ & M. MORALES, 1983. Contribucion al conocimiento de la Mirmecofauna del Encinar Peninsular (1). (H.F.) *Bol. Asoc. esp. Entom.* 6 : 379-391.
- BARONI URBANI C., 1971. Catalogo delle specie di *Formicidae* d'Italia. *Mem. Soc. entom. ital.* 50 : 5-287.
- BARQUIN J., 1981. Taxonomia y distribucion de los formicidos (H.F.) de las Islas Canarias. Estudio de las mirmecocenosis de la Islas de Tenerife. *Tesis doct. Univ. La Laguna*, 584 p.
- BERNARD F., 1968. Les fourmis d'Europe occidentale et septentrionale. Faune de l'Europe et du Bassin méditerranéen, 3, Masson ed., 411 p.
- BONDROIT J., 1918. Les fourmis de France et de Belgique. *Annls. Soc. ent. Fr.* 87 : 1-174.
- BUSCHINGER A., 1966. *Leptothorax (Mychothorax) muscorum* Nylander und *Leptothorax (M) gredleri* Mayr zwei gute Arten. *Insect. soc.* 13 : 165-172.
- CAGNIANT H., 1985. Contribution à la connaissance des fourmis marocaines. Etude des *Camponotus* du groupe *cruentatus* au Maroc. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse* 121 : 77-84.

- CAGNIANT H. & A. LEDOUX, 1974. Nouvelle description d'*Aphaenogaster senilis* sur des exemplaires de la région de Banyuls-sur-Mer (P.-O.), France. *Vie Milieu* **24** C : 97-110.
- CARTHY J.D., 1955. Aspects of the fauna and flora of the Azores. IX Hymenoptera. *Ann. Mag. nat. Hist. ser.* **12** : 834-839.
- CAZEVITZ-WEULERSSE J., 1974. Fourmis récoltées en Corse et en Sardaigne. *Annls. Soc. ent. Fr.* **10** : 611-621.
- CLEMENT J.L., 1981. Evolution des populations européennes des Termites du complexe *Reticulitermes lucifugus* (Rossi) durant le Pléistocène. *Bull. int. Sect. franç. UIEIS, Toulouse*, sept. 1981 : 44-47.
- COLLINGWOOD C.A. & I.H.H. YARROW, 1969. A survey of iberian *Formicidae*. *EOS* **44** : 53-101.
- COMIN DEL RIO P., 1988. Estudio de los Formicidos de Baleares. Contribucion al estudio taxonomico, geografico y bioecologico. *Tesis Univ. Illes Balears* : 446 p.
- COMIN DEL RIO P. & A. DE HARO VERA, 1980. Datos iniciales para un estudio de las hormigras de Menorca (H.F.). *Boll. Soc. Hist. nat. Balears* **24** : 23-48.
- COMIN DEL RIO P. & X. ESPADALER GELABERT, 1984. Ants of the Pityusic Islands (H.F.). In *Biogeography and Ecology of the Pityusic Islands*. Kuhbier H., Alcover J.A. & Guerau d'Arellano Tur eds. Dr. W. Junk Publishers, La Hague, Pays Bas.
- DE BONIS L., G. BOUVRAIN, E. BUFFETAUT, C. DENYS, D. GERAADS, J.J. JAEGER, M. MARTIN, J. MAZIN & J.C. RAGE, 1985. Contribution des Vertébrés à l'histoire de la Téthys et des continents péritéthysiens. *Bull. Soc. géol. Fr. ser.* **8** (5) : 781-786.
- DE HARO A., 1974. Formicidos del valle de Las Batuecas y parte occidental de la Cordillera Central (Salamanca) (H.F.) *Bol. R. Soc. Esp. Hist. nat. (Biol.)* **72** : 229-235.
- DONISTHORPE H., 1936. The ants of the Azores. *Entomol. mon. Mag.* **72** : 130-133.
- DUBOIS A., 1988. Le genre en zoologie : essai de systématique théorique. *Mém. Mus. Hist. nat. Paris, Zoologie* **139** : 130 p.
- EMERY C., 1893. Voyage de M. Ch. Alluaud aux îles Canaries. *Annls. Soc. ent. Fr.* **62** : 81-88.
- FERNANDEZ HAEGER J. & A. RODRIGUEZ GONZALEZ, 1982. Les peuplements de Fourmis dans la Sierra Morena centrale (Espagne). Rapports avec l'exposition et la végétation. *Insect. soc.* **29** : 358-368.
- FOUCART T., 1982. Analyse factorielle. Programmation sur micro-ordinateurs. Méthode + Programmes, Masson ed. Paris, 244 p.
- GENERMONT J. & M. LAMOTTE, 1980. Le concept biologique de l'espèce dans la zoologie contemporaine. les problèmes de l'espèce dans le règne animal. *Mem. Soc. Zool. Fr.* **40** : 427-452.
- GOTWALD W.H. Jr. & D. BARR, 1980. Quantitative studies on major workers of the ant genus *Dorylus* (H.F.D.). *Annls. Entomol. Soc. Am.* **73** : 231-238.
- GOTWALD W.H. Jr. & D. BARR, 1987. Quantitative studies on workers of the Old World army ant genus *Aenictus* (H.F.). *Insect. soc.* **34** : 261-274.
- LEDOUX A., 1967. Action de la température sur l'activité d'*Aphaenogaster senilis* (*testaceo-pilosa*) Mayr (H.F.). *Insect. soc.* **14** : 131-156.
- LEDOUX A., 1971. Un nouveau mode de bouturage de société chez la fourmi *Aphaenogaster senilis* Mayr. *C.R. Acad.Sc. Paris* **273** : 83-85.
- MAYR E., 1963. Animal species and evolution. Belknap Press. Cambridge, USA, 797 p.
- MAYR E., 1974. Populations, espèces et évolution. Hermann ed. Paris, 496 p.
- MAYR G.L., 1853. Beiträge zur Kenntniss der Ameisen. *Verh. Zool. Bot. Ver.* **3** : 101-114.
- MICHARD A., 1976. Eléments de Géologie marocaine. Ed. Service géologique Maroc, Rabat. 408 p.
- PUISSEGUER C., 1988. Remise en question du statut taxonomique de *Chrysocarabus auronitens* Fabricius et *C. punctatoauratus* Germar à la lumière de l'hybridation expérimentale; la notion de quasispecies. *Nouv. Rev. Entomol.* **5** : 133-139.
- SANTSCHI F., 1933 a. Insectes des Açores. Les Fourmis. *Annls. Soc. ent. Fr.* **102** : 21-22.
- SANTSCHI F., 1933 b. Etude sur le sous-genre *Aphaenogaster* Mayr. *Revue suisse Zool.* **40** : 389-408.
- SHAPRIO A.M. & A.H. PORTER, 1989. The lock-and-key hypothesis : Evolutionary and biosystematic interpretation of insect genitalia. *Ann. Revue Entomol.* **34** : 231-245.
- SOMERS K.M., 1986. Multivariate allometry and removal of size with principal components analysis. *Syst. Zool.* **35** : 359-368.
- SOMMER F., 1984. Etude des groupements de fourmis de la partie orientale des Albères (P.-O.). Thèse doct. 3^e cycle UPS, Toulouse; 130 p + annexes.
- SOMMER F. & H. CAGNIANT, 1988. Peuplements de fourmis des Albères orientales (P.-O. France). *Vie Milieu* **38** : 189-200.
- TINAUT RANERA A., 1981. Estudio de los Formicidos de Sierra Nevada. Tesis doct. Univ. Granada; 463 p.
- YARROW I.H.H., 1967. On the *Formicidae* of the Azores. *Bol. Mus. munic. Funchal* **21** : 24-32.
- WHEELER W.M., 1926. Ants of the Balearic Islands. *Fol. myrmecol. termitol.* **1** : 1-6.
- WHEELER W.M., 1927. The ants of the Canary Islands. *Proc. Am. Acad. Arts and Sciences* **62** : 92-120.

