

ISSN 0240-8759

Vie et Milieu

Life and Environment

Vol. 42 n° 1 – Mars 1992

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 - Life and Environment publie des contributions concernant les divers aspects de l'écologie, la biologie et la systématique dans les milieux marins, lagunaires et terrestres :

- biologie et écologie des organismes, des populations et des écosystèmes
- réseaux trophiques, flux énergétiques
- écologie benthique
- pollution
- écologie numérique, modélisation
- évolution et phylogénie

Un numéro à thème paraît chaque année.

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 - Life and Environment publishes contributions in the fields of Ecology, Biology and Systematics with emphasis on marine, lagoonal and terrestrial milieus :

- Organisms, communities and ecosystems biology and ecology
- Trophic webs, energetics
- Benthic ecology
- Pollution
- Numerical ecology, modelling
- Evolutionary biology and phylogeny

Each year, a single or double issue is devoted to a special topic.

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).

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

ABONNEMENTS/SUBSCRIPTIONS 1992

Un an (4 numéros) / <i>Annual subscription (4 issues)</i>	FRANCE	AUTRES PAYS
Adresser le paiement à l'ordre de / <i>Address payment to the order of:</i>	. 630 F	840 F

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

MODALITÉS DE LA REPRODUCTION DE *Gobius niger* (TELEOSTEI, GOBIIDAE) DANS UNE LAGUNE MÉDITERRANÉENNE

Reproductive cycle of Gobius niger (Teleostei, Gobiidae) in a Mediterranean Brackish Lagoon

J.-C. JOYEUX, J.-A. TOMASINI et J.-L. BOUCHEREAU

Laboratoire d'Ichthyologie, Département Biologie, évolution, environnement, Université de Montpellier II Sciences et Techniques du Languedoc, place E. Bataillon, case 102, 34 095 Montpellier cedex 5

GOBIIDAE
MÉDITERRANÉE
REPRODUCTION
PHOTOPÉRIODE
TEMPÉRATURE

RÉSUMÉ – Dans la lagune de Mauguio, sur les côtes méditerranéennes françaises, 5092 *Gobius niger* Linné, 1758 ont été échantillonnés entre septembre 1985 et décembre 1989. Tous les Poissons ont été sexés et mesurés. Chaque individu a été pesé de même que leur masse éviscérée, celles du foie et des gonades. En 1989, les masses sèches de l'animal éviscéré, du foie et des gonades ont été mesurées. Les rapports gonosomatiques et hépatosomatiques, humides et secs, ont été calculés, ainsi que les facteurs de condition. Les taux de matière sèche de la masse éviscérée, du foie et des gonades ont été estimés. Les moyennes ont été calculées pour chaque mois selon le sexe. Il apparaît que la lumière et la température interagissent sur le développement gonadique de *G. niger*. La reproduction est réalisée à des températures égales ou supérieures à 12 °C et à des photopériodes voisines ou supérieures à 12 heures. En fin de saison de ponte, la température semble être le facteur dominant pour le maintien d'une activité reproductrice. L'utilisation de réserves, essentiellement stockées dans le foie, au début et au cours de la reproduction, est importante, surtout chez les femelles. La condition, particulièrement faible au printemps, laisse suggérer une certaine mortalité à cette époque pour les deux sexes. On peut, par ailleurs, estimer qu'une femelle est apte à pondre lorsqu'elle présente un rapport gonosomatique supérieur ou égal à 18 pour cent.

GOBIIDAE
MEDITERRANEAN SEA
REPRODUCTION
PHOTOPERIOD
TEMPERATURE

ABSTRACT – In the brackish lagoon of Mauguio, on the French Mediterranean coast, 5092 *Gobius niger* Linné, 1758 were caught with trap-nets between September 1985 and December 1989. All fishes were sexed and measured. Each individual was weighed and carcase, liver and gonad mass were also determined. For 1989 samples, dry weights of carcase, liver and gonads were measured. Wet and dry gonosomatic and hepatosomatic indices, and condition factors were calculated. Rates of dry material for carcase, liver and gonads were estimated. At least, means were calculated for each sex and each month. It appears that light and temperature have a large influence on gonadal development of *G. niger*. This fish achieves reproduction when temperature is equal to or higher than 12 °C and day length at least 12 hours. During the last part of the breeding season, temperature seems to be the dominant factor in promoting reproductive activity. Utilization of energy reserves, stored predominantly in the liver, is important at the beginning or during the season of reproduction, particularly for females. The condition is very low in spring for both sexes and suggests some mortality at this period. Statistically, a female can spawn when her gonosomatic index exceeds 18 per cent.

INTRODUCTION

Si le cycle reproductif de nombreux Gobies est plus ou moins bien connu (Miller, 1984), peu d'auteurs se sont attachés à déterminer l'influence des facteurs climatiques, comme la température ou la photopériode, sur la reproduction de ces Poissons. Dans la région atlanto-méditerranéenne en particulier, la corrélation entre ces phénomènes n'a été étudiée que par Moiseyeva et Rudenko (1979). C'est à De Vlaming que l'on doit la plus grande contribution dans ce domaine (1971, 1972a, b, c, d) au sujet de la régulation du cycle sexuel du Gobiidé *Gillichthys mirabilis* des côtes nord-américaines du Pacifique. Cet auteur a principalement axé ses recherches sur l'influence de la température et de la photopériode sur la régulation de la reproduction, sans négliger les autres facteurs pouvant agir sur les phénomènes reproductifs. L'alimentation, l'utilisation de réserves ou l'âge de l'animal (Guitel, 1892; De Vlaming, 1971; Munroe et Lotspeich, 1979; Joyeux *et al.*, 1991 a, b) peuvent notamment jouer des rôles importants. Ces deux types de facteurs, abiotiques et biotiques, agissent en synergie et influent à tous les niveaux de la reproduction : âge de première maturité sexuelle, fécondité, date et durée de la période de ponte, nombre d'ovipositions par les femelles, etc.

Pour étudier ces aspects, nous avons utilisé comme modèle le Gobie noir *Gobius niger* Linné, 1758. C'est un Gobiidé pouvant atteindre 165 mm de longueur totale (Fabi et Giannetti, 1984) et l'âge de 5 ans (Fabi et Giannetti, 1984; Nash, 1984). Présent sur le littoral atlantique de la Norvège à la Mauritanie, il vit aussi sur les deux rives de la Méditerranée et en mer Noire (Miller, 1986). La reproduction de cette espèce a été étudiée, succinctement, en Atlantique par Le Menn (1974), Vaas *et al.* (1975), Nash (1984) et Vesey et Langford (1985) et en Méditerranée par Joyeux *et al.* (1991b et c), particulièrement en ce qui concerne la fécondité, le sex ratio et le nombre de pontes.

MILIEU, MATÉRIEL ET MÉTHODES

Située sur la façade méditerranéenne française, la lagune de Mauguio, décrite à de nombreuses reprises (Quignard *et al.*, 1983 et 1984), présente une surface de 3 100 ha. Peu profonde, au maximum 1,30 m, elle est reliée à la mer par un chenal de 1 050 m de longueur. Le fond est de nature vaseuse à sablo-vaseuse. La salinité subit de grandes variations spatio-temporelles et fluctue entre 5 et 37 ‰. La température suit étroitement celle de l'air. La richesse en matière organique du milieu est importante et peut conduire à des crises dystrophiques.

Entre septembre 1985 et décembre 1989, 5092 *G. niger*, 2441 mâles et 2651 femelles, ont été capturés dans la lagune de Mauguio. Les échantillonnages proviennent des débarquements des pêches professionnelles. Celles-ci sont effectuées à l'aide d'un filet fixe : la capéchade, sorte de grand verveux à maille de 4 à 10 mm (Bouchereau *et al.*, 1989).

Après avoir sexé tous les Poissons, la longueur totale (Lt) de chacun d'eux a été mesurée; l'individu entier (MP), les gonades (MG), le foie (MF) et l'animal éviscéré (MV) ont ensuite été pesés. Chez les mâles, les vésicules séminales ne sont pas prises en compte dans la masse des testicules. Les mesures sont précises au cg près entre septembre 1985 et décembre 1987, au mg près durant le reste de l'étude.

Au cours de l'année 1989, et consécutivement aux mesures précédentes, après avoir été dilacérés, les carcasses, foies et gonades de 1519 individus (835 ♂ et 684 ♀) ont été déshydratés en enceinte thermostatée à 70 °C jusqu'à masse constante. Les masses sèches de l'animal éviscéré (MVS), du foie sec (MFS) et des gonades sèches (MGS) ont été mesurées au mg.

A partir des masses humides, on a calculé les rapports gonosomatiques ($RGS=100.MG/(MP-MG)$) et hépatosomatiques ($RHS=100.MF/(MP-MF)$) individuels.

A partir des masses sèches, on a déterminé les taux de matière sèche de la masse éviscérée ($TC=100.MVS/MV$), du foie ($TF=100.MFS/MF$) et des gonades ($TG=100.MGS/MG$), les rapports gonosomatique sec ($RGSs=100.MGS/MVS$) et hépatosomatique sec ($RHSs=100.MFS/MVS$) de chaque individu.

Pour la détermination du facteur de condition individuel K, qui correspond au rapport de la masse réelle observée M_o d'un Poisson par la masse théorique M_t (M_o/M_t), plusieurs expressions sont habituellement employées : $K = M_o/\text{longueur}^3$ (Fulton, 1911; Bauchot et Bauchot, 1978), expression qui suppose que la croissance est allométrique; $K = M_o/\text{longueur}^b$; $K = M_o/a.\text{longueur}^b$ (Le Cren, 1951), les paramètres a et b étant tirés des relations longueur - masse. Mais chacune de ces méthodes présente des inconvénients, surtout si des comparaisons entre échantillons sont à faire : ignorance d'une croissance allométrique dans le cas du coefficient de Fulton, dépendance à l'égard de l'échantillonnage (nombre relatif de petits et grands animaux dans les échantillons, influence de l'importance numérique des échantillons lors du calcul de a et b), non prise en compte d'éventuelles modifications allométriques temporaires. Il nous a donc paru judicieux d'intégrer une correction éventuelle au calcul du coefficient de condition permettant de

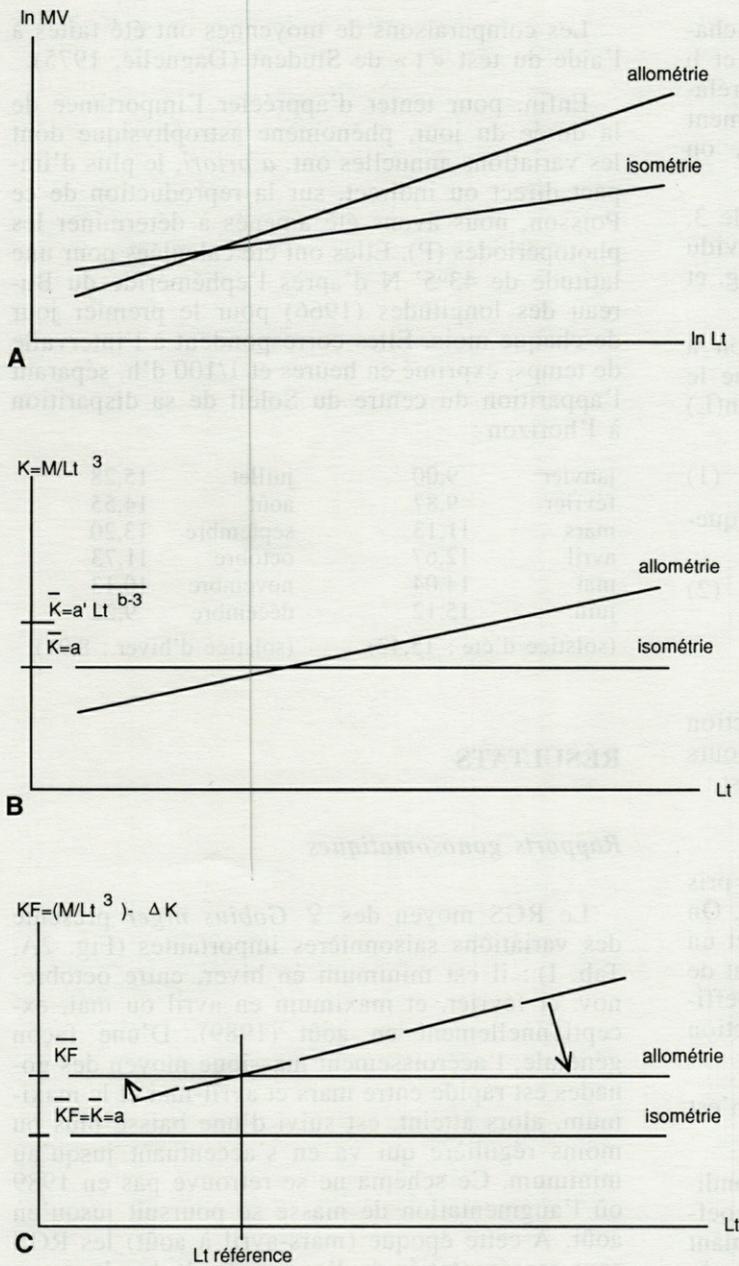


Fig. 1. - Représentation schématique des différentes étapes suivies dans l'élaboration du coefficient corrigé de condition. A, relations théoriquement observées entre la taille et la masse des individus pour des croissances iso- et allométriques; B, relations théoriquement attendues entre la taille et le coefficient de Fulton; C, relations théoriquement réalisées par la correction.

Schematic representation of the different stages for elaboration of corrected condition coefficient. A, relations theoretically observed between size and mass of individuals for iso- and allometric growth; B, relations theoretically considered between size and Fulton coefficient; C, relations theoretically realized by the correction.

supprimer la variation de K suivant la taille. Celle-ci consiste à horizontaliser la droite $K=f(Lt)$ par rapport à une référence constante, ce qui permet alors d'établir des comparaisons à taille égale (équivalente), même s'il y a très peu d'individus pour le sexe, le mois et la classe de taille considérée. Le raisonnement est le suivant : pour comparer des échantillons dont les distributions de taille et les degrés d'allométrie sont différents (Fig. 1A), et donc pour lesquels les droites $K=f(Lt)$, lorsque b est différent de 3, ne sont pas horizontales et donc que la condition moyenne K de l'échantillon dépend directement du nombre relatif de grands et de petits individus (Fig. 1B), il peut se révéler utile d'horizontaliser les droites par rapport à une longueur constante (Fig. 1C). On

pourra alors, quelle que soit l'importance de l'échantillon, la distribution des tailles à l'intérieur de celui-ci ou la valeur de b, comparer le K corrigé (KF) avec n'importe quel autre KF. Ceci revient à considérer tous les individus comme ayant la longueur de référence et à suivre l'évolution au cours du temps de KF pour une seule classe de taille. Evidemment, le choix de la longueur de référence n'est pas innocent et une autre longueur aurait fourni des résultats différents puisque le pivot n'est plus situé au même endroit. La référence que nous avons choisie, 70 mm Lt, nous a paru être celle qui apportait le plus d'information. Elle correspond, en effet, à une taille bien représentée chez les individus 1⁺ au cours de l'ensemble de leur première saison de ponte (Joyeux *et al.*, 1991 c).

Dans un premier temps, on détermine pour chaque mois et selon le sexe, les paramètres a et b de la relation taille-masse $MV=a.Lt^b$. La corrélation entre $\ln(MV)$ et $\ln(Lt)$ étant statistiquement significative, dans tous les cas traités ici, on compare b à 3.

Si b n'est pas significativement différent de 3, au seuil de 0,05, on utilise pour chaque individu la formule $K=MV.10^5/Lt^3=KF$ avec MV en mg, et Lt en mm (valeurs observées).

Si b est statistiquement différent de 3, on a théoriquement, c'est-à-dire en considérant que le coefficient de corrélation entre $\ln(M)$ et $\ln(L)$ égale 1 :

$$K=M.10^5/L^3, \text{ donc : } M=K.L^3/10^5 \quad (1)$$

de même, avec la régression on a théoriquement :

$$M=a.L^b=a.L^3.L^x \text{ avec } x=b-3 \quad (2)$$

d'où, d'après (1) et (2) :

$$K.L^3/10^5=a.L^3.L^x \text{ et } K=a.10^5.L^x$$

Donc, la variation théorique de K en fonction de la taille de l'individu (en considérant toujours que la corrélation entre $\ln(M)$ et $\ln(L)$ =1) est :

$$\Delta K=a.10^5.\Delta L^x=a.10^5.(L^x_{\text{individu}}-L^x_{\text{référence}})$$

Rappelons que, dans tous les cas, on a pris comme taille de référence ($L_{\text{référence}}$) 70 mm. On a donc, pour chaque individu, pour un mois et un sexe donné et connaissant a et x , le coefficient de condition final corrigé KF qui est égal au coefficient individuel de Fulton moins la correction théorique individuelle :

$KF=K-\Delta K=MV/Lt^3-\Delta K$ avec $\Delta K=0$ si b n'est pas différent de 3.

De même, on a calculé un coefficient de condition sec de la masse éviscérée (KVS) et un coefficient composite de condition (KFS) en cumulant les masses sèches de l'animal éviscéré (MVS), du foie (MFS) et des gonades (MGS). Comme précédemment, si les coefficients b des régressions entre masses et tailles ne sont pas statistiquement différents de 3 pour un mois et un sexe donnés, on utilise le coefficient tel quel. Sinon on effectue, comme précédemment, une correction.

Les valeurs moyennes de RGS, RHS, TC, TF, TG, RGSs, RHSs, KF, KVS et KFS ont été calculées pour chaque mois et chaque sexe à partir des valeurs individuelles. Le taux de matière sèche des gonades, TG, a par ailleurs, été mis en relation avec le rapport gonosomatique, RGS, chez les ♀ capturées entre mars et août 1989, mois au cours desquels les RGS ne présentent pas de variations en fonction de la taille de l'animal (Joyeux *et al.*, 1991b). La relation obtenue est de la forme :

$$RGS=0,6541.RGSs+0,156(r^2=0,891; n=391)(3)$$

Les comparaisons de moyennes ont été faites à l'aide du test « t » de Student (Dagnelie, 1975).

Enfin, pour tenter d'apprécier l'importance de la durée du jour, phénomène astrophysique dont les variations annuelles ont, *a priori*, le plus d'impact direct ou indirect, sur la reproduction de ce Poisson, nous avons été amenés à déterminer les photopériodes (P). Elles ont été calculées pour une latitude de 43°5' N d'après l'éphéméride du Bureau des longitudes (1966) pour le premier jour de chaque mois. Elles correspondent à l'intervalle de temps, exprimé en heures et 1/100 d'h, séparant l'apparition du centre du Soleil de sa disparition à l'horizon :

janvier	9,00	juillet	15,28
février	9,87	août	14,55
mars	11,13	septembre	13,20
avril	12,67	octobre	11,73
mai	14,04	novembre	10,13
juin	15,12	décembre	9,22
(solstice d'été : 15,42)		(solstice d'hiver : 8,97)	

RÉSULTATS

Rapports gonosomatiques

Le RGS moyen des ♀ *Gobius niger* présente des variations saisonnières importantes (Fig. 2A, Tab. I) : il est minimum en hiver, entre octobre-nov. et février, et maximum en avril ou mai, exceptionnellement en août (1989). D'une façon générale, l'accroissement massique moyen des gonades est rapide entre mars et avril-mai et le maximum, alors atteint, est suivi d'une baisse plus ou moins régulière qui va en s'accroissant jusqu'au minimum. Ce schéma ne se retrouve pas en 1989 où l'augmentation de masse se poursuit jusqu'en août. A cette époque (mars-avril à août) les RGS sont représentatifs de l'ensemble de la phase reproductrice de l'espèce dans la lagune. En effet, tous les individus capturés sont en reproduction et il n'y a pas de variation du RGS en fonction de la taille (Joyeux *et al.*, 1991b). De telles différences entre grands et petits animaux n'existent qu'en septembre et surtout octobre et sont dues, pour une faible part, au recrutement dans les pêches de rares individus 0⁺ (Joyeux *et al.*, 1991c) et, essentiellement, à l'arrêt précoce de la ponte des individus 1⁺ en fin de première reproduction (Joyeux *et al.*, 1991b).

Chez les ♀, la ponte est fractionnée (batch-spawning) et la baisse de RGS après le maximum printanier n'est pas indicatrice du début de l'activité de ponte mais de son accélération. La ponte peut commencer bien avant, mais le pourcentage de reproducteurs, la relative faiblesse de la masse ovocytaire évacuée à chaque fois et la

	J	F	M	A	M	J	Jt	At	S	O	N	D
1985												
n	-	-	-	-	-	-	-	-	22	29	149	43
RGSmax	-	-	-	-	-	-	-	-	1,41	1,07	2,96	1,09
RGSmoy	-	-	-	-	-	-	-	-	0,59	0,43	0,39	0,421
σ	-	-	-	-	-	-	-	-	0,37	0,25	0,33	0,23
n	-	-	-	-	-	-	-	-	84	37	83	15
RGSmax	-	-	-	-	-	-	-	-	13,74	17,1	4,97	1,78
RGSmoy	-	-	-	-	-	-	-	-	4,43	3,72	0,81	1,01
σ	-	-	-	-	-	-	-	-	4,80	4,80	0,57	0,36
1986												
n	7	15	143	124	205	32	105	20	51	15	30	30
RGSmax	3,74	0,88	4,07	5,15	4,35	3,08	4,05	1,53	1,19	0,80	1,08	0,89
RGSmoy	0,94	0,49	0,93	1,21	0,97	0,95	0,89	0,80	0,39	0,30	0,40	0,35
σ	1,24	0,21	0,67	0,67	0,76	0,51	0,68	0,32	0,28	0,24	0,21	0,20
n	14	9	114	397	221	92	158	10	56	23	33	29
RGSmax	3,71	1,66	3,67	26,46	28,64	22,94	24,87	15,91	23,02	1,37	1,88	1,33
RGSmoy	1,43	1,14	3,67	14,03	10,58	11,69	9,86	8,64	5,27	0,76	0,87	0,90
σ	0,75	0,51	4,06	6,73	7,30	6,02	5,81	5,39	5,60	0,29	0,38	0,26
1987												
n	-	30	36	30	10	9	30	28	30	14	27	-
RGSmax	-	0,94	1,25	2,31	2,51	2,14	1,98	6,52	1,41	0,81	0,71	-
RGSmoy	-	0,37	0,55	1,01	1,51	1,01	1,00	0,84	0,48	0,27	0,29	-
σ	-	0,23	0,30	0,38	0,54	0,55	0,40	0,35	0,39	0,20	0,24	-
n	-	29	30	30	17	19	30	30	30	22	28	-
RGSmax	-	2,94	6,95	29,55	25,75	23,28	26,88	25,65	19,75	21,90	1,83	-
RGSmoy	-	1,17	2,67	9,30	11,51	8,41	10,05	11,62	8,57	7,26	0,77	-
σ	-	0,62	1,62	7,30	6,77	6,59	6,81	6,42	6,03	7,50	0,49	-
1988												
n	76	26	36	13	7	7	18	23	20	-	8	16
RGSmax	2,00	1,13	3,00	2,14	4,56	2,54	1,72	1,53	1,08	-	0,55	0,82
RGSmoy	0,77	0,52	0,73	1,32	1,74	1,30	0,74	0,88	0,44	-	0,26	0,43
σ	0,39	0,29	0,56	0,45	1,28	0,52	0,35	0,28	0,32	-	0,22	0,22
n	51	27	19	39	8	18	17	29	29	-	-	16
RGSmax	3,65	3,06	15,18	29,20	25,56	23,63	25,70	20,70	20,38	-	-	1,31
RGSmoy	1,33	1,51	2,62	10,09	19,22	15,73	11,54	11,22	6,21	-	-	0,46
σ	0,71	0,50	3,25	8,32	4,38	7,12	7,28	5,46	6,69	-	-	0,38
1989												
n	44	48	101	63	82	74	44	93	28	104	163	83
RGSmax	1,02	1,39	2,13	4,72	4,10	2,80	2,11	2,57	1,49	1,47	1,42	3,81
RGSmoy	0,37	0,52	0,75	0,95	0,86	0,86	0,97	1,09	0,57	0,36	0,35	0,45
σ	0,30	0,33	0,34	0,82	0,66	0,55	0,47	0,51	0,44	0,24	0,22	0,45
n	36	38	52	62	58	91	70	97	42	95	76	40
RGSmax	2,60	10,53	27,74	26,07	33,72	27,66	28,38	29,08	25,08	21,42	8,90	5,01
RGSmoy	1,08	1,78	7,73	9,88	9,94	11,53	11,86	13,41	6,78	2,21	0,79	0,88
σ	0,71	2,16	8,39	7,43	7,00	7,12	7,26	7,97	7,88	4,37	1,04	0,94

Tabl. I. – Rapports gonosomatiques mensuels moyens et maximums chez les ♂ et les ♀ *Gobius niger* (n : nombre d'individus; RGSmoy : RGS moyen; RGSmax : RGS maximum, σ : écart-type. En italiques : ♀).

Monthly mean and maximum gonosomatic ratio (RGS) for ♂ and ♀ *Gobius niger* (RGSmoy : mean RGS; RGSmax : maximum RGS; σ : standard deviation. italics : ♀).

	J	F	M	A	M	J	Jt	At	S	O	N	D
1985												
RHSmoy	-	-	-	-	-	-	-	-	2,87	3,39	5,12	4,60
σ	-	-	-	-	-	-	-	-	1,74	1,82	1,26	1,13
RHSmoy	-	-	-	-	-	-	-	-	1,65	2,53	4,56	4,70
σ	-	-	-	-	-	-	-	-	0,50	1,02	1,13	1,86
1986												
RHSmoy	3,36	4,17	2,60	2,87	2,73	2,51	3,04	3,82	3,38	3,95	2,98	3,82
σ	1,48	1,02	1,16	1,30	1,11	0,90	0,96	1,35	1,49	1,19	1,27	1,61
RHSmoy	2,74	3,13	2,86	1,91	2,22	2,05	2,27	2,72	2,28	3,57	2,80	3,34
σ	1,05	1,38	1,02	0,81	1,00	0,67	0,88	1,11	1,49	1,63	0,97	1,34
1987												
RHSmoy	-	3,12	1,84	2,63	2,64	2,91	3,69	3,21	3,02	2,85	3,72	-
σ	-	1,32	0,83	1,07	0,77	1,04	1,04	1,19	1,03	1,02	1,27	-
RHSmoy	-	3,38	2,33	2,65	2,91	2,65	2,52	2,57	1,96	2,12	4,04	-
σ	-	0,88	0,91	0,97	0,80	1,25	1,08	1,09	0,56	1,22	1,66	-
1988												
RHSmoy	2,39	1,26	1,69	3,19	2,32	3,07	3,78	2,86	3,74	-	4,71	3,61
σ	0,83	0,61	0,70	0,88	0,88	0,43	1,46	0,71	1,26	-	0,99	1,49
RHSmoy	2,26	1,61	2,21	2,23	2,60	2,59	2,14	1,74	2,40	-	-	4,26
σ	0,65	0,95	0,88	0,85	1,29	0,81	0,76	0,95	1,09	-	-	0,38
1989												
RHSmoy	3,13	3,65	3,18	2,42	2,79	3,80	3,82	4,19	3,84	4,52	4,75	4,00
σ	0,30	0,33	0,34	0,82	0,66	0,55	0,47	0,51	0,44	0,24	0,22	0,45
RHSmoy	3,30	3,14	2,52	2,09	2,63	2,62	2,74	3,08	3,05	3,86	4,63	4,18
σ	1,49	1,42	2,00	1,23	1,20	1,53	1,25	1,45	1,63	1,63	1,31	1,24

Tabl. II. – Rapports hépatosomatiques moyens mensuels chez les ♂ et les ♀ *Gobius niger* (RHSmoy : RHS moyen; σ : écart-type. En italiques : ♀).

Monthly mean hepatosomatic ratio (RHS) for ♂ and ♀ *Gobius niger* (RHSmoy : mean RHS; σ : standard deviation. italics : ♀).

vitesse de rematuration empêchent la détection du phénomène. Ainsi, en 1989, la ponte a débuté dès mars pour quelques individus, l'ensemble de la population se reproduisant à partir d'avril (Joyeux *et al.*, 1991b). Elle s'est ensuite poursuivie jusqu'en septembre et même octobre pour les plus grands individus. L'extension temporelle de la période de reproduction au cours de cette année est parfaitement corrélée avec l'existence de

RGS individuels voisins ou supérieurs à 20 % : ces RGS indiquent une ponte imminente vu l'état d'hydratation des ovocytes des individus caractérisés par de tels RGS. Par comparaison avec les autres années (Tabl. I), on peut estimer que la reproduction s'effectue pour la majorité des individus de la population entre avril et septembre pour les années 1986 à 1989.

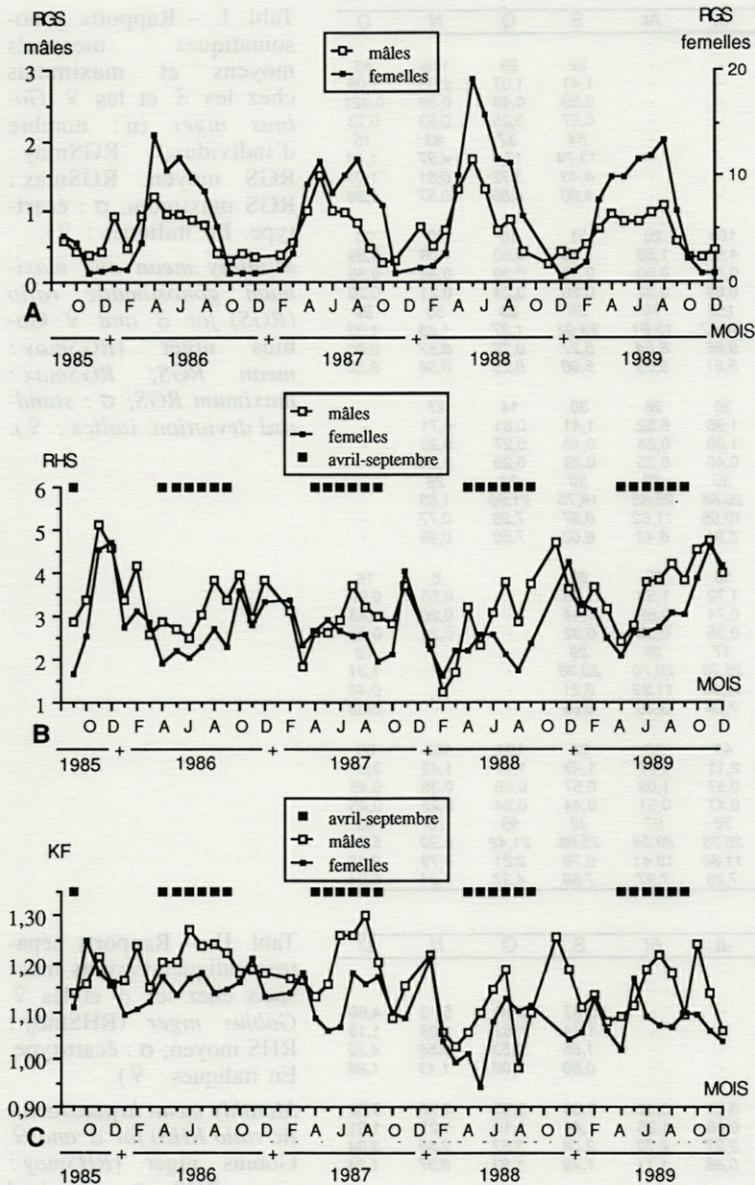


Fig. 2. – Evolution mensuelle des : A, rapports gonosomatiques (RGS); B, rapports hépatosomatiques (RHS) et C, des coefficients de condition corrigés (KF) moyens pour les mâles et les femelles *Gobius niger* (les carrés indiquent la période estivale : avril à septembre).
 Monthly changes in : A, mean gonosomatic ratio (RGS); B, hepatosomatic ratio (RHS) and C, corrected condition factor (KF) for male and female *Gobius niger* (squares indicate « summer » period : April to September).

La saison de reproduction dans la lagune s'étend donc de mars-avril à septembre-octobre.

D'une façon générale, le RGS des ♂ (Fig. 2A) suit le même schéma d'évolution dans le temps que celui des ♀ mais l'amplitude des variations est moindre que chez ces dernières et ses valeurs sont environ 10 fois plus faibles. Les RGS moyens maximums sont compris entre 1,09 et 1,74 % et sont caractéristiques des poissons ♂ nidificateurs chez lesquels il y a peu de perte spermatique lors de la fécondation (Lejeune, 1985).

Rapports hépatosomatiques

Chez les ♀, les variations annuelles du RHS moyen sont cycliques (Fig. 2B, Tab. II) et inversement corrélées aux variations du RGS moyen. Ainsi, les RHS sont importants entre les périodes

de ponte et faibles au cours de la saison de reproduction.

Le RHS des ♂ (Fig. 2B) évolue, lui aussi, inversement au RGS : il est important quand les gonades sont peu développées. Néanmoins, après une baisse brutale en début de saison de reproduction, il s'améliore au cours de la saison de reproduction. Durant celle-ci, il est toujours nettement supérieur à celui des ♀, contrairement à ce qu'observe De Vlaming (1971) chez *Gillichthys mirabilis* : les RHS sont beaucoup plus importants chez les ♀ que chez les ♂ en début de période de reproduction. Ils diminuent ensuite au cours de la saison de ponte pour les deux sexes.

