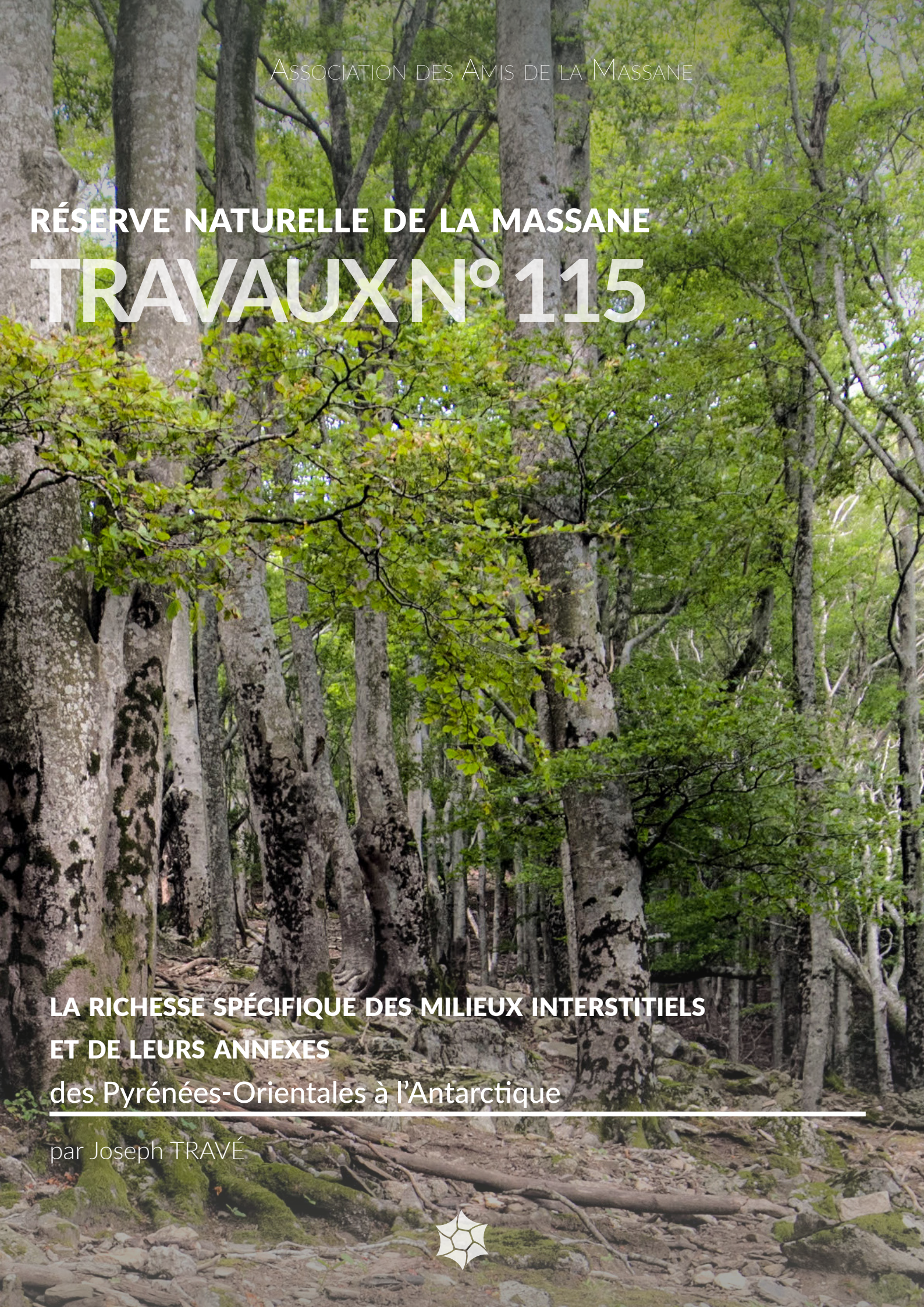
Association des Amis de la Massane



RÉSERVE NATURELLE DE LA MASSANE

TRAVAUX N° 115

LA RICHESSE SPÉCIFIQUE DES MILIEUX INTERSTITIELS ET DE LEURS ANNEXES

des Pyrénées-Orientales à l'Antarctique

par Joseph TRAVÉ

REMERCIEMENTS

Après Georges Petit, les Directeurs successifs du Laboratoire Arago, de Pierre Drach à Vincent Laudet, ont permis aux équipes de recherches travaillant sur les milieux interstitiels de se développer. Jacques Soyer, Alain Guille et Gilles Boeuf y ont participé directement.

Ce travail est dédié à Claude Delamare Deboutteville qui est à l'origine de ces recherches et a créé les équipes d'écologie terrestre et littorale. Il a dirigé de nombreux chercheurs dans tous les domaines de la biologie, succédé à Albert Vandel à la direction du laboratoire souterrain de Moulis et ouvert des collaborations étroites entre nos équipes et celle de Moulis. Il en a été de même lorsqu'il devint Directeur du laboratoire d'écologie du sol du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris.

En 1954, les premiers travaux montrèrent le grand intérêt du site (cf.chap. II, 1) et une équipe se structura : J. Travé, R. Dajoz, Y. Coineau, R. Prodon et, malheureusement disparus depuis, L. Ph. Knoepffler, F. Athias-Binche, R. Fons, ainsi que les techniciens Henri Lomont, J. P. Clara et F. Duran qui étaient chargés du tri des Acariens dont on a vu l'importance dans les milieux interstitiels. En 2005, Gilles Bœuf, nouveau gestionnaire de la RNN, apporte un dynamisme salutaire. Avec le Conservateur de la RNN, Joseph Garrigue et le Chargé de Mission, J. A. Magdalou excellents naturalistes (espèce en danger de disparition, hélas pour la biodiversité), avec Élodie Magnanou et Diane Sorel, la Massane est devenue un « hot spot » pour l'étude du changement climatique.

Ils m'ont évidemment aidé pour la rédaction de ce travail, ainsi que mes collègues aragoyens à qui j'ai demandé des précisions sur leurs travaux : N. et Y. Coineau, A. Fiala, F. de Bovée, CL. Razouls et Y. Bodiou.

J'ai trouvé un accueil chaleureux et compétent auprès des bibliothécaires du Labo ; S. Bodin et V. Arnaud.

À tous, toute ma gratitude et un très grand merci.

À Claude Delamare Deboutteville, promoteur de ces recherches.

Directeur de publication

Gilles Boeuf, Président de l'Association des Amis de la Massane

Auteur

Joseph TRAVÉ

Comité de relecture

Y. Bodiou, G. Boeuf, F. de Bovée, J.-P. Changeux, N. et Y. Coineau, A. Fiala, C. Razouls, D. Reiss, J. Garrigue, J.-A. Magdalou, D. Sorel

ISSN

2418-134X

Mise en page

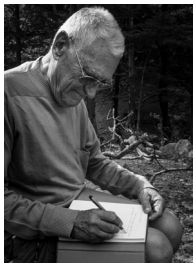
Diane Sorel, Réserve Naturelle Nationale de la Forêt de la Massane 2021

Illustration de couverture

Fagus sylavatica, Diane Sorel, Réserve Naturelle de la Massane

Référence bibliographique à citer

TRAVÉ, Joseph « La richesse spécifique des milieux interstitiels des Pyrénées-Orientales à l'Antarctique », Travaux de la Massane, Tome n° 115 (2021).



L'AUTEUR

Joseph Travé était chercheur CNRS à l'Observatoire Océanologique de Banyuls-sur-Mer, spécialiste de la systématique évolutive et de la biologie des acariens oribates. Il a notamment œuvré à l'étude et à la protection des espaces naturels, dont la création et la gestion de la Réserve Naturelle Nationale de la Forêt de la Massane.

LA RICHESSE SPÉCIFIQUE DES MILIEUX INTERSTITIELS ET DE LEURS ANNEXES

des Pyrénées-Orientales à l'Antarctique

par Joseph TRAVÉ

Avertissement **5**

Introduction **7**

I- L'écosystème forestier **9**

1- Contexte général 9

2- Le sous-écosystème sol 10

3- Les annexes du sol de la Massane 13

a- Les écotones 13

b- Les annexes 13

4- La rivière de la Massane 15

II - Le littoral sableux **17**

1- Les sédiments du littoral sableux du Roussillon 17

2- Ecotones 18

3- Les annexes du littoral sableux du Roussillon 18

III - La mer catalane **20**

1- Les sédiments marins 20

a- Le microbenthos 21

b- Le méiobenthos 21

c- Le mixobenthos 21

d- Le macrobenthos 21

2- Les annexes des sédiments marins 22

a- Le complexe biologique des Holoturies 23

b- Les écotones marins 23

IV - L'antarctique et les îles subantarctiques **25**

1- L'Antarctique 25

a- Les sols et leurs annexes 25

b- Les sédiments marins et leurs annexes 25

2- L'archipel des Kerguelen 25

a- Les sols et leurs annexes 26

b- Les eaux douces de la Grande Terre 27

c- Les biocénoses littorales 27

3- Milieux interstitiels littoraux de Kerguelen 30

Conclusion **31**

Glossaire **32**

Travaux cités **33**

LA RICHESSE SPÉCIFIQUE DES MILIEUX INTERSTITIELS ET DE LEURS ANNEXES

des Pyrénées-Orientales à l'Antarctique

Avertissement

par Joseph TRAVÉ

La biodiversité est un sujet d'actualité, mais la plupart du temps on ne s'intéresse qu'à un seul aspect de celle-ci ; la diversité spécifique (G. Bœuf, 2006). C'est le cas ici.