Reçu le 1er août 1989; received August 1, 1989
 Accepté le 5 juin 1990; accepted June 5, 1990

INVENTAIRE DES COPÉPODES PLANCTONIQUES MÉDITERRANÉENS

Survey of planktonic mediterranean copepods

C. RAZOULS* et J. DURAND**

*Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-mer, France

**CEROV, Villefranche-sur-mer, France

INVENTAIRE
COPÉPODES PLANCTONIQUES
MÉDITERRANÉE

FAUNAL LIST
PLANKTONIC COPEPODS
MEDITERRANEAN

RÉSUMÉ – La clarification actuelle des synonymies et la description de nombreuses espèces nouvelles permettent une mise à jour d'une liste des Copépodes planctoniques signalés en Méditerranée.

ABSTRACT – Advances in synonymic knowledge and new species descriptions, facilitate updating of the list of planktonic species found in the Mediterranean Sea.

Depuis la monographie de W. Giesbrecht sur les Copépodes pélagiques du Golfe de Naples et des mers environnantes parue en 1892, l'inventaire de ces organismes n'a jamais été réellement établi depuis.

A l'exception des données fournies ultérieurement par W. Giesbrecht et O. Schmeil (1898) dans leur faune des Copépodes Gymnopléens et de M. Rose (1933) dans la Faune de France, on ne dispose que de deux synthèses : celle de J. Mazza (1966) qui concerne les divers secteurs du bassin occidental et celle de A.V. Kovalev et A.A. Shmeleva (1982) plus générale.

Les introductions récentes d'espèces originaires de l'Océan Indien et de la Mer Rouge (S. Lakkis, 1984; Lakkis et Zeidane 1987) ou de l'Atlantique par le détroit de Gibraltar (Seguin, 1972; Greze et coll., 1985), d'espèces nouvelles décrites de l'Atlantique subtropical, voire de Méditerranée même (Grice et Lawson, 1977), ont accru l'inventaire des formes présentes dans cette mer. Les révisions morphologiques récentes de nombreuses espèces ont éclairci les synonymies de certaines d'entre-elles dont il n'est pas toujours tenu compte dans les publications.

L'inventaire fourni ci-dessous se veut aussi exhaustif que possible et tient compte de la nomenclature la plus généralement admise.

Pour faciliter la lecture l'ordre alphabétique des genres a été préféré à la présentation traditionnelle par famille de Rose (1933) ou à celles plus phylétiques de Andronov (1974), Bowman et Abele (1982), Park (1984), Kabata (1984).

Sur les 1938 espèces de Copépodes planctoniques marins recensées (Razouls, 1982), 469 (dont 26 douteuses) ont été signalées en Méditerranée (soit approximativement 24 %).

Liste des Espèces signalées en Méditerranée

Acartia (Acartiidae) : *A. adriatica* Steuer, 1910; *A. bifilosa* (Giesbrecht, 1881); *A. clausi* Giesbrecht, 1889; *A. danae* Giesbrecht, 1889; *A. discaudata* (Giesbrecht, 1881); *A. discaudata mediterranea* Steuer, 1929; *A. dubia* T. Scott, 1894; *A. elmaghraby* Kovalev & Shmeleva, 1980 ? *A. enzoii* Crisafi, 1974; *A. fossae* Gurney, 1927; *A. grani* Sars, 1904; *A. italica* Steuer, 1910; *A. josephinae* Crisafi, 1974; *A. latisetosa* (Krichagin, 1873); *A. longiremis* (Lilljeborg, 1853); *A. margalefi* Alcaraz, 1976; *A. negligens* Dana, 1849; *A. setigera* ?; *A. teclae* Bradford, 1976; *A. tonsa* Dana, 1849;

Acrocalanus (Paracalanidae) : *A. gibber* Giesbrecht, 1888

Aegisthus (Aegisthidae) : *A. aculeatus* Giesbrecht, 1891; *A. mucronatus* Giesbrecht, 1891