Coefficient de condition

Tant chez les ♂ que chez les ♀, les variations du coefficient de condition de la carcasse, KF, sont

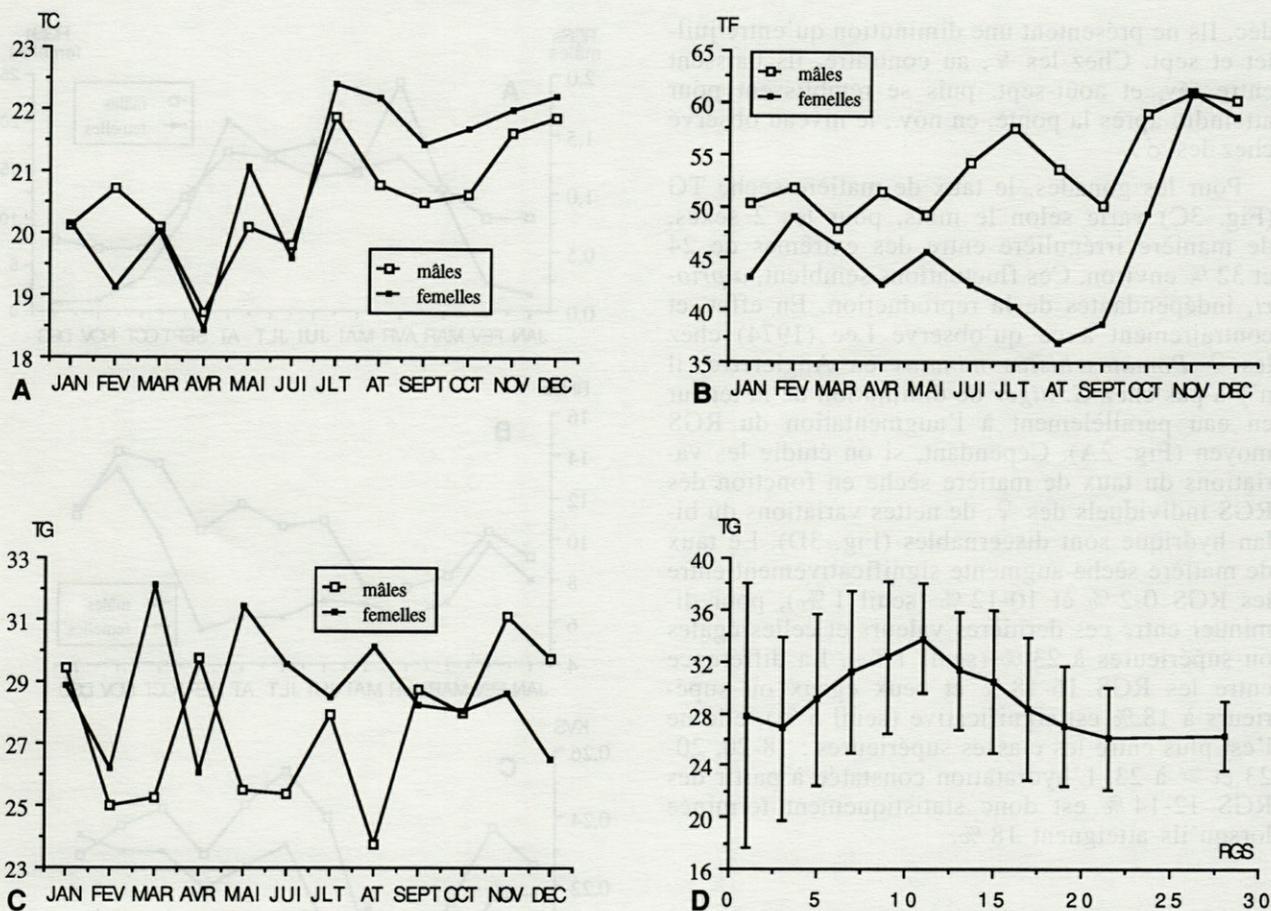


Fig. 3. – Evolutions mensuelles chez les mâles et les femelles *Gobius niger* des taux moyens de matière sèche de : A, la carcasse (TC); B, du foie (TF); C, des gonades (TG) et D, évolution du taux de matière sèche des ovaires (TG) en fonction du RGS.

Monthly changes, for male and female *Gobius niger*, in mean dry material rate of : A, carcass (TC); B, liver (TF); C, gonads (TG) and D, evolution of dry mater rate of ovaries (TG) according to RGS.

importantes (Fig. 2C). D'une façon générale, celui des ♂ est supérieur à celui des ♀. La condition de ces dernières, particulièrement faible avant et/ou au début de la saison de ponte, s'améliore au cours de celle-ci puis se dégrade durant les derniers mois de reproduction. Chez les ♂, les plus faibles conditions sont plus nettement à mettre en relation avec le début du développement testiculaire et avec la fin de la reproduction. En effet, le coefficient de condition, qui augmente au cours de celle-ci, subit une très forte baisse entre août et sept.-octobre en 1987, 1988 et 1989. Ce phénomène ne semble pas perdurer car les Poissons connaissent dans les 2 mois qui suivent la fin de la reproduction une amélioration particulièrement importante, quoique passagère, de la condition.

Pour les 2 sexes, malgré les fortes variations saisonnières enregistrées, il apparaît que la condition de *G. niger* diminue au cours des quatre années d'étude. Cette baisse de condition est particulièrement nette chez les ♀ pour lesquelles les maximums de l'année 1989 se situent au niveau des minimums de la période 1985/1986. Au

cours de ces 2 périodes l'amplitude des variations est relativement réduite, alors qu'elle est importante pour les années 1987 et 1988.

Taux de matière sèche

Les variations du taux de matière sèche de la masse éviscérée, du foie et des gonades (Fig. 3A, B et C) fluctuent de façon plus ou moins importante et montrent des différences intersexuelles variables.

La proportion de matière sèche de la masse éviscérée TC (Fig. 3A) fluctue de façon similaire chez les 2 sexes. Néanmoins, après l'importante augmentation constatée entre avril et juillet, les ♂ se caractérisent par un taux inférieur à celui des ♀.

Les évolutions des taux de matière sèche du foie (TF) présentent de nettes différences entre les 2 sexes (Fig. 3B). Chez les ♂, ils sont stables ou en augmentation de janv. à juillet et de sept. à

déc. Ils ne présentent une diminution qu'entre juillet et sept. Chez les ♀, au contraire, ils baissent entre fév. et août-sept. puis se rétablissent pour atteindre après la ponte, en nov., le niveau observé chez les ♂.

Pour les gonades, le taux de matière sèche TG (Fig. 3C) varie selon le mois, pour les 2 sexes, de manière irrégulière entre des extrêmes de 24 et 32 % environ. Ces fluctuations semblent, *a priori*, indépendantes de la reproduction. En effet, et contrairement à ce qu'observe Lee (1974) chez les ♀ *Pomatoschistus minutus* en Angleterre, il n'y a pas chez *G. niger* de diminution de la teneur en eau parallèlement à l'augmentation du RGS moyen (Fig. 2A). Cependant, si on étudie les variations du taux de matière sèche en fonction des RGS individuels des ♀, de nettes variations du bilan hydrique sont discernables (Fig. 3D). Le taux de matière sèche augmente significativement entre les RGS 0-2 % et 10-12 % (seuil 1‰), pour diminuer entre ces dernières valeurs et celles égales ou supérieures à 23 % (seuil 1‰). La différence entre les RGS 16-18 % et ceux égaux ou supérieurs à 18 % est significative (seuil 5‰), elle ne l'est plus entre les classes supérieures : 18-20, 20-23 et \geq à 23. L'hydratation constatée à partir des RGS 12-14 % est donc statistiquement terminée lorsqu'ils atteignent 18 %.

RGS et RHS secs-Coefficients de condition secs

Les rapports gonosomatiques (Fig. 4A) et hépatosomatiques secs (Fig. 4B), permettent de mieux appréhender l'effort reproductif de ces animaux. Dans le cas du Gobie noir, on observe que si les RGS humides et secs des ♀ présentent le même schéma d'évolution (Fig. 2A et 4A), il n'en va pas de même chez les ♂ (Fig. 2A et 4A) pour lesquels le maximum printanier, en avril, est nettement amplifié. Par ailleurs, la distribution de fréquences des RGSs (Fig. 5A) des ♀ capturées entre mars et août montre l'existence de 2 modes distincts, l'un pour les RGSs compris entre 0 et 6 %, l'autre pour ceux compris entre 21 et 27 %. Ils correspondent respectivement à des RGS (humides) de 0,2 à 4,1 % et de 13,9 à 17,8 %, valeurs calculées à l'aide de la relation 3.

Les rapports hépatosomatiques secs (Fig. 4B) mettent en évidence un « mauvais » état du foie limité dans le temps entre mars et mai chez les ♂, mauvais état qui persiste sans amélioration chez l'autre sexe jusqu'en sept. (Fig. 4B). A partir d'oct., les RHSs redeviennent importants et sont égaux pour les 2 sexes dès novembre.

Les variations du coefficient de condition sec de la masse éviscérée, KVS (Fig. 4C), montrent pour les 2 sexes la présence d'un minimum entre mars et mai, beaucoup plus accentué qu'avec les masses humides (Fig. 2C). Celui-ci est suivi d'un

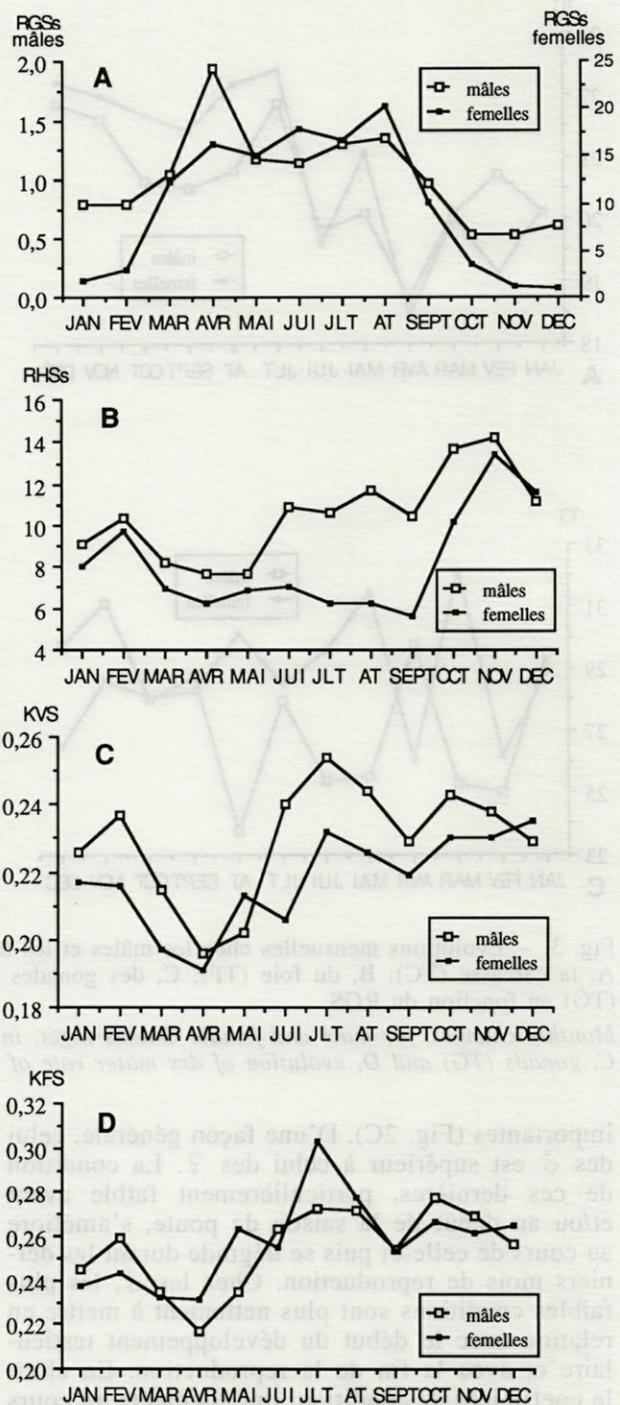


Fig. 4. - Evolution mensuelle chez les mâles et les femelles *Gobius niger* : A, des rapports gonosomatiques secs moyens (RGSs); B, des rapports hépatosomatiques secs moyens (RHSs); C, des coefficients moyens de conditions secs corrigés de la carcasse (KVS); D, des masses sèches cumulées de la carcasse, du foie et des gonades (KFS).

Monthly changes for male and female *Gobius niger* in : A, mean dry gonosomatic ratios (RGSs); B, dry hepatosomatic ratios; C, corrected condition factors of dry carcase (KVS); D, dry cumulated weight carcase, liver and gonad (KFS).

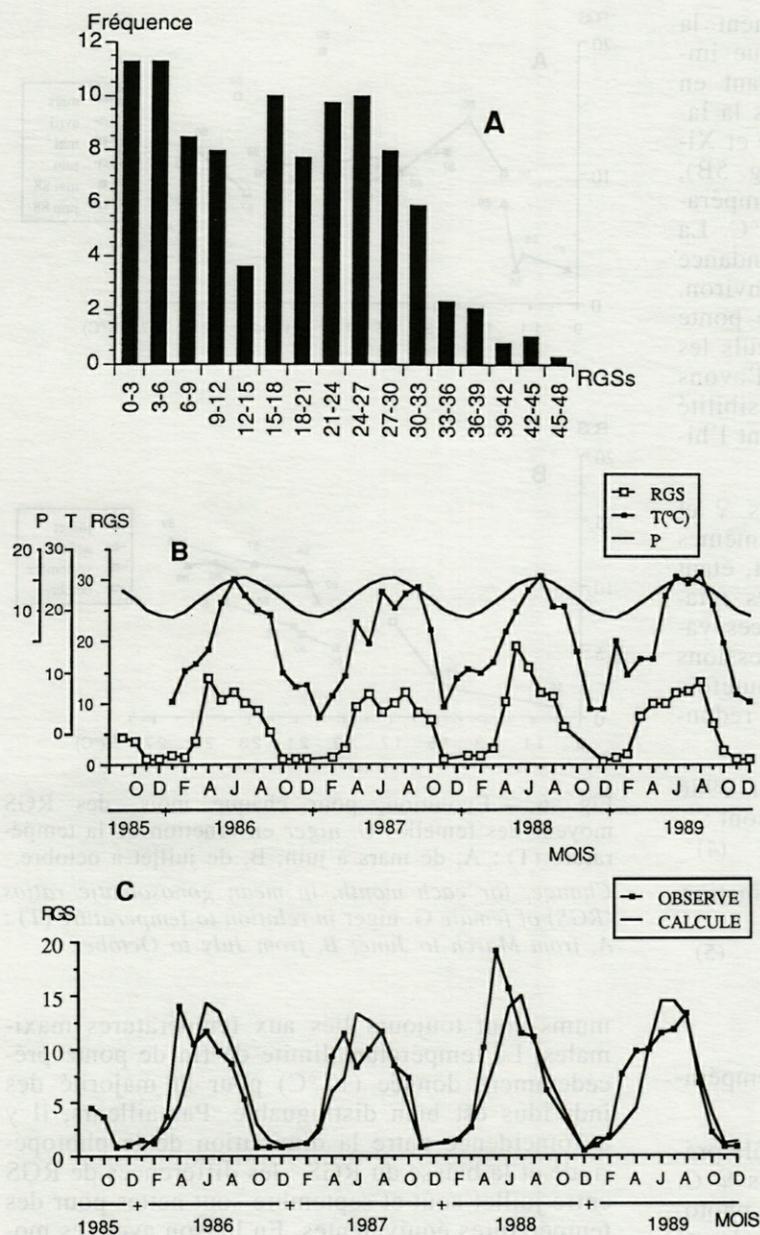


Fig. 5. - A, Distribution de fréquence des rapports gonosomatiques secs (RGSs) des femelles *G. niger* entre mars et août 1989. B, Evolutions mensuelles de la photopériode (P) et de la température dans la lagune de Mauguio (T), et des rapports gonosomatiques moyens (RGS) des femelles *G. niger*. C, Evolution mensuelle du RGS moyen des femelles *G. niger* et du RGS calculé à l'aide de la relation: $RGS = LUM^{3,4291} \cdot T^{0,7728} \cdot 1,07 \cdot 10^4$.

A, Frequency distribution of dry gonosomatic ratios (RGSs) of female *G. niger* between March and August 1989. B, Monthly changes in photoperiod (P) and temperature in the lagoon of Mauguio (T), and in gonosomatic ratios (RGS) of females *G. niger*. C, Monthly changes in mean RGS of females *G. niger* and calculated RGS from relation: $RGS = LUM^{3,4291} \cdot T^{0,7728} \cdot 1,07 \cdot 10^4$.

rétablissement plus ou moins rapide se poursuivant jusqu'en juillet. Ce coefficient est presque toujours plus faible chez les ♀ que chez les ♂. Son évolution chez ces derniers infirme l'importante dégradation observée en sept. pour les masses vides humides.

Comme le Gobie noir ne présente jamais de graisse mésentérique, quelle que soit la période, et que les teneurs en eau et en lipides du tractus digestif sont stables (si l'on admet que les résultats de Lee (1974) obtenus pour *P. minutus* sont applicables à *G. niger*), on peut supposer que la somme, pour chaque individu, des masses sèches de l'animal éviscéré, des gonades et du foie est le reflet de la condition des animaux malgré l'absence de tube digestif. Les valeurs et variations du KFS (Fig. 4D) sont similaires chez les ♂ et les ♀ et leurs évolutions sont semblables à celle

de la masse vide sèche (KVS). Les minimums sont atteints en mars et/ou en avril et les maximums en juillet et en octobre.

DISCUSSION

Chez *G. niger*, la période de reproduction s'étend de mars ou avril à sept. ou oct. (Fig. 2A et B). Elle coïncide avec la période s'étendant entre les équinoxes de printemps et d'automne, donc lorsque la durée du jour est voisine ou supérieure à 12 h.

Cependant, dans les autres secteurs géographiques étudiés (Le Menn, 1974; Vaas *et al.*, 1975; Nash, 1984; Vesey et Langford, 1985) la saison de reproduction ne couvre pas l'ensemble de cette période inter-équinoxiale et d'autres facteurs que

la lumière doivent être évoqués, notamment la température, qui joue un rôle physiologique important chez les poïkilothermes. En mettant en concordance les températures relevées dans la lagune de Mauguio (C.E.M.A.G.R.E.F., 1989 et Ximenez, comm. pers.) et les RGS des ♀ (Fig. 5B), on note que la ponte coïncide avec des températures de l'eau égales ou supérieures à 12 °C. La fin de celle-ci peut être mise en correspondance avec des températures inférieures à 17 °C environ. Cependant, il n'y a pas d'impossibilité de ponte en fin de saison entre 17 et 12 °C, mais seuls les grands animaux utilisent, comme nous l'avons montré (Joyeux *et al.*, 1991b), cette possibilité pour effectuer un dernier acte de ponte avant l'hiver.

Les relations entre les RGS moyens des ♀ et la durée du jour d'une part, et entre ces mêmes RGS moyens et la température d'autre part, étant statistiquement linéaires, de même que les relations entre les logarithmes népériens des ces valeurs, il est possible de calculer des régressions multiples entre ces variables, en prenant toutefois garde à ce que l'information ne soit pas redondante (régression progressive).

Pour la période s'étendant entre janvier 1986 et décembre 1989, les relations obtenues sont :

$$\text{RGS} = 1,9771 \cdot P^{-17,6598} \cdot T^{0,7410} \quad (4)$$

(la température n'apporte pas d'information supplémentaire)

$$\text{RGS} = P^{3,4291} \cdot T^{0,7728} \cdot 1,0710^4 \quad r^2 = 0,8342 \quad (5)$$

r^2 partiels	$T = 0,166$
	$P = 0,315$

avec P =photopériode (en heures) et T =température (en °C).

La photopériode semble donc jouer un rôle prépondérant sur le développement ovarien des ♀ *G. niger*. L'influence de la température sous photopériode constante, c'est-à-dire pour un mois donné de l'année, apparaît variable selon que celui-ci se situe en « début » ou en « fin » de ponte. Ainsi, au cours de la première moitié de la période de reproduction (Fig. 6A), entre mars et juin, l'importance de celle-ci n'est remarquable que pour des températures relativement peu élevées : le développement gonadique semble induit par la température seuil de 12 °C que nous avons déjà évoquée. Au delà, les variations du RGS ne peuvent être mises en corrélation avec l'évolution de la température et ceux-ci sont compris entre 8,4 et 14,0 %, compte non tenu des mois de mai et juin 1988 qui présentent des valeurs particulièrement élevées résultant vraisemblablement de l'échantillonnage. Au cours de la seconde moitié de la période de ponte, entre juillet et octobre (Fig. 6B), les RGS moyens montrent une nette évolution, plus ou moins linéaire, en fonction de la température pour un mois donné. Les maxi-

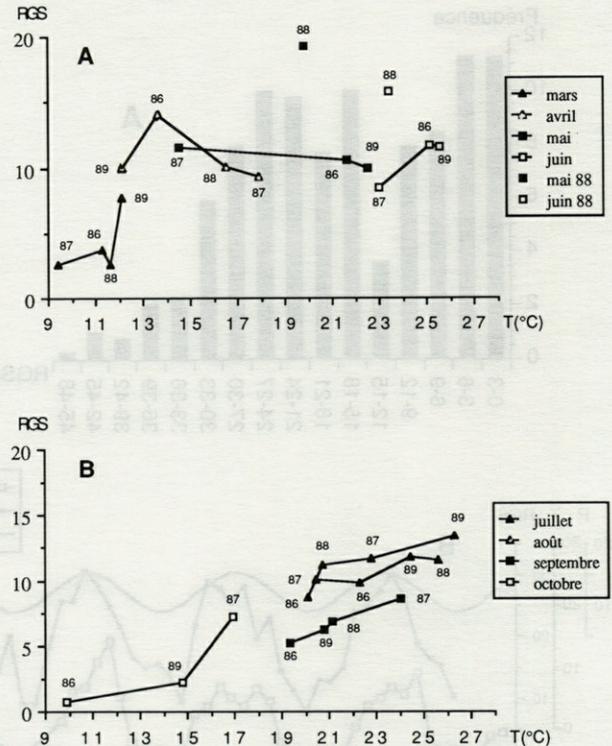


Fig. 6. — Evolution, pour chaque mois, des RGS moyens des femelles *G. niger* en fonction de la température (T) : A, de mars à juin; B, de juillet à octobre.

Change, for each month, in mean gonosomatic ratios (RGS) of female *G. niger* in relation to temperature (T) : A, from March to June; B, from July to October.

mums sont toujours liés aux températures maximales. La température limite de fin de ponte précédemment donnée (17 °C) pour la majorité des individus est bien distinguable. Par ailleurs, il y a coïncidence entre la diminution de la photopériode et la baisse du RGS : les différences de RGS entre juillet-août et septembre sont nettes pour des températures équivalentes. En liaison avec les modifications climatiques, divers autres phénomènes sont susceptibles de moduler les RGS moyens en fin de saison et pourraient partiellement en expliciter les variations. Parmi ceux-ci, une réduction de la fécondité par acte de ponte (Joyeux *et al.*, 1991b), liée à une éventuelle diminution de taille des ovocytes comme cela a été observé chez *Pomatoschistus microps* (Rogers, 1989), est susceptible de réduire le volume expulsé lors de l'oviposition et donc de réduire les variations massiques des ovaires. Conjointement les petites ♀ tendent, comme nous l'avons déjà signalé, à s'arrêter de pondre de façon plus précoce que les grandes et cette caractéristique pourrait être, *a priori*, d'autant moins marquée que la température est élevée. Le rôle croissant de la température à cette époque où la durée du jour diminue rapidement doit être souligné. Le fait que le RGS moyen maximum enregistré en octobre, qui correspond à

la température maximale pour ce mois, se situe à un niveau voisin ou supérieur à ceux de septembre, alors que la température est de 2 à 6 °C inférieure, indique en effet que les phénomènes précédemment invoqués sont d'autant plus marqués que la saison est avancée.

Ces observations coïncident tout à fait avec les remarques de De Vlaming (1972e) à propos de la régulation du cycle sexuel des Perciformes par l'interaction entre photopériode et température, les effets de chacun des deux facteurs variant avec la saison.

Il faut cependant noter que les observations de De Vlaming (1972 a, b, c, d), Mackay (1974) et Moiseyeva et Rudenko (1979) mettent en exergue une plus grande importance de la température que de la photopériode sur le développement gonadique et la reproduction de diverses espèces de *Gobioidés*. Chez les Poissons étudiés par ces auteurs, la température semble réguler seule la maturation et la ponte (Mackay, 1974; Moiseyeva et Rudenko, 1979) ou la régression gonadique (De Vlaming, 1972 a, b, c, d). Si aucun d'eux n'exclut une influence limitée de la photopériode, seul De Vlaming (1972d) lui attribue un effet favorable, mais pas indispensable, sur la recrudescence gonadique.

Les différences constatées entre les RGS observés et les RGS calculés à l'aide de la relation 5 (Fig. 5 C) semblent donc essentiellement dues au fait que les relations entre la masse des gonades et les conditions climatiques ne sont pas strictement linéaires mais que les deux paramètres agissent en synergie avec une importance variable de chacun. Cependant, le décalage constaté implique l'influence d'autres paramètres.

L'utilisation de métabolites stockés est un des paramètres qui peut expliquer ce décalage. En effet, chaque poussée germinale entraîne une consommation importante d'énergie qui est puisée, suivant les espèces, au niveau du foie et/ou des muscles (Bertin, 1958). Cette énergie est essentiellement stockée sous forme de lipides (Hoar, 1957), avant la pleine maturité. Des informations concernant de tels transferts peuvent être tirées des différents indices calculés à partir des masses sèches car, comme l'ont montré différents auteurs (Iles et Wood, 1965; Brett, 1971; Elliott, 1976), il y a une relation linéaire directe entre la teneur en eau (*i.e.* teneur en matière sèche) et la teneur en lipides du corps, et particulièrement en ce qui concerne les gonades et le foie (Lee, 1974).

Les basses valeurs du RHS et du KVS (Fig. 4 B, C), notamment en début de saison de ponte, montrent que les transferts du foie et des muscles vers les gonades sont particulièrement importants pour les 2 sexes au printemps. Chez les ♂, la période de ponte estivale ne montre pas de persistance de la mauvaise condition du foie : les RHS et RHSs (Fig. 2B et 4B) augmentent et

la teneur en matière sèche du foie est importante (Fig. 3B). A l'inverse, les ♀ présentent une diminution constante de la teneur en matière sèche du foie au cours de la saison de ponte (Fig. 3B) qui, conjuguée à un RHSs (Fig. 4B) restant très faible durant cette période, indique une utilisation constante des métabolites hépatiques, beaucoup plus importante que chez les ♂.

Par ailleurs, les faibles valeurs du KFS en mars et avril pour les 2 sexes (Fig. 4D), et notamment celui des ♂, montrent qu'il n'y a pas que des transferts entre les différents organes : ce coefficient devrait alors être stable dans le temps. L'accélération métabolique en début de saison due à l'élévation printanière de température et à la dépense énergétique nécessaire aux activités reproductrices n'est pas compensée par l'augmentation de l'activité trophique (Joyeux *et al.*, 1991a) à cette époque. Le très bas niveau atteint par le KFS indique une mauvaise condition en période de pré-ponte ou en début de ponte. Cette mauvaise condition pourrait induire, pour les 2 sexes, une certaine mortalité à cette époque, alors que celle intervenant durant ou après la ponte paraît affecter davantage les ♀ que les ♂ (Joyeux *et al.*, 1991c).

De la correspondance entre la fin de l'hydratation des ovocytes (Fig. 3D), pour une valeur de RGS de 18 %, et la borne supérieure de la 2^e classe modale (Fig. 5A) de la distribution de fréquence des RGSs (21-27 % soit RGS = 13,9-17,8 % d'après la relation 3), on peut en déduire qu'une ♀ *G. niger* est mûre et apte à pondre lorsqu'elle présente un RGS (humide) égal ou supérieur à 18 % ou un RGSs (sec) voisin ou supérieur à 27 %. Si l'on accepte l'hypothèse que le premier mode de la distribution de fréquence des RGSs correspond aux ♀ venant d'effectuer un acte de ponte, on peut alors considérer qu'une fois l'oviposition réalisée, la gonade représente moins de 4,1 % de la masse somatique humide de l'animal (RGSs ≤ 6 %). L'effort reproductif par acte de ponte équivaldrait donc, au minimum, à 16 % de la masse somatique humide et, par conséquent, il serait compris, par saison de reproduction, entre 96 et 128 % de la masse somatique pour six à huit phases de ponte (Joyeux *et al.*, 1991b).

CONCLUSION

Dans les lagunes languedociennes, la reproduction de toute la population de Gobies noirs est réalisée à des températures égales ou supérieures à 12 °C et pour une photopériode voisine ou supérieure à 12 heures. Les individus en fin de première saison de reproduction cessent de pondre lorsque la température de l'eau descend en dessous de 17 °C à l'équinoxe d'automne ou après celui-ci. L'interaction étroite entre ces deux

phénomènes physiques sur la maturation et la ponte n'explique pas, seule, le fait que si cette dernière débute aussi à des températures voisines de 12 °C dans la partie nord de l'aire de répartition (Vaas *et al.*, 1975; Nash, 1984), elle s'interrompt rapidement malgré la persistance ou l'amélioration des conditions climatiques. Dans ces régions, les variations du coefficient b de l'équation $\text{masse} = a \cdot \text{longueur}^b$ (Vaas *et al.*, 1975; Vesey et Langford, 1985) ou du coefficient de condition $K = \text{MP}/\text{Lst}^3$ (Nash, 1984) sont difficilement interprétables. D'après ces auteurs, les plus faibles valeurs de ces coefficients correspondent à l'ovulation et à la fin de la saison de ponte. Cet état physiologique relativement mauvais exige un arrêt précoce de la reproduction. Cette tactique minimise la mortalité liée à la ponte et permet la reconstitution des réserves énergétiques avant l'hiver : les chances de survie jusqu'au printemps en sont améliorées et les animaux ont suffisamment de réserves pour amorcer la maturation suivante. Dans la lagune de Mauguio, les conditions biotiques, notamment l'abondance de la nourriture, et climatiques moins rudes que dans ces secteurs septentrionaux permettent l'allongement de la période de reproduction, donc des dépenses énergétiques très importantes. Ces dernières sont compatibles avec une condition s'améliorant au cours de la saison et son maintien à un niveau élevé en début d'hiver.