Le Code International zoologique de Nomenclature zoologique adopté par le XV[e] Congrès International de zoologie en 1961 adopte la classification binaire proposée par Linné en 1758 : genre-espèce (adopté aussi par les autres disciplines biologiques). Ne pas oublier qu'il s'agit d'une construction humaine et que chaque individu n'est soumis qu'aux lois de la nature et de son espèce.

En biologie, la notion d'espèce varie en fonction de nos connaissances. Elle a fait (Bocquet et all. 1976-1977), et continue, à faire débat. Pour la quasi-totalité des faunules, les espèces sont décrites sommairement et seulement quelques-unes (citées plus loin) montrent que la problématique de la notion d'espèce est aussi complexe chez elles que chez les autres êtres vivants de taille plus grande.

La bibliographie sur les forêts et autres systèmes terrestres d'eau douce ou marine, sous tous leurs aspects (physique ou chimique et biologique), est considérable et s'enrichit tous les jours. Il en est de même pour les milieux interstitiels[1] les écotones[2] et leurs annexes[3]. Ne sont citées que quelques références en relation directe avec ce travail.

Ce travail n'a qu'une seule ambition : à partir de quatre exemples, trois dans le sud des Pyrénées-Orientales et un dans l'Antarctique et l'archipel de Kerguelen, montrer la richesse spécifique des milieux interstitiels.

Cette richesse n'est pas le seul intérêt de ces milieux. Ces espèces édaphiques ont joué un rôle important dans la conquête des milieux aériens. Elles ont essaimé à parti des écotones et colonisé les milieux annexes. Leurs adaptations morphologiques et physiologiques leur permettent de peupler tous les milieux habitables, y compris les plus extrêmes. Leur étude est aussi très enrichissante pour essayer de comprendre certains aspects de la biologie (reproduction par ex.) les phénomènes d'adaptations et de spéciation. Certains exemples en seront donnés plus loin.

1 En écologie un milieu indique un lieu (aérien, marin) ou un caractère (extrême, froid, conservateur, etc.)
2 Dans ce travail, un écotone est une zone de transition (Z.D.T) entre deux milieux ou sous-écosystèmes, par exemple ici entre le milieu aérien et le milieu sous-terrain.
3 Les annexes des sols ou sédiments sont tous les milieux ou habitats et micro-habitats susceptibles d'abriter des êtres vivants.

INTRODUCTION

INTRODUCTION

Les milieux interstitiels recouvrent la surface de la Terre à l'interface air ou eau (douce, saumâtre ou salée). Selon le cas, on l'appelle sol ou sédiment. Seules les surfaces nues des roches massives (qui se fissurent) et des sols argileux (qui se craquellent) font exception.

Dans les interstices des sols et des sédiments, la vie s'est diversifiée : de la bactérie et des protistes jusqu'aux vertébrés, des millions d'espèces passent toute, ou une grande partie de leur vie dans ces milieux. Au-dessus du sol, forêts, savanes arborées, fruticées, herbacées, ou surfaces nues ont été profondément modifiées par l'Homme. Les pratiques culturales, les friches et l'urbanisation grignotent, surtout depuis ces dernières années, des millions de km^2.

Dès sa création par Henri de Lacaze-Duthier en 1882, le Laboratoire Arago a attiré non seulement des biologistes marins, mais aussi des biologistes terrestres (sur le livre d'or du laboratoire, le premier visiteur est le botaniste de Montpellier, Charles Flahault) attirés par l'arrière-pays, riche d'une hêtraie à moins de 5 km de la Méditerranée et des sommets pyrénéens à 30 km à vol d'oiseau.

À partir des années 50, le Directeur, Pr Georges Petit, le sous-directeur Claude Delamare Debouteville et le maître assistant Paul Bougis (seuls enseignants chercheurs alors !) développèrent l'écologie terrestre, lagunaire et marine (devenue océanographie). Les équipes de chercheurs se sont développées rapidement et certains se sont consacrés à l'étude des milieux interstitiels. La forêt des Couloumates (de la Massane) dans le massif de l'Albère a été le secteur le mieux étudié par les écologistes terrestres. Les milieux sableux du littoral roussillonnais, suite à la découverte de nouveaux groupes de crustacés interstitiels, ont fait l'objet de recherches par Delamare Debouteville et ses élèves. L'écologie marine (océanographie) et l'étude des sédiments marins allaient de soi au Laboratoire Arago. Ces mêmes équipes eurent l'opportunité de faire des missions dans les Terres Australes et Antarctiques Françaises.

L'étude des êtres vivants dans le sol ou les sédiments est difficile et demande des techniques particulières. Pour les bactéries et les virus, des techniques bien connues sont appliquées, mais pour les autres espèces vivantes des techniques d'échantillonnage, de récolte, et d'étude sont indispensables même pour un simple inventaire spécifique. En écologie, nous disposons de tout un arsenal de techniques appropriées (R. Margalef, 1974). Le plus difficile, mais le plus fructueux est d'approfondir nos connaissances sur les microbiontes et les mesobiontes qui peuvent paraître insignifiants au premier abord. Les macrobiontes sont également présents dans les milieux interstitiels, mais mieux connus.

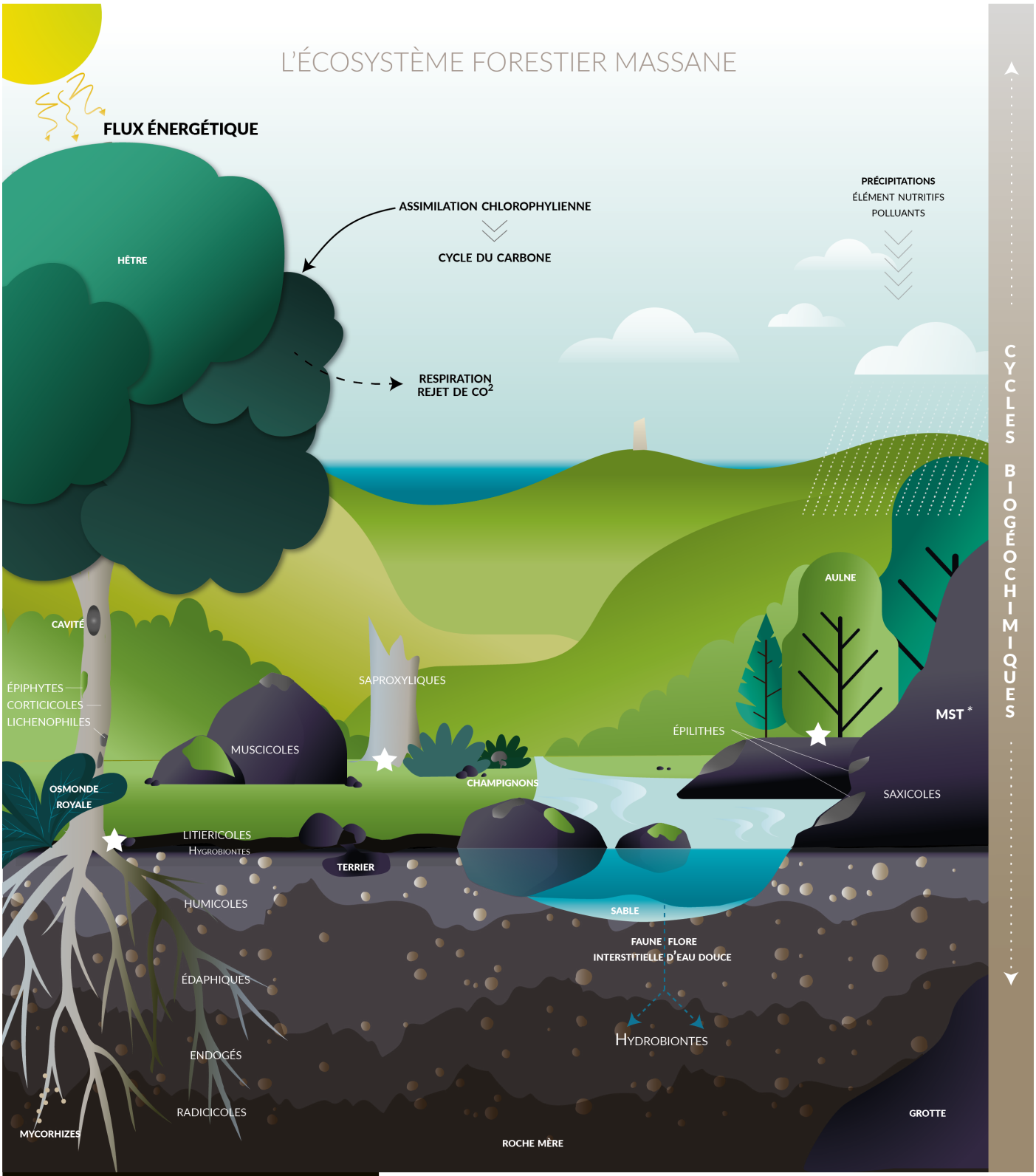


Figure 1 L'écosystème forestier Massane
★ Écotone *MST : Milieu sous-terrain terrestre

I- L'ÉCOSYSTÈME FORESTIER

1- Contexte général

Les forêts constituent encore 30 % environ des surfaces émergées : forêts équatoriales, tropicales, subtropicales, méditerranéennes, tempérées, boréales. Beaucoup ont disparu sous les changements climatiques, les catastrophes naturelles, l'intervention des Hommes. Celui-ci a brulé, exploité, replanté et modifié des millions d'hectares. Il prend enfin conscience de la nécessité de les protéger. Les plus remarquables sont les forêts vierges, s'il en existe encore des lambeaux, mais des forêts anciennes, subnaturelles, mixtes, non exploitées depuis une centaine d'années ou plus, sont dignes d'intérêt. La forêt de la Massane dont l'étude systématique a commencé il y a 66 ans (1954) et se poursuit actuellement correspond tout à fait à la définition d'un site méritant l'attention des chercheurs.