Aetideopsis (Aetideidae) : *A. multiserrata* (Wolfenden, 1904); *A. rostrata* Sars, 1903

Aetideus (Aetideidae) : *A. armatus* (Boeck, 1872); *A. giesbrechti* Cleve, 1904°

Amalophora (Scolecithricidae) : *A. affinis* Sars, 1905°

Amalothrix (Scolecithricidae) : *A. auropecten* Giesbrecht, 1892; *A. falcifer* (Farran, 1926)°; *A.*

farrani Rose, 1942°; *A. gracilis* Sars, 1905°; *A. lobata* (Sars, 1920)°; *A. propinqua* (Sars, 1920)°; *A. pseudoaricata* (Park, 1970)*; *A. sarsi* Rose, 1942; *A. valens* (Farran, 1926)°; *A. valida* (Farran, 1908)°

Anomalocera (Pontellidae): *A. patersoni* Templeton, 1837

Arietellus (Arietellidae): *A. pavoninus* Sars, 1905; *A. setosus* Giesbrecht, 1892

Augaptilus (Augaptilidae): *A. anceps* Farran, 1908; *A. glacialis* Sars, 1900; *A. longicaudatus* (Claus, 1863); *A. spinifrons* Sars, 1907

Bradyidius (Aetideidae): *B. bradyi* (Sars, 1884)°; *B. similis* (Sars, 1902)°

Calanoides (Calanidae): *C. carinatus* (Kröyer, 1848)

Calanopia (Pontellidae): *C. elliptica* (Dana, 1849); *C. media* Gurney, 1927

Calanus (Calanidae): *C. finmarchicus* (Gunner, 1770)*; *C. hyperboreus* Kröyer, 1838*; *C. helgolandicus* (Claus, 1863); *C. ponticus* Karavaev, 1894

Calocalanus (Calocalanidae): *C. adriaticus* Shmeleva, 1965; *C. africanus* Shmeleva, 1979; *C. alboranus* Shmeleva, 1979; *C. atlanticus* Shmeleva, 1975; *C. contractus* Farran, 1926; *C. elegans* Shmeleva, 1965; *C. elongatus* Shmeleva, 1968; *C. fusiformis* Shmeleva, 1978; *C. gresei* Shmeleva, 1973; *C. indicus* Shmeleva, 1974; *C. kristalli* Shmeleva, 1968; *C. latus* Shmeleva, 1968; *C. lomonosovi* Shmeleva, 1975; *C. longifurca* Shmeleva, 1975; *C. longisetosus* Shmeleva, 1965; *C. minor* Shmeleva, 1975; *C. namibiensis* Andronov, 1973; *C. neptunus* Shmeleva, 1965; *C. omaniensis* Shmeleva, 1975; *C. ovalis* Shmeleva, 1965; *C. paracontractus* Shmeleva, 1974; *C. parelongatus* Shmeleva, 1979; *C. pavo* (Dana, 1849); *C. pavoninus* Farran, 1936; *C. plumatus* Shmeleva, 1965; *C. pseudocontractus* Bernard, 1958; *C. styliremis* Giesbrecht, 1888; *C. tenuiculus* Andronov, 1973; *C. vivesi* Shmeleva, 1979.

Candacia (Candaciidae): *C. armata* (Boeck, 1872); *C. bipinnata* (Giesbrecht, 1889); *C. curta* (Dana, 1849); *C. elongata* (Boeck, 1872); *C. ethiopica* (Dana, 1849); *C. giesbrechti* Grice & Lawson, 1977; *C. longimana* (Claus, 1863); *C. norvegica* (Boeck, 1864); *C. pachydactyla* (Dana, 1849); *C. tenuimana* (Giesbrecht, 1889); *C. varians* (Giesbrecht, 1892).

Centropages (Centropagidae): *C. aucklandicus* Krämer, 1895; *C. brachiatus* (Dana, 1849); *C. bradyi* Wheeler, 1901; *C. calaninus* (Dana, 1849); *C. chierchiae* Giesbrecht, 1889; *C. hamatus* (Lilljeborg, 1853); *C. kröyeri* Giesbrecht, 1892; *C. ponticus* Karavaev, 1894; *C. typicus* Kröyer, 1849; *C. violaceus* (Claus, 1863)

Chiridius (Aetideidae): *C. armatus* (Boeck, 1872); *C. gracilis* Farran, 1908; *C. obtusifrons* Sars, 1902; *C. poppei* Giesbrecht, 1892

Clausocalanus (Clausocalanidae): *C. arcuicornis* (Dana, 1849); *C. furcatus* (Brady, 1883); *C. jobei* Frost & Fleminger, 1968; *C. lividus* Frost & Fleminger, 1968; *C. mastigophorus* (Claus, 1863); *C. parapergens* Frost & Fleminger, 1968; *C. paululus* Farran, 1926; *C. pergens* Farran, 1926

Clytemnestra (Clytemnestridae): *C. rostrata* (Brady, 1883); *C. scutellata* Dana, 1847

Copilia (Sapphirinidae): *C. denticulata* Claus, 1863; *C. mediterranea* (Claus, 1863); *C. mirabilis* Dana, 1849; *C. quadrata* Dana, 1849; *C. vitrea* (Haeckel, 1864).

Corycaeus (Corycaeidae): *C. africanus* F. Dahl, 1894; *C. agilis* Dana, 1849; *C. andrewsi* Farran, 1911; *C. anglicus* Lubbock, 1857; *C. brehmi* Steuer, 1910; *C. catus* F. Dahl, 1894; *C. clausi* F. Dahl, 1894; *C. crassiusculus* Dana, 1849; *C. dubius* Farran, 1911; *C. flaccus* Giesbrecht, 1891; *C. furcifer* Claus, 1863; *C. giesbrechti* F. Dahl, 1894; *C. latus* Dana, 1849; *C. lautus* Dana, 1849; *C. limbatus* Brady, 1883; *C. lubbocki* (Giesbrecht, 1891); *C. minimus* F. Dahl, 1894; *C. minimus indicus* M. Dahl, 1912; *C. obtusus* Dana, 1849*; *C. ovalis* Claus, 1863; *C. pumilus* M. Dahl, 1912; *C. speciosus* Dana, 1849; *C. subtilis* M. Dahl, 1912; *C. tenuis* (Giesbrecht, 1891); *C. typicus* (Kröyer, 1849).