BIBLIOGRAPHIE

- BAUCHOT R. & M.L. BAUCHOT, 1978. Coefficient de condition et indice pondéral chez les Téléostéens. *Cybiurn* sér. 3, 4 : 3-16.
- BERTIN L., 1958. Appareil digestif. In : « Traité de zoologie ». P.P. Grasse Ed., Masson & Cie, Paris 13(2) : 1248-1302.
- BOUCHEREAU J.-L., J.-C. JOYEUX & J.-P. QUIGNARD, 1989. Structure de la population de *Pomatoschistus microps* (Kröyer, 1838), Poissons, Gobiidés, dans la lagune de Mauguio (France). *Vie Milieu* 39(1) : 19-28.
- BRETT J.R., 1971. Growth response of young sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) to different diets and planes of nutrition. *J. Fish. Res. Bd Can.* 28 : 1635-1643.
- BUREAU DES LONGITUDES 1966. Annuaire 1967. Ed. Gauthiers-Villars, Paris : 591 p + appendices.
- C.E.M.A.G.R.E.F., 1989. Suivi de la salinité et de l'état trophique de l'étang de l'or. Rapport de synthèse 1986-1988. Rapport pour le Service Maritime et de Navigation du Languedoc-Roussillon : 37 p.
- DAGNELIE P., 1975. Théories et méthodes statistiques. Presses agronomiques de Gembloux, A.S.B.L. : 463 p.
- DE VLAMING V.L., 1971. The effects of food deprivation and salinity changes on reproductive functions in the estuarine gobiid fish *Gillichthys mirabilis*. *Biol. Bull. biol. Lab., Woods Hole* 141 : 458-471.
- DE VLAMING V.L., 1972a. Reproductive cycling in the estuarine gobiid fish, *Gillichthys mirabilis*. *Copeia* 2 : 278-291.
- DE VLAMING V.L., 1972b. The role of endocrine system in temperature-controlled reproductive cycling in the estuarine gobiid fish, *Gillichthys mirabilis*. *Comp. Biochem. Physiol.* 41(A) : 697-713.
- DE VLAMING V.L., 1972c. The effects of diurnal thermoperiod on reproductive function in the estuarine gobiid fish, *Gillichthys mirabilis* Cooper. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 9 : 155-164.
- DE VLAMING V.L., 1972d. The effects of temperature and photoperiod on reproductive cycling in the estuarine gobiid fish, *Gillichthys mirabilis*. *U.S. natn. oceanog. atmos. Admn.* 70 : 1137-1152.
- DE VLAMING V.L., 1972e. Environmental control of teleost reproductive cycles : a brief review. *J. Fish Biol.* 4 : 131-140.
- ELLIOTT J.M., 1976. Body composition of brown trout (*Salmo trutta* L.) in relation to temperature and ration size. *J. Anim. Ecol.* 45 : 273-289.
- FABI G. & G. GIANETTI, 1984 (1985). Growth parameters of the black goby (*Gobius niger* L.) in the Adriatic sea, based on otoliths reading. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.* 29 (8) : 87-90.
- FULTON T.W., 1911. The sovereignty of the sea. Edinburgh and London.
- GUITEL F., 1892. Observations sur les murs de *Gobius minutus*. *Arch. Zool. exp. gen.*, sér. 2, 10 : 499-555.
- HOAR W.S., 1957. The gonad and reproduction. In : « The physiology of fishes -I- Metabolism ». Brown M.E. Ed., Acad. Press Inc. : 447 p.
- ILES T.D. & R.J. WOOD, 1965. The fat-water relationship in North Sea herring (*Clupea harengus*), and its possible significance. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 45 : 353-366.
- JOYEUX J.-C., J.-A. TOMASINI & J.-L. BOUCHEREAU, 1991a. Le régime alimentaire de *Gobius niger* Linné, 1758 (Poisson, Gobiidé) dans la lagune de Mauguio - France. *Ann. Sci. nat.*, sér. 13 (12) : 57-69.
- JOYEUX J.-C., J.-L. BOUCHEREAU & J.-A. TOMASINI, 1991b. Données concernant la reproduction de *Gobius niger* Linné, 1758 (Pisces, Gobiidae) dans la lagune de Mauguio - France : RGS, fécondités, ponte, œufs et larves. *Vie Milieu* 41 (2/3) : 97-106.
- JOYEUX J.-C., J.-L. BOUCHEREAU & J.-A. TOMASINI, 1991c. Croissance et structure démographique de la population de *Gobius niger* Linné, 1757 (Poisson, Téléostéen) dans une lagune nord-méditerranéenne. *Cahiers. Biol. Mar.* 32 : 415-437.
- LE CREN E.D., 1951. The length-weight relationship and seasonal cycle in gonad weight and condition in the perch (*Perca fluviatilis*). *J. Anim. Ecol.* 20 (2) : 201-219.
- LEE S.C., 1974. Biology of the sand goby *Pomatoschistus minutus* (Pallas) (Teleostei : Gobioidae) in the Plymouth area. Ph. D. thesis, Bristol.
- LEJEUNE P., 1985. Etude écoéthologique des comportements reproducteurs et sociaux des Labridés médi-

- terranéens des genres *Symphodus* Rafinesque, 1810 et *Coris* Lacépède, 1802. *Cah. Ethol. appl.* **5** (2) : 208 p.
- LE MENN F., 1974. Some aspects of vitellogenesis in a teleostean fish: *Gobius niger*. *Comp. Biochem. Physiol.* **62 A** : 495-500.
- MACKAY N.J., 1974. The reproductive cycle in the finetail gudgeon, *Hypseleotris galii*. III- Environmental regulation of vitellogenesis. *Aust. J. Zool.* **22** : 449-456.
- MILLER P.J., 1984. The tokology of gobiid fishes. In « Fish reproduction: Strategies and tactics ». G.W. Potts & R.J. Wootton Ed., London, Academic Press : 119 - 253.
- MILLER P.J., 1986. Gobioidi. In « Fishes of the Northeastern Atlantic and the Mediterranean ». Vol. III, Whitehead P.J.P., Bauchot M.L., Hureau J.-C., Nielsen J., Tortonese E. Ed., U.N.E.S.C.O. : 1019 - 1085.
- MOISEYEVA Y.B. & V.I. RUDENKO, 1979. The spawning of the round goby, *Gobius melanostomus*, under aquarium condition in winter. *J. Ichthyol.* **18** : 690-692.
- MUNROE T.A. & R.A. LOTSPEICH, 1979. Some life history aspects of the seaboard goby (*Gobiosoma ginsburgi*) in Rhode Island. *Estuaries, U.S.A.*, **2** (1) : 22-27.
- NASH R.D.M., 1984. Aspects of the biology of the black goby *Gobius niger* L. in Oslofjorden, Norway. *Sarsia* **69** : 55-61.
- QUIGNARD J.-P., C. MAZOYER-MAYERE, R. VIANET, R. MAN-WAI & K. BENHARRAT, 1983. Un exemple d'exploitation lagunaire en Languedoc : l'étang de l'or (Mauguio). Pêche et production halieutique. *Science et pêche* **336** : 3-23.
- QUIGNARD J.-P., R. MAN-WAI & R. VIANET, 1984. Les poissons de l'étang de Mauguio (Hérault, France) : inventaire, structure des peuplements, croissance et polymorphisme des tailles. *Vie Milieu* **34** (4) : 173-184.
- ROGERS S.I., 1989. Seasonal variations in fecundity and egg size of the common goby, *Pomatoschistus microps*. *J. mar. biol. Ass. U.K.* **69** : 535-543.
- VAAS K.F., A.G. VLASBLOM & P. DE KĲEIJER, 1975. Studies on the black goby (*Gobius niger*, Gobiidae, Pisces) in the Veerse Meer, SW Netherlands. *Netherl. J. Sea Res.* **9** (9) : 56-68.
- VESEY G. & T.E. LANGFORD, 1985. The biology of the black goby, *Gobius niger* L., in an English south-coast bay. *J. Fish Biol.* **27** : 417-429.

Reçu le 18 juillet 1991; received July 18, 1991

Accepté le 13 janvier 1992; accepted January 13, 1992

FIRST EUROPEAN CRUSTACEAN CONFERENCE

Première conférence européenne sur les crustacés

PARIS

August 31 – September 5, 1992

31 Août – 5 Septembre, 1992

Objectif

La Première Conférence Européenne sur les Crustacés a pour but de rassembler la communauté scientifique internationale spécialisée dans l'étude des Crustacés.

Les disciplines suivantes seront privilégiées

- Systématique, Phylogénie
- Aquaculture, Pêcheries
- Ecologie, Ecotoxicologie
- Nutrition, Métabolisme
- Endocrinologie, Neurobiologie

Le programme comprend des conférences invitées, une sélection de communications orales et de présentations par affiche, ainsi que des communications libres.

Une série de réunions, ateliers et tables rondes se tiendra pendant la conférence :

- XII^e Réunion des Carcinologistes de Langue Française
- Vth Colloquium Crustacea Decapoda Mediterranean
- II^d Workshop on Biology of Stomatopoda
- III^e réunion annuelle du groupe d'Astacologie de la Société Française de Limnologie
- VI^e réunion du Groupe d'Etudes et de Recherches sur l'Evolution des Crustacés : Paléontologie, Néontologie et Evolution
- Structure and function of the Organ of Belonci in Crustacea
- Crustacés des milieux obscurs (cavernicoles, interstitiels, sources hydrothermales)
- Workshop on Neuroendocrinology
- The biology of sea lice (Copepoda : Caligidae) parasitic on fish
- Copepoda
- Aquariologie des Crustacés
- Biogéographie

Les langues officielles de la Conférence sont le français et l'anglais.

Organisation : Muséum National d'Histoire Naturelle, Ecole Normale Supérieure, Université Pierre et Marie Curie (Paris VI).

Renseignements complémentaires : Secrétariat de la Première Conférence Européenne sur les Crustacés c/o D. Defaye, Laboratoire de Zoologie (Arthropodes/Crustacés), Muséum National d'Histoire Naturelle, 61 rue du Buffon F. 75005 PARIS, France. Télécopie : 33 (1) 40-79-34-84; Télex : MUSNAHN 202641 F; Tél. : 33 (1) 40-79-30-98 (P. Noël & Répondeur) ou 33 (1) 40-79-35-70 (D. Defaye); E. Mail CRUSTACE AT FRMNH 11. BITNET.

Objective

The intent of the first european crustacean conference is to get together the international scientific community concerned with the study on Crustaceans.

Topics

- Systematics, phylogeny
- Aquaculture, Fisheries
- Ecology, Ecotoxicology
- Nutrition, Metabolism
- Endocrinology, Neurobiology

The program will include invited lectures, selected oral communications and poster presentations, as well as free contributions. A series of symposias, workshops and round-tables will be held during the Conference :

- XII^e Réunion des Carcinologistes de Langue Française
- V Colloquium Crustacea Decapoda Mediterranean
- II^d Workshop on Biology of Stomatopoda
- VI G.E.R.E.C. Meeting (Groupe d'Etudes et de Reflexion sur l'Evolution des Crustacés) : Paléontologie, Neontology and Evolution
- III Annual Meeting of the Astacology group of la Société Française de Limnologie
- Structure and Function of the organ of Belonci in Crustacea
- Underground Crustaceans (caves, interstitial) and hydrothermal vents
- Workshop on Neuroendocrinology
- The Biology of sea Lice (Copepoda : Caligidae) parasitic of fish
- Copepoda
- Aquariology of Crustaceans
- Biogeography

The languages of the Conference are French and English.

Organizers : Muséum National d'Histoire Naturelle, Ecole Normale Supérieure, Université P. et M. Curie (Paris VI).

Information and correspondence :

Secrétariat de la Première Conférence Européenne sur les Crustacés, c/o D. Defaye, Laboratoire de Zoologie (Arthropodes/Crustacés), Muséum National d'Histoire Naturelle, 61 rue Buffon, 75005 PARIS, France.

Fax : 33 (1) 40-79-34-84; Telex : MUSNAHM 202641 F; téléphone : 33 (1) 40-79-30-98 (P. Noël) or 33 (1) 40-79-35-70 (D. Defaye); CRUSTACE AT FRMNH 11. Bitnet.

BILAN DE 18 ÉLÉMENTS-TRACES ET DE 7 ÉLÉMENTS MAJEURS DANS UN ENVIRONNEMENT PEUPLÉ DE ZOSTÈRES *ZOSTERA NOLTII*

Trace-metals and major-elements budget in an eelgrass (Zostera noltii) stand from the Arcachon Basin (SW coast of France).

J.-C. WASSERMAN*, J.-C. DUMON** et C. LATOUCHE**

*Departemento de Geoquimica, Instituto de Quimica, UFF, Outeiro de Sao Joao Batista, s/nº, 24210, Niteroi, RJ, Brasil

**I.G.B.A., Université de Bordeaux I, 351, Cours de la Libération, F33405 Talence Cedex, France

ÉLÉMENTS-TRACES
ÉLÉMENTS-MAJEURS
BILAN
ZOSTERA NOLTII

RÉSUMÉ – Les concentrations en 18 éléments-traces et 7 éléments-majeurs ont été étudiées dans des Zostères (appareil végétatif complet, racines, feuilles) et le sédiment qui les supportait, ceci en été et en hiver. En se basant sur une carte de distribution de ces plantes dans le Bassin d’Arcachon, les bilans de chacun des éléments présents dans le système, ont été calculés. D’une manière générale, les apports en métaux dus aux Zostères sont très faibles (le pourcentage maximal par rapport au sédiment est de 4 % pour le Br). Néanmoins les Zostères apparaissent comme un composant important du cycle de chacun des éléments.

TRACE-METALS
MAJOR-ELEMENTS
BUDGET
ZOSTERA NOLTII

ABSTRACT – The budget of 18 trace-elements and 7 major-elements in an eelgrass (*Zostera noltii*) dominated lagoon was studied. The concentrations of these elements were analysed by Fluorescence X spectrometry. Calculations of the budget were made, based on concentrations in plants and sediments (in summer and in winter) and on an eelgrass distribution map. Results show that element contributions due to eelgrass are generally small. The greatest percentage of metal retained by eelgrass in relation to the sediment was obtained for Br (circa 4 %). Even if the contribution of eelgrass to total environmental concentrations is small, elements enclosed in eelgrass are readily available to enter in each element cycle.

INTRODUCTION

Den Hartog (1970) considère les Phanérogames, et principalement les Zostères, comme étant la principale source de matière organique dans les milieux côtiers, en climat tempéré. Leur importance en tant que fournisseurs de matière organique a justifié plusieurs études sur le rôle des herbiers à Zostères dans la géochimie des environnements côtiers (Lyngby *et al.*, 1982; Brix et Lyngby, 1983; Piovetti *et al.*, 1984; Bonjour et Carruesco, 1986; Wasserman, 1990). L’importance des Zostères dans la géochimie de ces milieux est reflétée par le comportement des métaux-traces (souvent toxiques), dont les cycles peuvent être notablement affectés par la présence ou l’absence de ces plantes. Lacerda et Rezende (1985) ont étudié l’effet des herbiers à *Halodule wrightii* Aschers sur la géochimie des sédiments et ont observé qu’en présence de ces végétaux, la

concentration en métaux (notamment ceux liés à la phase échangeable) était plus élevée.

Les études quantitatives qui montrent l’importance des Zostères dans la géochimie des métaux lourds sont très rares. La principale difficulté réside en effet dans l’estimation des surfaces couvertes par les herbiers à Zostères (dont l’espèce type est *Zostera marina* L.), espèce qui demeure le plus souvent immergée (Den Hartog, 1970).

Dans un article précédent, Wasserman *et al.* (1991) ont pu estimer pour le Bassin d’Arcachon (côte atlantique française) l’importance des apports en Zn, Cu, Fe et Mn provenant des herbiers à Zostères (*Zostera noltii* Hornemann), ceci grâce à la particularité que présente cette espèce de coloniser surtout la zone exondée à basse mer. A l’aide de photos aériennes, une carte de la répartition des Zostères dans ce bassin, a pu être dressée. De cette manière, la surface couverte par les herbiers a été quantifiée. Par la suite, de simples

mesures de biomasse « in situ » ont permis l'estimation de la biomasse globale des Zostères du bassin. Ces auteurs ont remarqué que l'apport dû aux Zostères, pour certains éléments, notamment le Mn, peut atteindre jusqu'à 15 % des métaux contenus dans les 2 premiers cm de sédiment.

Dans la présente étude, nous avons complété la liste des constituants étudiés par Wasserman *et al.* (1991) par l'analyse des éléments-traces : As, Pb, Ba, Ni, Zr, Br, Rb, Sr, S, Cs, U, Th, P, Cr, Co, Sn, Nb et Ga et des éléments majeurs : Si, Al, Mg, Ca, Ti, K et Na.

Pour ce faire, nous avons utilisé la méthodologie de calcul des auteurs précédemment cités, ainsi que la carte de répartition des Zostères dans le Bassin d'Arcachon. Nous avons également ajouté des mesures effectuées sur différentes parties de la plante (plante totale, racines, feuilles) et épiphytes, en été et en hiver.

MATÉRIAUX ET MÉTHODES

Lieu d'étude

La figure 1 illustre la localisation de la lagune d'Arcachon (latitude 44°44' N, longitude 1°10' W). Il s'agit d'un système lagunaire mésotidal dont le marnage peut atteindre 4,9 m d'amplitude. Il est constitué essentiellement de chenaux de marée (souvent sans végétation et composés de sédiments très sableux) et de bancs (de texture plus fine parfois même vaseuse), pourvus d'une couverture d'herbiers à *Zostera noltii*.

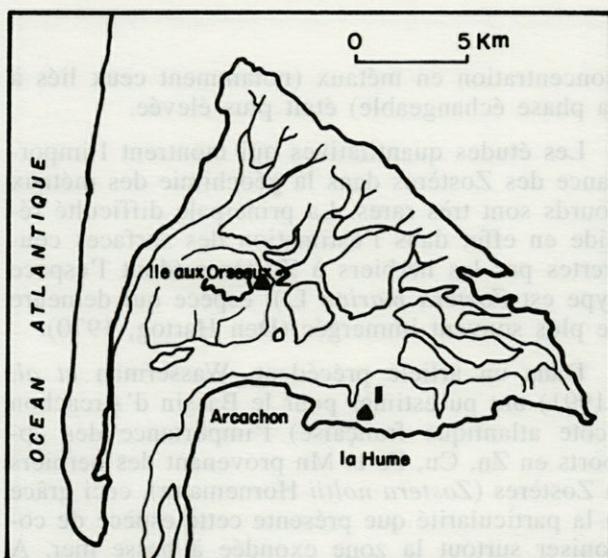


Fig. 1. – Lagune d'Arcachon : localisation des stations de prélèvement.

Arcachon lagoon : sampling sites.

Méthodes mises en œuvre

Nous avons prélevé des échantillons de *Zostera noltii*, ainsi que des échantillons de leur substrat (sédiment). Les deux stations sont repérées sur la figure 1. Un premier échantillonnage a été réalisé durant l'hiver 1986 / 1987, le second pendant l'été 1987. Diverses mesures de biomasse (totale, des racines, des feuilles et aussi des épiphytes) ont également été réalisées dans ces mêmes stations, par la méthode dite du carré (3 répétitions par station).

Au laboratoire, les échantillons de matériel végétal récolté ont été immédiatement séparés en racines, feuilles, et épiphytes (quand elles existaient). Ils ont été mis à sécher en étuve à 50 °C pendant 3 j, jusqu'à poids constant.

Le matériel végétal sec a été analysé par fluorescence des rayons X, selon une adaptation de la méthode préconisée par Lapaquellerie *et al.* (1969), méthode conçue à l'origine pour l'analyse des sédiments. Les éléments-traces considérés ont été les suivants : As, Pb, Ba, Ni, Zr, Br, Rb, Sr, S, Cs, U, Th, P, Cr, Co, Sn, Nb et Ga (en mg de métal. Kg-1 de poids sec). Les éléments majeurs dosés sont : Si, Al, Mg, Ca, Ti, K et Na (exprimés en % de matière végétale sèche).

Quant aux sédiments, ils ont également été analysés en Fluorescence de rayons X, selon la procédure précitée. La seule différence, par rapport aux mesures réalisées sur le matériel végétal, tient au fait que pour doser les éléments majeurs, les échantillons doivent être calcinés à 1050 °C, pendant 6 h. Les résultats sont exprimés en mg de métal. Kg-1 de poids sec pour les éléments-traces et en % de matière sèche pour les éléments majeurs.

Nous avons utilisé les calculs effectués précédemment par Wasserman *et al.* (1991) qui donnent respectivement la surface totale du bassin d'Arcachon et celle recouverte par les herbiers de Zostères (fig. 2). A partir de ces informations nous avons pu calculer la masse totale de sédiments correspondant aux 2 premiers cm. En se basant sur les résultats de biomasse, nous avons également calculé le poids des Zostères présentes dans le Bassin.

A partir des données de concentrations, nous avons estimé les masses totales de chaque élément présent, dans chacun des compartiments du système étudié, puis calculé la part (%) de métal retenue dans les plantes, par rapport à celle présente dans le sédiment.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

La biomasse moyenne observée (328 g.m⁻²) est inférieure aux valeurs rencontrées habituellement dans la littérature spécialisée. Pour *Zostera marina*

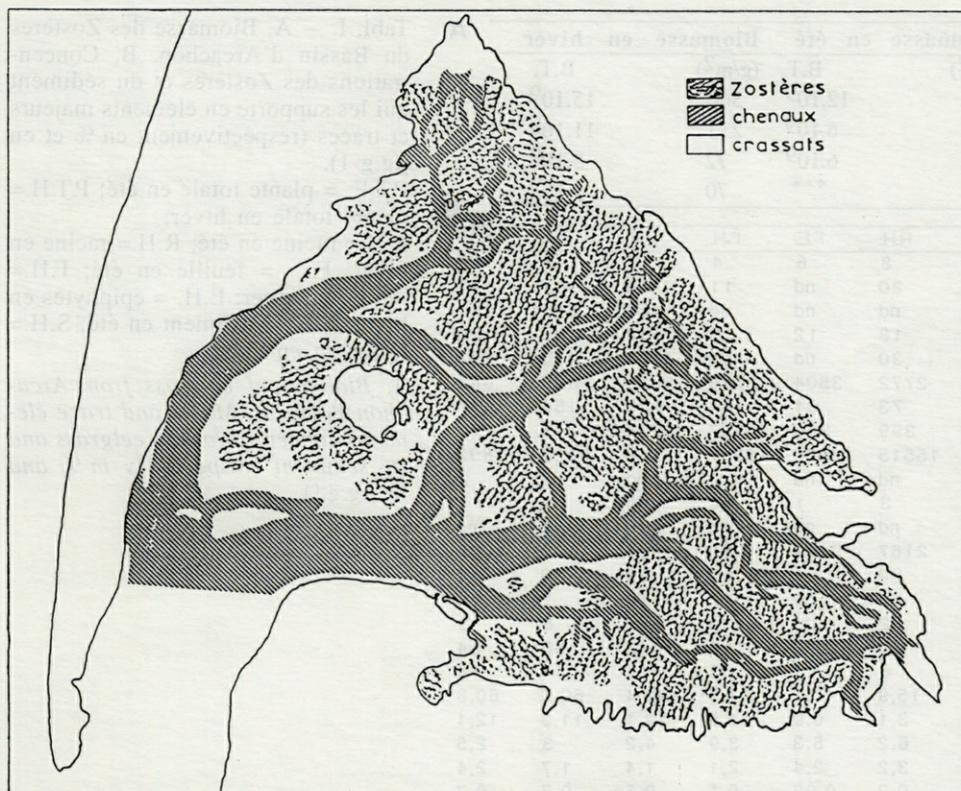


Fig. 2. – Cartographie des herbiers à Zostères (d'après Wasserman *et al.*, 1991.).
Eelgrass distribution map (from Wasserman et al. 1991).

L., ces valeurs varient entre 100 et 5 200 g.m⁻² (Johnston, 1969; Mann, 1972; McRoy and McMillan, 1977; Thorne-Miller *et al.*, 1983) (Tabl. IA).

Ces résultats montrent un décalage net entre le développement des parties souterraines et aériennes. Ce décalage est matérialisé par la forte valeur – en hiver tout au moins – de la biomasse souterraine (253g/m²) contrastant avec la faible valeur de la biomasse aérienne (72g/m²), à la même saison. Cette valeur faible peut être due à la perte des feuilles, qui est notable lors de l'échantillonnage d'hiver. La présence d'épiphytes à ce moment là, constitue également un indice de sénescence des feuilles (Silberstein *et al.*, 1986). Par ailleurs, la forte valeur de la biomasse d'épiphytes (qui est comparable à celle de la biomasse aérienne) est normale chez des Zostères sénescents (Harlin, 1980).

L'importance de la biomasse foliaire, en été, peut s'expliquer par le fait qu'au moment de l'échantillonnage en cette saison, la croissance de la plante est déjà bien avancée. Malheureusement, des études plus approfondies sur le cycle de vie des Zostères dans le Bassin d'Arcachon n'ont pour l'instant pas encore été réalisées, ce qui aurait pu nous permettre de vérifier les hypothèses présentées.

Lorsqu'elle est comparée à la masse sédimentaire totale du système (1,6 x 10¹² g), la biomasse

des Zostères ne contribue que pour très peu au bilan des métaux lourds malgré les valeurs importantes trouvées dans ce milieu. Néanmoins, compte tenu du fait que les plantes concentrent considérablement certains métaux, cette contribution peut atteindre 15 %, comme c'est le cas pour le Mn, dans le Bassin d'Arcachon (Wasserman, 1990).

Le tableau IB comporte les concentrations en métaux-traces et en éléments-majeurs dans les plantes et dans les sédiments auxquels elles sont fixées. Carruesco *et al.* (1986) ont observé, dans les sédiments, des différences significatives de concentrations en éléments entre été et hiver, ce qui n'a pas été retrouvé ici, où au contraire, les concentrations sont constantes et indépendantes de la saison. En ce qui concerne les concentrations dans les plantes, des valeurs plus élevées en hiver qu'en été, ont été mesurées. Ce comportement est contraire aux résultats de Carruesco *et al.* (1986), qui observent dans les Zostères les concentrations les plus élevées en été. Compte tenu de résultats antérieurs de ces auteurs (Carruesco *et al.* 1982), qui indiquent que les teneurs en métaux lourds ont beaucoup évolué dans le Bassin d'Arcachon, ces 10 dernières années, les différences observées entre nos mesures et celles de Carruesco *et al.* (1986), peuvent ne pas sembler surprenantes.

Echantillon	Biomasse en été		Biomasse en hiver	
	(g/m ²)	B.T.	(g/m ²)	B.T.
Plante totale	296	12.10 ⁹	360	15.10 ⁹
Racines	152	6.10 ⁹	253	11.10 ⁹
Feuilles	145	6.10 ⁹	72	3.10 ⁹
Epiphytes	***	***	70	3.10 ⁹

A

Tabl. I. – A, Biomasse des Zostères du Bassin d'Arcachon. B, Concentrations des Zostères et du sédiment qui les supporte en éléments majeurs et traces (respectivement en % et en µg.g⁻¹).

P.T.E. = plante totale en été; P.T.H. = plante totale en hiver;

R.E = racine en été; R.H. = racine en hiver; F.E. = feuille en été; F.H. = feuille en hiver; E.H. = épiphytes en hiver; S.E. = sédiment en été; S.H. = sédiment en hiver.

A, Biomass of eelgrass from Arcachon Basin. B, Major and trace elements concentrations in eelgrass and its sediment (respectively in % and in µg.g⁻¹).

B

ELEMENTS	P.T.E.	P.T.H.	R.E.	R.H.	F.E.	F.H.	E.H.	S.E.	S.H.
As	5	10	4	8	6	4	9	7	6
Pb	4	14	6	20	nd	11	49	47	47
Ba	nd	nd	nd	nd	nd	nd	128	215	241
Ni	14	17	13	18	12	19	34	32	30
Zr	nd	nd	nd	30	nd	nd	76	143	132
Br	4462	3252	4217	2772	3504	2755	2339	826	687
Rb	69	81	61	73	61	64	138	154	147
Sr	433	426	387	399	380	457	286	275	277
S	20075	17597	19659	15515	17050	16251	11159	9457	7892
Cs	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	2
U	nd	2	1	3	1	2	1	1	1
Th	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	1	nd
P	2489	2799	1777	2167	3107	4256	1296	912	1005
Cr	23	29	24	33	22	22	58	60	61
Co	nd	nd	nd	nd	nd	7	nd	1	8
Sn	nd	nd	nd	2	nd	nd	nd	8	8
Nb	20	23	18	20	16	18	32	36	34
Ga	3	6	3	8	3	2	14	14	14
Si	12,3	18,3	11,1	15,9	7,1	11,4	43,4	60,7	60,8
Al	2,3	3,9	2,3	3,1	0,9	1,5	10,1	11,3	12,1
Mg	8,9	5,7	8,1	6,2	5,3	3,9	4,2	3	2,5
Ca	3	2,8	2,7	3,2	2,4	2,1	1,4	1,7	2,4
Ti	0,1	0,2	0,1	0,2	0,02	0,1	0,5	0,7	0,7
K	7,2	4,1	3,3	5,2	10	5,4	2,3	2,4	2,3
Na	5,3	5,5	10,4	7,3	6,4	4,3	3,8	1,8	1,6

Les autres observations chiffrées qui peuvent être relevées dans la littérature proviennent d'analyses de *Zostera marina* L.. Brix *et al.* (1983) ont réalisé un test d'intercalibration avec *Z. marina* et notent des concentrations en Cr d'un ordre de grandeur inférieur. Pour le Ni et le Pb, les valeurs qu'ils ont observées sont 2 fois plus faibles que les nôtres. Dans une autre étude, toujours sur *Zostera marina*, Brix et Lyngby (1983) ont mesuré des concentrations en Ca, K et Na, du même ordre de grandeur que les nôtres, alors que le Mg est par contre 10 fois moins concentré dans *Z. marina* que dans les *Zostera noltii* qui font l'objet de cette étude.

En ce qui concerne la distribution des métaux dans les différentes parties des plantes, Brix et Lyngby (1983) observent que le Ca et le Fe se concentrent davantage dans les parties souterraines, chez *Z. marina*, alors que le K et le Mn s'accumulent plutôt dans les feuilles. Nous avons observé un comportement similaire pour le Ca (aussi bien en été qu'en hiver) tandis que le K ne se concentre, dans les feuilles, qu'en hiver. En été, ce métal se répartit de manière équilibrée, tant dans les parties aériennes, que souterraines.

Les éléments se répartissent en trois groupes :

a) ceux qui sont surtout concentrés dans les plantes : Br, Sr, S, P, Mg, K et Na;

b) ceux qui sont surtout concentrés dans les sédiments : Pb, Ba, Ni, Zr, Rb, Cr, Nb, Ga, Si, Al et Ti;

c) ceux qui sont indifféremment concentrés dans les sédiments et dans les feuilles : As et Ca.

Quant aux autres éléments étudiés ici, les valeurs des concentrations trouvées sont trop proches de nos limites de détection pour que des conclusions valables puissent en être tirées.

Il faut noter le comportement des épiphytes qui présentent des concentrations en éléments très proches de celles du sédiment. Cela est peut être dû au fait que la « structure » de ces épiphytes – pour lesquelles, malheureusement, aucune taxonomie véritable n'a été réalisée, en raison même des difficultés pratiques de séparation, liées à leur extrême hétérogénéité – se comporte, pour faire image, comme une sorte de « toile d'araignée » (Wasserman 1989), ou si l'on préfère, comme un écran alvéolé, entre milieu liquide proprement dit et tissus superficiels de la plante elle-même.

Ces épiphytes retiennent alors une quantité assez importante de sédiments. Ces derniers, ne peuvent en pratique être séparés de façon aisée et sûre de leur support, et sont donc « dosés » avec lui, expliquant ainsi l'étroite relation entre les concentrations respectives.

Tabl. II. – Bassin d’Arcachon : Masse globale des traces et majeurs contenus dans les Zostères et les sédiments (en Kg).

Total element mass in eelgrass and sediments from the Arcachon Basin (in kg).

ELEMENTS	P.T.E	P.T.H	R.E	R.H	F.E.	F.H.	E.H.	S.E.	S.H.
As	60	150	24	88	36	12	27	11200	9600
Pb	48	210	36	220	**	33	147	75200	75200
Ba	**	**	**	**	**	**	348	344000	385600
Ni	168	255	78	198	72	57	102	51200	48000
Zr	**	**	**	330	**	**	228	228800	211200
Br	53544	48780	25302	30492	21024	8265	7017	1.10 ⁶	1.10 ⁶
Rb	828	1215	366	803	366	192	414	246400	3200
Sr	5196	6390	2322	4389	2280	1371	858	440000	1600
S	240900	263955	117954	170665	102300	48753	33477	2.10 ⁷	1.10 ⁷
Cs	**	**	**	**	**	**	**	**	3200
U	**	30	6	33	6	6	3	1600	1600
Th	**	**	**	**	**	**	**	1600	**
P	29868	41985	10662	23837	18642	12768	3888	2.10 ⁶	2.10 ⁶
Cr	276	435	144	363	132	66	174	96000	97600
Co	**	**	**	**	**	21	**	1600	12800
Sn	**	**	**	22	**	**	**	12800	12800
Nb	240	345	108	220	96	54	96	57600	54400
Ga	36	90	18	88	18	6	42	22400	22400
Si	1.10 ⁶	3.10 ⁶	7.10 ⁵	2.10 ⁶	4.10 ⁵	3.10 ⁵	1.10 ⁶	1.10 ⁹	1.10 ⁹
Al	3.10 ⁵	6.10 ⁵	1.10 ⁵	3.10 ⁵	5.10 ⁴	4.10 ⁴	3.10 ⁵	2.10 ⁵	2.10 ⁵
Mg	1.10 ⁶	8.10 ⁵	5.10 ⁵	7.10 ⁵	3.10 ⁵	1.10 ⁵	1.10 ⁵	5.10 ⁷	4.10
Ca	4.10 ⁵	4.10 ⁵	2.10 ⁵	4.10 ⁵	2.10 ⁵	6.10 ⁴	4.10 ⁴	3.10 ⁷	4.10 ⁷
Ti	1.10 ⁴	3.10 ⁴	7.10 ⁴	2.10 ⁴	2.10 ⁴	2.10 ⁴	2.10 ⁴	1.10 ⁷	1.10 ⁷
K	9.10 ⁵	6.10 ⁵	2.10 ⁵	6.10 ⁵	6.10 ⁵	2.10 ⁵	7.10 ⁴	4.10 ⁷	4.10 ⁷
Na	6.10 ⁵	8.10 ⁵	6.10 ⁵	8.10 ⁵	4.10 ⁵	1.10 ⁵	1.10 ⁵	3.10 ⁷	3.10 ⁷

Le calcul de la masse globale de métaux du Bassin d’Arcachon (MGM) est le suivant (Tabl. II) :

(CM) x (M/m²) x (SCZ) = (MGM), où (C M) = Concentration du métal,

(M/m²) = Masse en g (de sédiment ou de biomasse)/m² (d’après Wasserman *et al.* 1991).

(SCZ) = Superficie couverte par les Zostères (d’après Wasserman *et al.* 1991).

Afin de pouvoir comparer les apports provenant des sédiments à ceux spécifiquement issus des Zostères, nous avons présenté les résultats du calcul du pourcentage de métaux retenus par les plantes, comparativement à ceux retenus par les sédiments (% MRP) (Tabl. III). Le calcul est le suivant :

(MGP) + (MGS) x 100 = (% MRP), où (MGP) = Masse (biomasse) globale des plantes, (MGS) = Masse globale des sédiments.

D’une manière générale, les apports en métaux provenant des Zostères sont très faibles. Le Br est l’élément qui présente les pourcentages les plus élevés (4,05 % constituant le minimum, en été). Wasserman *et al.* (1991) ont observé que les apports en Mn dans ce même environnement peuvent être importants (de l’ordre de 15 %). Ces auteurs pensent que de telles valeurs sont dues – malgré les faibles concentrations en Mn dans l’environnement étudié – au fait que le Mn constitue un élément indispensable au développement de la plante et donc, que les végétaux le concentrent et l’accumulent fortement.

CONCLUSIONS

On peut donc conclure que les apports en métaux – provenant des Zostères – sont très faibles et même pratiquement négligeables dans le calcul du bilan de ces derniers, dans le milieu ambiant. Toutefois, cette faible part de métal retenue par les plantes doit être considérée comme importante lors des études de la dynamique des métaux. La

Tabl. III. – Pourcentages des éléments majeurs et traces des Zostères, par rapport à leur substrat sédimentaire. Abréviations : voir tabl. I.

Pourcentage of elements enclosed in eelgrass, in relation to sediment.