Un écosystème forestier est extrêmement complexe et exige des études multidisciplinaires, en fait, toutes les disciplines des sciences de la terre et des sciences de la vie ! Certaines, synthétiques, comme l'écologie, permettent de visualiser sur des tableaux et des graphiques, un grand nombre de données (flux énergétique, assimilation chlorophyllienne, cycle du carbone, chaines trophiques, etc.). À la Massane, cette synthèse a été faite (F. Athias-Binche, 1981-1983). Près de 40 ans plus tard, il peut être intéressant de comparer ce travail avec d'autres, portant sur toutes sortes de forêts et disponibles en ligne. Très modestement, l'étude de la diversité spécifique n'exige que de solides connaissances des êtres vivants étudiés. Ce n'est pas aussi simple qu'on peut le croire quand il s'agit principalement d'Arthropodes (cf. Avertissement, p 5) !

Rapidement équipée d'un refuge laboratoire (1956), d'une zone en défens d'une dizaine d'hectares, d'un poste météorologique (1959), les recherches se sont développées rapidement. Les premiers résultats démontrèrent sans peine tout l'intérêt de ce site. En 1973, le statut de Réserve Naturelle Nationale permettait le recrutement de personnels, le financement d'études et leurs publications. Les progrès techniques, considérables depuis 50 ans, sont mis en œuvre aussitôt et les recherches se poursuivent à un rythme soutenu.

La hêtraie qui ne concerne qu'une partie de la Réserve Naturelle Nationale de la Forêt de la Massane (130 ha) est une forêt mixte non exploitée depuis 1893 (P. de Boixo, 1889). La strate arborée comprend près de 40 espèces. Les fruticées sont nombreuse. La végétation herbacée, la litière et la nécromasse (brindilles, branches, troncs, cadavres d'animaux) recouvrent le sol proprement dit. Dans cet écosystème installé dans une vallée étroite, parcourue par la rivière Massane, les processus de vie et de mort se déroulent naturellement. Lorsqu'un arbre meurt ou tombe, déraciné ou foudroyé, une trouée se crée et le climax forestier se reconstitue. Tout ce que nous connaissons sur cet écosystème est disponible sur les « *Travaux de la Massane* » (librement consultables sur *www.rnmassane.fr*) FIGURE 1.

L'étude de deux stations, A et B, dans la hêtraie par F. Athias Binche (1981-1983) montre clairement l'importance du couvert forestier. Ces deux stations sont séparées de quelques centaines de mètres, de part et d'autre de la rivière. La station A a une litière et une nécromasse épaisse ; la station B est exposée au vent de N.W. dominant et son sol est couvert de quelques mousses et d'une maigre végétation. La biomasse des microarthropodes du sol varie de 20 k/ha (Station A) à 5 k/ha (Station B). La croissance du hêtre est forte dans la Station A [classe 9 à 7 (Le HÊTRE, 1982)] et faible dans la Station B dont les arbres les plus âgés ont une productivité inférieure à celle des arbres de classe 3. [(3m^3/ha/an) (S.Parmentier [1991]]. Le climat général et le climat méso forestier sont identiques pour A et B.

La forêt de la Massane est une hêtraie méridionale et il est important de pouvoir comparer son peuplement avec d'autres hêtraies. Une autre hêtraie méridionale, située sur calcaire, a fait l'objet d'une thèse (J.Cl., Lions, 1972). 262 espèces d'Oribates ont été récoltées (Massane, 248) dont 102 saxico-arboricoles (Massane 103). Ces données sont relatives, car seules 63 espèces

sont strictement inféodées aux épilithes et épiphytes. L'étude écologique apporte de nombreuses précisions intéressantes.

D'autres hêtraies ont été prospectées, surtout en France en Europe occidentale. D'autres espèces de *Fagus* aussi, en Grèce, au Japon, etc. ainsi que d'autres essences forestières (sclérophylles, feuillus, conifères)

L'équipe d'écologie terrestre a poursuivi pendant plusieurs années un programme sur l'impact des incendies sur les communautés animales en forêt méditerranéenne (Yeuseraie et Subéraie). Les trois groupes indicateurs étaient les oiseaux pour le milieu aérien (R. Prodon), la surface du sol pour les micromammifères (R. Fons) et les microarthropodes (Athias-Binche) pour le sol. Les résultats présentés dans plusieurs colloques internationaux sont très intéressants (R. Prodon et all., 1987). Le retour de la faune après incendie est de 10 ans environ pour le peuplement en microarthropodes.

Ces travaux, ainsi que ceux de très nombreux collègues confirment la grande richesse spécifique des microarthropodes dans les écosystèmes forestiers.

On peut conclure que dans une ancienne forêt, sa productivité, sa biodiversité et sa permanence sont fonction de sa structure (exposition, pente, roche-mère), du climat général, du climat mésoforestier, des activités telluriques (volcanisme, tempêtes, inondations) et des activités humaines.

2- Le sous-écosystème sol

La surface du sol est un écotone entre le domaine aérien (épigé) et le domaine souterrain (édaphique). Il recouvre toute la surface de la Terre. Sur les surfaces terrestres, l'horizon supérieur du sol, Ao (G. Plaisance et Cailleux, 1958) est en contact avec le domaine épigé. En milieux marins, saumâtre ou d'eau douce, c'est la surface des sédiments qui est l'écotone.

Le sol de la hêtraie de la Massane est un sol brun forestier. On distingue un horizon supérieur RO qui correspond à la litière et la nécromasse. Son épaisseur et la vitesse de décomposition de ses éléments sont déterminantes pour la faune et la flore édaphique (Berg, B. And Dandouçki, R (2006). La complexité des relations trophiques des échanges physico-chimiques, les variations de l'état hydrique (G.Vannier, 1970) font du sol un écosystème thermodynamique ouvert et instable des plus difficile à aborder et seulement par des équipes pluridisciplinaires.

La diversité spécifique des êtres vivants dans le sol est sous la dépendance de ce qui le recouvre. Les caractéristiques écologiques du sol sont disponibles dans R. Margalef (1974) et la diversité spécifique des microarthropodes dans J.A. Wallwork (1984). On retient, sans surprise, de ce dernier travail que la diversité spécifique est minimale dans les déserts, puis augmente régulièrement dans les steppes, les pelouses et les prairies cultivées, les fruticées, les savanes arborées, les forêts de production. Elle est maximale dans les forêts mixtes sous protection. C'est dans cette dernière catégorie que se range le sol de la forêt de la Massane.

Y. Coineau (1974), dans son introduction à l'étude des microarthropodes du sol, présente tout ce que l'on sait sur la récolte, l'étude, les habitants (et pas seulement les microarthropodes) du sol. Sont figurés des exemplaires de tous les grands groupes faunistiques dans des planches annexes et un panneau, dont une partie a été modifiée et complétée ici (FIGURE 1) .

L'étude des êtres vivants dans le sol est difficile. La collecte des espèces demande des techniques particulières. Pour les espèces de petite taille, et pour une étude faunistique ou écologique, c'est une technique d'extraction dynamique qui est utilisée (J.P. Cancella da Fonseca, et G. Vannier (1969) : l'extracteur de Berlese-Tullgren pour les espèces hygrobiontes et l'extracteur de Baermann pour les espèces hydrobiontes.

	MICROBIONTES	**MÉSO**BIONTES	**MACRO**BIONTES
	Bactéries Champignons Algues	Champignons Algues Tissus racinaires	Champignons Tissus racinaires Fruticées — Arbres
HYDROBIONTES	Protozoaires : Ciliés, Rhyzopodes, Amibes nues, Thécamébiens (L. Bonnet, 1960), Acariens, Nématodes, Rotifères (R. Pourriot, 1965), Tardigrades	Acariens, Nématodes (J. Travé, 1954), Rotifères, Tardigrades, Oligochètes, Enchytréides, Turbellariés	Vertébrés
HYGROBIONTES	Acariens (larves d'Oribates)	Crustacés Isopodes (A. Vandel, 1941), Acariens (J.Travé, 1963), Araignées (Ledoux & Al., 1995), Pseudoscorpions, Symphyles, Pauropodes, Colemboles D. C. Izarra (1980), Protoures, Diploures Insectes : Coléoptères (H. Coiffait, 1958), Fourmis, Calcidiens, Diptères (larves),	Vertébrés, Lombriciens, Crustacés Isopodes, Chilopodes, Diplopodes, Gastéropodes, Araignées, Scorpions Insectes : toutes les familles à l'exception des familles et espèces aquatiques.