Ctenocalanus (Clausocalanidae): *C. vanus* Giesbrecht, 1888

Cyclopina (Cyclopinidae): *C. gracilis* Claus, 1863

Delius (Paracalanidae): *D. nudus* (Sewell, 1929)

Diaixis (Diaixidae): *D. hibernica* (A. Scott, 1896); *D. minor* ?; *D. longiremis* ?; *D. pygmaea* (T. Scott, 1899)

Disco (Discoidae): *D. atlanticus* Gordeeva, 1974; *D. erythraeus* Gordeeva, 1974; *D. marinus* Gordeeva, 1974; *D. oceanicus* Gordeeva, 1974; *D. minutus* Grice & Hulsemann, 1965; *D. populosus* Gordeeva, 1976; *D. tropicus* Gordeeva, 1974; *D. vulgaris* Gordeeva, 1974.

Disseta (Heterorhabdidae): *D. palumboi* Giesbrecht, 1889

Epicalymma (Oncaeidae): *E. exigua* (Farran, 1908)°

Euaugaptilus (Augaptilidae): *E. angustus* (Sars, 1905); *E. elongatus* (Sars, 1905); *E. filiger* (Claus, 1863); *E. hecticus* (Giesbrecht, 1889); *E. laticeps* (Sars, 1905); *E. truncatus* (Sars, 1905)

Eucalanus (Eucalanidae): *E. crassus* Giesbrecht, 1888; *E. elongatus* (Dana, 1849); *E. hyalinus* (Claus, 1866); *E. monachus* Giesbrecht, 1888; *E. mucronatus* Giesbrecht, 1888.

Euchaeta (Euchaetidae): *E. marina* (Prestandrea, 1833)

- Euchirella** (Aetideidae): *E. amoena* Giesbrecht, 1888; *E. bitumida* With, 1915; *E. messinensis* (Claus, 1863); *E. rostrata* (Claus, 1866); *E. truncata* Esterly, 1911.
- Euterpina** (Tachydiidae): *E. acutifrons* (Dana, 1847)
- Farrania** (Clausocalanidae): *F. lyra* (Rose, 1937)
- Farranula** (Corycaeidae): *F. carinata* (Giesbrecht, 1891); *F. curta* (Farran, 1911); *F. gracilis* (Dana, 1849); *F. rostrata* (Claus, 1863).
- Gaetanus** (Aetideidae): *G. kruppi* Giesbrecht, 1903; *G. minor* Farran, 1905
- Gaidius** (Aetideidae): *G. pungens* Giesbrecht, 1895*; *G. tenuispinus* (Sars, 1900)*
- Haemocera** (Monstrillidae): *H. danae* Malanquin, 1901
- Haloptilus** (Augaptilidae): *H. acutifrons* (Giesbrecht, 1892); *H. angusticeps* Sars, 1907; *H. fertilis* (Giesbrecht, 1892); *H. fons* Farran, 1908; *H. longicornis* (Claus, 1863); *H. mucronatus* (Claus, 1863); *H. ornatus* (Giesbrecht, 1892); *H. oxycephalus* (Giesbrecht, 1889); *H. plumosus* (Claus, 1863); *H. spiniceps* (Giesbrecht, 1892); *H. tenuis* Farran, 1908; *H. validus* Sars, 1920.
- Hemirhabdus** (Heterorhabdidae): *H. grimaldii* (Richard, 1893)
- Heteramalla** (Scolecithricidae): *H. sarsi* (F) Roe, 1975
- Heterorhabdus** (Heterorhabdidae): *H. abyssalis* (Giesbrecht, 1889); *H. norvegicus* (Boeck, 1872); *H. papilliger* (Claus, 1863); *H. spinifer* Park, 1970; *H. spinifrons* (Claus, 1863); *H. spinosus* Bradford, 1971; *H. vipera* (Giesbrecht, 1889).
- Heterostylites** (Heterorhabdidae): *H. longicornis* (Giesbrecht, 1889); *H. major* (F. Dahl, 1894)
- Ischnocalanus** (Calocalanidae): *I. equalicauda* (Bernard, 1958); *I. gracilis* (Tanaka, 1956); *I. plumulosus* (Claus, 1863); *I. tenuis* (Farran, 1926)*.
- Isias** (Centropagidae): *I. clavipes* Boeck, 1864.
- Labidocera** (Pontellidae): *L. acutifrons* (Dana, 1849); *L. brunescens* (Czerniavsky, 1868); *L. detruncata* (Dana, 1849); *L. kröyeri* (Brady, 1883); *L. madurae* A. Scott, 1909; *L. orsnii* Giesbrecht, 1889; *L. pavo* Giesbrecht, 1889; *L. wollastoni* (Lubbock, 1857).
- Lophothrix** (Scolecithricidae): *L. latipes* (T. Scott, 1894)
- Lubbockia** (Oncaeidae): *L. aculeata* Giesbrecht, 1891; *L. brevis* Farran, 1908; *L. squillimana* Claus, 1863.
- Lucicutia** (Lucicutiidae): *L. atlantica* Wolfenden, 1904*; *L. clausi* (Giesbrecht, 1889); *L. curta* Farran, 1905; *L. flavicornis* (Claus, 1863); *L. gaussae* Grice, 1963; *L. gemina* Farran, 1926; *L. grandis* (Giesbrecht, 1895)*; *L. longicornis* (Giesbrecht, 1889); *L. longiserrata* (Giesbrecht, 1889)*; *L. lucida* Farran, 1908; *L. ovalis* (Giesbrecht, 1889)*; *L. pera* A. Scott, 1909; *L. simulans* Sars, 1920; *L. wolfendeni* Sewell, 1932*.
- Macrosetella** (Miraciidae): *M. gracilis* (Dana, 1848)
- Mecynocera** (Mecynoceridae): *M. clausi* I.C. Thompson, 1888
- Megacalanus** (Megacalanidae): *M. princeps* Wolfenden, 1904
- Mesocalanus** (Calanidae): *M. tenuicornis* (Dana, 1849)
- Mesorhabdus** (Heterorhabdidae): *M. brevicaudatus* (Wolfenden, 1905)
- Metridia** (Metridinidae): *M. brevicauda* Giesbrecht, 1889; *M. curticauda* Giesbrecht, 1889; *M. lucens* Boeck, 1864; *M. macrura* Sars, 1905; *M. princeps* Giesbrecht, 1889.
- Microcalanus** (Clausocalanidae): *M. pygmaeus* (Sars, 1900); *M. pusillus* Sars, 1903
- Microsetella** (Ectinosomatidae): *M. norvegica* (Boeck, 1864); *M. rosea* (Dana, 1847)
- Mimocalanus** (Spinocalanidae): *M. brodskyi* Razouls, 1974; *M. cultrifer* Farran, 1908; *M. heronae* Damkaer, 1975*.
- Miracia** (Miraciidae): *M. efferata* Dana, 1852; *M. minor* T. Scott, 1894
- Monacilla** (Spinocalanidae): *M. typica* Sars, 1905
- Monstrilla** (Monstrillidae): *M. conjunctiva* Giesbrecht, 1902; *M. gracilicauda* Giesbrecht, 1892; *M. grandis* Giesbrecht, 1891; *M. helgolandica* Claus, 1863; *M. longiremis* Giesbrecht, 1892.
- Monstrillopsis** (Monstrillidae): *M. dubia* (T. Scott, 1904)
- Mormonilla** (Mormonillidae): *M. minor* Giesbrecht, 1891; *M. phasma* Giesbrecht, 1891
- Nannocalanus** (Calanidae): *N. minor* (Claus, 1863)
- Neocalanus** (Calanidae): *N. gracilis* (Dana, 1849); *N. robustior* (Giesbrecht, 1888)
- Oculosetella** (Miraciidae): *O. gracilis* (Dana, 1849)
- Oithona** (Oithonidae): *O. atlantica* Farran, 1908; *O. brevicornis* Giesbrecht, 1891; *O. decipiens* Farran, 1913; *O. fallax* Farran, 1913; *O. frigida* Giesbrecht, 1902; *O. hamata* Rosendorn, 1917; *O. hebes* Giesbrecht, 1891; *O. helgolandica* Claus, 1863; *O. linearis* Giesbrecht, 1891; *O. minuta* T. Scott, 1894; *O. nana* Giesbrecht, 1892; *O. plumifera* Baird, 1843; *O. plumifera atlantica* Früchtl, 1923; *O. pseudovivida*? *O. robusta* Giesbrecht, 1891; *O. setigera* (Dana, 1849); *O. setigera linearis*?; *O. similis* Claus, 1866; *O. simplex*