ELEMENTS	P.T.E	P.T.H	R.E	R.H	F.E.	F.H.	E.H.
As	0,5	1,56	0,21	0,92	0,32	0,13	0,28
Pb	0,06	0,28	0,04	0,29	*	0,04	0,2
Ba	*	*	*	*	*	*	0,1
Ni	0,33	0,53	0,15	0,41	0,14	0,12	0,21
Zr	*	*	*	0,16	*	*	0,11
Br	4,05	4,44	1,92	2,77	1,59	0,75	0,64
Rb	0,34	0,52	0,15	0,34	0,15	0,08	0,18
Sr	1,18	1,44	0,53	0,99	0,52	0,31	0,19
S	1,59	2,09	0,78	1,35	0,68	0,37	0,27
Cs	*	*	*	*	*	*	*
U	*	1,88	0,38	2,06	0,38	0,38	0,19
Th	*	*	*	*	*	*	*
P	2,05	2,61	0,73	1,48	1,28	0,79	0,24
Cr	0,29	0,45	0,15	0,37	0,14	0,07	0,18
Co	*	*	*	*	*	0,16	*
Sn	*	*	*	0,17	*	*	*
Nb	0,42	0,63	0,19	0,4	0,17	0,1	0,18
Ga	0,16	0,4	0,08	0,39	0,08	0,03	0,19
Si	0,15	0,28	0,07	0,18	0,04	0,04	0,13
Al	0,15	0,3	0,08	0,17	0,03	0,02	0,16
Mg	2,24	2,12	1,01	1,71	0,67	0,3	0,32
Ca	1,31	1,1	0,58	0,9	0,53	0,16	0,11
Ti	0,12	0,29	0,06	0,18	0,02	0,02	0,14
K	2,24	1,65	0,52	1,56	1,56	0,44	0,19
Na	2,22	3,23	2,16	3,15	1,34	0,5	0,45

plupart des éléments fournis par les plantes se trouvent sous une forme très labile et peuvent de plus présenter un temps de résidence très faible dans le matériau végétal. Par ailleurs, dans la mesure où ce sont des plantes annuelles, les Zostères perdent tous les ans une quantité importante de matière organique et par là même de métaux.

La matière organique issue de ces végétaux constitue également un site d'absorption important pour les métaux lors de leur mélange aux sédiments (Förstner and Wittmann, 1983; Bonjour et Carruesco, 1986).

REMERCIEMENTS – Les auteurs remercient Mrs. Y. Lapaquellerie, M. Dignan et J. Barre pour l'aide apportée lors des analyses de laboratoire, ainsi que sur le terrain. Les commentaires sur les manuscrits, réalisés par M. P.J. Perrin ont été de grande valeur. J.C.W. remercie le CNPQ (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e tecnológico) et la FAPERJ (Fundação de Amparo à Pesquisa do Rio de Janeiro) pour leur aide financière.

BIBLIOGRAPHIE

- BONJOUR D. et C. CARRUESCO, 1986. Origine de la matière organique dissoute et particulaire dans le Bassin d'Arcachon. Apports autochtones et allochtones, essai de bilan. *Bull.Inst.Géol. Bassin Aquitaine*, Bordeaux **39** : 73-83.
- BRIX H. and J.E. LINGBY, 1983. The distribution of some metallic elements in Eelgrass (*Zostera marina* L.) and Sediment in the Limfjord, Denmark. *Estuar. Coast.Shelf Res.* **16** : 455-467.
- BRIX H., J.E. LINGBY and H.H. SCHIERUP, 1983. The Reproducibility in the Determination of Heavy Metals in Marine Plant Material – An Interlaboratory Calibration. *Mar.Chem.* **12** : 69-85.
- CARRUESCO C., Y. LAPAQUELLERIE, P.J. LABOURG et D. PRUNIER, 1986. Impact des métaux lourds sur un environnement lagunaire : le Bassin d'Arcachon. *Bull.Inst. Géol.Bassin Aquitaine*, Bordeaux **39** : 85-93.
- CARRUESCO C., J.M. JOUANNEAU et Y. LAPAQUELLERIE, 1982. Sources et diffusion des oligo-éléments métalliques dans le Bassin d'Arcachon (côte Atlantique française). *Oceanol. Acta* SP : 87-93.
- DEN HARTOG C., 1970. The Seagrasses of the World. North Holland. 275 p.
- FORSTNER U. & G.T.W. WITTMAN 1983. Metal pollution in the aquatic environment. Second revised edition. Springer Verlag, Berlin. 486 p.
- HARLIN M.M. 1980. Seagrass Epiphytes. in : Handbook of Seagrass biology : an ecosystem perspective. R.C. Phillips & C.P. MCROY (eds.). Garland Press, New York. pp. : 117-151.
- JOHNSTON C.S. 1969. The ecological distribution and primary production of macrophytic marine algae in eastern Canaries. *Int. Revue Ges. Hydrobiol.* **54** (4) : 473-490.
- LACERDA L.D. & C.E. Rezende, 1985. The effect of *Halodule wrightii* Aschers on the geochemical partitioning of Mn, Zn and Cu in coastal sediments. In : Proceed Intern. Conf. : Heavy Metals in the Environment. T.D. Lekkas (ed.) **2** : 292-297.
- LAPAQUELLERIE Y., C. LATOUCHE, M. PARRA, B. SALINERES et G. VERNETTE, 1969. Application de la spectrométrie de fluorescence X au dosage des éléments majeurs et traces associés aux sédiments marins actuels subrécents. Coll. Rayons X et Sciences de la Terre, Monaco. *Bull. Inst. Géol. Bassin Aquitaine* **12** : 1-14.
- LINGBY J.E., H. BRIX & H.H. SCHIERUP, 1982. Absorption and translocation of zinc in eelgrass (*Zostera marina* L.). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **58** : 259-270.
- MANN K.H., 1972. Ecological energetics of seaweed zone in a marine bay on the Atlantic coast of Canada. I. Zonation and biomass of the seaweeds. *Mar. Biol.* **12** (1) : 1-10.
- MCROY C.P. and C. McMILLAN, 1977. Production ecology and physiology of Seagrasses. In : Seagrass Ecosystem. A scientific perspective. C.P. McRoy & C. Helfferich (eds). Marcel Decker, New York, pp : 53-88.
- PIOVETTI L., L. SERVE, G. COMBAULT et F. GADEL, 1984. Analyse des substances phénoliques des restes de *Posidonia Oceanica* (L.) Delile, provenant de sédiments holocènes et de dépôts actuels. In : International Workshop *Posidonia Oceanica* Beds. C.F. Boudouresque, A. Jeudy de Grissac et J. Olivier (eds). GIS *Posidonia* Pub., France, **1** : 137-144.
- SILBERSTEIN K., A.W. CHIFFING & A.J. MCCOMB, 1986. The loss of seagrass in Cockburn Sound, Western Australia. III. The effect of epiphytes on productivity of *Posidonia australis* Hook. *Aquat. Bot.* **24** : 355-371.
- THORNE-MILLER B., M.M. HRALIN, G.B. THURSBY, M.M. BRADY-CAMPBELL & B.A. DWORETZKY, 1983. Variations in the distribution and biomass of submerged macrophytes in five coastal lagoons in Rhode Island, U.S.A. *Mar. Bot.* **26** : 231-242.
- WASSERMAN J.C., 1989. Zn, Cu, Fe and Mn concentrations in the cell-wall from eelgrass (*Zostera noltii* Hornemann) In : Heavy Metal in the Environment. International Conference. J.P. Vernet (ed.). C.E.P. Consultants Ltd. **2** : 5-10.
- WASSERMAN J.C., 1990. Les cycles du Zn, du Cu, du Fe et du Mn dans le Bassin d'Arcachon (Côte Atlantique française) : L'importance des herbiers à *Zostera noltii* Hornemann. Thèse Doct. Univ. Bordeaux I. 263 p.
- WASSERMAN J.C., J.C. DUMON et C. LATOUCHE, 1991. Importance des Zostères (*Zostera noltii* Hornemann) dans le bilan des métaux lourds du Bassin d'Arcachon. *Vie Milieu* **41** (2/3) : 81-86.

Reçu le 17 janvier 1991; received January 17, 1991
 Accepté le 28 octobre 1991; accepted October 28, 1991

CROISSANCE ET PRODUCTION PRIMAIRE DES SPHAIGNES DANS UNE TOURBIÈRE DES MONTS DU FOREZ (PUY-DE-DOME, FRANCE)

The growth and primary production of Sphagnum in a peat-bog of the Monts du Forez (Puy-de-Dôme, France)

A.-J. FRANCEZ

C.E.R.E.M.C.A., Rouillas-Bas, 63970 Aydat, France

SPHAGNUM
MÉTHODOLOGIE
AZOTE
BAS-MARAIS
HAUT-MARAIS
ÉCOSYSTÈME TOURBIÈRE
SUCCESSION
MASSIF CENTRAL FRANÇAIS

RÉSUMÉ – La croissance et la production primaire de *Sphagnum fallax*, *S. magellanicum* et *S. capillifolium* ont été étudiées en 1987 et 1988 dans une tourbière des Monts du Forez (Massif Central français). Une revue des principales méthodes d'étude existantes est proposée; une comparaison des résultats obtenus avec plusieurs d'entre elles, modifiées ou non, est présentée. L'étude de la dynamique saisonnière de la production montre que *S. fallax*, espèce de dépression et de replats, croît progressivement d'avril à août mais que la croissance de *S. magellanicum* et de *S. capillifolium*, espèces de buttes, présente une première phase de croissance d'avril à juin puis une seconde, en fin de saison. Les accroissements annuels de *S. fallax*, *S. magellanicum* et *S. capillifolium* sont, en 1987 et en 1988, de 106 et 115 mm, 42 et 43 mm, 27 et 19 mm, correspondant à des productions de 4,14 et 4,68 gMS.m⁻², 2,13 et 1,51 gMS.m⁻², 1,81 et 1,66 gMS.m⁻². Le flux d'azote mesuré en 1987 est de 0,055, 0,021 et 0,016 gN.m⁻². an⁻¹ respectivement. Le rôle des facteurs climatiques et de l'humidité sur la croissance des Sphaignes est analysé.

SPHAGNUM
METHODOLOGY
NITROGEN
FEN
BOG
MIRE
SUCCESSION
FRENCH MASSIF CENTRAL

ABSTRACT – The growth and primary production of *Sphagnum fallax*, *S. magellanicum* and *S. capillifolium* were studied in 1987 and 1988 in a peat-bog of the Monts du Forez (French Massif Central). The main study methods are presented and results obtained with several of these methods, modified or not, are compared. Study of the seasonal dynamics of production showed that *S. fallax*, a species found in hollows and/or on lawns, grew steadily from April to August whereas the growth of *S. magellanicum* and *S. capillifolium*, hummock species, was in two phases, from April to June and at the end of the season. The annual growth of *S. fallax*, *S. magellanicum* and *S. capillifolium* in 1987 was 106, 42 and 27 mm respectively and 115, 43 and 19 mm in 1988, corresponding to production in the two years of 4,14 and 4,68, 2,13 and 1,51 and 1,81 and 1,66 gDM.dm⁻².an⁻¹. The annual nitrogen flux, as measured in 1987, was 0,55, 0,21 and 0,16 gN.dm⁻².an⁻¹ respectively. The effects of climate and hydrologic factors on the growth and production of the Sphagna are analysed.

1. INTRODUCTION

Les Sphaignes constituent une des principales composantes des tourbières acides et leur importance dans la production primaire totale de cet écosystème est fondamentale (Zobel, 1988).

Les Sphaignes se répartissent dans la tourbière en fonction de leurs caractéristiques écophysologiques et la colonisation des biotopes est assurée par des espèces spécialisées (Andrus, 1986). dont

la succession reflète son évolution (Touffet, 1969; Touffet & Clément, 1989).

Les Sphaignes sont des végétaux sans racines ni rhizoïdes, les 3/4 de la biomasse se trouvent, selon Clymo (1970) dans les feuilles. Leur structure est caractérisée par l'alternance de cellules mortes (hyalocystes), permettant la rétention mécanique et la mise en réserve de grandes quantités d'eau, et de petites cellules vivantes (chlorocystes), assurant la photosynthèse (Touffet, 1969). Elles pompent l'eau accumulée dans le substrat et les

parties mortifiées ou s'hydratent grâce à la vapeur d'eau contenue dans l'atmosphère.

Alors que les Sphaignes meurent par leur base, la croissance est assurée par la partie apicale (capitulum) et, de ce fait, l'axe spatial correspond à un axe temporel. Ces particularités biologiques dirigent les méthodes d'étude qui reposent essentiellement sur des mesures de croissance en longueur plus ou moins complexes.

Le but de cet article est de présenter une revue critique des principales méthodes d'évaluation de la croissance et de la production des Sphaignes d'une part, et, d'autre part, de comparer, dans le cadre théorique des successions écologiques, les résultats obtenus dans différents stades d'une tourbière des Monts du Forez en soulignant l'importance des paramètres climatiques et liés à l'eau.

2. MÉTHODES D'ÉTUDE DE LA PRODUCTION : REVUE BIBLIOGRAPHIQUE

D'après Clymo (1970), les termes de production et de biomasse ne sont pas adaptés aux Sphaignes. Cet auteur préconise d'utiliser le terme plus général de croissance car les méthodes employées ne s'adressent pas toujours aux mêmes compartiments de matière sèche synthétisée.

Si l'on se reporte au schéma de croissance de la figure 1 A, (Clymo, 1970, modifié), la quantité β correspond à la production brute. Lorsqu'elle est diminuée de β_r , on est en présence de la production nette au sens usuel du terme ($\beta_n + \beta_p$).

Le rapport α_n/α est différent en général du rapport β_n/β parce que les conditions dans lesquelles évolue la Sphaigne changent au cours du temps. De plus, ces rapports ne sont pas constants en raison notamment de la fluctuation de la quantité β_p (part de la production éventuellement consommée ou surtout décomposée) qui augmente avec l'intervalle de temps (Clymo, 1970).

Nous verrons que dans la plupart des méthodes proposées, les quantités produites mesurées correspondent à β_n . Le problème de la possible disparition de matériel (β_p) est à notre sens identique à celui qui se pose lors de la mesure de la production des végétaux vasculaires, une prédation par les phytophages ou une décomposition sur pied se manifestant à coup sûr plus ou moins. Nous conserverons donc le terme de production primaire parce que nous travaillons sur des intervalles de temps relativement courts (minimisation de β_p).

En revanche, le terme de biomasse est ambigu : les Sphaignes sont constituées pour une bonne part de cellules mortes (les hyalocystes) et la séparation, à la base des individus, du matériel complètement mort du matériel vivant n'est pas toujours très aisée. Nous nous contenterons d'évaluer une

« biomasse » moyenne à partir de multiples récoltes échelonnées sur l'année. La « biomasse » maximale correspondrait aux résultats les plus élevés de matière sèche récoltée lors des mesures de production mais les variations saisonnières sont apparues limitées.

Les Sphaignes ont fait l'objet de mesures de production toutes basées sur la croissance en longueur et en poids des individus.

On peut regrouper, selon Clymo (1970), les diverses approches en 4 catégories :

— les méthodes utilisant les marques naturelles (variation de couleur,...);

— les méthodes basées sur les repères externes (« cranked wires » = tiges métalliques verticales, grillage disposé en surface,...);

— les méthodes de coupe (à partir d'une coupe initiale à une longueur définie en fonction de l'espèce);

— les méthodes d'estimation directe de la variation de poids.

Les 3 premiers types permettent de mesurer un accroissement, les biomasses puis les productions sont évaluées en tenant compte de la densité apparente ou spatiale des Sphaignes. La 4^e catégorie rassemble les méthodes directes d'évaluation du poids des individus. Chacune des méthodes s'applique en fait préférentiellement aux espèces selon qu'elles croissent sur les buttes, dans les creux, sur un tremblant ou directement dans l'eau.

Il faut également ajouter les méthodes basées sur les échanges gazeux, mises au point plus récemment.

2.1. Marques naturelles

Les cycles de croissance peuvent être observés sur les Sphaignes, comme d'ailleurs sur d'autres Bryophytes.

La limite entre 2 saisons de croissance est marquée par la présence de rameaux plus denses et par leur différence de taille (Clymo, 1970). Ce comportement reposerait sur le fait que l'essentiel de l'accroissement et de la production s'effectue en automne (Hagerip & Petersson, 1960, in Clymo, 1970).

D'autres indices de changements de cycles saisonniers sont parfois repérables : le changement d'orientation des tiges d'un tapis de Sphaignes est en relation avec l'impact de la couverture neigeuse hivernale (Pakarinen, 1978).

Dans d'autres cas, la fin du cycle de croissance peut être marquée par un changement de coloration résultant d'une augmentation des anthocyanins, induite par les basses températures.

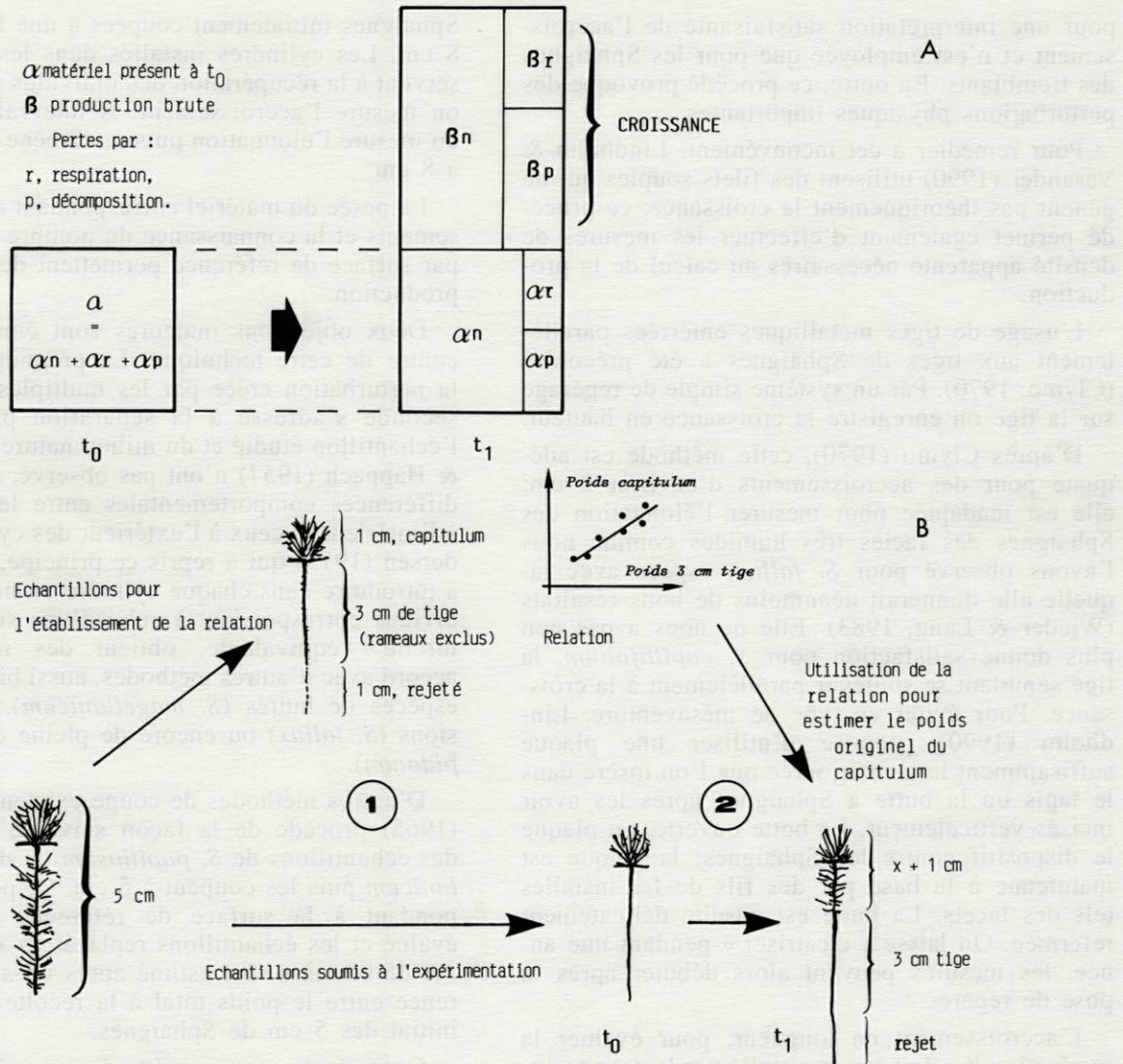


Fig. 1. - A, Modèle de croissance des Sphaignes selon Clymo (1970). B, Etapes de la méthode dite de la « correction du capitulum » (d'après Clymo, 1970, modifié).

Growth model of Sphagnum according to Clymo (1970); B, steps of the « Capitulum correction » method (after Clymo, 1970, modified).

Ces méthodes ont l'avantage de ne nécessiter qu'une seule intervention au niveau du coussinet de Sphaignes; le prélèvement se fait à l'automne. Il n'y a pas de perturbation externe pendant la saison de croissance.

En revanche, l'obstacle majeur réside en la variabilité de l'expression des cycles. Clymo (1970) rapporte que les changements ne sont pas toujours visiblement marqués : lors d'une large étude menée sur le territoire anglais, plus des 3/4 des individus récoltés ne présentaient pas d'indices suffisants pour bien définir les cycles de croissance. En fait, l'apparition de telles manifestations est assujettie à une production automnale. Les pics de croissance et de production peuvent être enregistrés à d'autres époques, août (Lindholm, 1981; Vasander, 1982) voire plus tôt (Sobotka, 1974; Rejment-Grochowska et al., 1975).

Ces méthodes bien utilisées par le passé (Malmmer, 1962; Bellamy & Rieley, 1967; etc.) restent aujourd'hui essentiellement employées par les Finlandais (Pakarinen, 1978; Lindholm, 1979; Vasander, 1982). Lorsqu'elles sont applicables, la production correspond à la quantité β_n de la figure 1.

2.2. Repères externes

Il semble que Leisman (1953 & 1957) ait été le premier à tenter de mesurer l'accroissement des Sphaignes en disposant horizontalement une grille métallique à la surface du tapis. Au temps t , on mesure son enfoncement. Cette méthode n'est pas applicable aux Sphaignes des buttes; en effet, elle nécessite une superficie d'étude non négligeable

pour une interprétation satisfaisante de l'accroissement et n'est employée que pour les Sphaignes des tremblants. En outre, ce procédé provoque des perturbations physiques importantes.

Pour remédier à cet inconvénient, Lindholm & Vasander (1990) utilisent des filets souples qui ne gênent pas théoriquement la croissance; ce procédé permet également d'effectuer les mesures de densité apparente nécessaires au calcul de la production.

L'usage de tiges métalliques enterrées parallèlement aux tiges de Sphaignes a été préconisé (Clymo, 1970). Par un système simple de repérage sur la tige on enregistre la croissance en hauteur.

D'après Clymo (1970), cette méthode est adéquate pour des accroissements d'environ 2 cm; elle est inadaptée pour mesurer l'élongation des Sphaignes des faciès très humides comme nous l'avons observé pour *S. fallax*, espèce avec laquelle elle donnerait néanmoins de bons résultats (Wieder & Lang, 1983). Elle ne nous a pas non plus donné satisfaction pour *S. capillifolium*, la tige semblant se soulever parallèlement à la croissance. Pour éviter ce type de mésaventure, Lindholm (1990) propose d'utiliser une plaque suffisamment large et ajourée que l'on insère dans le tapis ou la butte à Sphaignes après les avoir incisés verticalement. La butte ouverte, on plaque le dispositif contre les Sphaignes; la plaque est maintenue à la base par des fils de fer installés tels des lacets. La butte est ensuite délicatement refermée. On laisse « cicatriser » pendant une année, les mesures peuvent alors débiter après la pose de repères.

L'accroissement en longueur, pour évaluer la production β_n , doit être multiplié par la densité apparente de l'épaisseur de Sphaignes correspondante.

Cette méthode apparaît comme la plus utilisée actuellement quelles que soient les situations (Clymo & Reddaway, 1971; Forrest & Smith, 1975; Wieder & Lang, 1983; Grigal, 1985; Moore, 1989; Murray *et al.*, 1989). Elle sous-estimerait la production de 10 à 20 % en comparaison avec la méthode au radio-carbone (Wallen *et al.*, 1988). Elle donnerait en revanche des résultats similaires à ceux des marques naturelles (Luken & Billings, 1983).

2.3. Méthodes de coupe

Elles reposent sur la mesure de l'accroissement, pendant le temps $t-t_0$, après avoir initialement coupé la Sphaigne à une longueur connue au temps t_0 et replacé celle-ci dans son biotope.

Overbeck & Happach (1957) ont introduit ce type de méthodes en utilisant des cylindres de cellulose à base perforée qui contiennent les

Sphaignes initialement coupées à une longueur de 8 cm. Les cylindres installés dans les coussinets servent à la récupération des individus sur lesquels on mesure l'accroissement. A intervalle régulier, on mesure l'élongation puis on ramène la longueur à 8 cm.

La pesée du matériel correspondant aux accroissements et la connaissance du nombre d'individus par surface de référence permettent de calculer la production.

Deux objections majeures sont émises à l'encontre de cette technique. La première concerne la perturbation créée par les multiples coupes, la seconde s'adresse à la séparation physique de l'échantillon étudié et du milieu naturel. Overbeck & Happach (1957) n'ont pas observé, *a priori*, de différences comportementales entre les individus à l'intérieur et ceux à l'extérieur des cylindres. Pedersen (1975) qui a repris ce principe, en veillant à introduire dans chaque cylindre un nombre d'individus correspondant à celui d'une surface « naturelle » équivalente, obtient des résultats en accord avec d'autres méthodes, aussi bien pour des espèces de buttes (*S. magellanicum*), de dépressions (*S. fallax*) ou encore de pleine eau (*S. cuspidatum*).

D'autres méthodes de coupe existent. Chapman (1965) procède de la façon suivante : il prélève des échantillons de *S. papillosum* ou de *S. magellanicum* puis les coupe à 5 cm. Le poids correspondant à la surface de référence choisie est évalué et les échantillons replacés *in situ*; le gain net de biomasse est estimé après un an par différence entre le poids total à la récolte et le poids initial des 5 cm de Sphaignes.

Cependant, cette méthode entraînerait des pertes de feuilles et de rameaux; de ce fait, Chapman (1965) recommande d'utiliser les relations poids-longueur pour une meilleure estimation de la production qui correspond ici aussi à β_n (Fig. 1 A). Pour Clymo (1970), cette estimation est peu précise lorsqu'il s'agit de faibles productions car alors celles-ci représentent une fraction trop petite du poids total mesuré.

2.4. Estimation directe de la variation de poids par pesée dans l'eau

D'après Clymo (1970), la variabilité de poids des individus de Sphaignes est assez élevée et il est difficile d'établir des relations entre la longueur et le poids. Les gains de matière sèche ne s'avèreraient ainsi pas toujours significatifs, même si la différence dépasse de plusieurs fois le poids initial estimé.

Afin de diminuer les risques d'erreur sur la mesure du poids, Clymo (1970) propose d'opérer de

la façon suivante : les Sphaignes sont pesées dans l'eau. Une seconde pesée est effectuée, toujours dans l'eau, au moment de la récolte; la plante est ensuite séchée à l'étuve et pesée une 3^e fois.

Si d est la densité, W_s le poids mesuré dans l'eau à l'instant t_0 , W_h le poids mesuré dans l'eau au moment de la récolte, D_s le poids sec à l'instant t_0 , D_h le poids sec au moment de la récolte et G la croissance, on a alors :

$$d = D_h / (D_h - W_h)$$

et

$$D_s = W_{sd} \times (d - 1)$$

et

$$G = D_h - D_s = D_h (1 - W_s / W_h)$$

en admettant que d ne varie pas au cours du temps.

Le paramètre G estimé est égal à $\beta_n - \alpha_r - \alpha_p$ selon les termes de la figure 1 A. Cette estimation de la croissance serait la plus précise; des valeurs de 2 mg sont détectables (Clymo, 1970). Toutefois, la méthode se heurte à de nombreuses difficultés pratiques.

2.5. Echanges gazeux

Les échanges de CO_2 sont étudiés en laboratoire sous diverses conditions de température et de rayonnement (Silvola, 1980; Silvola & Heikkinen, 1979; Harley *et al.*, 1989) et/ou sur le terrain (Grace & Marks, 1978; Murray *et al.*, 1989). Elles débouchent sur l'obtention de la quantité de carbone synthétisé.

Plus précises que certaines méthodes traditionnelles (Wallen *et al.*, 1988) elles nécessitent, cependant, un équipement sophistiqué et un appui logistique proche des sites expérimentaux. Elles n'ont pas été employées au cours de cette étude.

2.6. Calcul de la production

La production ne peut être calculée qu'à partir de la connaissance de la densité apparente ou de la densité spatiale (nombre d'individus par surface de référence). Le recouvrement des tapis et des coussinets de Sphaignes étant différent dans les différents stades d'évolution, la comparaison des productions se fera pour des surfaces de référence d'1 dm². Pour calculer la production totale par faciès, on tient compte de la représentativité des espèces et de la proportion de surface couverte.

2.6.1. Accroissement en longueur et densité apparente

Si d est la densité de l'espèce étudiée, W le poids de l'échantillon (en g), L sa hauteur (en cm) et A sa surface (en cm²), on peut écrire :

$$d \text{ (g.cm}^{-3}\text{)} = W / (L \times A).$$

D'après Clymo (1970) et Pakarinen (1978), l'estimation de la densité apparente doit se faire en excluant la couche des *capitula* (0-1 cm, par convention) et en ne considérant que la couche sous-jacente (1-3 ou 1-4 cm). Cependant, ces considérations ne sont pas retenues par certains auteurs qui postulent sur une distribution relativement homogène de la matière sèche des Sphaignes vivantes et affirment que la variabilité sur le résultat final n'en est pas significativement affectée (Pedersen, 1975).

Si la Sphaigne pousse verticalement, constituant ainsi un tapis homogène, la production est facilement quantifiable pour une surface s et pour un intervalle de temps t :

$$P \text{ (g.s}^{-2}\text{.t}^{-1}\text{)} = d \times \delta L_t,$$

δL_t étant l'accroissement moyen de la Sphaigne (en mm) pendant le temps t et d , la densité apparente du volume considéré.

Lorsqu'on utilise la méthode des marques naturelles ou des repères externes, il faut veiller à une éventuelle compression du coussinet ou du tapis. De ce fait, la longueur exacte des Sphaignes doit être mesurée précisément (Pakarinen, 1978).

2.6.2. Poids et dénombrement

Dans le cas de l'utilisation des méthodes de coupe, on calcule la production directement à partir du gain moyen en poids des individus et le nombre moyen d'individus par surface de référence. Les courbes poids-longueur permettent également d'évaluer la biomasse moyenne des individus récoltés au temps t . Comme, en début d'expérimentation, on a déterminé le poids moyen des Sphaignes coupées à la longueur choisie, la production est égale à :

$$P \text{ (g.s}^{-2}\text{.t}^{-1}\text{)} = (B_t - B_{t_0}) \times n_s,$$

avec P , production en g par unités de surface et de temps, B_t et B_0 , les biomasses moyennes des individus de Sphaignes aux temps t et t_0 et n_s , le nombre d'individus de Sphaignes de la surface s .

2.6.3. Méthode dite de la correction de poids du capitulum

Cette procédure prend en compte la variabilité de poids du *capitulum* et le rapport de ce poids à la croissance annuelle. En effet, une partie de la matière sèche synthétisée au niveau du *capitulum* peut être transférée dans la tige, ce passage pro-

voquant alors une source d'erreur dans l'estimation du poids de l'accroissement. De plus, chez certaines espèces, le poids du *capitulum* atteint 25 % de la croissance annuelle (Clymo, 1970). Pour remédier à ce problème, Clymo (1970) a proposé une méthode simple reposant sur l'hypothèse d'une relation constante entre le poids du *capitulum* et celui des 3 cm de la tige sous-jacente, une fois les feuilles ôtées. Grâce aux relations linéaires obtenues pour chaque espèce, le poids de la tige effeuillée au départ et récupérée à la récolte permet de calculer la variation de poids du *capitulum* au cours de la croissance considérée (Fig. 1 B). Cette méthode est assez fastidieuse mais elle permet effectivement des évaluations plus précises de la croissance.

3. MATÉRIEL ET MÉTHODES

3.1. Localisation et caractéristiques de la tourbière

3.1.1. Le site

La tourbière de Côte de Braveix (commune de Saint-Anthème, Puy-de-Dôme) se situe à 1 350 m d'altitude sur la partie sommitale des Hautes-Chaumes foréziennes, non loin du neck volcanique de la Grande-Pierre-Bazanne.

La superficie avoisine 8 ha au sein desquels figurent l'ensemble des principaux faciès d'évolution caractéristiques des tourbières de la région (Thébaud, 1983). Le groupement à *Carex rostrata* y est notablement développé par rapport à la majorité des autres sites du Forez mais le haut-marais ombrotrophe est largement dominant.

La profondeur maximale de tourbe est de 3,0 m environ. Les rapports C/N des différentes couches sont supérieurs à 30.

3.1.2. Stations d'étude

Les stations d'étude ont été sélectionnées dans les 3 faciès représentatifs des divers groupements végétaux de la série évolutive des tourbières de la région (Thebaud, 1983). Les espèces de Sphaignes étudiées dominent la strate muscinale de chacun d'entre eux; ce sont :

— *S. fallax*, dans le bas-marais à *Carex rostrata*; à côté de ces 2 espèces dominantes; on note la présence de *Carex curta*, *Dactylorhiza maculata*, *Potentilla palustris* et *Menyanthes trifoliata* (nomenclatures selon *Flora europaea*, Tutin *et al.*, 1964-1980 pour les végétaux vasculaires et Corley *et al.*, 1981 pour les Sphaignes);

— *S. magellanicum*, dans le haut-marais actif à *Eriophorum vaginatum*, en périphérie du haut-

marais évolué, dont les premières buttes se manifestent au sein du bas-marais et sont colonisées par *Salix repens*, *Andromeda polifolia* et *Vaccinium oxycoccos*, abondants dans cette tourbière (*Calluna vulgaris* commence à s'installer sur les buttes les plus sèches);

— *S. capillifolium*, dans le haut-marais évolué à *Calluna vulgaris* et *Trichophorum coespitosum* dans lequel *Eriophorum vaginatum* est encore présente.

3.2. Méthodes utilisées pour les mesures de croissance

Dans un premier type de mesures de la production des Sphaignes, on a utilisé la méthode des repères externes, selon les 2 procédés décrits précédemment. Des tiges de 3 mm de diamètre et de 80 cm de longueur (5 tiges par station) ont été insérées dans le tapis de *S. fallax*, les buttes de *S. magellanicum* et de *S. capillifolium*. Un grillage tendu sur un châssis en bois, d'une surface d'1/2 m², a également été utilisé pour étudier la croissance de *S. fallax*.