Tableau 1 (ce tableau est valable pour les annexes du sol) :
Le tableau résume dans les deux premières colonnes les grands groupes d'espèces vivantes en fonction de leur taille : les microbiontes (de 0 à 0,2 mm), les mesobiontes (dont les microarthropodes [de 0,2 à 10 mm]). La troisième colonne concerne les macrobiontes.

Hydrobiontes

Ces espèces peuvent survivre en anhydrobiose ou en vie ralentie lorsque le milieu se dessèche, durant des périodes très longues comme cela a été noté chez les Nématodes et Tardigrades. Beaucoup de ces espèces sont cosmopolites et se retrouvent dans les milieux annexes (J. Travé, 1963).

Hygrobiontes

Les microbiontes ne sont représentés que par quelques petites espèces d'Acariens en particulier de jeune d'Oribates *Brachychthoniidae*. Les mesobiontes et en particulier les microarthropodes sont très diversifiés. Les auteurs ayant publié des listes spécifiques sont cités dans le tableau et en bibliographie.

Les Acariens Oribates et les Collemboles sont les plus nombreux et variés des microarthropodes du sol. Leur biodiversité spécifique et leur densité dépendent des écosystèmes qui les recouvrent. À la Massane, dans des prélèvements de 250 cc de litière ou d'humus, les espèces se comptent par dizaines et les individus par centaines. Cette richesse est confirmée par la biographie mondiale des forêts subnaturelles protégées des zones tropicales, subtropicales, méditerranéennes, tempérées humides ou boréales.

Ces techniques dynamiques permettent donc la récolte des faunules hydro et hygrobiontes pour un bon inventaire ou une étude écologique, mais elles sont insuffisantes, car la macrofaune n'est pas récoltée (les tamis utilisés ont une maille de 1 mm). De plus, elles ne nous apprennent pas grand-chose sur ces faunules. Le tri direct, le lavage de terre (pour les endogés), les coupes de sols, l'élevage au laboratoire sont indispensables pour connaître le régime alimentaire : décomposeurs, phytophages, microphages, prédateurs, phorétiques, parasites. Chez les Acariens tous ces régimes alimentaires existent même si les décomposeurs sont à la base du système.

La vie hypogée, dans les interstices de tailles variables, impose aussi des adaptations morphologiques (pour se déplacer par exemple) et physiologiques.

Une stratégie particulière pour la reproduction, essentielle pour chaque être vivant, concerne plusieurs groupes différents. Beaucoup d'espèces sont parthénogénétiques, mais chez les espèces sexuées de Collemboles, Oribates, Symphyles, les mâles émettent des spermatophores (G. Taberly, 1994). La femelle se féconde en s'emparant de la gouttelette de sperme pour l'introduire dans ses voies génitales ou comme chez les Symphyles en stockant celui-ci dans des poches gnathales. Ce mode de reproduction et généralisé chez les Aptérygotes (G. Ghilarov, 1961) et nommé par cet auteur **externe-interne**. Il serait à la base de la phylogenèse des insectes.

Les Oribates sont parmi les Arthropodes les plus anciens connus. Les plus primitifs d'entre eux, les *Palaeacaroïdes* (ou *Palaesomata*) sont connus depuis le Dévonien (Norton et all., 1988). Ils comprennent 3 familles et sont encore présents de nos jours (J. Travé, 1964). Ce ne sont pas les seuls Oribates primitifs présents dans ces couches fossilifères de Gilboa (état de New York). *Protochtonius balboa* n.g., nsp est très proche du groupe d'Oribates primitifs des *Enarthronota* (Norton, in Norton et all. 1988). Huit autres groupes importants suivent ces groupes primitifs et se distinguent d'un grand ensemble d'oribates supérieurs, les *Circumdehiscentiae.*

À la Massane 68,4 % des espèces d'Oribates vivent dans le sol, 24 % dans les annexes du sol et 7,2 % vivent ensemble dans les écotones (pieds des arbres, troncs tombés à terre). Les Oribates inférieurs sont plus nombreux dans les sols (85,6 %) que dans les annexes (13,9 %) et dans les écotones. (5,5 %) (J. Travé, 1963).

Une espèce des litières forestières a fait l'objet d'études approfondies, qui montrent tout l'intérêt que l'on peut tirer en allant plus loin dans l'étude d'une espèce. *Platynothrus peltifer* (C. L. Koch) est une espèce cosmopolite commune en Europe, en Amérique du Nord, en Asie et en Nouvelle-Zélande.

Très abondante dans les litières forestières, mais aussi dans les mousses terricoles et les sphaignes, c'est une espèce de grande taille pour un Oribate : larve : 225 - 255 µ ; protonymphe : 480 - 500 µ ; deutonymphe : 550 - 600 µ ; tritonymphe et adulte : 720 - 770 µ (R. Harteinstein, 1962). Son grand intérêt est d'être parthénogénétique. C'est une parthénogenèse thélytoque, malgré la présence de mâles ataviques (F. Grandjean, 1941). En étudiant les clones de plusieurs de ces femelles parthénogénétiques, cet auteur a démontré l'existence d'écarts au court de l'ontogenèse. Ces écarts distincts des mutations et nommés par lui « *vertitions* » ont par la suite été confirmés sur d'autres Arthropodes que les acariens[4].

C'est sur *Platynothrus peltifer*, mais aussi sur une espèce voisine, *Thrypochtonus tectorum,* que G. Taberly, dont la contribution a déjà été citée dans la recherche des partenaires dans le sol et la dépose de spermatophores, a pu, par sa longue et difficile recherche, préciser que les mâles ataviques, se forment par parthénogenèse et émettent des spermatophores dont les spermatozoïdes ne sont probablement pas fonctionnels. Il a aussi étudié la cytologie de la parthénogenèse et montré que la régulation du nombre diploïde se fait au cours de la deuxième division de maturation et s'effectue, non pas à la périphérie, mais au cœur même de l'ovocyte. Il a nommé ce type nouveau de régulation chromosomique la *mixocinèse* [Taberly, G. in J. Travé et all. ; 1996 (Biologie de la reproduction, chapitre 7 : 54 — 62 pp)].

Le troisième travail important sur cette espèce et celui de H. Vera Ziegler, 1984. Cet auteur a étudié deux populations pour les différencier à partir de critères écologiques, chimiques (électrophorèse) et physiologiques : recherche sur le terrain, élevages, étude des préférences alimentaires (l'ascomycète *Ulochladium consortiale);* influence de la composition de la litière, de la température sur le développement, le métabolisme, la fécondité, la densité, etc. Ces travaux confirment qu'une espèce d'Acarien de ¾ de mm, a une vie aussi complexe qu'un vertébré et des capacités adaptatives et évolutives remarquables.

4 F. Grandjean distingue les deux temps d'évolution d'une espèce : le temps T, celui de la phylogenèse et le temps t , celui de l'ontogenèse. Je reviendrai ailleurs sur ces notions fondamentales en évolution.

La macrofaune est évidemment importante et diversifiée dans le sol (cf. TABLEAU 1). Le sol présente des cavités plus ou moins importantes. Dans les terriers vivent des pholéophiles, leurs prédateurs et leurs parasites ; dans les fourmilières et les termitières vivent des myrmécophiles et termitophiles avec les mêmes contingents de prédateurs et de parasites. Les grottes, les galeries de mines font aussi partie du milieu endogé. Le milieu souterrain superficiel (M.S.T.) décrit en zone non calcaire (Ch. Juberthie, B. Delay et M. Bouillon ; 1980) n'a pas été mis en évidence à la Massane[5], mais observé dans l'arrière-pays de Banyuls-sur-Mer (Y. Coineau, 1978-1979). Au laboratoire souterrain du C.N.R.S. à Moulis (Ariège), les équipes de chercheurs ont apporté de nombreuses contributions à la connaissance des milieux souterrains dans tous les domaines (Ch. Juberthie, 1963, 1975, 1989). Les Coléoptères du sol étudiés à l'échelle mondiale par H. Coiffait (1968), montrent une diversité spécifique considérable et un choix sur les habitats bien déterminés en fonction de la taille des interstices du M.S.T. ou des grottes. X. Ducarme (2003) a montré chez les Acariens endogés et cavernicoles des convergences et divergences microadaptatives. De très nombreux travaux se poursuivent dans des revues spécialisées.

Tous les ordres de vertébrés sont présents, au moins pendant une période de leur vie (micromammifères, insectivores, Blaireau, Ours). Des batraciens, des reptiles, des mammifères y passent toute leur vie.

3- Les annexes du sol de la Massane

a- Les écotones

L'écotone le plus important est la couverture du sol lui-même : litière, végétation herbacée, nécromasse animale (cadavres, déjections) et végétale : troncs d'arbres morts en cours de décomposition, domaine des saproxyliques où bactéries, moisissures, microarthropodes sont accompagnés d'une macrofaune (cf. TABLEAU 1). La qualité du couvert agit directement sur la flore et la faune édaphique (chap.1, 3). Les interactions entre les peuplements de la litière et le sol lui — même sont constantes et complexes (cf. Y. Coineau, 1974, p. 8).