Farran, 1913; *O. tenuis* Rosendorn, 1917; *O. vivida* Farran, 1913.

Oncaea (Oncaeidae): *O. africana* Shmeleva, 1979; *O. alboranica* Shmeleva, 1979; *O. atlantica* Shmeleva, 1967; *O. bathyalis* Shmeleva, 1968; *O. borealis* Sars, 1918; *O. brodskii* Shmeleva, 1968; *O. conifera* Giesbrecht, 1891; *O. curta* Sars, 1916; *O. dentipes* Giesbrecht, 1891; *O. furnestini* Shmeleva, 1979; *O. gracilis* (Dana, 1849); *O. ivlevi* Shmeleva, 1966; *O. longipeda* Shmeleva ?; *O. longipes* Shmeleva, 1968; *O. media* Giesbrecht, 1891; *O. mediterranea* (Claus, 1863); *O. minima* Shmeleva, 1968; *O. minor* Shmeleva, 1979; *O. minuta* Giesbrecht, 1892; *O. mollicula* Gordeeva, 1975; *O. neobscura* Razouls, 1969*; *O. notopus* Giesbrecht, 1891; *O. obscura* Farran, 1908*; *O. ornata* Giesbrecht, 1891; *O. ovalis* Shmeleva, 1966; *O. parobscura* Shmeleva, 1979*; *O. prendeli* Shmeleva, 1966; *O. pumilis* Heron, 1977; *O. rufa* Boxshall & Böttger, 1987; *O. shmelevi* Gordeeva, 1972; *O. similis* Sars, 1918; *O. subtilis* Giesbrecht, 1892; *O. tenella* Sars, 1916; *O. tenuimana* Giesbrecht, 1891; *O. tregoubovi* Shmeleva, 1968; *O. venusta* Philippi, 1843; *O. venusta venella* Farran, 1929; *O. vodjanitskii* Shmeleva & Delalo, 1965; *O. zernovi* Shmeleva, 1966.

Onchocalanus (Phaennidae): *O. affinis* With, 1915; *O. cristatus* (Wolfenden, 1904); *O. trigoniceps* Sars, 1905.

Pachos (Oncaeidae): *P. punctatum* (Claus, 1863)

Paracalanus (Paracalanidae): *P. aculeatus* Giesbrecht, 1888; *P. denudatus* Sewell, 1929; *P. indicus* Wolfenden, 1905; *P. nanus* Sars, 1907; *P. parvus* (Claus, 1863).