Une autre série d'expérimentations s'inspire des méthodes d'Overbeck & Happach (1957) et de Chapman (1965) et les combine. On a inséré au sein des Sphaignes des pots d'horticulture, de 8 cm de diamètre et 10 cm de hauteur, ajourés aussi bien sur le fond que sur les parois, dans lesquels on a disposé des échantillons coupés à 5 cm, en respectant la densité spatiale de chacune des espèces étudiées.

Un nombre suffisant de pots est mis en place afin de ne pas avoir à effectuer de coupes multiples. On a récolté 3 pots par mois, de mai à octobre 1987. On y prélève au hasard, de 10 à 20 individus que l'on mesure pour évaluer le poids grâce aux relations poids-longueur établies préalablement (Fig. 2 A). On procède également de la même façon pour les individus directement après séchage. Ainsi, 3 possibilités de calcul de la production sont offertes, par mesures du :

— poids global de l'accroissement et conversion par unité de surface (méthode PGS);

— poids des individus en fonction de la longueur et multiplication par le nombre d'individus comptés par unité de surface (PLN);

— gain en poids calculé à partir de l'accroissement moyen en longueur et de la densité apparente (GAD).

En 1988, on a comparé la méthode GAD et celle dite de la correction du *capitulum* (MCC). Les mesures et les calculs ont été effectués à partir de 3 collectes de 20 individus dans les pots (méthode GAD) ou dans le tapis de Sphaignes (méthode MCC); le calcul de la production repose alors sur

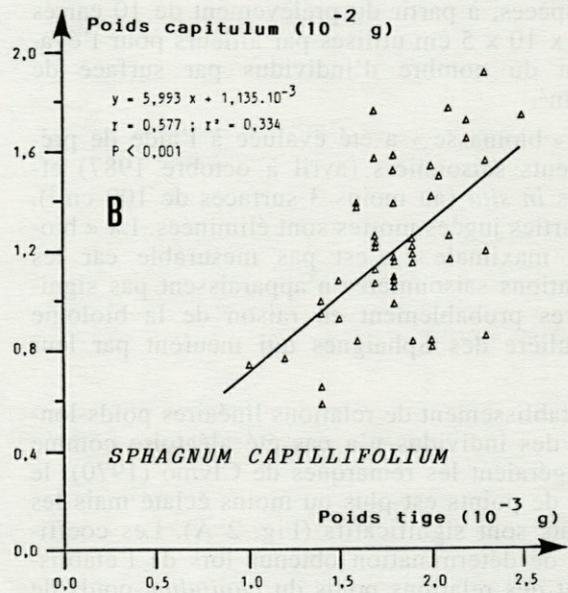
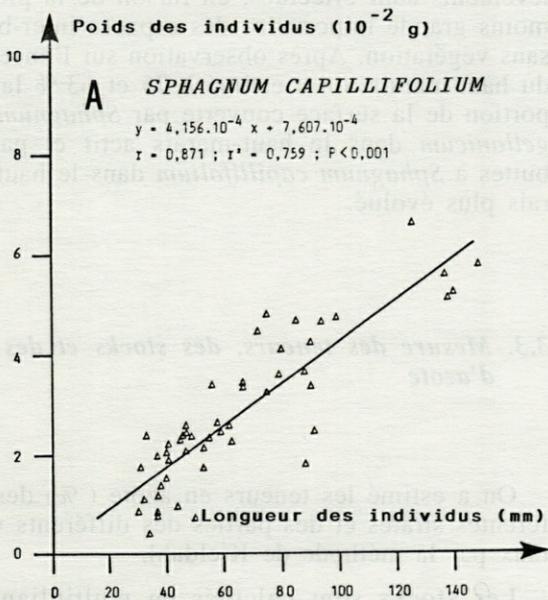
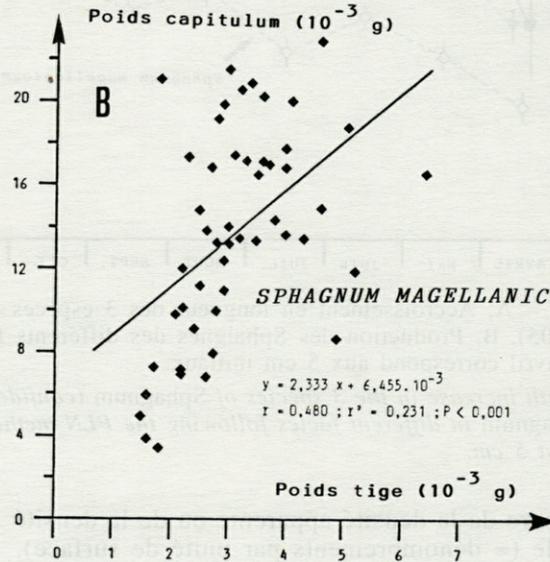
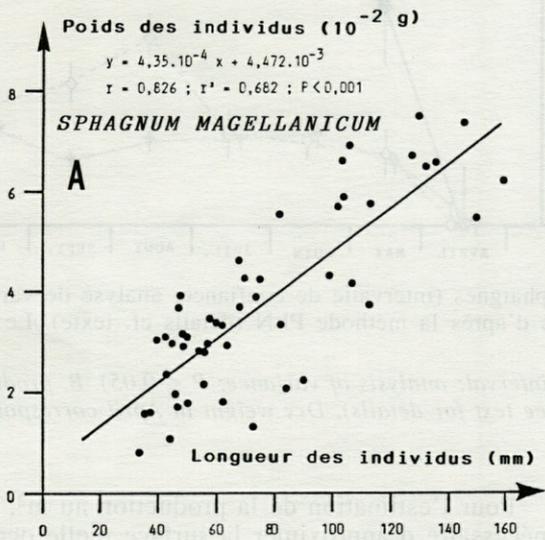
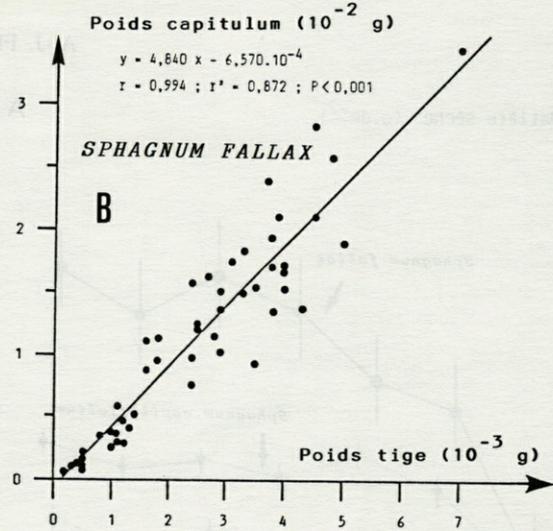
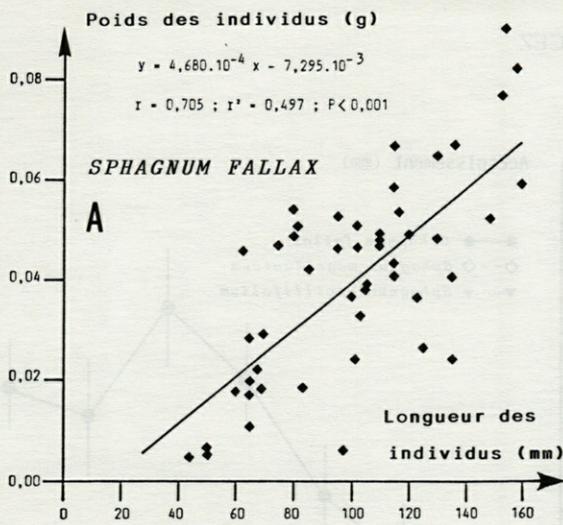


Fig. 2. — A, Relations entre le poids et la longueur des individus (parties vivantes) des 3 espèces de Sphaignes étudiées, établies au printemps 1987. B, Relations entre le poids du capitulum (0-1 cm; cf. Fig. 1 B) et le poids des 3 cm de tige sous-jacente chez les 3 espèces étudiées (données 1987).

A, relationships between weight and length of individuals (living parts) in the three Sphagnum species studied in Spring 1987. B, relationships between capitulum weight (0-1 cm; cf. fig...) and the weight of the underlying 3 cm of stalle in the three species studied (data of 1987).

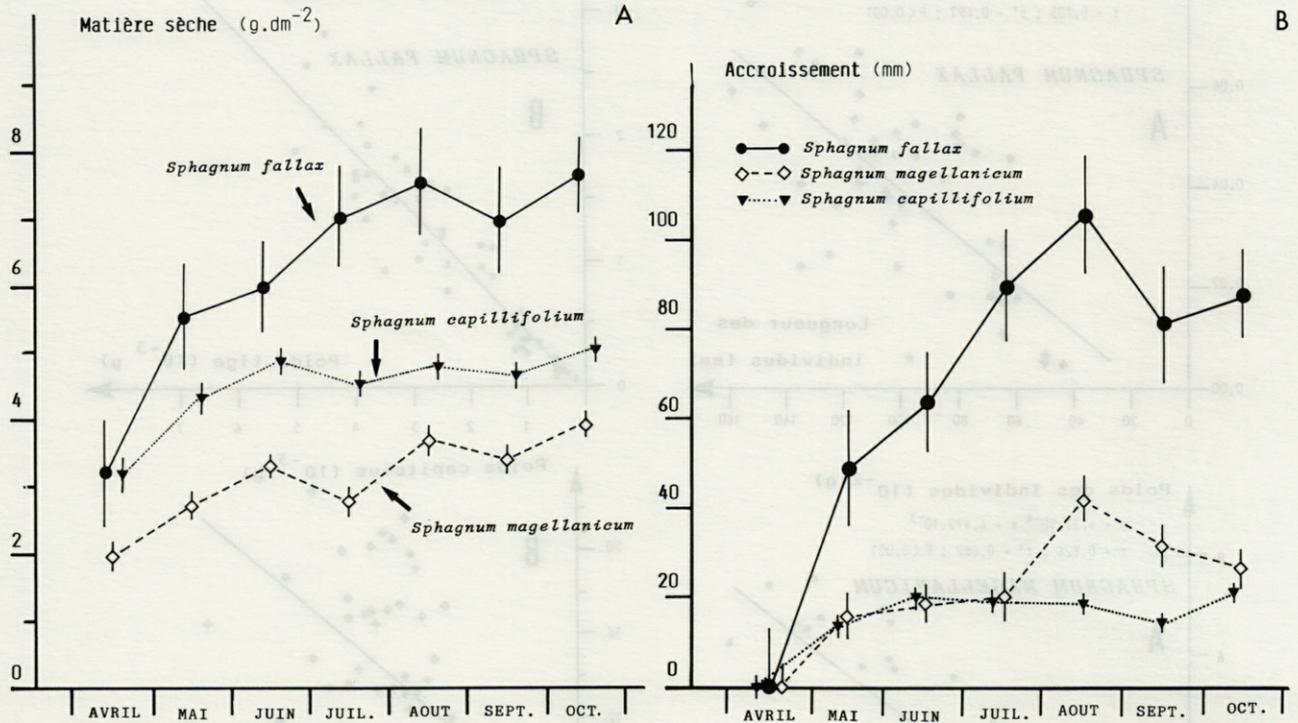


Fig. 3. - A, Accroissement en longueur des 3 espèces de Sphaignes (intervalle de confiance; analyse de variance; $P < 0,05$). B, Production des Sphaignes des différents faciès d'après la méthode PLN (détails cf. texte). Le poids sec d'avril correspond aux 5 cm initiaux.

A, length increase in the 3 species of Sphagnum (confidence interval; analysis of variance; $P < 0.05$). B, production of Sphagnum in different facies following the PLN method (see text for details). Dry weight in April corresponds to the first 5 cm.

la mesure de la densité apparente ou de la densité spatiale (= dénombrements par unité de surface).

La densité apparente est calculée, pour chacune des espèces, à partir du prélèvement de 10 carrés de $10 \times 10 \times 5$ cm utilisés par ailleurs pour l'évaluation du nombre d'individus par surface de 100 cm^2 .

La « biomasse » a été évaluée à l'aide de prélèvements saisonniers (avril à octobre 1987) effectués *in situ* (au moins 3 surfaces de 100 cm^2). Les parties jugées mortes sont éliminées. La « biomasse maximale » n'est pas mesurable car les fluctuations saisonnières n'apparaissent pas significatives probablement en raison de la biologie particulière des Sphaignes qui meurent par leur base.

L'établissement de relations linéaires poids-longueur des individus n'a pas été aléatoire comme le suggéraient les remarques de Clymo (1970); le nuage de points est plus ou moins éclaté mais les résultats sont significatifs (Fig. 2 A). Les coefficients de détermination obtenus lors de l'établissement des relations poids du *capitulum*-poids de la tige sont du même ordre de grandeur, voire inférieurs (Fig. 2 B). Toutefois, nous verrons que ces droites permettent de corriger sensiblement les évaluations de production et d'affiner les résultats en diminuant une part de la variabilité.

Pour l'estimation de la production au m^2 , il est nécessaire d'approximer la surface réelle occupée par les buttes à Sphaignes sur lesquelles les prélèvements sont effectués, en raison de la plus ou moins grande importance des espaces inter-buttes sans végétation. Après observation sur l'ensemble du haut-marais, on a estimé à 75 et 63 % la proportion de la surface couverte par *Sphagnum magellanicum* dans le haut-marais actif et par les buttes à *Sphagnum capillifolium* dans le haut-marais plus évolué.

3.3. Mesure des teneurs, des stocks et des flux d'azote

On a estimé les teneurs en azote (%) des différentes strates et des parties des différents végétaux par la méthode de Kjeldahl.

Les stocks sont calculés en multipliant les teneurs par la matière sèche du compartiment considéré.

Pour évaluer les flux, on procède de façon identique au calcul de la production primaire.

A - 1987	<i>Sphagnum fallax</i>	<i>Sph. magellanicum</i>	<i>Sph. capillifolium</i>
Acroissement (mm)	105,7 ± 5,5	42,3 ± 3,9	26,5 ± 3,5
"Biomasse" (g.dm ⁻²)	5,48 ± 0,85	3,75 ± 0,28	4,69 ± 0,33
Production (g.dm ⁻² .an ⁻¹)			
- méthode PGS	3,62 ± 0,26	2,14 ± 0,43	1,28 ± 0,10
- méthode GAD	4,33 ± 0,22	1,44 ± 0,13	2,06 ± 0,27
- méthode PLN	4,46 ± 0,93	2,13 ± 0,55	1,81 ± 0,30
Production moyenne	4,14 ± 0,93	2,13 ± 0,55	1,81 ± 0,30
P/B	0,76	0,75	0,39

B - 1988	<i>Sphagnum fallax</i>	<i>Sph. magellanicum</i>	<i>Sph. capillifolium</i>
Acroissement (mm)	114,8 ± 10,7	42,8 ± 2,8	19,1 ± 0,51
Production (g.dm ⁻² .an ⁻¹)			
- méthode PGS (C.V. %)	4,28 ± 0,31 (13,4)	1,50 ± 0,30 (34,7)	2,00 ± 0,15 (15,3)
- méthode GAD (C.V. %)	4,71 ± 0,44 (16,2)	1,46 ± 0,09 (11,2)	1,55 ± 0,04 (5,1)
- correction (C.V. %)	5,05 ± 0,18 (5,6)	1,57 ± 0,27 (17,2)	1,42 ± 0,02 (2,7)

Tabl. I. – Principaux paramètres de croissance chez les principales espèces de Sphaignes de la tourbière de Côte de Braveix. A, résultats 1987 ± erreur-type. B, idem 1988 et coefficient de variation entre parenthèses.

Main growth parameters in the dominant Sphagnum species of the bay of the Côte de Braveix. A, data of 1987 ± type error. B, same for 1988 and variation coefficient in parentheses.

4. RÉSULTATS : DYNAMIQUE DE LA MATIÈRE SÈCHE ET DE L'AZOTE

4.1. Accroissement en longueur

Les diverses méthodes d'étude des Sphaignes utilisant les repères externes de mesure de la croissance n'ont pas abouti de façon satisfaisante, qu'il s'agisse des tiges enfoncées (« cranked wires ») ou des grillages posés à la surface de *S. fallax*. Pourtant, dans le premier cas, Clymo (1973) signale que c'est sans doute une des méthodes les plus fiables. Dans le second cas, l'échec est moins surprenant; l'usage de filets à la place de grilles métalliques, comme le proposent Lindholm & Vasander (1990), aurait peut-être été plus bénéfique. Les résultats que nous présentons sont donc issus des méthodes des pots.

L'accroissement en longueur des 3 espèces étudiées présente une cinétique saisonnière variable (Fig. 3 A). Les courbes obtenues confirment la variabilité de la date à laquelle le maximum de croissance est atteint, comme le suggère Vasander (1982). *S. fallax*, espèce dominante du bas-marais étudié, atteint son maximum d'élongation en août (105,7 ± 5,5 mm).

Alors que la croissance de *S. fallax* est régulière, celle de *S. magellanicum* présente 2 pics très nets (Fig. 3 A): le premier en mai (16,1 ± 1,8 mm, soit 38,1 % de l'accroissement total), le second en août (26,2 ± 4,5 mm par rapport à avril, soit 61,9 % de l'accroissement total); entre ces 2 dates la longueur des individus est restée stable

(Fig. 3 A). Cette espèce présente donc une première phase de croissance similaire à *S. capillifolium* puis une seconde qui s'apparente, dans ses fluctuations à *S. fallax*.

Les accroissements mensuels cumulés de *S. capillifolium* individualisent un dernier type de courbe: importante croissance d'avril à juin (+ 19,7 ± 1,4 mm) puis un plateau estival (juillet-août) suivi d'une nouvelle croissance en sept.-oct. (+ 6,7 ± 2,1 mm, soit 25,3 % de l'accroissement annuel mesuré), portant ainsi l'élongation annuelle moyenne à 26,5 ± 3,4 mm (Fig. 3 A, Tabl. I).

Les conditions écologiques à l'échelle du microbiotope sont variables et peuvent expliquer à elles-seules les variations de l'accroissement. Au cours des périodes les plus sèches, la dessiccation entraînerait une contraction de 4 à 7 % de la longueur de la tige (Moore, 1989); sur des périodes mensuelles ce type d'erreur doit être limité mais demeure cependant plausible si une phase de sécheresse précède directement le prélèvement.

Le gradient observé, accroissement plus élevé dans le bas-marais que dans le haut-marais, est classique. D'après Clymo (1970), au niveau des tapis de Sphaignes des dépressions, la chlorophylle est distribuée sur une plus grande surface que pour les espèces de buttes, ce qui expliquerait la plus forte croissance en longueur.

Comme le montrent les résultats des prélèvements effectués en avril 1988 (Francez, 1990), les individus de Sphaignes récoltés présentent un accroissement en longueur moindre, comparativement à ceux récupérés en octobre. Comme

Tabl. II. – Teneurs, stocks et flux d'azote dans les 3 espèces de Sphaignes étudiées (résultats 1987 ± erreur-type).
Contents stocks and flux of nitrogen in the 3 species studied (data of 1987 ± type error).

	<i>S. fallax</i>	<i>S. magellanicum</i>	<i>S. capillifolium</i>
Teneur en azote %			
- minimale	0.84	0.84	0.78
- maximale	1.40	1.07	1.10
- moyenne	1.08 ± 0.07	0.95 ± 0.03	0.94 ± 0.04
Stock d'azote gN.dm ⁻²	0.059 ± 0.013	0.036 ± 0.004	0.044 ± 0.005
Flux d'azote gN.dm ⁻² .an ⁻¹			
- méthode GAD	0.043 ± 0.002	0.017 ± 0.002	0.019 ± 0.002
- méthode PLN	0.067 ± 0.020	0.024 ± 0.002	0.013 ± 0.004
Flux moyen	0.055 ± 0.011	0.021 ± 0.002	0.016 ± 0.003
F/S	0.932	0.583	0.364

l'explique Clymo (1970), les longues périodes d'expérimentation font envisager une perte par décomposition, notamment dans le cas de *S. fallax* dans le bas-marais.

4.2. Estimation de la production

Afin de comparer la production espèce par espèce, nous présentons les résultats par dm⁻².an⁻¹. Les différentes méthodes donnent des résultats variables (Tabl. I).

C'est la méthode axée sur les relations poids-longueur (PLN) qui donnent les valeurs les plus élevées (Fig. 3 B). La méthode d'évaluation par différence de poids, entre avril et octobre, (PGS) donnent au contraire les résultats spécifiques les plus faibles sauf dans le cas de *S. magellanicum* dont l'erreur-type est la plus forte (Tabl. I A). Cette méthode fait néanmoins apparaître un gradient décroissant de production du bas – au haut – marais (de 3,62 ± 0,48 à 1,28 ± 0,20 gMS.dm⁻².an⁻¹). La production la plus forte est obtenue pour *S. fallax* quelle que soit la méthode (Tabl. I). La méthode GAD (accroissement en longueur x densité apparente) donne des résultats comparables à la méthode PLN (relation poids-longueur) pour *S. fallax* et *S. capillifolium* mais légèrement inférieurs pour *S. magellanicum*. Finalement, on peut dire que l'espèce de bas-marais (*S. fallax*) est, en moyenne, 2 fois plus productive avec 4,14 gMS.dm⁻².an⁻¹ que les 2 espèces de buttes dont les productions sont voisines de 2,00 gMS.dm⁻².an⁻¹ (Tabl. I).

En 1988, nous avons repris 2 méthodes (PGS et GAD) et les avons confrontées à la méthode de la correction du capitulum (MCC). Cette dernière affine la précision sur les évaluations de production notamment par rapport à la méthode PGS même si, en valeur absolue, les résultats sont comparables (Tabl. I B).

L'erreur sur le calcul de la production de *S. magellanicum* est supérieure à celle obtenue avec la méthode GAD, ce qui n'est pas surprenant puisque dans cette dernière, la mesure de la densité apparente exclut la couche des capitula dont le poids

est très variable chez cette espèce. Nous croyons qu'il s'agit de la source d'erreur principale si l'on se remémore le coefficient de détermination plus faible ($r^2 = 0,231$; Fig. 2), le poids de la tige feuillée décrivant moins bien la variation du poids du capitulum.

On peut comparer les résultats de 1987 et de 1988 donnés par la méthode GAD; compte-tenu de la variabilité, les productions 1988-1987 sont globalement comparables sauf pour *S. capillifolium* dont la production en seconde année d'étude a été sensiblement inférieure (Tabl. I).

4.3. Stocks et flux d'azote

Les teneurs en azote des Sphaignes (parties estimées vivantes) sont assez faibles puisque les valeurs maximales ne dépassent pas 1,5 % de la matière sèche. Les moyennes sont proches (Tabl. II).

Les stocks sont sensiblement équivalents dans les 2 faciès extrêmes de la tourbière (59 ± 13 mgN.m⁻².an⁻¹ dans le bas-marais et 44 ± 5 mgN.m⁻².an⁻¹ dans le haut-marais évolué) mais ils sont significativement plus bas dans le haut-marais actif (36 ± 4 mgN.m⁻².an⁻¹).

Les flux annuels d'azote par unité de surface ont été calculés à partir des résultats de la matière sèche obtenue avec les méthodes GAD et PLN. Les 2 méthodes identifient les faciès de bas-marais d'une part et de haut-marais d'autre part. La méthode PLN individualise un gradient décroissant de l'espèce de bas-marais à l'espèce du haut-marais évolué (67 ± 20 à 13 ± 4 mgN.m⁻².an⁻¹). Le renouvellement du stock est 2,5 fois plus élevé pour *S. fallax* que pour *S. capillifolium* (Tabl. II).

Les flux mesurés par Pakarinen (1978) sont plus faibles dans la cas des espèces de creux (*S. balticum/S. majus*) avec 23 mgN.dm⁻².an⁻¹. Ils sont en revanche comparables dans le cas des buttes à *S. fuscum* avec 14 mgN.m⁻².an⁻¹. Dans les tourbières de Finlande, les flux d'azote apparaissent en moyenne 3 fois moins élevés que ceux que nous enregistrons. Ces différences proviennent probablement en grande partie des méthodes de calcul :

Tabl. III. – Comparaison de la croissance et de la production primaire mesurées aux données de la littérature (accroissement en mm; production ramenée en gMS.m⁻².an⁻¹ selon le recouvrement de l'espèce dans son faciès).

Comparison measured growth and primary production with literature data (growth in mm; production expressed in g MS.m⁻² an⁻¹ according to the extent of coverage of the species in the facies).

Auteurs,pays	Sphagnum fallax ¹⁾		Sph.magellanicum		Sph.capillifolium ²⁾	
	Accroissement	Production	Accroissement	Production	Accroissement	Production
OVERBECK & HAPPACH, 1957						
Allemagne du Nord	116	490-670	35	252-347	-	-
CHAPMAN, 1965						
Angleterre du Nord	-	-	10-18	10-60	-	-
CLYMO & REDDANAY, 1971						
Angleterre	34-123	75-239	-	-	-	177 ³⁾
CLYMO & HAYWARD, 1982						
Angleterre	-	-	-	-	2.7	-
PEDERSEN, 1975						
Norvège du Sud	147	501	9.5	70	-	-
LUKENS & BILLINGS, 1978						
Alaska, USA	-	-	58	7-16	-	-
ILOMETS, 1982						
Estonie, URSS	-	-	12-29	150-410	5-11	10-22
WIEDER & LANG, 1983						
Virgine occidentale, USA	-	610	-	540	-	-
GRIGAL, 1989						
Minnesota, USA	91	370	36	300		
MOORE, 1989						
Québec, Canada	-	-	-	-	9	79
LINDHOLM & VASANDER, 1990						
Finlande du Sud	-	-	8-20	210-330	-	-
Cette étude	106-115	446-505	42-43	108-210	19-26.5	80-132

les teneurs en azote ont été évaluées lors de chaque prélèvement dans notre expérimentation; en revanche Pakarinen (1978) estime le flux en multipliant la production par la teneur en fin de saison. Il n'existe pas, à notre connaissance, d'autres études traitant spécifiquement des flux d'azote à travers les Sphaignes.

5. DISCUSSION

5.1. Comparaison de la production

Les résultats enregistrés s'inscrivent dans la logique des données recueillies dans la littérature (Tabl. III). Les productions calculées en m⁻².an⁻¹ tiennent compte du taux de recouvrement de l'espèce : 0,75 pour *S. magellanicum* et 0,63 pour *S. capillifolium* (cf. méthodologie). On doit garder présent à l'esprit que les méthodes utilisées varient d'un travail à l'autre; les résultats correspondent donc à des ordres de grandeur. La complexité de la nomenclature peut également faire surgir quelques problèmes dans la comparaison des résultats. Ne sont présentées dans ce tableau que les espèces qui nous concernent; pour d'autres espèces nous renvoyons au travail comparatif de Lindholm & Vasander (1990).

On constate que la production de *S. fallax* peut dépasser 600 gMS.m⁻².an⁻¹ (Overbeck & Happach, 1957; Wieder & Lang, 1983). Les productions les plus faibles sont mesurées par Clymo (1970) : moins de 250 gMS.m⁻².an⁻¹ pour un accroissement

en longueur pouvant néanmoins atteindre 120 mm.

C'est en Estonie (Ilomets, 1982) et en Virginie occidentale (Wieder & Lang, 1983) que les plus fortes productions de *S. magellanicum* ont été enregistrées (410 et 540 gMS.m⁻².an⁻¹, soit environ le double de nos productions). Wieder & Lang (1983) rapportent que le niveau de la nappe dans la tourbière étudiée restant stable, la croissance des Sphaignes est continue et explique les fortes valeurs de la croissance mesurée. Les valeurs les moins élevées sont observées en Norvège (Pedersen, 1975) et en Alaska (Luken & Billings, 1978) mais aussi en Angleterre (Chapman, 1965) avec des productions très inférieures à 100 gMS.m⁻².an⁻¹.

S. capillifolium présente également une plage des valeurs de production assez large même si cette espèce semble moins étudiée (Tabl. III). Les valeurs les plus fortes, comprises entre 130 et 180 gMS.m⁻².an⁻¹, pour des accroissements compris entre 20 et 30 mm sont bien moindres que celles enregistrées pour *S. magellanicum*.

5.2. Production, climat et hydrologie

La production primaire des Sphaignes et ses fluctuations saisonnières varient, comme celles des végétaux vasculaires, avec les facteurs climatiques. Cependant, ils interviennent de façon sensiblement différente et ce sont les précipitations et l'échauffement superficiel du coussinet qui les conditionnent. On sait que l'abondance de l'eau

et la résistance à la dessiccation revêtent une importance primordiale pour la survie des Sphaignes (Touffet, 1969).

Dans la tourbière de Côte de Braveix, la production mensuelle des Sphaignes est liée à la pluviométrie; pour l'ensemble des espèces et par période de 30 jours, on obtient la relation suivante :

$$P \text{ (gMS.dm}^{-2}\text{)} = 0,007 \text{ Précipitations (mm)} - 0,143;$$

$$r = 0,537; r^2 = 0,288; P < 0,02; n = 18.$$

C'est un type de corrélation tout à fait en accord avec les données de la littérature; cette relation linéaire est classique, que ce soit en Estonie (Ilomets, 1982) ou en Alaska (Murray *et al.*, 1989).

L'absence de précipitations suffisantes engendre d'une façon générale une dessiccation prolongée, néfaste à la production (Clymo & Hayward, 1982). L'abondance des précipitations tombées en hiver auraient également un effet bénéfique sur la croissance printanière des Sphaignes (Ilomets, 1982).

Les variations inter-annuelles s'interprètent par les différences des quantités de précipitations tombées pendant l'année. Les fluctuations annuelles de production varient ainsi de 1,25 (Clymo & Reddaway, 1971) à 2,0-2,5 selon les espèces (Ilomets, 1982). Cependant, ce type de relation n'est pas toujours évidente à souligner et Moore (1989) n'a pas enregistré de corrélation significative entre ces 2 facteurs considérés à l'échelle annuelle ($r = 0,077$; $P = 0,559$).

Le second facteur d'importance pour la production des Sphaignes est la température de la surface du tapis ou de la butte. En effet, si la température moyenne annuelle de l'air a un effet positif (Moore, 1989), on peut montrer que les échauffements trop importants du coussinet (dont la température superficielle peut dépasser de plusieurs degrés la température de l'air) sont liés négativement aux variations de la production. On a obtenu, pour les périodes de 30 jours (1987) :

$$P \text{ (gMS.dm}^{-2}\text{)} = - 0,078 \text{ T}^\circ\text{C Sphaignes} + 1,318$$

$$r = - 0,668; r^2 = 0,446; P < 0,01; n = 18.$$

C'est également ce qu'ont observé Pedersen (1975) et Murray *et al.* (1989) mais ces derniers ont souligné en même temps l'effet néfaste des radiations intenses, rejoignant par là les conclusions de Busby *et al.* (1978) sur le rôle du couple « stress hydrique – fortes radiations » sur les fluctuations de production des Bryophytes.

Finalement, à Côte de Braveix, on illustre ce double aspect; une analyse en régression multiple permet d'associer l'effet saisonnier de l'échauffement superficiel et des précipitations (période de 30 jours, 1987) :

$$P \text{ (gMS.dm}^{-2}\text{)} = 1,18 + 5,52 \text{ Précipitations}^2 \text{ (en l)}$$

$$- 0,07 \text{ T}^\circ\text{C Sphaignes}$$

$$r^2 = 0,448; r^2 \text{ modèle} = 0,374; P < 0,02.$$

Toutefois, le modèle n'est pas adapté à chaque espèce en particulier mais il rend compte d'un processus global dans la tourbière étudiée. Au niveau du microbiotope, les effets sont atténués ou exacerbés. On sait, par exemple, que cette influence s'exerce plus sur les espèces des petites pièces d'eau (gouilles) de la tourbière (Murray *et al.*, 1989) qui croissent très difficilement sur les buttes alors que les espèces de buttes croissent aisément dans les dépressions où la pluie s'accumule (Clymo 1970 & 1973); Clymo & Reddaway, 1971; Luken & Billings, 1983).

Ces diverses équations ou expérimentations révèlent en définitive les potentialités de croissance liées à la résistance des espèces au dessèchement. *S. fallax* est plus tolérante à la dessiccation que *S. capillifolium* mais cette dernière est beaucoup plus apte à conserver un taux d'humidité acceptable, ce qui lui confère un avantage adaptatif certain pour l'édification des buttes (Wagner & Titus, 1984). La première espèce appartient au groupe des espèces de dépression, à croissance rapide, la seconde au groupe des espèces de buttes, à développement lent, qui sont les plus aptes selon Clymo & Hayward (1982) à contrôler les quantités d'eau au niveau du *capitulum* (meilleure résistance à la dessiccation). En revanche, nous n'avons pas obtenu de corrélation significative, entre le niveau de la nappe phréatique et la production mensuelle des espèces; on observe seulement une tendance à une diminution de la quantité de matière sèche synthétisée avec l'enfoncement de la nappe dans le cas de *S. fallax* et *S. capillifolium* ($r = - 0,63$ et $- 0,54$).

6. CONCLUSION

La production primaire des Sphaignes varie selon les espèces mais ce sont toujours les espèces de bas-marais qui sont les plus productives. Parallèlement à la décroissance de ce paramètre au fur et à mesure du développement de la tourbière, le rapport P/B diminue très significativement; le maintien d'une unité de biomasse demande moins d'énergie dans le haut-marais que dans le bas-marais (Margaleff, 1963). Les variations de ces paramètres s'inscrivent dans la perspective théorique des successions écologiques développée par Margaleff (1968) et Odum (1969).