Des écotones à la surface du sol sont situés au pied des arbres et sur les rochers qui affleurent à la surface. Les bryophytes et les lichens des arbres appartiennent principalement à des espèces terricoles (Hépatiques, Parméliacées), les microarthropodes aussi. Les Oribates de ces milieux ne représentent que 7,2 % de l'ensemble des Oribates. Ils ne sont ni édaphiques, ni saxico-arboricoles (indifférents). Les hydrobiontes et les hygrobiontes sont aussi présents. Ce sont les mêmes groupes répertoriés sur le TABLEAU 1.

b- Les annexes

Les annexes du sol appartiennent à deux grands types : ceux qui se transforment plus ou moins vite et s'intègrent au sol en fin de décomposition et ceux qui ont une longue pérennité. Dans les premiers ils sont temporaires, évoluent plus ou moins vite suivant les conditions microclimatiques et physico-chimiques ; dans les seconds, les peuplements sont relativement stables.

Les habitats temporaires

Les habitats temporaires sont les nécromasses végétales et animales, les déjections des vertébrés, les chandelles d'arbres morts, etc. Une bouse de vache, par exemple, verra des espèces se succéder (vers de terre, diptères, coléoptères) et des phorétiques se faire transporter d'une bouse à l'autre (cf. Athias — Binche 1994). L'exemple suivant, même s'il est particulier, montre ce qui se passe à plus grande échelle dans une étude de longue durée.

5 Par Ch. Juberthie lui-même.

Arbre tombé, suivi 14 ans ;
de dos, F. Athias- Binche et F. Duran.

Des Hêtres vivants et sains peuvent être déracinés lors de tempêtes de vents de SW.

L'un de ces arbres, de grande taille, tombé au-dessus de la rivière, près du refuge du laboratoire a été suivi mensuellement pendant 14 ans, de 1971 à 1984, sur le plan des microarthropodes. F. Athias-Binche en a étudié le peuplement des Acariens uropodides pendant les 5 premières années (1977). Cette étude écologique montre que la diversité spécifique de ces acariens augmente au cours de la lente décomposition du bois. L'ensemble des données recueillies n'ont pas pu faire l'objet d'un travail plus approfondi faute de temps, mais les données recueillies permettent de donner quelques résultats quantitatifs : 185 prélèvements d'écorces et de suber (H1), 185 prélèvements d'aubier sous-jacent ont été pesés, la teneur en eau et la densité calculées. L'extraction des microarthropodes est suivie du tri sous la loupe binoculaire :

Acariens (Oribates, Acaridiés, Tarsonèmes, Prostigmates, Gamases, Uropodes), Collemboles, Thysanoptères, Nématodes (sous-estimés) Enchytréides, Pseudoscorpions, Coléoptères, Diptères, Chilopodes, Psoques, Araignées. 206 000 individus ont été récoltés. Les Acariens constituent 78 % des microarthropodes récoltés (183 800 individus). Les plus nombreux sont les Oribates (30 %) suivis de près par les Tarsonèmes (27 %) puis les Prostigmates (20 %), les Acaridiés, 14 % puis les Gamases, 7 % et les Uropodes (2 %). Les Collemboles, le groupe le plus important après les Acariens, ne représentent que 7 % du peuplement.

Les habitats stables

Ce sont les épilithes, c'est-à-dire tout ce qui pousse sur les rochers, les constructions humaines, murs et toits, les épiphytes c'est-à-dire ce qui pousse sur les arbres, mousses, lichens, phanérogames, mais aussi les écorces les cavités creusées par les arthropodes ou les vertébrés. Dans les forêts tropicales, cela peut aller jusqu'à de véritables sols suspendus (Cl. Delamare de Boutteville, 1951).

Dans ces habitats, la température, mais aussi l'humidité peuvent varier considérablement : des lichens, des mousses, peuvent rester secs pendant de longues périodes. La faune comprend les mêmes hydrobiontes et hygrobiontes que dans le sol, mais pour les microarthropodes ce sont de différentes espèces adaptées à des conditions de vie bien plus rigoureuses. Microbiontes, mesobiontes et macrobiontes sont représentées par les mêmes groupes.

À la Massane, les épilithes et les épiphytes ont fait l'objet d'un travail approfondi sur les Acariens Oribates (J.Travé, 1963) : sur les 197 espèces récoltées, 68,4 % sont édaphiques, 24,4 % sont saxico-arboricoles, soit le quart de l'ensemble. Ces habitats diffèrent eux-mêmes et les cortèges d'espèces aussi. Des peuplements « simples » sont constitués d'une seule espèce végétale, principalement un lichen. Le lichen saxicole *Pertusaria rupicola* (Fr.) Harm. est le site préféré de *Pirnodus detectidens* Grandjean. Il creuse des galeries dans la partie champignon du lichen dont il se nourrit et dans lequel il se reproduit et meurt. D'autres faunules peuvent courir sur la surface du lichen. Cette espèce est l'exemple d'une espèce « résistante ». Une autre espèce lichénophage, *Dometorina plantivaga* Grandjean est une espèce arboricole qui se nourrit et vit dans plusieurs espèces de lichens crustacés. Comme son nom générique l'indique, cette espèce creuse des galeries dans les lichens et a horreur de la lumière. Quand une ouverture se crée, elle dépose des crottes en partant du bord du trou et finit par obstruer l'ouverture. Ce comportement est cité p.119 (J. Travé, *ibid*.). L'écologie, la biologie la physiologie de ces Oribates sont précisées aussi.

Les annexes du sol nous montrent la capacité d'adaptation des faunules édaphiques pour coloniser les milieux aériens. C'est dans l'écotone constitué par la nécromasse et tout particulièrement la litière que cette colonisation prend sa source.

4- La rivière de la Massane

La rivière Massane trouve sa place dans l'écosystème forestier (FIGURE 1). La ripisylve est suivie annuellement, ainsi que les crues (Magdalou et all., 2009). Son peuplement faunistique a été publié à trois reprises (P. Nicolau-Guillaumet, 1959 ; J. Moubayed, 1986, 2014). Les larves d'insectes aquatiques, éphémères, libellules, chironomides, hétéroptères, ainsi que des adultes y abondent et la diversité spécifique est forte. Sous les pierres graviers et sables, une faune interstitielle d'eau douce a été étudiée par E. Angelier en 1953, qui a bien montré la spécificité des hydracariens interstitiels. La flore et la faune aquatique d'une rivière de montagne y sont classiques. Beaucoup de ces espèces pondent et vivent une partie de leur vie dans le sédiment.

Les mesobiontes de cette rivière n'ont malheureusement pas été étudiés, mais E. Angelier (1953) a fait un excellent travail sur sept stations du fleuve côtier « Tech » débouchant à Argelès-sur-Mer et deux sur la Baillaury qui traverse Banyuls-sur-Mer et a un régime de type « oued ». Ces mesobiontes comprennent des Tardigrades, Nématodes, Oligochètes, Acariens (nombreux groupes et surtout Hydracariens (9 espèces, dont de nombreuses espèces décrites par E. Angelier), Collemboles, larves d'insectes et surtout des crustacés : Ostracodes, Copépodes, Syncarides, Isopodes et Amphipodes. Dans les sols de la Massane, seuls quelques Isopodes terrestres sont récoltés et la famille des Trichoniscides est la seule des mesobiontes (cf. TABLEAU 1).

La présence dans les sables de la Baillaurie et du Tech de l'Isopode Parasellide, *Angeliera phraeaticola*, Chappuis et Delamare, et du Syncaride *Parabathynella fagei* (Del. & Ang.) est remarquable : ces deux espèces vivent aussi dans les sables des étangs saumâtres côtiers et les sables marins du Racou et de Canet. Ces présences attestent à la fois du caractère conservateur de ces milieux et de l'ancienneté de ces faunules.

Les vertébrés sont présents dans la rivière et ses sédiments. Dans la Ballaurie, dont le régime est celui d'un oued, le Barbeau méridional, *Barbus meridionalis*. Risso, espèce rare selon le livre rouge des espèces menacées, vit dans les sables de la nappe phréatique pendant la durée de la période sèche.

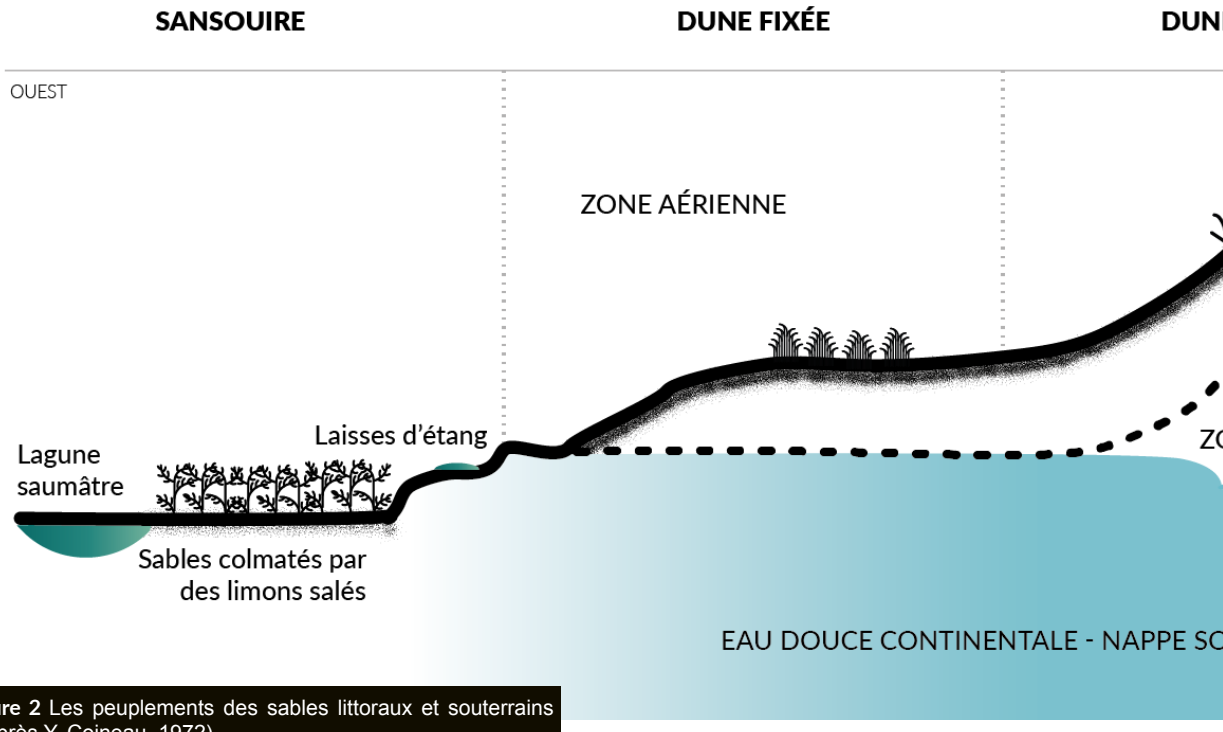


Figure 2 Les peuplements des sables littoraux et souterrains (d'après Y. Coineau, 1972)