Paracandacia (Candaciidae): *P. hispinosa* (Claus, 1863); *P. simplex* (Giesbrecht, 1889)

Paradisco (Discoidae): *P. gracilis* Gordeeva, 1975; *P. mediterraneus* (Gordeeva, 1974)

Paraeuchaeta (Euchaetidae): *P. acuta* (Giesbrecht, 1892); *P. bisinuata* (Sars, 1907); *P. concinna* (Dana, 1849); *P. hanseni* (With, 1915); *P. hebes* (Giesbrecht, 1888); *P. media* (Giesbrecht, 1888); *P. norvegica* (Boeck, 1872); *P. pubera* (Sars, 1907); *P. sarsi* (Farran, 1908); *P. spinosa* (Giesbrecht, 1892); *P. tonsa* (Giesbrecht, 1895).

Paramisophria (Arietellidae): *P. cluthae* T. Scott, 1897

Parapontella (Parapontellidae): *P. brevicornis* (Lubbock, 1857)

Pareucalanus (Eucalanidae): *P. attenuatus* (Dana, 1849)

Paroithona (Oithonidae): *P. parvula* Farran, 1908; *P. pulla* Farran, 1913

Parvocalanus (Paracalanidae): *P. crassirostris* (Dahl, 1894)

Phaenna (Phaennidae): *P. spinifera* Claus, 1863

Pleurommama (Metridinidae): *P. abdominalis* (Lubbock, 1856); *P. borealis* (F. Dahl, 1893); *P. gracilis* (Claus, 1863); *P. piseki* Farran, 1929; *P. robusta* (F. Dahl, 1893); *P. xiphias* (Giesbrecht, 1889)

Pontella (Pontellidae): *P. atlantica* (Milne Edwards, 1840); *P. elegans* (Claus, 1892); *P. inermis* Brady, 1883*; *P. lobiancoi* (Canu, 1888); *P. mediterranea* (Claus, 1863);

Pontellina (Pontellidae): *P. plumata* (Dana, 1849)

Pontellopsis (Pontellidae): *P. regalis* (Dana, 1849); *P. villosa* Brady, 1883

Pontoeciella (Pontoeciellidae): *P. abyssicola* (T. Scott, 1894)

Prodisco (Discoidae): *P. princeps* Gordeeva, 1975; *P. secundus* Gordeeva, 1975

Pseudocalanus (Clausocalanidae): *P. minutus elongatus* (Boeck, 1864)

Pseudochirella (Aetideidae): *P. cryptospina* (Sars, 1905); *P. obtusa* (Sars, 1905)

Pseudocyclops (Pseudocyclopidae): *P. obtusatus* Brady & Robertson, 1873; *P. umbraticus* Giesbrecht, 1893

Ratania (Rataniidae): *R. flava* Giesbrecht, 1892

Rhincalanus (Eucalanidae): *R. cornutus* (Dana, 1849); *R. nasutus* Giesbrecht, 1888

Sapphirina (Sapphirinidae): *S. angusta* Dana, 1849; *S. auronitens* Claus, 1863; *S. auronitens sinuicauda* Lehnhofer, 1929; *S. bicuspidata* Giesbrecht, 1891; *S. darwini* Haeckel, 1864; *S. gastrica* Giesbrecht, 1891; *S. gemma* Dana, 1849; *S. intestinata* Giesbrecht, 1891; *S. iris* Dana, 1849; *S. lactens* Giesbrecht, 1892; *S. maculosa* Giesbrecht, 1892; *S. metallina* Dana, 1849; *S. nigromaculata* Claus, 1863; *S. opalina* Dana, 1849; *S. opalina darwini* Lehnhofer, 1929; *S. ovatolanceolata* Dana, 1849; *S. ovatolanceolata gemma* Lehnhofer, 1929; *S. pyrosomatis* Giesbrecht, 1892; *S. sali* Farran, 1929; *S. scarlata* Giesbrecht, 1891; *S. sinuicauda* Brady, 1883; *S. vorax* Giesbrecht, 1891

Scaphocalanus (Scolecithricidae): *S. amplius* Park, 1970*; *S. brevirostris* Park, 1970; *S. curtus* (Farran, 1926); *S. echinatus* (Farran, 1905); *S. invalidus* Hure & Scotto di Carlo, 1968; *S. magnus* (T. Scott, 1894); *S. similis* Hure & Scotto di Carlo, 1968*; *S. subcurtus* Park, 1970*.

Scolecithricella (Scolecithricidae): *S. abyssalis* (Giesbrecht, 1888); *S. dentata* (Giesbrecht, 1892); *S. denticulata* Tanaka, 1962; *S. dubia* Giesbrecht, 1892*; *S. minor* (Brady, 1883); *S. orientalis* Mori, 1937°; *S. ovata* (Farran, 1905); *S. profunda* Giesbrecht, 1892*; *S. propinqua* Sars, 1920°; *S. subvittata* Rose, 1942; *S. vittata* (Giesbrecht, 1892).

Scolecithrix (Scolecithricidae) : *S. bradyi* Giesbrecht, 1888; *S. danae* (Lubbock, 1856); *S. fowleri* Farran, 1926°; *S. longipes* Giesbrecht, 1892°; *S. tenuiserrata* Giesbrecht, 1892°.

Scopalatum (Scolecithricidae) : *S. dubia* (M) (T. Scott, 1894)

Spinocalanus (Spinocalanidae) : *S. abyssalis* Giesbrecht, 1888; *S. brevicaudatus* Brodsky, 1950; *S. caudatus* Sars, 1920*; *S. longicornis* Sars, 1900; *S. magnus* Wolfenden, 1904; *S. oligospinosus* Park, 1970; *S. spinosus* Farran, 1908;

Stephos (Stephidae) : *S. gyrans* (Giesbrecht, 1892)

Temora (Temoridae) : *T. longicornis* (Müller, 1792); *T. stylifera* (Dana, 1849)

Temorites (Bathypontiidae) : *T. brevis* Sars, 1900

Temoropia (Temoridae) : *T. mayumbaensis* T. Scott, 1894

Tharybis (Tharybidae) : *T. macrophtalma* Sars, 1902

Thaumaleus (Monstrillidae) : *T. longispinosus* (Bourne, 1890); *T. reticulatus* Giesbrecht, 1892; *T. rigidus* (I.C. Thompson, 1888); *T. thompsoni* Giesbrecht, 1892.