Il en est de même du flux d'azote et de son taux de renouvellement. La compétition pour l'azote augmente avec l'oligotrophie croissante du milieu et cette ressource devient de plus en plus limitante comme le suggère l'hypothèse de Tilman (1985). Cependant chaque phase successionnelle est différemment caractérisée par l'alternance Sphaignes-végétaux. En effet, le bas-marais est d'abord colonisé par *Carex rostrata* puis par *S. fal-*

lax. Dans le haut-marais, les buttes à Sphaignes se développent puis au fur et à mesure de l'assèchement progressif, elles sont colonisées par des végétaux tels que *Calluna vulgaris*. Les Sphaignes peuvent également s'installer sur les touradons d'*Eriophorum vaginatum*. Le rôle de la lumière est donc fondamental dans la colonisation des différents faciès et la combinaison humidité-lumière-nutriments conditionne constamment l'évolution de la tourbière.

REMERCIEMENTS – Cette recherche a bénéficié du soutien financier du SRETIE (contrat CEREMCA-SRETIE 86242) et logistique de la Station d'Agro-nomie du Centre INRA Clermont-Fd-Theix.

BIBLIOGRAPHIE

- ANDRUS R.E., 1986. Some aspects of *Sphagnum* ecology. *Can. J. Bot.* **64** : 416-426.
- BELLAMY D.J. & J. RIELEY, 1967. Some ecological statistics of a « miniature bog ». *Oikos* **18** : 33-40.
- BUSBY J.R., L.C. BLISS & D. HAMILTON, 1978. Microclimate control of growth rates and habitats of the boreal forest mosses *Tomenthypnum nitens* and *Hylocomnium splendens*. *Ecol. Monogr.* **48** : 95-110.
- CHAPMAN S.B., 1965. The ecology of Coom Rigg Moss, Northumberland. III. Some water relations of the bog system. *J. Ecol.* **53** : 371-384.
- CLYMO R.S., 1970. The growth of *Sphagnum* : methods of measurement. *J. Ecol.* **58** : 13-49.
- CLYMO R.S., 1973. The growth of *Sphagnum* : some effects of the environment. *J. Ecol.* **61** : 849-869.
- CLYMO R.S. & E.J.F. REDDAWAY, 1971. Productivity of *Sphagnum* (bog moss) and peat accumulation. *Hidrobiologia (Romania)* **12** : 181-192.
- CLYMO R.S. & P.M. HAYWARD, 1982. The ecology of *Sphagnum*. In : A.J.E. Smith (ed), *Bryophyte Ecology*, Chapman & Hall, London : 229-289.
- CORLEY M.F.V., A.C. GRUNDWELL, R. DULL, M.O. HILL & A.J.E. SMITH, 1981. Mosses of Europe and of the Azores; an annotated list of species, with synonymous from the recent literature. *J. Bryol.* **11** : 609-689.
- DANIELS R.E. & A. EDDY, 1985. Handbook of European Sphagna. Intitue of Terrestrial Ecology, Wareham : 262 p.
- FORREST G.I. & R.A. SMITH, 1975. The productivity of a range of blanket bog vegetation types in northern Pennines. *J. Ecol.* **63** : 173-202.
- FRANCEZ A.-J., 1990. Primary production and decomposition in the Monts du Forez peat bogs (French Massif Central). Proceed. « Peatland ecosystems and man. An impact assessment », IPS-BES (eds), Dundee, 11-15 Sept. 1989 : sous presse.
- GRACE J. & T.C. MARKS, 1978. Physiological aspects of bog production at Moor House. In : Production ecology of British moors and montane grasslands, Heal O.W. & Perkins D.F. (eds), *Ecological studies*, 27, Springer-Verlag, Berlin : 38-51.
- GRIGAL D.F., 1985. *Sphagnum* production in forested bogs of northern Minnesota. *Can. J. Bot.* **63** : 1204-1207.
- HARLEY P.C., J.D. TENHUNEN, K.J. MURRAY & J. BEYERS, 1989. Irradiance and temperature effects on photosynthesis of tussock tundra *Sphagnum* mosses from the foothills of the Philip Smith Mountains, Alaska. *Oecologia (Berlin)* **79** : 251-259.
- ILOMETS M., 1982 – The productivity of *Sphagnum* communities and the rate of peat accumulation in Estonian bogs. In : Masing V. (ed), *Peatland Ecosystem*, Valgus, Tallinn : 102-116.
- LEISMAN G.A., 1953. The rate of organic matter accumulation on the sedge mat zones of bogs in the Itaca State Park region of Minnesota. *Ecology* **34** : 81-101.
- LEISMAN G.A., 1957 – Further data on the rate of organic matter accumulation in bogs. *Ecology*, **38** : 361.
- LINDHOLM T., 1979. Annual height growth of some hummock mosses in southern Häme. *Suo* **30** : 13-16. (Finnois, résumé anglais).
- LINDHOLM T., 1981. Growth rhythm of *Sphagnum fuscum* (Schimp.) Klinggr. in the Laaviosuo bog, southern Finland. *Suo* **32** : 115-118. (Finnois, résumé anglais).
- LINDHOLM T., 1990. Growth dynamics of the peat moss *Sphagnum fuscum* on hummocks on a raised bog. *Ann. Bot. Fennici* **27** : 67-78.
- LINDHOLM T. & H. VASANDER, 1990. Production of eight species of *Sphagnum* at Suurisuo mire, southern Finland. *Ann. Bot. Fennici* **27** : 145-157.
- LUKEN J.O. & W.D. BILLINGS, 1983. Changes in bryophyte production associated with a thermokarst erosion cycle in a subarctic bog. *Lindbergia* **9** : 163-168.
- MALMER N, 1962. Studies on mire vegetation in the Archean area of southwestern Götaland (south Sweden). II. Distribution and seasonal variation in elementary constituents on some mire sites. *Op. bot. Soc. bot. Lund* **7** : 1-67.
- MARGALEFF R., 1963. On certain unifying principles in ecology. *Am. Nat.* **97** : 357-374.
- MARGALEFF R., 1968. *Perspectives in ecological theory*. Chicago series in Biology, Univ. Chicago Press : 111 p.
- MOORE T.R., 1989. Growth and net production of *Sphagnum* at five fen sites, subarctic eastern Canada. *Can. J. Bot.* **67** : 1203-1207.
- MURRAY K.J., J.D. TENHUNEN & J. KUMMEROW, 1989. Limitations on *Sphagnum* growth and net primary production in the foothills of the Philip Smith Mountains, Alaska. *Oecologia (Berlin)* **80** : 256-262.
- ODUM E.P., 1969. The strategy of ecosystem development. *Science U.S.A.* **164** : 262-270.
- OVERBECK F. & H. HAPPACH, 1957. Über das Wachstum und den Wasserhaushalt einiger Hochmoor-Sphagnen. *Flora (Jena)* **144** : 335-402.
- PAKARINEN P., 1978. Production and nutrient ecology of three *Sphagnum* species in southern finnish raised bogs. *Ann. Bot. Fennici* **15** : 15-26.

- PEDERSEN A., 1975. Growth measurements of five *Sphagnum* species in South Norway. *Norwegian J. Bot.* **22** : 277-284.
- REJMENT-GROCHOWSKA I., D. SOBOTKA, J. MICKIEWICZ & E. LEPIARZ-WITTNER, 1975. Production of moss biomass in uncultivated meadows. *Ekol. Polska* **23** : 627-635.
- SOBOTKA D., 1974. Investigations on the growth and dying-back dynamics of *Sphagnum palustre* L. populations. *Acta Soc. Bot. Poloniae* **43** : 187-193.
- SILVOLA J., 1980. Growth of *Sphagnum fuscum* bog on the basis of gas exchange measurements. *Suo* **31** : 15-25.
- SILVOLA J. & S. HEIKKINEN, 1979. CO₂ exchange in the *Empetrum nigrum*-*Sphagnum fuscum* community. *Oecologia (Berlin)* **37** : 273-283.
- THEBAUD G., 1983. Contribution à l'étude des Hautes-Chaumes du Forez : phytocologie des communaux du Brugeron (Puy-de-Dôme), éléments pour leur gestion à long terme. Thèse Univ. Clermont-Fd : 187 p.
- TILMAN D., 1985. The resource ratio hypothesis of succession. *Am. Nat.* **125** : 827-852.
- TOUFFET J., 1969. Les Sphaignes du Massif armoricain. Recherches phytogéographiques et écologiques. Thèse Univ. Rennes : 357 p.
- TOUFFET J. & B. CLEMENT, 1989. Fonctionnement et conservation des tourbières bretonnes : l'importance des Sphaignes dans les successions végétales. *Proceed. 3rd Int. Wetlands Conf., Rennes, sept.1988*, Lefeuvre J.-C. (éd.) : 122.
- TUTIN T.G. *et al.* (eds), 1964-1980. *Flora Europaea*. Cambridge Univ. Press : 5 volumes.
- VASANDER H., 1981. Plant biomass and production in an ombrotrophic raised bog. *Suo* **32** : 91-94 (Finnois, résumé anglais).
- VASANDER H., 1982. Plant biomass and production in virgin, drained and fertilized sites in a raised bog in southern Finland. *Ann. Bot. Fennici* **19** : 103-125.
- WAGNER D.J. & J.E. TITUS, 1984. Comparative desiccation tolerance of two *Sphagnum* mosses. *Oecologia (Berlin)* **62** : 182-187.
- WALLEN B., U. FALKENGREN-GRERUP & N. MALMER, 1988. Biomass, productivity, and relative rate of photosynthesis of *Sphagnum* at different levels on a south Swedish peat bog. *Holarct. Ecol.* **11** : 70-76.
- WIEDER R.K. & G.E. LANG, 1983. Net primary production of the dominant Bryophytes in a *Sphagnum*-dominated wetland in West Virginia. *The Bryologist* **86** : 280-286.
- ZOBEL M., 1988. Autogenic succession in boreal mires. *Folia Geobot. phytotax. (Praha)* **23** : 417-445.

Reçu le 28 mars 1991; received March 28, 1991

Accepté le 14 octobre 1991; accepted October 14, 1991

DIET AND FOOD UTILIZATION IN A ROCK-FACE POPULATION OF *SPELEOMANTES AMBROSII* (AMPHIBIA, CAUDATA, PLETHODONTIDAE)

S. SALVIDIO

Istituto di Zoologia, Università di Genova, Via Balbi 5, 16126 Genova, Italy

SPELEOMANTES
ALIMENTATION
UTILISATION DE LA NOURRITURE
NICHE TROPHIQUE

RÉSUMÉ – Le régime alimentaire et l'utilisation des ressources trophiques d'une population épigée de *Speleomantes ambrosii* (Amphibia, Plethodontidae) des Apennins septentrionaux a été étudié par dissection et par lavage gastrique, ces deux techniques étant comparables du point de vue quantitatif. Les Spéléropés sont des prédateurs opportunistes capables d'avaler une grande variété d'Invertébrés de la faune du sol. On trouve aussi des détritiques inorganiques, des débris végétaux et des fragments de mue dans leur estomac. L'utilisation des catégories taxonomiques ingérées varie en fonction de la saison et entre les juvéniles et les adultes, mais la distribution des fréquences du volume des proies est constante à l'intérieur de chaque classe de taille. Chez les adultes, les exigences énergétiques sont principalement satisfaites par les proies de volume supérieur à 8 mm³, tandis que, chez les juvéniles les proies de petite taille ($V < 3 \text{ mm}^3$) apportent une contribution non négligeable au volume ingéré. Par rapport aux juvéniles, les adultes possèdent une niche trophique plus ample et diversifiée. Le recouvrement de niche alimentaire entre jeunes et adultes est plus élevé quand on considère les classes de volume plutôt que les catégories taxonomiques des proies.

SPELEOMANTES
DIET
FOOD UTILIZATION
TROPIC NICHE

ABSTRACT – The utilization of food resources by a rock-face population of the plethodontid salamander *Speleomantes ambrosii* was studied in northwestern Italy, both by dissection and stomach flushing. These two techniques proved quantitatively equivalent. *S. ambrosii* is an opportunistic feeder, preying on ground dwelling invertebrates within a broad range of groups and sizes. In addition, inorganic detritus, plant debris and salamander sloughed skin often are present in stomach contents. The utilization of prey taxa by number of specimens and by volume varies seasonally and between size classes, whereas prey volume spectra appear to remain constant within each size group. In mature individuals energy requirements are fulfilled mainly by large food items, whereas small prey are relatively more important in the diet of immature salamanders. Adults have a broader and a more varied trophic niche than juveniles. Values of trophic niche overlap are higher when calculated on prey volume categories rather than on taxonomic categories.

INTRODUCTION

Data on the life history of the European plethodontid salamanders of the genus *Speleomantes* Dubois, 1984, concern mainly cave-dwelling populations (see references in Bruno, 1973; and in Lanza *et al.*, 1986). Apart from some recent studies (Cortesogno, Balletto, 1987; Voesenek *et*

al., 1987; Salvidio, 1990) little is known about the biology of European cave-salamanders inhabiting other biotopes, such as damp forest litter and wet rock-faces.

This paper characterizes food habits and resource utilization of a rock-face population of the northwestern Apennine species *Speleomantes ambrosii* Lanza, 1955.

Table I. - Frequency of prey taxa (expressed as % of total number and of total ingested volume) in Spring and Autumn samples of *Speleomantes ambrosii*.

No. of stomachs	Spring				Autumn			
	juveniles		adults		juveniles		adults	
	% N	% vol.	% N	% vol.	% N	% vol.	% N	% vol.
	22		30		22		21	
Prey taxa								
Araneida	6.5	8.9	17.5	21.4	8.6	27.3	14.9	22.2
Pseudoscorpionida	6.5	1.8	5.2	0.2	27.1	5.1	7.5	1.1
Phalangida	-	-	4.1	0.9	1.4	2.1	8.9	4.3
Acarina	28.6	1.3	6.2	0.2	10.0	0.5	4.5	0.0
Chilo/Diplopoda	3.9	4.0	9.3	22.3	7.1	11.9	6.9	39.7
Isopoda	24.7	67.8	18.6	35.6	8.6	9.9	6.0	14.3
Collembola	15.4	2.9	12.4	1.2	5.7	1.2	6.0	0.3
Hemiptera	-	-	-	-	1.4	1.2	-	-
Diptera	-	-	13.4	2.6	10.0	5.5	14.9	3.4
Coleoptera	3.9	5.6	3.1	2.9	1.4	0.5	3.0	2.8
Hymenoptera	3.9	1.5	4.1	0.8	7.1	9.1	1.5	0.5
Insect larvae	6.5	6.2	6.2	11.9	8.6	23.5	1.5	3.9
Oligochaeta	-	-	-	-	1.4	1.7	1.5	0.0
Gastropoda	-	-	-	-	1.4	0.0	3.0	7.6
total prey	68		97		46		67	
total volume (mm ³)		143.8		797.0		105.5		257.7

THE STUDY SITE

The study area was located at 380 m, in the Bisagno Valley (Northwestern Appennine stream), about 15 km NE of Genoa (central Liguria). The collection site was represented by a 100 m section of a small tributary of the river Bisagno, near the village of Davagna. The dominant vegetation of the valley is sweet-chestnut woodland with a mesophilous undergrowth; the climate is typically submediterranean with maximum rainfall in Spring (April) and Autumn (November). Wet rock-faces are constantly partially overgrown by the English ivy *Hedera helix*.

METHODS

Salamanders were collected in Spring and Autumn from October 1988 to December 1989. Specimens were found on wet rock-faces, in crevices, under stones and in the leaf litter. All specimens were measured to the nearest millimeter, from the edge of the snout to the posterior end of the cloaca. A certain number of specimens pre-

served in 70 % ethanol were dissected in the laboratory. Individuals smaller than the smallest dissected mature female, and not possessing the mental gland typical of reproductive males, were considered reproductively immature. The stomach-flushing technique was derived from Fraser (1976 a), and a 5 ml syringe equipped with a plastic tube (2 mm; length 25 mm) was utilised. In the field, only a juvenile did not survive after stomach-flushing (water flow was too powerful and death was immediate). Many treated specimens survived for some days in the laboratory, and two adults behaved normally for about four months in a terrarium, before being released.

Prey items were identified to order and measured under a dissecting microscope. Food volume was calculated by considering each prey as either a cylinder ($V = \pi r^2 h$) or a sphere ($V = \pi 4/3 r^3$).

Accumulated trophic diversity was calculated as:

$H_K = 1/N (\log_2 n! - \sum \log_2 N_i !)$, where N is the total number of items, and N_i the number of items in the i^{th} category.

This estimates the minimum sample size required to analyze food utilization by volume (Hur-

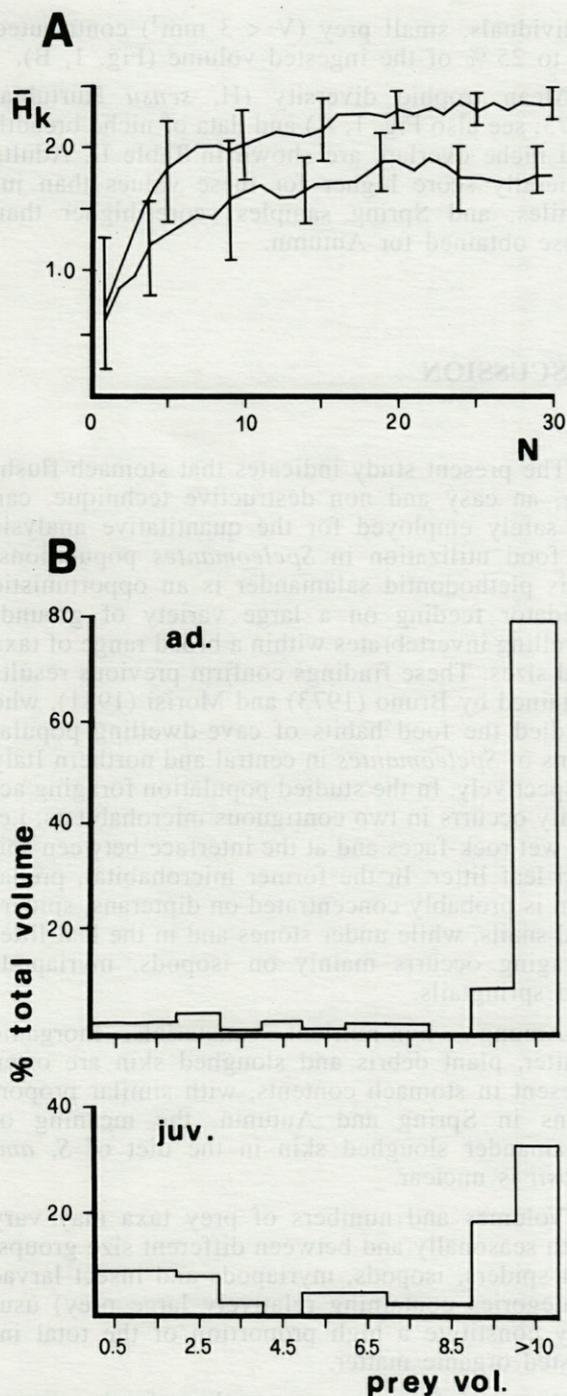


Fig. 1. - A, mean accumulated trophic diversity (\bar{H}_k), obtained by five independent simulations, in adult (above) and juvenile (below) *Speleomantes ambrosii*; bars indicate 2 SE of the mean. B, contributions of prey volume categories to the ingested volume in adult and juvenile *Speleomantes ambrosii*; prey volume is expressed in mm³.

tubia 1973; Fraser 1976 b). Stomach contents were pooled sequentially for $K = 1, 2, 3 \dots 30$ stomachs. Trophic diversity, calculated for each K , increased until an asymptote was reached at about 18 stomachs (adults) and 16 (juveniles) (Fig. 1, A).

Increasing the sample size beyond this number would not result in any further increase in trophic diversity.

Spearman's rank correlation coefficient was adopted to compare the utilization of taxonomic categories by number, whereas Kolmogorov-Smirnov two tail test for large samples was employed to compare prey size category distributions. Trophic niche breadth was calculated as :

$B_n = 1/R \sum p_i^2$, where, R is the total number of food categories, and P_i the frequency of the i^{th} category.

Niche overlap was calculated as :

$C_{xy} = 1 - 0.5 |p_{xi} - p_{yi}|$, where : p_{xi} and p_{yi} are the proportions of the i resource for population x and y , respectively (Schoener, 1968)

RESULT

1. Body size and sexual dimorphism

Since at least two different age classes were present in immature subsamples of the studied population (Salvidio unpublished data), body sizes of non reproductive cave salamanders showed wide variation (mean 34.26 mm \pm 2.29, range from 21 to 47 mm). Reproductive females were slightly larger than males (female snout-vent length mean 60.21 \pm 3.06, male snout-vent length mean 57.38 \pm 1.21 mm; $t = 1.41$, $P > 0.10$). Since sex-linked size differences appear of little importance in the food habits of adult *S. ambrosii* (Salvidio, 1990), all data from reproductive individuals were pooled.

2. Efficiency of stomach-flushing

I found no statistically significant difference between the mean number of prey items obtained from 26 dissections ($n = 3.08 \pm 1.51$) and 69 stomach-pumpings ($n = 2.87 \pm 0.77$), $t = 0.27$, $P > 0.50$). Also, the distributions of prey volume categories obtained by the two methods were very similar (Kolmogorov-Smirnov test, $D = 0.090$, $P > 0.50$). Stomach-flushing was considered as informative as dissection, and data were combined in further analyses.

3. Diet and food utilization

A total of 278 prey items were identified in 95 *S. ambrosii* stomach contents (51 mature and 44 immature individuals). Inorganic detritus (silty or sandy) was present in 22 % of the stomachs, plant remains in 11 %, and salamander sloughed skin

Table II. - Mean trophic diversity, trophic niche breadth (calculated on prey volume categories) and trophic niche overlap (calculated on both taxa volumes and prey volume categories) in Spring and Autumn samples of *Speleomantes ambrosii*.

	Spring		Autumn	
	juv.	ad.	juv.	ad.
H (vol. cat.)	0.40	0.60	0.26	0.30
B _n (vol. cat.)	0.30	0.38	0.29	0.38
C _{xy} (taxa vol.)	0.59		0.57	
C _{xy} (vol. cat.)	0.79		0.76	

in 9 %. The distribution of non nutrient items was homogeneous between adults and juveniles and between Spring and Autumn samples (Yate's shi-square tests, $P > 0.05$).

Percentages, by number and by volume, of all ingested taxonomic categories are given in Table I. All prey were ground-dwelling invertebrates, mainly arthropods, ranging from tiny mites ($\varnothing 0.2$ mm) to medium sized chilopods (length 26.4 mm). The most frequent food items were isopods, spiders and soil mites, in all accounting for about 40 % of the total number. In contrast, hemipterans, land snails and earthworms were eaten rarely. Spearman's rank correlation coefficient indicates a different utilization by number of prey taxa in all comparisons, with the only exception being Spring and Autumn juvenile samples ($r_s = 0.63$, $n = 14$; $P < 0.05$).

Small size categories (mites, pseudoscorpions and springtails) are of little importance by volume, although they were numerically abundant. Large sized taxa, such as spiders, isopods, myriapods and insect larvae (mainly dipteran) usually provided the most important contribution to total ingested matter in all samples. In any case a chi-square analysis of taxa volume distributions shows statistically differences for all comparisons ($P < 0.01$).

Mature and immature *S. ambrosii* utilized a similar spectrum of prey volume categories in Spring and Autumn (Kolmogorov-Smirnov test, $D = 0.152$, $P > 0.40$; and $D = 0.113$, $P > 0.60$ respectively). Therefore, data from different seasons were combined when comparing prey size spectra between adult and juvenile samples.

Cumulative percentages of prey volumes ingested by different size classes were statistically different (Kolmogorov-Smirnov test, $D = 0.190$, $P < 0.05$). Reproductive specimens fulfilled more than 80 % of their energetic requirements from large size prey ($V > 8$ mm³), while in immature

individuals, small prey ($V < 3$ mm³) contributed up to 25 % of the ingested volume (Fig. 1, B).

Mean trophic diversity (H, *sensu* Hurtubia, 1973; see also Fig. 1, A) and data of niche breadth and niche overlap, are shown in Table II. Adults generally score higher for these values than juveniles, and Spring samples score higher than those obtained for Autumn.

DISCUSSION

The present study indicates that stomach-flushing, an easy and non destructive technique, can be safely employed for the quantitative analysis of food utilization in *Speleomantes* populations. This plethodontid salamander is an opportunistic predator feeding on a large variety of ground-dwelling invertebrates within a broad range of taxa and sizes. These findings confirm previous results obtained by Bruno (1973) and Morisi (1981), who studied the food habits of cave-dwelling populations of *Speleomantes* in central and northern Italy respectively. In the studied population foraging activity occurs in two contiguous microhabitats, i.e. on wet rock-faces and at the interface between soil and leaf litter. In the former microhabitat, predation is probably concentrated on dipterans, spiders and snails, while under stones and in the leaf litter foraging occurs mainly on isopods, myriapods and springtails.

Among « non-nutrient » materials, inorganic matter, plant debris and sloughed skin are often present in stomach contents, with similar proportions in Spring and Autumn. The meaning of salamander sloughed skin in the diet of *S. ambrosii* is unclear.

Volumes and numbers of prey taxa may vary both seasonally and between different size groups, but spiders, isopods, myriapods and insect larvae (categories containing relatively large prey) usually constitute a high proportion of the total ingested organic matter.

A very informative approach to food resource utilization by plethodontid salamanders is based on the analysis of food volume categories, whereas numbers and volumes of prey taxa are less informative (Fraser, 1976 a; Krzysic 1979). In *S. ambrosii* the distribution of prey volume categories is seasonally constant within each size group. In contrast, statistically significant differences between immature and mature specimens were found. In fact, adults take a higher proportion of large size preys, which are in this case the major contributors to the total caloric input. Very small food items are negligible in adult diets, whereas they constitute about one fourth of the total organic matter ingested by juveniles. The tendency

of larger individuals to eat larger prey is in fact well documented in Amphibians (Lescure, 1971).

When prey size (i.e. volume) categories are considered, mature *S. ambrosii* show a broader trophic niche and feed on more varied prey, as they are capable of ingesting both small and large items.

Food niche overlap is smaller when computed on the basis of taxonomic categories rather than on volume classes; the latter index indicating a relatively high overlap of food habits between juvenile and adult individuals.

ACKNOWLEDGEMENTS – I thank Prof. E. Balletto for reading the manuscript and for useful suggestions.

BIBLIOGRAPHIE

- BRUNO S., 1976. Anfibi d'Italia: Caudata. *Natura*, Milano **64** (3/4): 209-450.
- CORTESOGNO L., E. BALLETTTO, 1987 (1989). Lineamenti dell'ecologia dei rettili e degli anfibi dell'Alpe di Rezzo (Imperia) e considerazioni sulla erpetofauna delle faggete italiane. *Boll. Musei Ist. biol. Univ. Genova* **53**: 123-140.
- FRASER D.F., 1976 a. Coexistence of salamanders in the genus *Plethodon*: a variation of the Santa Rosalia theme. *Ecology* **57**: 238-251.
- FRASER D.F., 1976 b. Empirical evaluation of the hypothesis of food competition in salamanders of the genus *Plethodon*. *Ecology* **57**: 459-471.
- HURTUBIA J., 1973. Trophic diversity measurements in sympatric predator species. *Ecology* **54**: 885-890.
- KRZYSIC A.J., 1979. Resource allocation, coexistence and the niche structure of a streambank salamander community. *Ecol. Monogr.* **1979**: 173-194.
- LANZA B., G. NASCETTI & L. BULLINI, 1986. A new species of *Hydromantes* from eastern Sardinia and its relationships with other Sardinian plethodontids (Amphibia: Caudata). *Boll. Mus. reg. Sci. nat. Torino* **4** (1): 261-289.
- LESCURE J., 1971. L'alimentation du crapaud *Bufo regularis* Reuss et de la grenouille *Discoglossus occipitalis* (Gunther) au Sénégal. *Bull. IFAN* **30 A**: 446-466.
- MORISI A., 1981. Osservazioni sulla dieta in natura del geotritone « *Hydromantes italicus* Dunn » (Amphibia, Caudata, Plethodontidae). *Riv. Piem. St. nat.* **2**: 79-87.
- SALVIDIO S., 1990. Régime alimentaire d'une population épigée de *Speleomantes ambrosii* (Caudata, Plethodontidae) de la Ligurie Centrale (Italie septentrionale). *Bull. Soc. Herp. Fr.* **54**: 69-72.
- SCHOENER T.W., 1968. The *Anolis* lizards of Bimini: resource partitioning in a complex fauna. *Ecology* **49**: 704-726.
- VOESENEK L., P. Van ROY, H. STRIJBOOSCH, 1987. Some auto-ecological data on the Urodeles of Sardinia. *Amph. Rept.* **8**: 307-314.

Reçu le 4 octobre 1990; received October 4, 1990
 Accepté le 19 juillet 1991; accepted July 19, 1991

DYNAMIQUE DE LA POPULATION DE *HAEMAPHYSALIS HISPANICA* (ACARINA, IXODIDAE) DANS LE SUD-EST DE L'ESPAGNE

*Evolution of the population of Haemaphysalis hispanica
in the South East of Spain*

F.J. MARQUEZ

Inst. « López-Neyra » de Parasitología. C.S.I.C. Ventanilla 11, 18001 Granada, Espagne
Laboratoire de Parasitologie. Faculté de Médecine, av. Prof. Léon Bernard, 35043 Rennes, France

DYNAMIQUE DE POPULATION
MOYENNES MOBILES
HAEMAPHYSALIS HISPANICA
(ACARINA, IXODIDAE)
ORYCTOLAGUS CUNICULUS
(MAMMALIA, LEPORIDAE)

RÉSUMÉ – L'auteur étudie l'évolution de la population de *Haemaphysalis (Rhipistoma) hispanica*, parasite monotrope du Lapin de garenne, *Oryctolagus cuniculus* (L.), dans une localité de la province de Granada (Espagne), durant deux cycles annuels (1986-1987). Nous avons étudié, pour chacune des stades du cycle post-embryonnaire, les résultats obtenus sur les 516 Lapins capturés. Les données ont été envisagées de 3 points de vue différents : – analyse selon les statistiques d'usage classique (dispersion et centralisation); – prévalence du parasitisme dans la totalité de la population hôte; – étude des résultats de l'application de la méthode des moyennes mobiles aux données concernant les Lapins adultes et subadultes. Le cycle parasitaire est proche de celui observé chez *R. pusillus* pour la même population d'hôtes, mais il faut signaler l'existence d'un certain décalage chronologique. Durant ces deux années toutes les stades de *H. hispanica* apparaissent plus tardivement que celles de *R. pusillus*. Une très forte corrélation de parasitisme par les Tiques adultes est observée. Au moment où la distribution est contagieuse, les mâles sont entre 2 et 3 fois plus abondants que les femelles. Les larves et les nymphes présentent des courbes de distribution légèrement différentes d'une année à l'autre, avec une plus grande persistance pendant l'année 1986, surtout dans le cas des larves.

EVOLUTION OF POPULATION
MOBILE AVERAGE
HAEMAPHYSALIS (RHIPISTOMA)
HISPANICA (ACARINA, IXODIDAE)
ORYCTOLAGUS CUNICULUS
(MAMMALIA, LEPORIDAE)

ABSTRACT – The evolution of the *Haemaphysalis (Rhipistoma) hispanica* population, a parasite of european wild rabbit *Oryctolagus cuniculus*, was studied in a locality of the Province of Granada (Spain), in 1986-1987. I have analysed the data concerning 516 wild rabbits in three different ways : 1. analysis of values from dispersion and centralisation statistics. 2. prevalence of parasitism in the host total population. 3. results of application of the moving average technique to 358 adults and subadult rabbits. I have identified significant differences in the degree of parasitism by *H. hispanica* of host populations of two different ages. The parasitic cycle was quite similar to that of *Rhipicephalus (R.) pusillus*, but I observed a different time course of the parasite. At all times during the year, the developmental stages of *H. hispanica* lagged behind those of *R. pusillus*. A very strong correlation was observed between the parasitism of male and female. However, at the point in which the distribution of ectoparasites become contagious, the males were present in two or three times the abundance of the females. The larvae and nymphs exhibited similar distribution curves in the two populations over the course of the two years, but it is important to note that there was a greater persistance of larvae in 1986 than in 1987.

INTRODUCTION

Nous avons suivi, pendant deux années consécutives, l'écologie des trois Ixodidés inféodés au Lapin dans son aire d'origine, *Haemaphysalis (Rhipistoma) hispanica* Gil Collado, 1936, *Rhipicephalus (Rhipicephalus) pusillus* Gil Collado, 1938 et *Ixodes (Ixodes) ventalloi* Gil Collado, 1936.

Il est extrêmement intéressant de noter que, d'un point de vue paléobiogéographique, ces trois Tiques ont une origine géographique et phylétique bien différentes, et représentent par ailleurs trois lignées évolutives des Ixodidés (Márquez, 1990 a). *Oryctolagus cuniculus* se présente comme un « hôte-île » qui a favorisé l'isolement et la spéciation de sa faune ectoparasite. D'un point de vue théorique, l'essai du parasitisme et son maintien dans une parasitocénose déjà constituée suppose le déplacement d'une ou de plusieurs des espèces composantes de la communauté, ou bien l'occupation se fait dans des conditions telles que les interactions, avec le(s) autre(s) espèce(s) potentiellement en compétition, tendent à être minimales.

Il semble donc, utile de donner dans cette optique après les données recueillies sur *H. hispanica* celles obtenues pour *R. pusillus* (Márquez, 1989 b). Un travail ultérieur traitera de *I. ventalloi* (Márquez, 1990 b) et tentera d'envisager des conclusions évolutives.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Localité (Illora, Granada, Espagne) et méthode de capture identiques à celles décrites in

Márquez, 1989 b. Les captures des Lapins de garenne ont été effectuées au terrier à l'aide de Furets (*Mustela putorius ssp.*) Nous avons limité l'échantillonnage à une zone (autour de la station thermopluviométrique 562 E) de surface réduite de presque 6 km², pour diminuer la variabilité des conditions environnementales qui pourraient influencer cet échantillonnage. Nous avons capturé 358 Lapins de garenne adultes et subadultes, et 158 jeunes Lapins d'un poids de moins de 500 g, ce qui équivaut, dans la région étudiée, à un âge inférieur à 3 mois (Soriguer, 1979, 1980 a, 1980 b) (tabl. I).