II - LE LITTORAL SABLEUX

Le littoral sableux du Roussillon et les étangs côtiers qui le bordent ont fait l'objet de nombreuses recherches. Dans cette synthèse sur la diversité spécifique des milieux interstitiels, seules seront abordées, en dehors de ce sujet, quelques données qui montrent l'importance de ces milieux dans la conquête de nouveaux habitats, terrestres ou marins, et les adaptations et spéciations qui en découlent.

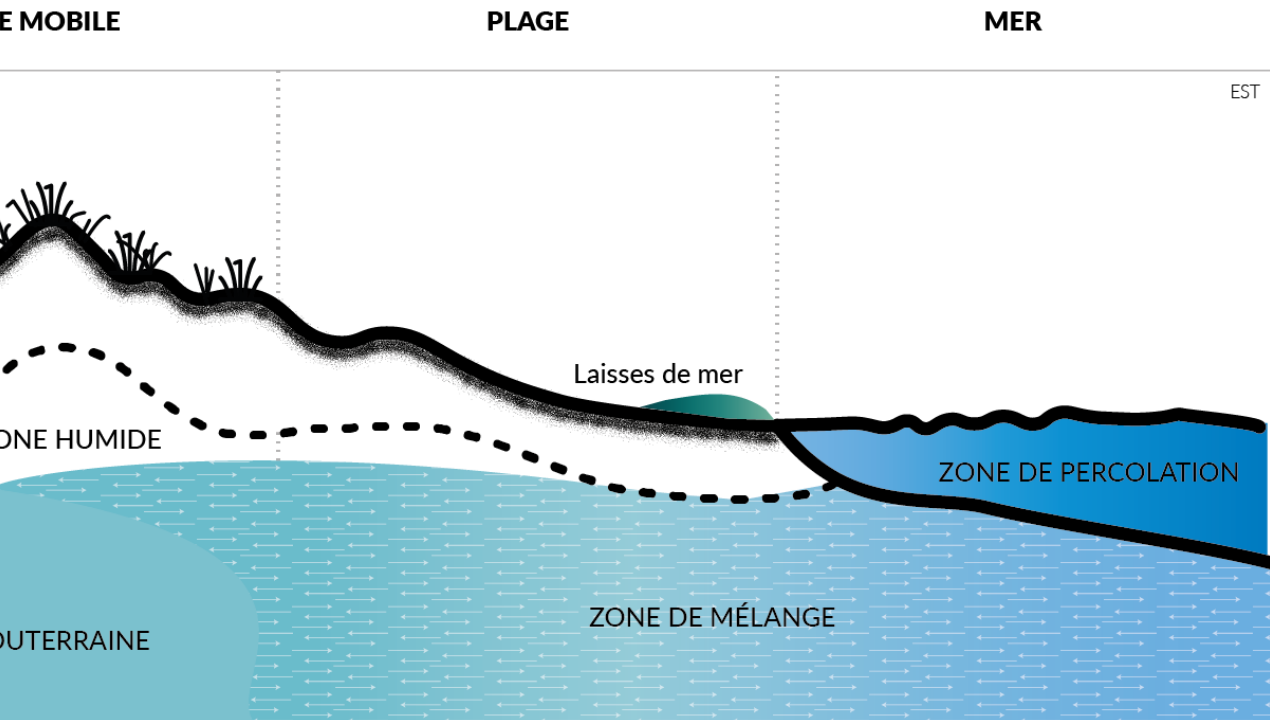
Trois documents permettent d'en savoir beaucoup plus : Les peuplements des sables littoraux et souterrains (Y. Coineau, 1972) dont la FIGURE 2 s'est inspirée ; le gros et exhaustif dossier scientifique du complexe littoral de Canet Saint-Nazaire (1983) et l'ouvrage de Cl. Delamare Deboutteville sur la biologie des eaux souterraines et continentales (1960).

1- Les sédiments du littoral sableux du Roussillon

À la suite de Delamare, ces milieux ont depuis été étudiés partout dans le monde et continuent de l'être au Laboratoire Arago (N. Coineau, 1971 ; D. Fereira et all., 2009 ; D. L. Danielopol et all., 2009).

Dans FIGURE 2 la partie aérienne qui s'étend de la plage à la sansouire on retrouve les mêmes peuplements qu'à la Massane (cf. TABLEAU 1) avec des espèces communes ou différentes et même une espèce xerobionte, *Microcaeculus sabulicola* Franz 1952. Une grande espèce de Courtilière, *Grillotalpa septemdecimchromosomica* Ortiz 1958 vit dans les sables colmatés en bordure des étangs. Elle est présente dans ces milieux en Espagne (Albufera de Valence, en Languedoc, en Provence, en Italie).

Les espèces généralement de petites tailles se trouvent dans les sables et graviers. Ces arénicoles sont des hygrobiontes ou des hydrobiontes. On a toutefois découvert l'existence d'un peuplement de microarthropodes sabulicoles (Y. Coineau et Z. Massoud, 1977). Collemboles et acariens constituent ces faunules et sont particulièrement adaptés à ce milieu :



allongement du corps, réduction des pattes, etc. Le cas le plus remarquable est celui des acariens *Nematalycidae* dont la forme générale rappelle celle des Nématodes. *Gordialycus tuzetae* (Y. Coineau et all.) récolté sur une plage près de Montpellier a été retrouvé dans des sables fins de champs d'arachides de la région de Kimberley en Afrique du Sud ! Dans les écosystèmes steppiques et désertiques on trouve aussi des acariens xerobiontes, dont l'exemple le plus fréquent se trouve dans la famille des *Caeculidae* acariens remarquablement adaptés à ces milieux extrêmes (Y. Coineau, 1974).

Sous la partie aérienne, la caractéristique la plus importante de cette zone, est l'existence d'une poche dans laquelle se mélangent les eaux marines et les eaux douces continentales. Une partie de cette poche est sous le sable de la dune vivante et l'autre au-dessus des sables marins dans la zone de percolation. Cette poche permet le mélange des micros, méso et macrobiontes des milieux terrestres marins et saumâtres. Le TABLEAU 1 donne la liste des biontes terrestres susceptibles de passer d'une zone à l'autre. Pour les biontes marins, la liste est très longue et comprend quasiment tous les groupes marins à l'exception, bien sûr de la mégafaune ! ; bactéries, champignons, Protozoaires, Cœlentérés, Échinodermes, Annélides (Polychètes, Archiannélides, Proto-oligochètes, Oligochètes), Rotifères, Gastrotriches, Nématodes, Echinodères, Turbellariés, Gnathostomulides (exclusivement interstitiels), Bryozoaires, Némertes, Tardigrades, Pycnogonides, Acariens, Mollusques (Lamellibranches, Gastropodes, Solénogastres, Prosobranches, Opistobranches, Nudibranches.), Crustacés (Mystacocarides, Syncarides, Thermosbaenacés, Ostracodes, Copépodes, Branchiopodes, Cumacés, Mysidacés, Isopodes, Anisopodes, Amphipodes, Malacostracés, etc.).

La diversité spécifique très élevée des Crustacés, la présence parmi eux de groupes exclusivement interstitiels, le passage de certains de ces groupes vers les eaux douces continentales est le fait le plus important à signaler. Dans les sols de la Massane les Crustacés terrestres ne sont représentés que par quelques espèces d'Isopodes (Oniscoïdes) et des Trichoniscides (microarthropodes).

2- Ecotones

Les écotones terrestres sont les mêmes que pour les sols ; les marins et saumâtres sont les mêmes que pour les sédiments marins et saumâtres.

3- Les annexes du littoral sableux du Roussillon

Ce sont principalement les laisses d'algues et phanérogames et les dépôts apportés par la mer, surtout lors des tempêtes et les crues de la Têt. Les laisses de mer ne durent pas très longtemps, car la fréquentation touristique est forte dans ce secteur, même l'hiver et le vent de secteur NW, très violent. Les gros troncs d'arbres, s'ils ne sont pas enlevés, se décomposent lentement, comme à la Massane, avec leur cortège faunistique.