Undeuchaeta (Aetideidae) : *U. plumosa* (Lubbock, 1856)

Undinella (Tharybidae) : *U. brevipes* Farran, 1908; *U. stirni* Grice, 1971

Undinula (Calanidae) : *U. vulgaris* (Dana, 1849)

Valdiviella (Aetideidae) : *V. oligarthra* (Fjuv V.) Steuer, 1904

Vetoria (Sapphirinidae) : *V. granulosa* (Giesbrecht, 1891); *V. longifurca* (Rose & Vaissière, 1952); *V. parva* (Farran, 1936).

Xanthocalanus (Phaennidae) : *X. agilis* Giesbrecht, 1892; *X. fallax* Sars, 1921; *X. minor* Giesbrecht, 1892; *X. mixtus* Sars, 1920.

* localisations douteuses en Méditerranée ou espèces en synonymies

°genre non toujours admis par tous les auteurs

RÉFÉRENCES

- ANDRONOV V.N., 1974. Phylogenetic relation of large taxa within the suborder Calanoida (Crustacea, Copepoda). *Zool. Zh.* **53** (7) : 1002-1012.
- BOWMAN T. E. & L.G. ABELE, 1982. Classification of the Recent Crustacea. In : *The Biology of Crustacea*, 1 : 1-27. Edit. D.E. Bliss, Acad. Press.
- GIESBRECHT W., 1892. Systematik und Faunistik der pelagischen Copepoden des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeres-Abschnitte. *Fauna Flora Golf. Neapel* **19** : 1-831, pls. 1-54.
- GIESBRECHT W. & O. SCHMEIL, 1898. Copepoda I. *Gymnoplea. Tierreich* **6** : I-XVI : 1-169.
- GREZE V.N., A.V. KOVALEV, E.P. BALDINA, O.K. BILEVA, A.A. SHMELEVA, 1995. Zooplankton transfer through the Gibraltar Strait and peculiarities of its taxonomic composition and distribution in adjacent areas. *Inv. Pesq.* **49** (1) : 3-13.
- GRICE G.A. & T.J. LAWSON, 1977. *Candacia giesbrechti*, a new calanoid copepod from the Mediterranean Sea. *Vie Milieu* **27** (2-A) : 263-271
- KABATA Z., 1984. Discussion on Copepod phylogeny. *Syllogeus* **58** : 197-208.
- KOVALEV A.V. et A.A. SHMELEVA, 1982. Fauna veslonogikh rachkov (Copepoda) Sredizemnogo morya. *Ekologiya Morya* **8** : 82-87 (en Russe).
- LAKKIS S., 1984. On the presence of some rare copepods in the Levantine basin. *Crustaceana suppl.* **7** : 286-304
- LAKKIS S. et R. ZEIDANE, 1987. Les Corycaeidae (Copepoda, Cyclopoidea) des eaux libanaises : observations faunistiques et écologiques. *J. Plankton Res.* **9** (1) : 15-25.
- MAZZA J., 1966. Les Copépodes de la Méditerranée (Bassin occidental). *Comm. int. Explor. sc. Mer Médit.* : 1-99. 20e Congrès, Bucarest.
- PARK T., 1984. Phylogeny of calanoid copepods. *Syllogeus* **58** : 191-196.
- RAZOULS C., 1982. Répertoire mondial taxinomique et bibliographique provisoire des Copépodes planctoniques marins et des eaux saumâtres. Divers systèmes de classification. Edit. Inst. d'Ethnologie. Musée de l'Homme, Paris. Archives et Documents, Micro-édition, 875 p.
- ROSE M., 1933. Copépodes pélagiques. In : *Faune de France* **26** : 1-374.
- SEGUIN G., 1972. Sur la présence, dans les eaux d'Alger (Algérie) de Copépodes considérés comme d'origine Atlantique. *Bull. Soc. Hist. nat. Afr. Nord. Alger* **63** (3-4) : 25-31.

Reçu le 16 juillet 1990; received July 16, 1990

Accepté le 14 septembre 1990; accepted September 14, 1990

ANALYSE D'OUVRAGE / BOOK REVIEW

CORNUET P., 1987. *Eléments de virologie végétale*. INRA Ed., 220 p, 170 F.

La virologie végétale doit beaucoup à P. Cornuet qui transmet dans cet ouvrage une synthèse des résultats acquis pendant un siècle de recherche dont son expérience d'agronome et de biologiste moléculaire fait partie intégrante.

Les virus, responsables de maladies et de mort, ont permis d'expliquer les mécanismes du vivant.

Les virus de l'homme, de l'animal et du végétal sont fort similaires, mais la virologie végétale constitue une discipline originale par les groupes de virus concernés, par leurs stratégies de répllication, par la transmission de l'infection de cellule à cellule et de plante à plante et par les mécanismes réactionnels de l'hôte.

Le traité s'organise autour de 7 chapitres :

- Virus et maladies à virus des plantes
- Constitution, structure et architecture des virus
- Réplication des virus à RNA, à DNA et des viroïdes
- Le virus dans son environnement cellulaire et tissulaire
- La transmission des virus de plante à plante

- La lutte contre les maladies à virus des plantes

- Le monde des virus dans le monde (avec une classification des virus).

Organismes les plus simples, les virus ne comportent qu'un petit nombre de gènes et constituent des modèles d'étude en biologie moléculaire. La présence et la répllication des virus induisent des disfonctionnements de la cellule permettant de mieux comprendre le fonctionnement de celle-ci. Ils peuvent y introduire des informations génétiques étrangères; ils sont un agent de transformation du génome végétal. La connaissance des virus et, notamment, la biologie moléculaire, ouvrent la voie à de nouvelles méthodes de diagnostic et de lutte, base des moyens thérapeutiques de demain.