L'incorporation des groupes d'âge-poids inférieurs altère légèrement les proportions dans la représentation des jours de capture, de telle manière que durant les 2 ans, les jours pendant lesquels nous avons capturé un ou plusieurs Lapins, se montent à 244 (100 en 1986 et 144 en 1987).

Nous avons employé les tests de Kolmogorov-Smirnov (vérification de la normalité des distributions) et de Mann-Whitney (détection des différences parmi les sous-populations considérées en fonction de leur âge-poids ou sexe). De la même façon, nous avons appliqué la méthode des moyennes mobiles aux valeurs pondérées selon la procédure et les conditions décrites (Márquez et coll., 1988), partiellement modifiées (Márquez, 1989 b), en ce qui concerne l'étude de la moyenne journalière.

Comme dans le travail précité, la détermination des différences entre les valeurs provenant de l'échantillonnage et celles résultant de l'extraction de la tendance, ont été évaluées en étudiant l'autocorrélation existant entre les 2 fonctions à l'aide d'un corrélogramme (Legendre et Legendre, 1984).

A	1986		1987		Total
	M	F	M	F	
Lapins agés	65	103	82	108	358
Lapins jeunes	37	59	35	27	158
Total	102	162	117	135	516
Total par année	264		252		

B	1986				1987		
	M	H	N	L	M	H	N
1 M							
9 H	0.880						
8 N	-0.295	-0.425					
6 L	0.270	n. s.	0.506				
1 M	0.819	0.876	-0.169	0.174			
9 H	0.658	0.827	-0.216	n. s.	0.914		
8 N	-0.177	-0.328	0.943	0.736	-0.106	-0.149	
7 L	0.217	n. s.	0.731	0.939	0.163	n. s.	0.886

Tabl. I. - A, Composition des captures de Lapins. B, Coefficients de corrélation entre la moyenne journalière (M = mâle, F = femelle, N = nymphe, L = larve) en 1986 et 1987. Signification à 0.99.

A, Rabbits captures composition. B, correlation index of daily mobil average (M : male; F : female; N : nymphs; L : larvae) during 1986-1987. Statistical signification : 0.99.

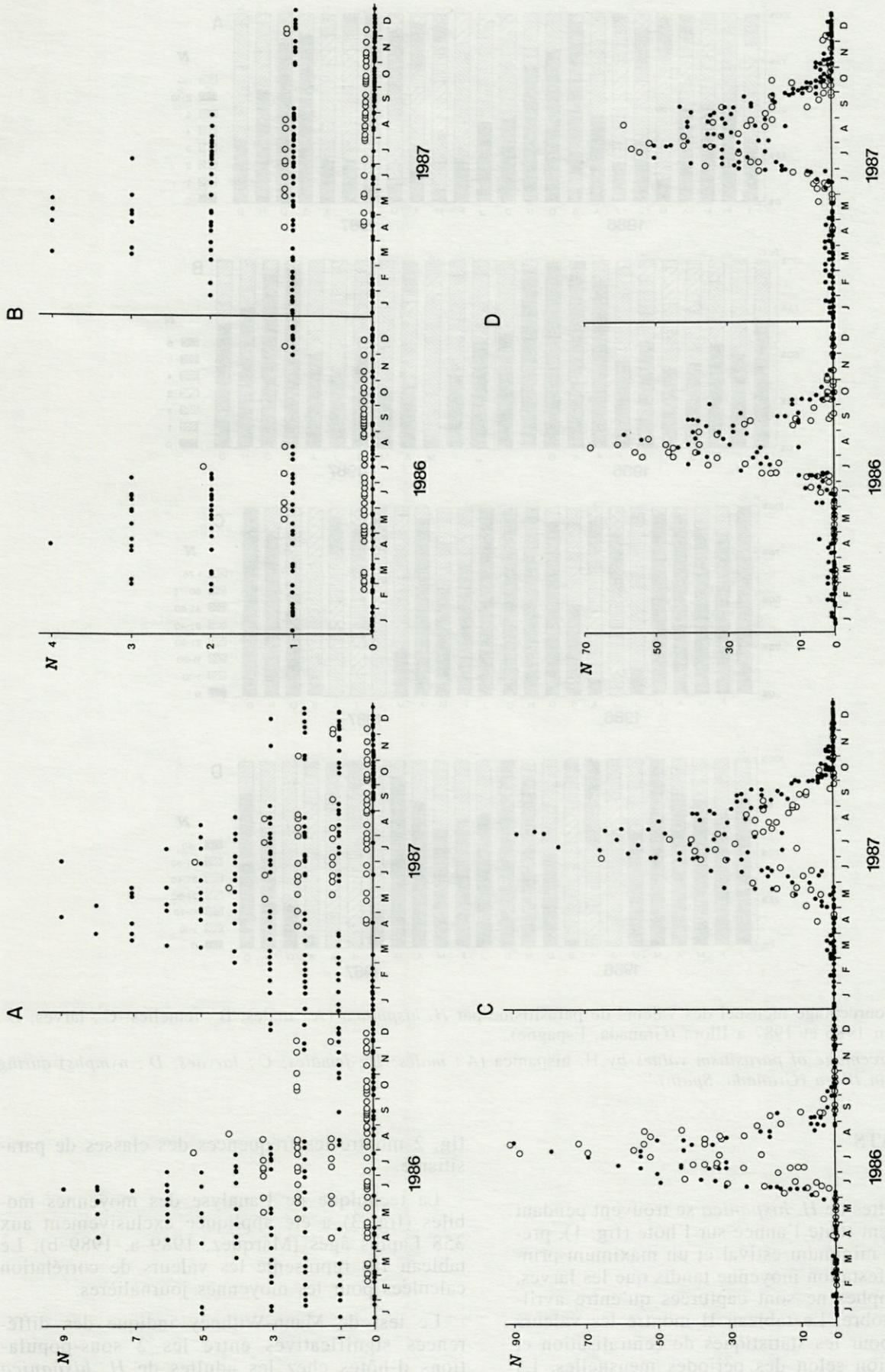


Fig. 1. - Distribution des valeurs du nombre de *H. hispanica* (A : mâles; B : femelles; C : larves; D : nymphes) par Lapin âgé (l) et jeune (L) en 1986 et 1987 à Illora (Granada, Espagne).
 Value distribution of *H. hispanica* (A : males; B : females; C : larvae; D : nymphs) from old rabbits (l) and young rabbits (L) during 1986-1987 in Illora (Granada, Spain).

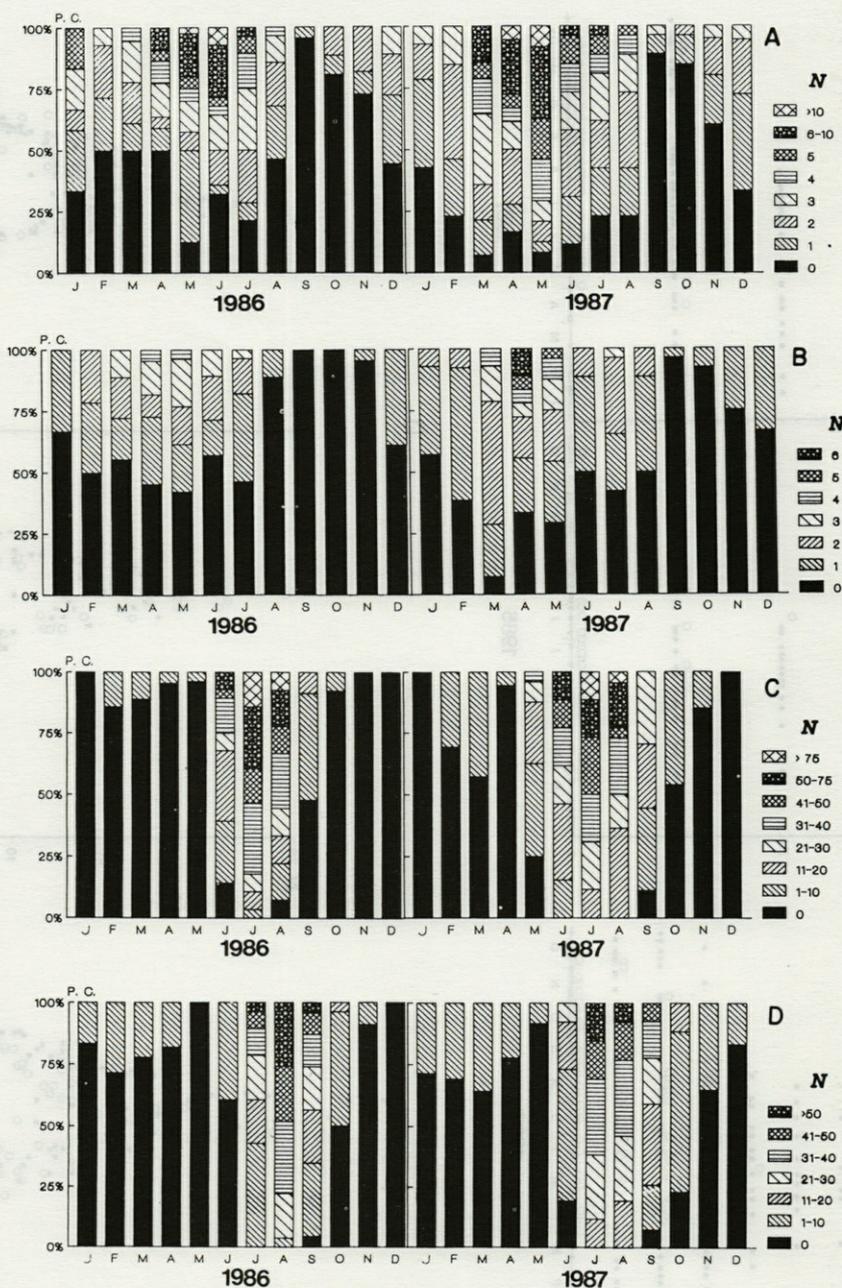


Fig. 2. - Pourcentage mensuel des valeurs de parasitisme par *H. hispanica* (A : mâles; B : femelles; C : larves; D : nymphes) en 1986 et 1987 à Illora (Granada, Espagne).

Monthly percentage of parasitism values by *H. hispanica* (A : males; B : females; C : larvae; D : nymphs) during 1986-1987 in Illora (Granada, Spain).

RÉSULTATS

Les adultes de *H. hispanica* se trouvent pendant pratiquement toute l'année sur l'hôte (fig. 1), présentant un minimum estival et un maximum printanier d'infestation moyenne tandis que les larves, et les nymphes ne sont capturées qu'entre avril-mai et octobre. Le tableau II montre les valeurs obtenues pour les statistiques de centralisation et de dispersion selon des périodes mensuelles. La

fig. 2 montre les fréquences des classes de parasitisme.

La technique de l'analyse des moyennes mobiles (fig. 3) a été appliquée exclusivement aux 358 Lapins âgés (Márquez, 1989 a, 1989 b). Le tableau IB représente les valeurs de corrélation calculées pour les moyennes journalières.

Le test de Mann-Withney indique des différences significatives entre les 2 sous-populations d'hôtes chez les adultes de *H. hispanica*

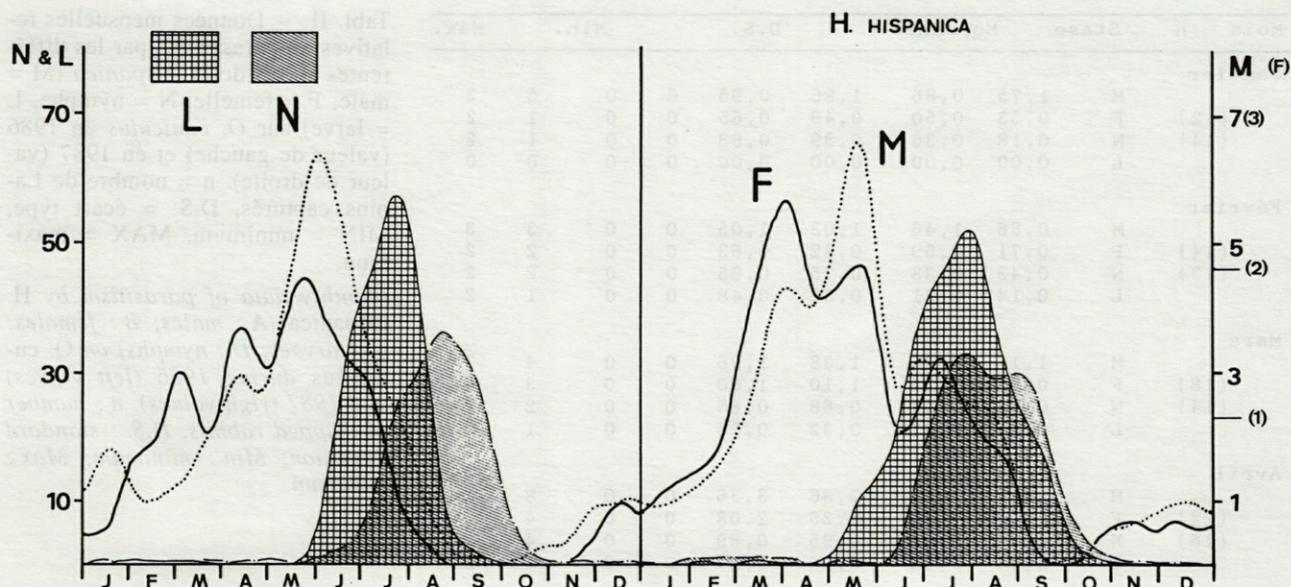


Fig. 3. — Evolution journalière des valeurs de la moyenne des différents stades de *H. hispanica* (A : mâles; B : femelles; C : larves; D : nymphes) par hôte en 1986 et 1987.

Mobil average values of different stage of H. hispanica (A : males; B : females; C : larvae; D : nymphs) to host during 1986-1987.

($P = 0.001$ au seuil des données provenant d'une population homogène pendant les 2 années), contrairement à ce qui a été observé chez les larves et les nymphes.

DISCUSSION

La dynamique des populations des différentes stades de *H. hispanica* observées au cours de deux cycles annuels, présente une série de caractéristiques qui peuvent être résumées ainsi :

1 — Les stades adultes de l'espèce étudiée se caractérisent par leur apparition saisonnière presque continue durant les périodes d'étude. Les différences observées entre les deux sous-populations d'hôtes doivent être interprétées en relation avec les différentes dates d'apparition dans l'ensemble de la population de Lapins. Les maxima de parasitisme sont, dans ce cas, centrés entre les mois d'avril et de juin, coïncidant avec la période de densité maximum de la population hôte (Márquez, 1989 a).

Dans le cas des mâles, on constate une très rapide croissance printanière, passant de 1 à 7 exemplaires pendant le processus d'infestation.

Les femelles viendraient indiquer la vraie dynamique de population des adultes (Yousfi-Monod, 1985). Elles ont un comportement semblable à celui des mâles, mais il faut préciser que :

— Les maxima observés pour les femelles, sur l'ensemble de la période d'étude, apparaissent en avance par rapport à ceux des mâles.

— Les pentes observées montrent une tendance beaucoup plus plate que dans le cas des adultes de *R. pusillus* (Márquez, 1989 b).

Nous pouvons en conclure que l'apparition des mâles de *H. hispanica* sur les Lapins relève d'un processus accumulatif, semblable à celui observé pour les mâles de *R. pusillus*, bien qu'il soit différent par le fait que les premiers n'apparaissent pas fixés sur l'hôte dans les conditions habituelles d'étude. Cela constitue un cas qui se situe à la limite de la relation parasitaire.

On constate un déplacement des périodes d'apparition des maxima observés. Ceci serait dû aux changements climatologiques, influencés fondamentalement par la température (Arthur, 1975; Campbell et coll., 1980; Clifford et coll., 1976; Daniel et coll., 1974, 1980; Eddy, 1942; Green et coll., 1943; Honzakova et coll., 1980; MacLeod, 1936; Randolph, 1975 a, b; Rechav, 1982).

Il semble que dans le cas des mâles comme des femelles de *H. hispanica*, la température n'a pas un rôle déterminant en tant qu'élément limitatif durant aucune des deux années (fig. 9 A, B, Márquez, 1989 b), car les maxima de populations, ainsi que les maxima et les tendances des moyennes journalières se maintiennent pratiquement stables tout au long des deux années.

Ces différences ne semblent pas pouvoir se justifier par des variations du milieu, étant donné que les faits observés ne s'ajustent pas suffisamment aux dites variations.

2 — On constate une baisse correspondante pour les valeurs obtenues entre une année et l'autre.

Mois	n	Stase	Moyennes		D.S.		Min.		Max.	
Janvier		M	1,75	0,86	1,86	0,95	0	0	5	3
	(12)	F	0,33	0,50	0,49	0,65	0	0	1	2
	(14)	N	0,18	0,36	0,39	0,63	0	0	1	2
		L	0,00	0,00	0,00	0,00	0	0	0	0
Février		M	0,86	1,46	1,03	1,05	0	0	3	3
	(14)	F	0,71	0,69	0,82	0,63	0	0	2	2
	(13)	N	0,43	0,38	0,75	0,65	0	0	2	2
		L	0,14	0,31	0,36	0,48	0	0	1	2
Mars		M	1,17	3,14	1,38	1,96	0	0	4	7
	(18)	F	0,83	1,93	1,10	1,00	0	0	3	4
	(14)	N	0,33	0,57	0,68	0,85	0	0	2	2
		L	0,11	0,57	0,32	0,75	0	0	1	2
Avril		M	1,82	3,72	2,36	3,36	0	0	8	11
	(22)	F	1,04	1,89	1,25	2,08	0	0	4	6
	(18)	N	0,36	0,33	0,95	0,69	0	0	4	2
		L	0,04	0,28	0,20	1,17	0	0	1	5
Mai		M	4,00	4,96	3,27	3,21	0	0	12	14
	(26)	F	1,31	1,58	1,52	1,47	0	0	6	5
	(24)	N	0,00	0,21	0,00	0,83	0	0	0	4
		L	0,11	8,33	0,59	8,92	0	0	3	32
Juin		M	3,46	2,58	3,79	2,00	0	0	15	9
	(28)	F	0,82	0,61	1,09	0,70	0	0	3	2
	(26)	N	1,46	6,38	2,28	7,35	0	0	8	27
		L	17,64	26,92	15,61	17,16	0	3	52	68
Juillet		M	2,39	2,08	1,71	1,74	0	0	6	6
	(28)	F	0,75	0,96	0,84	0,61	0	0	3	3
	(26)	N	18,57	34,38	15,03	12,26	2	14	56	58
		L	47,64	42,58	25,53	21,79	9	11	118	92
Août		M	0,96	1,77	1,16	1,39	0	0	4	5
	(27)	F	0,11	0,61	0,32	0,70	0	0	1	2
	(26)	N	42,44	31,11	15,68	11,43	10	13	78	61
		L	33,48	32,15	25,69	18,99	0	11	106	87
Septembre		M	0,04	0,18	0,46	0,62	0	0	1	3
	(23)	F	0,00	0,04	0,00	0,19	0	0	0	1
	(27)	N	21,96	18,81	20,52	12,53	0	0	93	44
		L	3,48	13,00	5,38	9,07	0	0	19	28
Octobre		M	0,31	0,19	0,68	0,49	0	0	2	2
	(26)	F	0,00	0,08	0,00	0,27	0	0	0	1
	(26)	N	2,04	4,27	3,09	4,29	0	0	12	17
		L	0,11	1,08	0,44	1,38	0	0	2	4
Novembre		M	0,45	0,65	0,80	0,93	0	0	2	3
	(22)	F	0,04	0,25	0,21	0,44	0	0	1	1
	(20)	N	0,14	0,80	0,47	1,24	0	0	2	4
		L	0,00	0,20	0,00	0,52	0	0	0	2
Décembre		M	0,94	1,00	1,05	0,91	0	0	3	3
	(18)	F	0,39	0,33	0,50	0,44	0	0	1	1
	(18)	N	0,00	0,17	0,00	0,39	0	0	0	1
		L	0,00	0,00	0,00	0,00	0	0	0	0

Tabl. II. - Données mensuelles relatives au parasitisme par les différentes stases de *H. hispanica* (M = mâle, F = femelle, N = nymphe, L = larve) sur *O. cuniculus* en 1986 (valeur de gauche) et en 1987 (valeur de droite). n = nombre de Lapins capturés, D.S. = écart type, MIN = minimum, MAX = maximum.

Monthly data of parasitism by *H. hispanica* (A : males; B : females; C : larvae; D : nymphs) on *O. cuniculus* during 1986 (left values) and 1987 (right values). n : number of trapped rabbits, D.S. : standard deviation, Min : minimum; Max : maximum.

Comme on peut le remarquer sur le tabl. I B, les corrélations observées entre mâles et femelles d'une même période sont supérieures à celles existant entre les 2 sexes sur 2 années différentes, ou bien supérieures aux corrélations du même sexe dans les 2 périodes. Les femelles des 2 périodes enregistrent par comparaison des valeurs corrélatives assez faibles, proches de 0,70, ce qui tendrait à prouver une certaine relation avec les conditions du milieu. De leur côté, les mâles, avec une valeur de corrélation proche de 0,82, montrent une indépendance majeure. Quoiqu'il en soit, ces valeurs sont nettement inférieures à celles observées lorsqu'on effectue les mêmes comparaisons pour *R. pusillus*.

Comme on le signalait précédemment, ces différences auraient pu être provoquées par le comportement alimentaire différent des deux sexes (Randolph, 1975 b, Márquez et coll., 1988).

La graduation qu'on observe parmi les valeurs et l'augmentation de corrélation entre les mâles de 1986 et les femelles de 1987, met en relief, du moins apparemment, une indépendance majeure, entretenue chez les mâles, par les conditions du milieu, concrètement les conditions qui perturbent la nutrition des femelles. Donc ils doivent se trouver moins affectés par les changements d'hôtes, car leur apparition doit apparaître moins liée à ce facteur qu'à la présence de femelles réceptives sur les hôtes, du fait de l'émission des phéromones.

3 - L'évolution des populations des larves dans les deux périodes sont très semblables. Les maxima absolus sont supérieurs pendant la première année, par contre on peut voir que la période dans laquelle la proportion des hôtes parasités par cette phase, a augmenté en 1987. Nous pouvons affirmer l'existence d'une relation directe entre la présence des larves et les températures maximales et minimales des deux mois précédents (fig. 9A, B, Márquez, 1989 b).

La présence d'une courbe de variance moyenne journalière déformée indique que la variabilité maximale du parasitisme par les larves de *H. hispanica* se produit au moment de l'agitation majeure de la population de parasites. Hormis cette période les valeurs de variance sont fréquemment réduites, se trouvant stabilisées surtout en 1987.

La faible corrélation observée entre les deux distributions, semble surtout avoir pour origine des différences climatologiques d'une année à l'autre.

4 - Les nymphes de *H. hispanica* ne montrent pas de grandes différences d'une année à l'autre, en particulier en ce qui concerne la courbe de moyennes, si bien que ces différences sont adoucies sur cette courbe.

Apparemment, dans le laps de temps de vie des larves de l'espèce, il s'est produit un déséquilibre, de telle façon que les différences et les diachronies initiales ont continué et de plus se sont accrues. Le processus suivi comporte une délimitation de la frontière de la période de temps de permanence des larves, ceci est conditionné fondamentalement par des processus extrinsèques aux variables populationnelles. De cette façon, en partant d'une population de larves parasites qui s'agitent plus ou moins en bloc, il se génère la dispersion temporaire qui conduira aux résultats observés chez les nymphes de l'espèce.

Les différences qui se maintiennent doivent se retrouver en relation plutôt avec les conditions de départ des populations de larves qu'avec les changements possibles dans les conditions climatiques observées au moment où les nymphes apparaissent. Le processus que l'on constate est similaire à celui de la transmission d'un signal dans un milieu imparfaitement élastique qui détermine l'apparition d'ondes déphasées. Dans ce sens, l'amplitude de l'intervalle d'apparition des nymphes seraient déterminé par la somme d'une série de facteurs qui affectent la transformation des larves (quête de l'hôte, capacité immune de celui-ci, temps de mue).

5 - La comparaison entre nos résultats et ceux de Gilot et coll. (1985) met en relief une certaine concordance, bien que le type d'échantillonnage développé par ces auteurs, et le but de la recherche, ne soient pas tout-à-fait comparables. De toute façon, la manifestation printanière chez les adultes reste inchangée, de même que chez les larves; chez les nymphes il y a un léger changement dans les proportions.

Dans le cas de Rodríguez (1980) et Rodríguez et coll. (1981), la comparaison est possible lorsque les auteurs notent, d'après leur échantillonnage, que *H. hispanica* n'apparaît que sur *Oryctolagus*. Au vu des résultats qu'ils exposent, l'indice de parasitisme par *H. hispanica* à l'état adulte est très bas, en moyenne inférieur à 2 exemplaires pour les mâles et 1 pour les femelles pendant les mois de parasitisme, les maxima se situant courant avril.

D'une certaine façon ces résultats coïncident avec les nôtres bien qu'à Granada on observe une présence majeure de ces formes, en même temps que la période d'apparition légèrement retardée.

En ce qui concerne les larves et les nymphes, les résultats décelés par les auteurs précités, montrent des valeurs de parasitisme beaucoup plus basses que celles indiquées à Granada, en particulier celles concernant les larves (pratiquement nulles dans l'échantillonnage et avec des valeurs très en-dessous de celles des nymphes).

CONCLUSION

La population des diverses espèces de Tiques étudiées en 1986 et 1987 dans une localité du Sud-Est de l'Espagne, est insérée dans une dynamique dans laquelle sont impliquées les facteurs climatiques, la variation de la densité des hôtes (McGowan et coll., 1979; Randolph, 1979; Willadsen, 1980), la prédation, la mortalité due à l'hyperparasitisme, les microorganismes, les champignons, etc.

Dans le cas présent nous avons étudié les relations numériques entre les diverses espèces de Tiques et leur hôte principal (*Oryctolagus cuniculus*). Si nos données font référence à une partie de la population parasitaire (population de Tiques en parasitisme actif) : nos résultats montrent les différentes stratégies que suit chacune de ces espèces dans le développement de son activité parasitaire, en une ligne qui est, à notre avis, en relation avec son origine phylétique et géographique, et ses possibilités morphologiques (Hoogstraal et coll., 1970, 1982, 1985; Márquez, 1989 a, 1990).

Les trois espèces de Tiques étudiées offrent trois modalités de cycle en relation avec leurs origines (Márquez, 1990 a) : il existe une adaptation du cycle biologique de l'espèce aux conditions optimales de(s) population(s) hôte(s) : cette adaptation tendra vers l'introduction de la phase d'accélération du cycle biologique de parasite au moment de la population maximale d'hôte (stratégie suivie par *R. pusillus* et *H. hispanica*).

BIBLIOGRAPHIE

- ARTHUR D.R., 1975. Modelling of ticks populations as a prerequisite to control. British Insect and Fungic Conference 1975 : 1025-1033.
- CAMPBELL A., R.M. WARD et M.B. GARVIE, 1980. Seasonal activity and frequency distributions of ticks (Acari : Ixodidae) infesting snowshoe hares in Nova Scotia, Canada. *J. Med. Ent.* **17** : 22-29.
- CLIFFORD C., J.E.C. FLUX et H. HOOGSTRAAL, 1976. Seasonal and regional abundance of ticks (Ixodoidea) on hares (*Leporida*) in Kenia. *J. Med. Ent.* **13** : 40-47.
- DANIEL M., V. CERNY, F. DUSBABEK, E. HONZAKOVA et J. OLEJNICEK, 1974. Influence of the microclimate on the life cycle of common tick *Ixodes ricinus* (L.) in an open area in comparison with forest habitats. *Folia parasit. (Praha)* **24** : 149-160.
- DANIEL M., S. SZYMANSKY, V. CERNY, F. DUSBABEK, E. HONZAKOVA et J. OLEJNICEK, 1980. A comparison of developmental dynamics of *Dermacentor reticulatus* (Fabr.) of different geographic origins and their affection by different microclimate. *Folia parasit. (Praha)* **27** : 63-69.
- EDDY G.W., 1942. Notes on the seasonal history of the rabbit tick, *Haemaphysalis leporispalustris* in Oklahoma. *Proc. Entomol. Soc. Wash.* **44** : 145-149.
- GILOT B., P. ROGERS et B. LACHET, 1985. Données biologiques et écologiques des tiques de Lagomorphes (et plus spécialement celles du lapin de garenne, *Oryctolagus cuniculus* L.) dans les Alpes françaises et leur avant-pays. *Acarologia* **26** : 335-354.
- GREEN R.G., C.A. ECANS et C.L. LARSON, 1943. A ten-year population study of the rabbit tick *Haemaphysalis leporispalustris*. *Am. J. Hyg.* **38** : 260-281.
- HONZAKOVA V., V. CERNY, M. DANIEL et F. DUSBABEK, 1980. Development of the tick *Ixodes laguri* Ol. in the nest of the european suslik *Citellus citellus* (L.). *Folia parasit. (Praha)* **27** : 71-75.
- HOOGSTRAAL H. et P.C. MOREL, 1970. *Haemaphysalis hispanica* Gil Collado, 1936, a parasite of the european rabbit, redescription of adults and description of immature stages (*Ixodoidea* : *Ixodidae*). *J. Parasitol.* **56** : 813-822.
- HOOGSTRAAL H. et A. AESCHLIMANN, 1982. Tick host specificity. *Bull. Soc. entomol. suis.* **55** : 5-32.
- HOOGSTRAAL H. et K.C. KIM, 1985. Tick and mammal coevolution, with emphasis on *Haemaphysalis* in Coevolution of parasitic arthropods and mammals. K.C. Kim ed. : 505-568.
- LEGENDRE L. et P. LEGENDRE, 1984. Ecologie numérique. Tome 2. La structure des données écologiques. Masson Ed., Presses de l'Université du Québec : 335 p.
- MACLEOD J., 1936. *Ixodes ricinus* in relation to its physical environment. IV. An analysis of the ecological complexes controlling distribution and activities. *Parasitology* **28** : 295-319.
- MARQUEZ F.J., 1989 a. Biología y dinámica poblacional de los Ixódidos parásitos del Conejo de Monte. Tesis Doct. CSIC-Univ. de Granada : 453 p.
- MARQUEZ F.J., 1989 b. Dynamique de la population de *Rhipicephalus pusillus* Gil Collado, 1938 (*Acarina*, *Ixodidae*) en 1986-1987 dans le sud-est de l'Espagne : modélisation du cycle biologique. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.* **64** : 374-390.
- MARQUEZ F.J., 1990 a. Le Lapin de garenne, *Oryctolagus cuniculus* (L.) en tant qu'hôte de tiques. *Bull. Soc. fr. Parasitol.* **8** : 165-172.
- MARQUEZ F.J., 1990 b. Dinámica de la población de *Ixodes ventralloii* Gil Collado, 1936 durante 1986-1987 en el sureste de España. *Rev. Ibér. Parasitol.* **50** : 101-114.
- MARQUEZ F.J. et J. FERNANDEZ-VALDIVIA, 1987. Evolución anual de las poblaciones de Ixodoideos parásitos del Conejo de Monte (*Oryctolagus cuniculus*), en una formación de encinar mesomediterráneo de la provincia de Granada. *Resum. Comunic. V Congr. Nacional Parasitol.*, Salamanca 1987 : 115-116.
- MARQUEZ F.J. et F. JIMENEZ-MILLAN, 1988. Hacia un modelo del ciclo biológico de *Rhipicephalus pusillus* Gil Collado, 1938 (*Acarina*, *Ixodidae*). Resultados del muestreo anual de 1986. *Rev. Ibér. Parasitol.* **44** : 433-443.
- MCGOWAN M.J., J.H. CAMIN et R.W. MACNEW, 1979. Field study of the relationship between skin-

- sensitizing antibody production in the cottontail rabbit, *Sylvilagus floridanus*, and infestation by the rabbit tick, *Haemaphysalis leporispalustris* (Acarina: Ixodidae). *J. Parasitol.* **65** : 692-699.
- RANDOLPH S.E., 1975 a. Seasonal dynamics of a host-parasite system : *Ixodes trianguliceps* (Acarina : Ixodidae) and its small mammals hosts. *J. Anim. Ecol.* **44** : 425-429.
- RANDOLPH S.E., 1975 b. Patterns of distribution of the tick *Ixodes trianguliceps* Birula on its hosts. *J. Anim. Ecol.* **44** : 451-474.
- RANDOLPH S.E., 1979. Population regulation in ticks : the role of acquired resistance in natural and unnatural hosts. *Parasitology* **79** : 141-156.
- RECHAV Y., 1982. Dynamics of tick populations (Acarina : Ixodidae) in the Eastern Cape Province of South Africa. *J. Med. Ent.* **19** : 679-700.
- RODRIGUEZ J.A., 1980. Estudio de ectoparasitos de Lepóridos en la provincia de Ciudad Real. Tesis Doctoral Univ. Complutense. Madrid : 383 p.
- RODRIGUEZ J.A., L.M. ZAPATERO et A. SANCHEZ-COVISA, 1981. Variación estacional de Ixodidae y *Siphonaptera* de Leporidos n la provincia de Ciudad Real. *Rev. Ibér. Parasitol.* **41** : 527-538.
- SORIGUER R.C., 1980. El conejo, *Oryctolagus cuniculus* (L.), en Andalucía Occidental : Parámetros corporales y curva de crecimiento. *Doñ. Act. Vertebr.* **7** : 83-90.
- SORIGUER R.C., 1981 a. Estructura de sexos y edades en una población de conejos (*Oryctolagus cuniculus* L.) de Andalucía Occidental. *Don. Act. Vertebr.* **8** : 225-236.
- SORIGUER R.C., 1981 b. Biología y dinámica de una población de Conejos (*Oryctolagus cuniculus*, L.) en Andalucía Occidental. *Doñ. Act. Vertebr.* **8** Num. Esp. : 1-379.
- WILLADSEN P., 1980. Immunity to ticks. *Adv. Parasitol.* **18** : 293-313.
- YOUSFI-MONOD R., 1985. Evolution annuelle de la sex-ratio de *Rhipicephalus sanguineus* (Acarina, Ixodidae) en zone urbaine de l'ouest algérien. *Acarologia* **26** : 361-365.