Les laisses d'étangs sont plus intéressantes. La décomposition des laisses est lente due à l'action des bactéries et des moisissures, ainsi qu'à l'action des microbiontes, des mesobiontes et de macrobiontes. Les espèces phytophages sont peu nombreuses, saprophages et prédateurs sont dominants. Plus les laisses sont décomposées et plus la faune est riche.

À Canet-en-Roussillon (66), les laisses d'étangs appelées « *poille* » par les riverains, étaient autrefois utilisées comme engrais. Sa composition est proche de celle du fumier (azote, acide phosphorique, potasse, chlore, chlorure de sodium).

Elle peut atteindre des longueurs de dix mètres et une épaisseur de 50 cm à 1 m et est formée de *Zostera*, de *Ruppia*, d'algues, surtout de *Chaetomorpha linum*, de characées et de débris végétaux divers. Une étude de ces milieux (J. Travé, 1958) montre que le peuplement de microarthropodes est faible quand

les laisses sont fraiches et s'enrichit au cours de la décomposition. Ces dépôts contiennent aussi beaucoup de sable. Arachnides, Myriapodes, Insectes et Crustacés y sont présents : Araignées, Pseudoscorpions, Chilopodes, Psocoptères (*Lepinotus reticulatus* Enderlein, caractéristique de ces milieux), Thysanoptères, Diptères, Hyménoptères et Coléoptères. Les Collemboles et les Acariens sont les microarthropodes les mieux représentés. Les Collemboles sont surtout nombreux dans les laisses très humides (les genres *Entomobrya* et surtout *Xenilla*). Les Acariens sont représentés par des Tyroglyphes, des Bdellidés des Nanorchestidés, et des Gamasides prédateurs.

Les Oribates ont été étudiés plus en détail. Ils viennent en pionniers des milieux voisins. Beaucoup sont des arénicoles et appartiennent tous à des groupes primitifs : *Ctenacarus araneola* Grandjean n'était connu que d'Afrique du Nord et d'Amérique du Sud ; *Cryptoplophora abscondita* Grandjean, des environ d'Alger et de Colon (Panama) ; Brachychthoniidés, Cosmochthoniidés, Sphaerochthoniidés, familles de petites espèces cosmopolites, accompagnent ces espèces. Des Oribates supérieurs se trouvent dans les laisses d'étang, mais aussi dans les laisses marines et sont caractéristiques de ces milieux : Les genres *Passalozetes* et *Punctoribates* sont représentés par plusieurs espèces, *Oribatella arctica littoralis* Strenzke décrit de la mer du Nord, *Trichoribates incisellus, Peloptulus phaenotus*, etc.

III - LA MER CATALANE

1- Les sédiments marins

Les sédiments marins de la région de Banyuls-sur-Mer ont fait l'objet de travaux depuis la création du laboratoire. En 1962, les graviers à *Amphioxus* sont étudiés par F. Monniot, mais c'est à la fin des années 60 qu'une entreprise de grande envergure est lancée, « la bionomie benthique du plateau continental de la mer catalane ». Jacques Soyer et Alain Guille y consacrent une thèse (1970) ainsi que d'autres membres de leur équipe.

La zonation des sédiments va des sables fins (-2 à -20 m), des sables grossiers et des graviers (-2 à -20 m) de l'infralittoral des sables côtiers et vaseux (-20 à -30 m) du circalittoral, ainsi que les vases du large (-50 à -80 m).

Vers -50 m, on constate une séparation entre une zone côtière eurytherme et une zone profonde sténotherme.

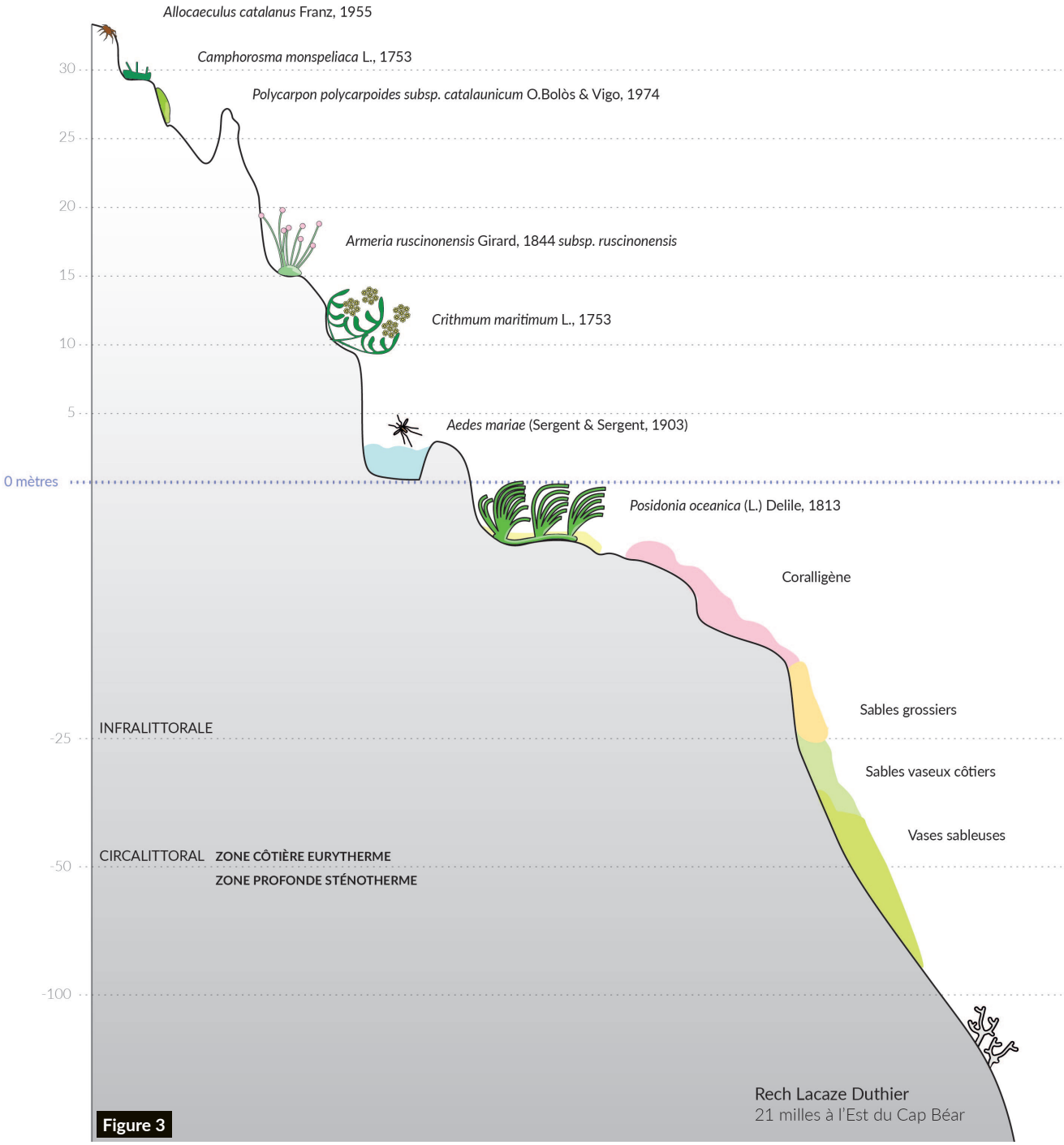


Figure 3

La FIGURE 3 et le TABLEAU 1, ainsi qu'un texte court permettent de montrer la forte diversité spécifique aussi bien pour le méiobenthos que pour le macrobenthos. Les nombreux résultats biocenotiques sont disponibles dans les travaux cités.

a- Le microbenthos

Le terme de microbenthos ne concerne plus maintenant que les espèces de taille inférieure à 0,2 mm, comme cela était le cas pour le peuplement des sols et des sables côtiers. Ce sont les bactéries, les diatomées et les protozoaires.

b- Le méiobenthos

Il présente une diversité spécifique importante et une diversité moyenne de près de 5000 espèces pour 10 cm^2. Le méiobenthos « vrai » comprend des nématodes, des copépodes et des Kinorhynches.

Avec les Nématodes, les Copépodes Harparcticides sont les plus nombreux et variés du méiobenthos. 254 espèces ont été recensées sur les substrats meubles. Elles appartiennent à 20 familles, soit les 2/3 des familles connues. 42 espèces sont nouvelles. « La région de Banyuls apparait donc, à l'heure actuelle, comme l'une des plus riches du monde, ou tout du moins comme l'une des mieux connues » (J. Soyer, 1970 p.466). Une autre étude porte sur les sables fins infralittoraux (J.-Y. Bodiou, 1975). Les 97 espèces récoltées se répartissent sur les trois stations étudiées, respectivement à 10, 15 et 20 mètres. La structure des populations n'est pas identique dans les trois niveaux. Il y a des différences dans la dominance.

c- Le mixobenthos

Le « mixobenthos » (organismes qui à l'état adulte font partie du macrobenthos) comprend des annélides, des mollusques, des amphipodes et des Tannaidacés (F. de Bovee et J. Soyer, 1974).

d- Le macrobenthos

Alain Guille (1970) donne une étude très complète des communautés de la macrofaune du plateau continental de la côte catalane française. Les stations étudiées sont les mêmes que celle de Jacques Soyer pour la méiofaune. L'ensemble de ces deux travaux constitue une façon tout à fait originale à l'époque d'aborder la connaissance biologique et écologique des communautés benthiques. 715 espèces ont été récoltées et classées en 7 peuplements de l'endofaune et de l'épifaune. Les groupes les plus nombreux sont les Polychètes (230 esp.), les Crustacés (152 esp.) et les Mollusques (140 esp.). Viennent ensuite les Échinodermes, les Cnidaires, les Bryozoaires et Ascidies et les Spongiaires. Les Sipunculiens, les poissons, les Pycnogonides sont rares, et les Céphalocordés (*Amphioxus*) les Priapuliens et les Enteropneustes ne sont représentés que par une seule espèce.