La bibliographie comportant des ouvrages généraux et des titres sélectionnés groupés par thème, ainsi qu'un glossaire et un index facilitant la lecture, complètent judicieusement le livre

On ne peut que recommander la lecture de cet ouvrage, document de référence clair et concis, d'une portée pédagogique certaine, aux étudiants et chercheurs, aux biologistes moléculaires, aux agronomes, aux pathologistes et aux agents des Services de protection des végétaux et de l'environnement.

Nicole COINEAU

ANALYSE D'OUVRAGE / BOOK REVIEW

- La lutte contre les maladies à virus des plantes

- Le monde des virus dans le monde (avec une classification des virus)

Organismes les plus simples, les virus ne comportent qu'un petit nombre de gènes et contiennent des modèles d'étude en biologie moléculaire. La présence et la répartition des virus indiquent des distinctions de la cellule permettant de mieux comprendre le fonctionnement de celle-ci. Ils peuvent y introduire des informations génétiques étrangères; ils sont un agent de transition non du génome végétal. La connaissance des virus et, notamment, la biologie moléculaire, ouvrent la voie à de nouvelles méthodes de diagnostic et de lutte, base des moyens thérapeutiques de demain.

La bibliographie comportant des ouvrages récents et des titres sélectionnés groupés par thème, ainsi qu'un glossaire et un index facilitent la lecture, complétant judicieusement le livre.

On ne peut que recommander la lecture de cet ouvrage, document de référence clair et concis, d'une portée pédagogique certaine, aux étudiants et chercheurs, aux biologistes moléculaires, aux agronomes, aux pathologistes et aux agents des services de protection des végétaux et de l'environnement.

Nicole COINEAU

GORNUEF P., 1987. Elements de virologie végétale. Ed. INRA, 220 p., 170 F.

La virologie végétale doit beaucoup à P. Gornuef qui a rassemblé dans cet ouvrage une synthèse des résultats acquis pendant un siècle de recherche dans son domaine d'agronomie et de biologie moléculaire. Les virus responsables de maladies et de mort ont permis d'expliquer les mécanismes du vivant.

Les virus de l'homme, de l'animal et du végétal sont fort similaires, mais la virologie végétale constitue une discipline originale par les groupes de virus concernés, par leurs stratégies de répartition, par la transmission de l'infection de cellule à cellule et de plante à plante et par les mécanismes particuliers de l'hôte.

Le texte s'organise autour de 7 chapitres :

- Virus et maladies à virus des plantes
- Constitution, structure et architecture des virus
- Réplication des virus à RNA à DNA et des virus
- Le virus dans son environnement cellulaire et tissulaire
- La transmission des virus de plante à plante

Directeur gérant de la publication : A. GUILLE

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

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

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

INSTRUCTIONS AUX AUTEURS

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 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.

Les tirages à part, 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. 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.

Reprints can be ordered by using the form enclosed with the galley-proofs.

VIE ET MILIEU, 1991, 41 (1)

Life and Environment

SOMMAIRE – CONTENTS

Constituants minéraux majeurs des Algues et Phanérogames marines du Bassin d'Arcachon (Façade Méridionale Atlantique de la France) <i>Major mineral constituents in algae and marine phanerogams of Arcachon Bay (Southern front of the French Atlantic)</i>	J.C. DUMON & Y. LAPAQUELLERIE	1
Le Méiobenthos des sables fins infralittoraux de Banyuls-sur-Mer : données quantitatives <i>The meiobenthos of infralittoral fine sands off Banyuls-sur-Mer : quantitative data</i>	J.Y. BODIOU & P. ALBERT	11
Etude histo-analytique de l'intoxication par l'argent chez deux Mollusques d'eau douce, <i>Dreissena polymorpha</i> et <i>Viviparus viviparus</i> <i>Histoanalytical study of silver intoxication in two freshwater molluscs, Dreissena polymorpha and Viviparus viviparus</i>	M. MARTOJA & M. TRUCHET	21
Exploitation des milieux et organisation de l'espace chez deux Mustelides européens : la Fouine et le Putois <i>Environment exploitation and space organization of two european Mustelids : Stone Marten and Polecat</i>	T. LODE	29
Effects of the chelating agent Nitriilotriacetic acid (NTA) on the toxicity of metals (Cd, Cu, Zn and Pb) in the Sea Urchin <i>Paracentrotus lividus</i> Lmk R. BRUNETTI, MP. MARIN, M. BRESSAN, M. ZORDAN & A. SOGGIA		39
Structure démographique et éthologie alimentaire de l'Ecrevisse Pallipède <i>Austropotamobius pallipes</i> dans quatre cours d'eau <i>Demographic structure and feeding ethology in the crayfish Austropotamobius pallipes of four rivers</i>	A. ZEKHNINI & C. CHAISEMARTIN	45
<i>Lumbrineris cingulata</i> (Polychaeta, Lumbrineridae) et <i>Scolelepis mesnili</i> (Polychaeta, Spionidae) en Méditerranée <i>Lumbrineris cingulata (Polychaeta, Lumbrineridae) and Scolelepis mesnili (Polychaeta, Spionidae) new species for the Mediterranean</i>	R. CAPACCIONI-AZZATI	55
Biométrie et répartition de quelques populations d' <i>Aphaenogaster</i> (suprasp.) <i>Senilis</i> (hyménoptères formicidae) du Bassin méditerranéen Occidental et du Maroc <i>Biometrical features and distribution of some population of Aphaenogaster (suprasp.) senilis (hymenoptera, formicidae) from the Western Mediterranean area and Morocco</i>	H. CAGNIANT, X. ESPADALER & P. COLOMBEL	61
Inventaire des Copépodes planctoniques Méditerranéens <i>Survey of planktonic mediterranean copepods</i>	C. RAZOULS & J. DURAND	73
Analyse d'ouvrage – Book review		79