Reçu le 19 avril 1990; received April 19, 1990
Accepté le 22 octobre 1990; accepted October 22, 1990

AGE, GROWTH AND MORTALITY OF THE RED PORGY, *PAGRUS PAGRUS*, IN THE EASTERN MEDITERRANEAN SEA (DODECANESE, GREECE)

V. VASSILOPOULOU, C. PAPACONSTANTINO

National Centre for Marine Research, 166 04, Hellinikon, Greece

AGE
GROWTH
MORTALITY
REPRODUCTIVE CYCLE
RED PORGY
EASTERN MEDITERRANEAN

ABSTRACT – Aspects concerning growth, mortality and reproductive cycle were analysed for red porgy collected in Greek waters. Growth in length, not exhibiting significant differences between the sexes, was expressed for the whole sample with the equation $FL = 24.37 + 1.001 \cdot S$. The application of the back calculation method revealed that red porgy reached 35 % of their maximum size during the first year of life; then growth rates displayed an abrupt decrease. The theoretical maximal length was estimated to be $L_{\infty} = 55.7$ cm FL. Weight grew isometrically with size for females and allometrically for males. The peak of spawning seemed to occur at the beginning of spring. Length at first maturity (L_{50}) for female red porgy was 31.3 cm FL. The overall sex-ratio was 1 :2.7 in favour of females, while individuals larger than 44 cm were all males. Total and natural mortality were found to be $Z = 0.34$ years⁻¹ and $M = 0.22$ years⁻¹. The exploitation ratio $E = 0.37$ revealed underfished stock conditions in the studied area.

ÂGE
CROISSANCE
MORTALITÉ
CYCLE REPRODUCTEUR
PAGRE COMMUN
EST MÉDITERRANÉEN

RÉSUMÉ – La croissance, la mortalité et le cycle de reproduction du Pagre commun de Grèce sont étudiés. La relation entre la longueur et le rayon (FL) de l'otolithe (S) est exprimé par l'équation $FL = 24.37 + 1.001 \cdot S$ pour l'ensemble des individus. L'application de la méthode du rétrocalcul a révélé que le plus grand pourcentage de la croissance s'observe pendant le premier âge. Les paramètres de l'équation de von Bertalanffy obtenus par la méthode Ford-Walford sont $L_{\infty} = 55.7$ cm et $K = 0.078$. L'augmentation du poids en fonction de la taille de la première maturité sexuelle se situe à 30-32 cm. Les femelles prédominaient jusqu'à FL = 44 cm. La mortalité totale $Z = 0.34$ et la mortalité naturelle, $M = 0.22$ sont calculées. Le coefficient d'exploitation $E = 0.37$ indique que la population de Pagre commun de la région étudiée est sous-pêchée.

INTRODUCTION

The red porgy, *Pagrus pagrus*, is a demersal marine fish normally associated with a variety of temperate to subtropical habitats in the Mediterranean Sea, eastern and western Atlantic. This highly prized species, occurring at depths from 20 to 150 m, is usually harvested by a baited hook comprising part of the catches of artisanal fisheries.

The life history of the red porgy in the Mediterranean Sea not hitherto described despite its wide distribution and fishing importance. Our knowledge on the biology and life history of the red porgy has been accumulated from studies on the species of the western Atlantic (Dias *et al.*,

1972; Manooch, 1976; Manooch & Huntsman, 1977; Manooch & Hassler, 1978).

This paper deals with some aspects of growth, estimates the mortality rates and briefly discusses the reproductive cycle of red porgy collected off Kastellorizo Island (Dodecanese, Greece), where it contributes about 5 % of the annual artisanal fish production.

MATERIAL AND METHODS

Fish samples were collected at the stations shown in Figure 1, mainly by hook and line and sometimes in trammel nets. The sampling, totaling

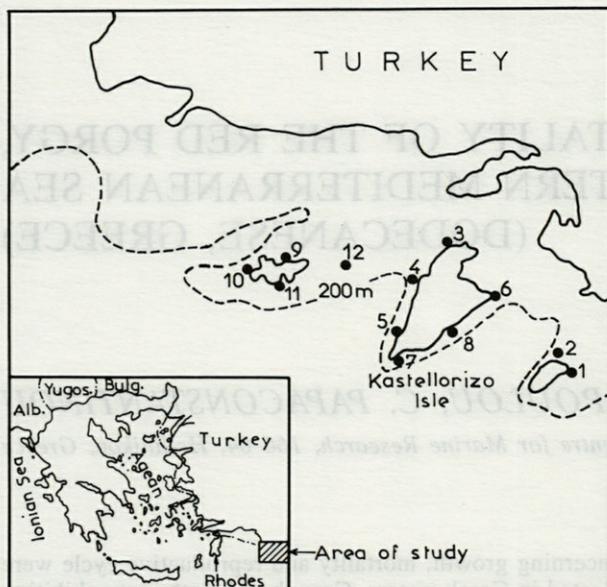


Fig. 1. - Location of sampling stations

151 individuals (137 by hook and line and 14 in trammel nets), took place in April, June, July and October 1985 and in March 1986.

Fork length was measured to the nearest mm and body weight to the nearest gramme. Sex and maturity stage was determined according to Nikolsky's scale (1976). Age classification was based on scales, taken from the left side of the body, beneath the tip of the pectoral fin. Scales taken from each fish were cleaned in 5% sodium peroxide; their impressions were made by placing several scales from each specimen on a strip of 0.25-inch thick cellulose acetate and applying pressure of 800 Kg/cm² at 80°C with a Carver autopress. Then they were viewed on an Eberbach projector at x32 magnification.

The estimation of the annual growth of red porgy was carried out using the back calculation method based on the scale radius-fork length relationship of 138 specimens. The Von Bertalanffy growth equation ($L_t = L_\infty [1 - e^{-k(t-t_0)}]$) was derived following Ricker (1975). In the above equation, L_t is the length at age t , k is the coefficient of growth, L_∞ is the maximum asymptotic length and t_0 is the origin of the curve.

For the estimation of the length at first maturity (L_m) the regression applied by Gunderson (1977) was used:

$\ln(P/(1-P)) = a + (bxL)$, where P is the proportion of mature individuals in each size interval and L the mean length of the interval.

Total mortality was calculated by the catch curve method, following Pauly (1983). Other formulae used were:

$\log M = -0.0066 - 0.279 \log L_\infty + 0.6543 \log k + 0.4634 \log T$, (Pauly, 1983), and $E = F/(F + M)$,

(Beverton & Holt, 1957), where M the natural mortality, L_∞ and k the parameters derived from the von Bertalanffy equation, T the mean environmental temperature, F the fishing mortality, and E the exploitation ratio.

RESULTS

Size distribution

Longline and trammel net fisheries had similar modal sizes (Fig. 2A). Since the size of the sample was small, no weighting was used in preparing length-frequency histograms and data from all seasons were combined.

Growth

The analysis of covariance exhibited no difference in the body length-scale radius relationship of the two sexes ($F_{1-123} = 0.843$, $P < 0.05$) and hence the equation derived from the combined sexes was: $FL = 24.37 + 1.001 * S$ ($r = 0.96$), where FL = fork length in mm and S the scale radius *32.

The application of the back-calculation method revealed that young-of-the-year red porgy attained almost 35% of their maximum adult size (Table 1). Increment was sharply reduced during the second year (11.9%), while for the next years, although the reduction continued, it was clearly smoother.

Following Ricker (1975), the parameters of von Bertalanffy's equation were estimated as: $L_\infty = 557$ mm, $K = 0.078$ and $t_0 = 3.558$, yielding $L_t = 557 \times [1 - e^{-0.078(t+3.559)}]$. The theoretical maximal length, 557 mm, is not unrealistic since the largest specimen sampled during the survey was 498 mm.

Length-Weight Relationships

The relation of body weight (g) to fork length (mm) appeared significantly different between the two sexes, when the statistical test of the analysis of co-variance was used ($F_{1-129} = 4.08 > 3.84$, $P < 0.05$). Therefore the regressions computed for each sex are described by the equations: $W = 0.000033 \times L^{2.928}$, ($r = 0.98$), for the females and $W = 0.000040 \times L^{2.897}$, ($r = 0.99$), for the males. Both equations compare favorably with those obtained by Dias *et al.*, (1972) and Manooch & Huntsman (1976), and reveal that males were slightly heavier than females.

The confidence interval of the slope of the regression of females (c.i. = $\pm 1.96 \times$ standard error) was 2.930 ± 0.104 , displaying that weight grew

(a).

Age	N	Observed mean FL	Back-calculated mean fork length at end of year												
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
13	2	404.0	130.2	177.4	208.4	237.0	263.6	285.2	308.2	326.3	342.3	357.9	372.6	383.7	393.0
12	2	389.5	131.7	177.9	207.9	236.0	261.1	283.2	301.7	319.3	336.4	352.3	366.1	377.4	
11	2	374.5	129.2	176.8	209.9	238.5	263.1	286.1	307.2	326.3	341.8	354.8	364.4		
10	1	359.0	128.7	177.8	211.9	239.0	263.1	286.2	307.2	325.9	343.3	353.4			
9	3	343.0	130.7	176.5	210.3	239.7	265.1	288.2	307.1	324.4	339.3				
8	3	325.6	134.7	178.7	213.9	240.0	265.1	288.5	309.2	324.9					
7	3	307.3	134.7	178.2	210.9	238.0	262.7	283.5	300.5						
6	7	288.7	135.4	181.5	219.4	246.3	271.1	287.1							
5	17	269.4	134.6	181.4	213.5	239.4	263.9								
4	25	249.2	134.5	184.8	218.3	242.8									
3	38	224.5	137.6	185.1	217.3										
2	30	197.4	139.8	184.6											
1	5	163.8	146.1												
Mean FL			136.7	183.4	215.9	241.2	264.9	286.3	305.7	324.4	340.2	354.8	367.8	380.6	393.0
Increments			136.7	46.7	32.5	25.3	23.7	21.4	19.4	18.7	15.8	14.6	13.0	12.8	12.4
% Increments			34.8	11.9	8.3	6.4	6.0	5.4	4.9	4.8	4.0	3.7	3.4	3.3	3.2

(b).

Mean TL	176	258	311	353	385	414	443	455	472	490	511	537	570
---------	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----

Table I. - a, back-calculated fork lengths of red porgy caught off Kastellorizo. b, back calculated total lengths of red porgy in the western Atlantic according to Manooch & Huntsman (1977).

isometrically with size ($P < 0.05$). On the other hand, the confidence interval of the males's regression, being 2.897 ± 0.065 , had a significant difference from the value 3.0 ($P < 0.05$), implying an allometric growth for this sex.

Reproduction

The final three maturity stages (Nikolsky, 1976) occurred in ovaries from March till June (Fig. 2B). The higher relative frequency of these stages appeared in March and April, suggesting that spawning peaked then.

Length at first maturity (L_{50}) coincided with the size interval 300-320 mm. No females smaller than 260 mm and all larger than 360 mm were sexually mature. The only evidence we had concerning males was that, like females, during the spawning period those larger than 360 mm were fully mature. For the estimation of L_{50} of females with greater accuracy the regression applied by Gunderson (1977) was used, yielding $L_{50} = 312.9$ mm FL. The application of this method to males was not possible, because of the small size of the sample.

Chi-square tests revealed a significant departure from the theoretical 1:1 sex ratio ($P < 0.05$), when data were stratified by size. The overall sex ratio was 1:2.7, in favor of females. Individuals larger than 440 mm were all males.

Mortality

A length converted catch curve based on the total catch was used to calculate the total mortality

of red porgy (Pauly, 1983). The total mortality, corresponding to the slope of the descending limb of the catch curve, was found to be $Z = 0.34$ years⁻¹.

An empirical estimate of the natural mortality (M) was obtained using Pauly's equation (1983). Inserting in the equation the growth parameters (k, L_{∞} and the mean environmental temperature of the area ($T=16^{\circ}\text{C}$; Theocharis, pers. communication), M was found to be 0.22 years⁻¹. Then, the calculation of fishing mortality gave $F = 0.13$ years⁻¹. Once the values of M and F were available, the exploitation ratio was computed, $E = 0.37$, indicating that the fishing pressure exerted on the red porgy stock in the area under study, was rather light (underfished stock).

DISCUSSION

Estimates of age-at-length for the Dodecanese population of red porgy are compared with those of the species off the Carolina coasts (Manooch & Huntsman, 1978); a considerable variation is exhibited (Table 1). Both estimates were derived from scale reading, where periodic remarks were interpreted to be of an annual nature. Moreover, the growth coefficient of red porgy in Kastellorizo compared with that of the western Atlantic ($k = 0.096$) indicates a relatively slower growth in the eastern Mediterranean waters. It must be noted though that our results are in fork lengths, while those of the western Atlantic in total lengths, which of course does not justify such differences. These variations are attributed to different geographical location, rather than to differences in the methodology employed to derive age data.

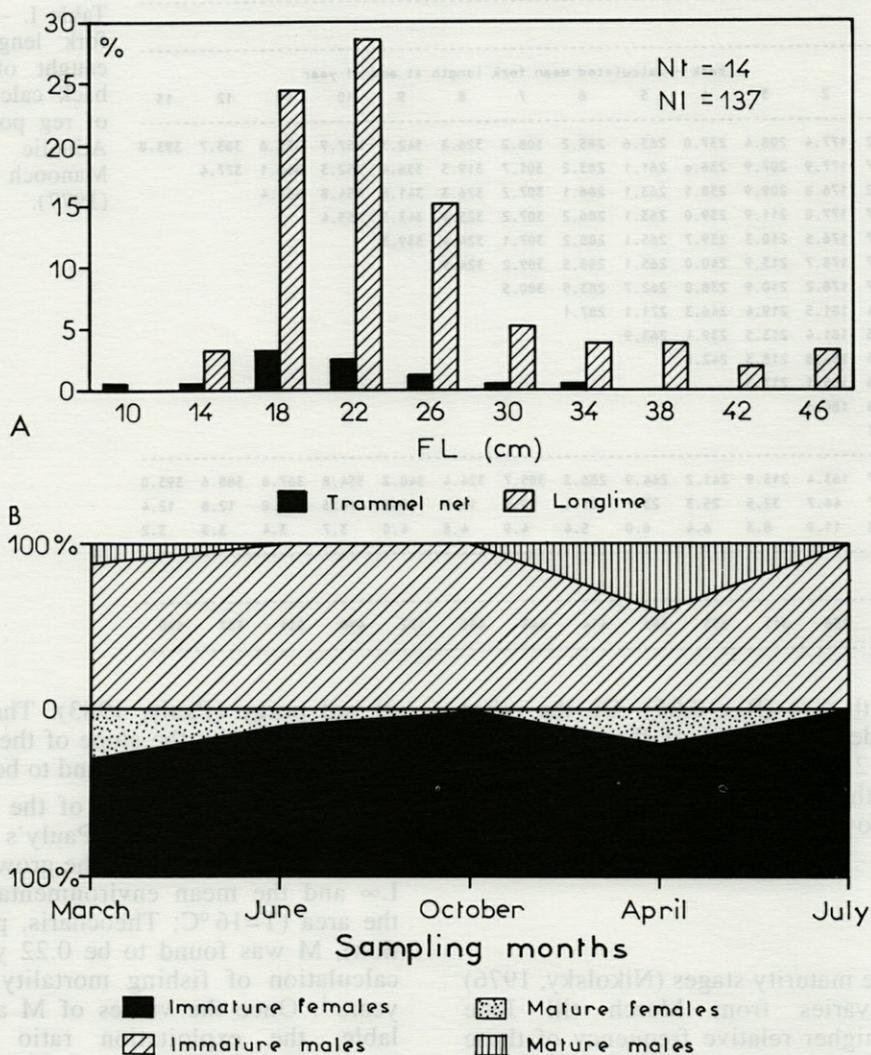


Fig. 2. - A, length frequency distribution of red porgy caught with trammel net and longline off Kastellorizo island from April 1985 to March 1986. B, seasonal percentage of immature and mature male and female red porgy caught off Kastellorizo island from April 1985 to March 1986.

Spawning in red porgy off Kastellorizo island seemed to take place, like in the southwestern Mediterranean (Ranzi, 1969), from spring till early summer. In the western Atlantic spawning occurred during winter months (Ciechomski & Weiss, 1973), extending sometimes till early spring (Manooch, 1976). Thus, a retardation concerning the season of red porgy's sexual maturation existed between the western Atlantic Ocean and the Mediterranean Sea. The length at first maturity (L_{50}) for female red porgy was estimated to be 313 mm FL. Manooch (1976) stated that for female red porgy off the Carolina coasts $L_{50} = 304$ mm TL, while all fish larger than 364 mm were sexually mature. Alekseev (1983) mentioned that for females off the N.W. African coast the length at which sexual maturation occurred for the first time was 300 mm SL. Hence, it is observed that red porgy reached gonadal maturity at similar size regardless of geographical area.

Sex ratios for red porgy, analyzing data by season and size, were usually in favour of females. Manooch (1976) reported that off the Carolina coast males predominated after 450 mm TL and the overall sex ratio was 1 : 2, while Alekseev (1983) mentioned that male red porgy off Cape Cap-Blan (NW, African coast) predominated after 420 mm SL. The commercial Argentine landings also revealed a predominance of females in the catches (Manooch & Hassler, 1978). The dominance of females for the smaller size classes may be due to protogynous hermaphroditism, existing in the species (Beaumariage in Manooch, 1976; Alekseev, 1983). In our sample, of 151 red porgy, none was found to be hermaphroditic, which is not peculiar considering that Manooch (1976) of the 752 specimens found only 16 to contain both male and female gonadal tissues. Hence, although there was no evidence of hermaphroditism in the red porgy off

Kastellorizo, the theory of protogyny explains adequately the sex-structure of this species.

The mortality rates for red porgy ($Z = 0.35$, $E = 0.37$) reflected the exploitation level of the species in the area. Manooch (1976) reported almost similar total mortality (0.32-0.52) for red porgy off the Carolina coasts.

REFERENCES

- ALEKSEEV F.E., 1983. Hermaphroditism in porgies (Perciformes, Sparidae). II. Sexual structure of populations, mechanism of its formation and evolution in scups, *Pagrus pagrus*, *P. orphus*, *P. ehrenbergi* and *P. auriga*. *J. Ichthyol.* **23** (2): 61-73.
- BEVERTON R.J.H. and S.J. HOLT, 1957. On the dynamics of exploited fish populations. *Fishery Invest.*, Lond., Ser. 2 **19**: 533 p.
- CHAKROUN-MARZOUK N. and F. KARTAS, 1987. Denture et régime alimentaire des espèces du genre *Pagrus* (Pisces, Sparidae) des côtes Tunisiennes. *Cybiurn* **11**: 3-19.
- CIECHOMSKI J.D. and G. WEISS, 1973. Desarrollo embrionario y larval del besugo, *Pagrus pagrus* (Linne) en el Mar Argentino (Pisces, Sparidae). *Physis Sec. A* **32** (85): 481-487.
- DIAS R.K., J.K. DIAS, W.D. ANDERSON, 1972. Relationships of lengths (standard, fork and total) and lengths to weight in the red porgy, *Pagrus sedecim* (Perciformes, Sparidae), caught off South Carolina. *Trans. Am. Fish. Soc.* **101**: 503-506.
- GUNDERSON D.R., 1977. Population biology of Pacific ocean perch *Sebastes alutus*, stocks in the Washington-Queen Charlotte Sound region and their response to fishing. *Fish. Bull.* **75** (2): 369-403.
- MANOOCH C.S., 1976. Reproductive cycle, fecundity and sex ratios of the red porgy, *Pagrus pagrus* (Pisces: Sparidae) in North Carolina. *Fish. Bull.* **74** (4): 775-781.
- MANOOCH C.S. and F. HUNTSMAN, 1977. Age growth and mortality of the red porgy, *Pagrus pagrus*. *Trans. Am. Fish. Soc.* **106**: 26-33.
- MANOOCH C.S. and W. HASSLER, 1978. Synopsis of biological data on the red porgy, *Pagrus pagrus*, Linnaeus. FAO Fisheries Synopsis n°116, 19 p.
- NIKOLSKY G.V., 1976. The ecology of fishes. Academic Press, New York - London, 6 th ed., 352 p.
- PAULY D., 1983. Some simple methods for the assessment of tropical fish stocks. *FAO Fish. Tech. Pap.* **234**: 52 p.
- RANZI S., 1969. Sparidae: 330-375. In: S. Lo Bianco, Eggs, larvae and juvenile stages of Teleostei, Parts I and II: Fauna and Flora of the bay of Naples, Monograph No 38. Israel Progr. Scient. Translation, Jerusalem, 417 p.
- RICKER W.E., 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. *Bull. Fish. Res. Board Can.* **191**: 203-233.

Reçu le 28 septembre 1989; received September 28, 1989
 Accepté le 22 avril 1991; accepted April 22, 1991

ANALYSES D'OUVRAGES / BOOK REVIEWS

ROUGHGARDEN J.; R.M. MAY & S.A. LEVIN (eds.). *Perspective in ecological theory*, (1989). Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 394 p.

Voici un ouvrage remarquablement homogène, ce qui est relativement rare pour une contribution collective et malgré l'étendue des domaines abordés. Il s'agit de mises au point plutôt que d'étalement de modèles mathématiques plus ou moins applicables, c'est-à-dire que la lecture est très agréable.

L'ouvrage est divisé en 8 chapitres, comprenant un ou deux articles, toujours suivi d'une synthèse en forme de discussion rédigée par une tierce personne. On dispose donc d'un excellent état de l'art des diverses questions abordées et des voies de recherches futures. Les sujets traités sont les suivants :

- I From individuals to populations
- II Population dynamics and species interactions
- III Ecology and evolution
- IV Scale and coupling in ecological ecosystems
- V Structure and assembly of communities
- VI Ecosystem structure and function
- VII Ecology and resource management
- VIII Ecology of pests and pathogens.

La plupart des théories actuelles de l'écologie sont traitées, ce qui donne à cet ouvrage une couverture quasi exhaustive de la question. Les modèles concernent les plantes et les animaux, les écosystèmes terrestres et marins. Le schéma général est de confronter les points de vue des théoriciens purs à ceux des expérimentateurs.

Parmi les contributions, on pourra remarquer l'article de Kareiva : « Renewing the dialogue between theory and experiments in population ecology », et la synthèse qui suit par Timlman (Chapitre II) par leur aspect pédagogique. Notons aussi un état des lieux très complet de Travis et Mueller : « Blending ecology and genetics : progress towards a unified population biology » (chapitre III). La paléontologie n'est pas oubliée avec : « Fossils, macroevolution, and theoretical ecology » par Stanley dans le même chapitre. En ce qui concerne la structure des peuplements, l'article de Roughgarden : « the structure and assem-

bly of communities » est remarquablement clair (chapitre V). La théorie n'est pas absente des problèmes appliqués à la biologie de la conservation comme l'exposent Pimm et Gilpin : « Theoretical issues in conservation biology » (chapitre VII). Le thème concernant la biologie des populations des relations hôte/parasites et hôte/parasitoïdes par Hassel et May comporte surtout des modèles mathématiques au détriment peut-être des aspects évolutifs, mais il a le mérite d'exister.

L'ouvrage se termine par une liste de livres traitant d'écologie théorique qui complète très utilement cette revue. On trouvera également un index des auteurs cités en bibliographie, ainsi qu'un index thématique.

D'une manière générale, l'aspect dynamique des populations et des peuplements prédomine, alors que la génétique des populations n'est qu'effleurée, mais il existe maintenant de nombreux ouvrages spécialisés.

Les articles sont d'un excellent niveau, rédigés par les meilleurs spécialistes anglo-saxons. Il s'agit d'un ouvrage de référence indispensable à tout écologiste, qui intéressera également les évolutionnistes et les biologistes des populations. Sa lecture suppose une certaine connaissance préalable, c'est pourquoi il concerne surtout les chercheurs et enseignants et des étudiants du niveau du DEA ou en thèse.

F. ATHIAS-BINCHE

H. K. ERBEN, 1990. *Evolution*. Ferdinand Enke Verlag, Stuttgart, 179 p. DM 24,80.

Ce petit livre est le premier volume d'une nouvelle série de monographies (« Haeckel-Bücherei ») qui est publiée sous la direction des paléontologistes H. Erben, G. Hillmer et H. Ristedt. Dans leur avant-propos, les trois éditeurs expliquent pourquoi ils ont choisi Ernst Haeckel comme figure de proue pour cette série : ils veulent rendre hommage à un grand morphologiste qui s'était consacré, du temps de Darwin et après sa mort, à une zoologie placée dans le cadre de la théorie de l'évolution au sens large. Il est rappelé que Haeckel est un des pères fondateurs de la phylogénétique basée sur l'analyse morphologique et taxonomique des organismes. Sans minimiser les doutes qui entourent l'image de Haeckel,

ses excès de langage, ses faiblesses de jugement et – pour les dernières années de sa vie – son isolement intellectuel, les éditeurs insistent sur son rôle de pionnier dans la zoologie évolutionniste. En ouverture de la série qui porte son nom, ils posent donc la question : « Qu'est-ce qui a changé; où en sommes nous soixante-dix ans après la disparition de Haeckel ? »

Dans l'avant-propos destiné au premier volume, Heinrich Erben précise que cet ouvrage est le résultat de quarante ans de réflexion d'un chercheur engagé dans le domaine de la paléobiologie. En effet, le texte est marqué par la volonté de présenter le débat scientifique dans toute sa complexité, tout en affichant la position et les appréciations personnelles de l'auteur.

Le premier chapitre est consacré au portrait de Haeckel, décrivant rapidement l'homme, le chercheur, le « combattant » scientifique et philosophique qui s'imbibe de la pensée darwinienne et la défend contre toutes les attaques, mais il fait aussi mention du naturaliste romantique, de l'artiste peintre voyageur. L'auteur rappelle que la plupart des idées lancées par Haeckel sur les grands processus évolutifs étaient bien fondées, en dépit des imprécisions indéniables dont souffraient certains propos.

Le deuxième chapitre traite des bases de l'évolution, en donnant d'abord les définitions de l'évolution cosmique, chimique, biologique et psychosociologique, pour résumer ensuite les conditions génétiques et épigénétiques de l'évolution biologique, le dernier sous-chapitre étant réservé aux implications philosophiques et à la question des convictions religieuses et de ses répercussions sur la réception des théories scientifiques.

Le troisième chapitre offre un survol des processus historiques que l'on essaie de reconstituer, des méthodes employées dans cette étude, et des résultats obtenus quant à la phylogénie et à l'évolution des grandes fonctions biologiques allant jusqu'au domaine du psychisme.

Le quatrième chapitre traite des grandes « règles » de l'évolution : irréversibilité (« loi de Dollo »), récapitulation ontogénétique (« loi biogénétique de Haeckel »), préadaptation et changements de fonction, avec une discussion sur les phénomènes de changements « réguliers » et « irréguliers », les modifications lentes ou rapides.

Avec le cinquième chapitre, qui couvre « Les '-ismes' modernes et les théories », l'auteur fait le point des courants de pensée actuels. Il commence par un aperçu du créationnisme qui s'oppose au transformisme (prêchant un anti-évolutionnisme non-scientifique), puis il résume les idées de Teilhard de Chardin, le 'principe anthropique' de Carter et la théorie de 'Gaia' de Lovelock, exemples d'une approche cosmologique au

problème de l'évolution biologique. La théorie des équilibres ponctués proposée par Eldredge et Gould est discutée en rappelant notamment les idées de Schindewolf ('typostase') et de Simpson ('quantum evolution'). Les hypothèses et théories supposant un impact global sur la biosphère (p. ex. à la fin du Crétacé) sont groupées et discutées sous l'intitulé « néocatastrophisme ». L'école « constructiviste » issue de la morphologie fonctionnelle est brièvement décrite, comprenant une mise en garde contre l'attitude extrêmement dogmatique de certains de leurs représentants. La systématique phylogénétique *sensu* Hennig est présentée sous l'intitulé « cladisme », avec une discussion assez détaillée des atouts et des faiblesses des méthodes cladistes. Sont ensuite brièvement présentés : la théorie des systèmes autorégulateurs, la sociobiologie, l'épistémologie évolutive, et l'épistémologie génétique.

Le sixième chapitre, très succinct, traite de l'homme en tant que résultat de l'évolution.

Avec une brève « Conclusion » (chapitre 7), l'auteur retourne au point de départ en s'interrogeant sur le bien-fondé des idées de Haeckel. Trois positions haeckeliennes sont reconnues intenable : le principe lamarckiste, la généralisation du schéma triphasique de la phylogenèse (typogenèse, typostase, typolyse), la conception typologique de l'espèce biologique (quant au dernier point, l'auteur rappelle que dans la pratique, l'approche typologique reste incontournable pour la reconnaissance de certaines propriétés, par ex. à travers les clés de détermination). En revanche, les idées de Haeckel sur les grands schémas phylogénétiques et sur l'importance de l'ontogenèse en tant que source d'information sur la phylogenèse ont fait leur preuve.

Chaque chapitre se termine par une liste de références bibliographiques. Notons enfin le glossaire très complet suivi d'un double index (noms d'auteurs; mots-clés et noms de taxons), ainsi qu'un schéma de la systématique des êtres organisés et un tableau des périodes géologiques. L'illustration est très soignée; la couleur réservée à deux figures schématiques (qui seraient parfaitement 'lisibles' en blanc et noir) aurait toutefois mieux servi à la représentation d'objets biologiques.

Cet ouvrage peut être recommandé à tous ceux (maîtrisant la langue allemande) qui s'intéressent, de près ou de loin, à la biologie et à la paléontologie, et notamment à ceux qui s'intéressent aussi à « l'ambiance scientifique » actuelle dans le pays de Haeckel où il n'est pas exceptionnel de voir au milieu d'un ouvrage sur l'Evolution (p. 88) un détour sur une question d'actualité liée à l'IVG ! Le prix très abordable n'est pas le moindre atout du livre.

S. v. BOLETZKY

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 $17 \times 24,35$ cm une fois réduites (penser à retrancher la légende de ces dimensions); largeur d'une colonne : 8,1 cm. Méthode des « rectangles homologues » pour la réduction ; tracer les diagonales d'un rectangle de $17/24,35$ cm, les prolonger; tout rectangle admettant ces prolongements comme diagonales correspondra à la justification après réduction. Indiquer le numéro d'ordre des figures en chiffres arabes et le nom de l'auteur au crayon bleu au recto ou au dos. Ne pas inscrire de légende sur les illustrations.

Regrouper les similis (photographies, lavis...) en planches. Employer une échelle graphique qui sera réduite avec la figure, et un lettrage par transfert. Tableaux et planches similis sont numérotés de I à N en chiffres romains. Limiter le nombre des tableaux et ne retenir que ceux qui sont indispensables à la compréhension du travail.

La revue publie gratuitement 2 planches au trait pleine page et 1 seule planche en simili; les illustrations supplémentaires ou en couleurs sont facturées aux auteurs.

ÉPREUVES ET TIRÉS À PART

Un jeu d'épreuves accompagné du manuscrit est envoyé à l'auteur qui doit retourner l'ensemble après correction et indication de la place des illustrations dans le texte, dans un délai maximum de 15 jours.

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 $17 \times 24,35$ cm final size (generally the explanations are included in this frame); the width of a single column is 8.1 cm. Prepare figures using the "homologous rectangles" rule; indicate the number of the figure and the author's name with blue pencil on the back of the figure. Do not write explanations on the figure.

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

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

GALLEY-PROOFS AND REPRINTS

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

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

VIE ET MILIEU, 1992, 42 (1)

Life and Environment

SOMMAIRE – CONTENTS

Modalités de la reproduction de <i>Gobius niger</i> (Teleostei, Gobiidae) dans une lagune Méditerranéenne <i>Reproductive cycle of Gobius niger (Teleostei, Gobiidae) in a Mediterranean Brackish Lagoon</i>	J.-C. Joyeux, J.-A. Tomasini, J.-L. Bouchereau	1
Bilan de 18 éléments-traces et de 7 éléments majeurs dans un environnement peuplé de Zostères, <i>Zostera noltii</i> <i>Trace-metals and major-elements budget in an eelgrass (Zostera noltii) stand from the Arcachon Basin (SW coast of France)</i>	J.C. Wasserman, J.C. Dumon et C. Latouche	15
Croissance et production primaire des Sphaignes dans une tourbière des monts du Forez (Puy-de-Dôme, France) <i>The growth and primary production of Sphagnum in a peat-bog of the Monts du Forez (Puy-de-Dôme, France)</i>	A.-J. Francez	21
Diet and food utilization in a rock-face population of <i>Speleomantes ambrosii</i> (Amphibia, Caudata, Plethodontidae)	S. Salvidio	35
Dynamique de la population de <i>Haemaphysalis hispanica</i> (Acarina, Ixodidae) dans le Sud-Est de l'Espagne <i>Evolution of the population of Haemaphysalis hispanica in the South East of Spain</i>	F.J. Marquez	41
Age, growth and mortality of the red porgy, <i>Pagrus pagrus</i> , in the Eastern Mediterranean sea (Dodecanese, Greece)	V. Vassilopoulou, C. Papaconstantinou	51
Analyses d'ouvrages/ <i>Book reviews</i>		57