La macrofaune des substrats meubles du Rech Lacaze-Duthier (D. Reys, 1970) comprend 300 espèces : Polychètes (112), Mollusques (70), Crustacés (68 esp.), Échinodermes (22 esp.), divers (18 esp.).

La richesse spécifique des sédiments meubles du plateau continental de la côte catalane représente environ 70 % et celle des sédiments profonds des Rechs, 30 %.

2- Les annexes des sédiments marins

Sur les surfaces rocheuses, flore et faune marine s'implantent directement : Bryozoaires et Ascidies sont particulièrement bien représentés (A. Fiala, 1968) : 54 espèces dont cinq nouvelles d'Ascidies et 115 espèces de Bryozoaires dont 55 nouvelles pour la région.

Les Spongiaires dans la zone infralittorale de la côte rocheuse comptent 147 espèces, dont deux nouvelles, sans compter les 44 espèces signalées par Topsen dans les conglomérats à Mélobésiées du Cap L'abeille (N. Bourry-Esnault, 1971).

Les fonds rocheux circalittoraux qui se trouvent le long de la côte rocheuse ont un peuplement de Spongiaires extrêmement riche et varié. Une grande originalité qui atteint une luxuriance jamais encore signalée en Méditerranée (A. Vial, 1967, p.214). L'épifaune et l'endofaune de ces blocs rocheux comptent aussi 30 espèces de Cœlentérés, 35 esp. de Bryozoaires, 63 esp. de Polychètes, 3 esp. de Némertes, 76 esp. de Mollusques, 30 esp. de Crustacés, 14 esp. d'Échinodermes et 16 esp. d'Ascidies.

Les épaves sont rapidement peuplées et on comprend tout l'intérêt des récifs artificiels installés dans les zones protégées du golfe du Lion.

Les herbiers de Posidonies, de Zostères, ou d'algues sont des biocénoses particulièrement riches en macrofaune. Une étude des herbiers de Posidonies dans les environs de Banyuls-sur-Mer (A. Kerneis, 1960) montre la complexité de ces milieux. Les feuilles et les rhizomes constituent en fait deux biocénoses séparées, à l'exception d'un pourcentage faible d'espèces communes. La macrofaune comprend 12 espèces d'Hydraires, 3 espèces d'Anthozoaires, 37 espèces de Bryozoaires, 50 espèces d'Annélides, un Siponcle, 2 Némertes, 42 espèces de Mollusques, 3 Pycnogonides, 14 Échinodermes, 6 Ascidies et l'*Amphioxus*. N'ont pas été étudiées, mais sont présents les principaux groupes de la méiofaune : Halacariens, Nématodes et Harparcticides.

Au-dessus des sédiments se trouvent des épiphytes, comme l'herbier à Posidonies (A. Kerneis, 1960), des épilithes (L. Laubier, 1966 ; D. Reiss, 1970) et des épibiontes (J. P. Changeux, 1961 ; L. Laubier, 1965). Micro., Méso. et Macrobiontes y sont présents.

Dans le coralligène, L. Laubier décrit les relations trophiques, physiques, biologiques de la biocénose. La diversité spécifique des 530 espèces récoltées est importante. Spongiaires, Cérianthères, Némertes, Bryozoaires, Platelminthes, Polychètes, Sipunculides, Polyplacophores, Gastéropodes, Bivalves, Crinoïdes, Ophiurides, Échinides, Amphipodes, Décapodes et Ascidies. Les Polychètes y dominent largement. Les représentants de la méiofaune n'ont pas été étudiés, mais sont bien présents. Un Halacarien, parasite des Némertes, *Parhalixodes travei* ng. n. sp. de la famille des Halixodinés connue seulement, à l'époque des eaux néozélandaises.

Les peuplements des fonds rocheux du Rech Lacaze-Duthiers sont décrits par D. Reiss (1970). Il distingue la falaise du Fountandrau (50 m de haut entre 260 m et 310 m) les roches d'éboulis pouvant atteindre 2 ou 3 mètres de diamètre au bas de la falaise, des gradins de 111 à 200 mètres en tête du Rech et des dalles. Le peuplement de ces fonds se compose de Cnidaires (15 esp) Spongiaires (24 esp.), des Bryozoaires (11 esp.), des Brachiopodes (5 esp.), d'Ascidies (4 esp.), d'Échinodermes (6 esp.) de Polychètes (17 esp.), de Mollusques (8 esp.), de Crustacés (13 esp.), de Pantopodes (2 esp.) et d'un Échiurien, *Bonellia viridis*. La biocénose des « coraux blancs » n'est pas absente. Ce sont deux madréporaires, *Madrepora oculata* que l'on trouve au-dessous de 240 mètres et *Lophelia prolifera*, qui apparait vers 300 m. Les espèces vivant sur ces coraux sont citées, ainsi qu'une comparaison avec le macrobenthos du plateau continental (A. Guille, 1970) qui montre que ce dernier (630 esp.) est deux fois plus riche que le Rech (300 esp.). La microfaune et la méiofaune n'ont pas été étudiées. Signalons aussi la présence d'une thanatocénose de mollusques fossiles appartenant à une faune froide quaternaire (P. Mars et all., 1957).

a- Le complexe biologique des Holoturies

Le complexe biologique des Holoturies a fait l'objet d'une étude très complète de J.P. Changeux (1961). Les espèces se distribuent en épibiontes et endobiontes en commensaux, ubiquistes et parasites. À la surface des téguments abondent les bactéries, protistes et diatomées, mais aussi des Bryozoaires, des Polychètes des Ascidies, un bivalve *Modiolaria marmorata* (Forbes), complètement enfouis dans le tégument tout comme l'Amphipode *Tritaeta gibbosa* (Bate). Les Harpactides sont comme toujours présents. La faune interne comprend des grégarines parasites dont 3 espèces de *Cystobia*, dont une nouvelle, *C. grassei*. Une nouvelle espèce de Copépodes Cyclopoïde à fait l'objet d'une étude très détaillée : *Allantoginus delamarei* n. sp., type d'une nouvelle famille et d'un nouveau genre (pp 56 - 113).

Toutes les Ascidies de grande taille ont des complexes biologiques du même type.

b- Les écotones marins

Dans la région de Banyuls, deux écotones sont présents : les laisses de mer et le trottoir calcaire de *Lithophyllum tortuosum.*

Les laisses de mer

Les petites criques sableuses ou caillouteuses qui ornent le littoral rocheux depuis le Racou (Argelès-sur-Mer), recueillent, si elles ne sont pas très fréquentées (surtout pendant l'automne et l'hiver) des dépôts d'algues, de Zostères, de Posidonies des pontes de Céphalopodes de la nécromasse animale et végétale. Comme les laisses d'étangs, ces milieux accueillent des micro, méso et macrobiontes : en janvier, des laisses épaisses, sèches en surface, mais humides en profondeur, ont fourni des Crustacés (*Halophiloscia*), des Myriapodes (Géophiles, Pauropodes, des insectes (Collemboles et Coléoptères) des Araignées et surtout des Acariens : Prostigmates, Gamasides, dont une nouvelle espèce d'Uropode, *Dendrouropoda petiti* (Y. Coineau & J. Travé, 1964). Ce genre est étroitement lié à la zone littorale et d'autres espèces sont citées de Sardaigne, de Mer Rouge et du Brésil. La biocénose d'Oribates est spécifique des laisses (J. Travé, 1958). Les Passalozetidés, les Améronothridés et des genres comme *Punctoribates*, *Oribatella*, ou *Trichoribates* y sont représentés par plusieurs espèces.

Le trottoir de Lithophyllum tortuosum.

C'est au cap de l'Abeille que dès 1951 Delamare Debouteville C. et P. Bougis, mettaient en évidence l'originalité de cet habitat. En méditerranée, en l'absence de marées, l'étage médiolittoral se limite, sur substrat rocheux, au trottoir d'algues calcaires. Étudié dans un premier temps à Banyuls-sur-Mer par R. Schuster (1956), cet auteur a poursuivi ses recherches ailleurs en Méditerranée, puis au Brésil (R. Schuster, 1962).

Sur notre côte, cette faune, constituée essentiellement d'arthropodes de microarthropodes, comprend aussi quelques espèces plus grandes, remarquables par leurs adaptations morphologiques et physiologiques leur permettant de vivre dans un environnement marin a priori peu favorable. Le Myriapode (Chilopode) *Hydroschendyla submarina* était déjà connu d'autres habitats marins, mais deux Arachnides ont été découverts et décrits d'ici, le Pseudoscorpion *Pselaphochernes litoralis* et l'Araignée *Desidiopsis racovitzai*, proche des *Desis* des récifs coralliens australiens. Cette araignée est avec les *Desis* la seule au monde considérée par les écologues comme thalassobionte (strictement marine). Des larves de Diptères (Dolichopodidés et Chironomidés) sont également présentes.

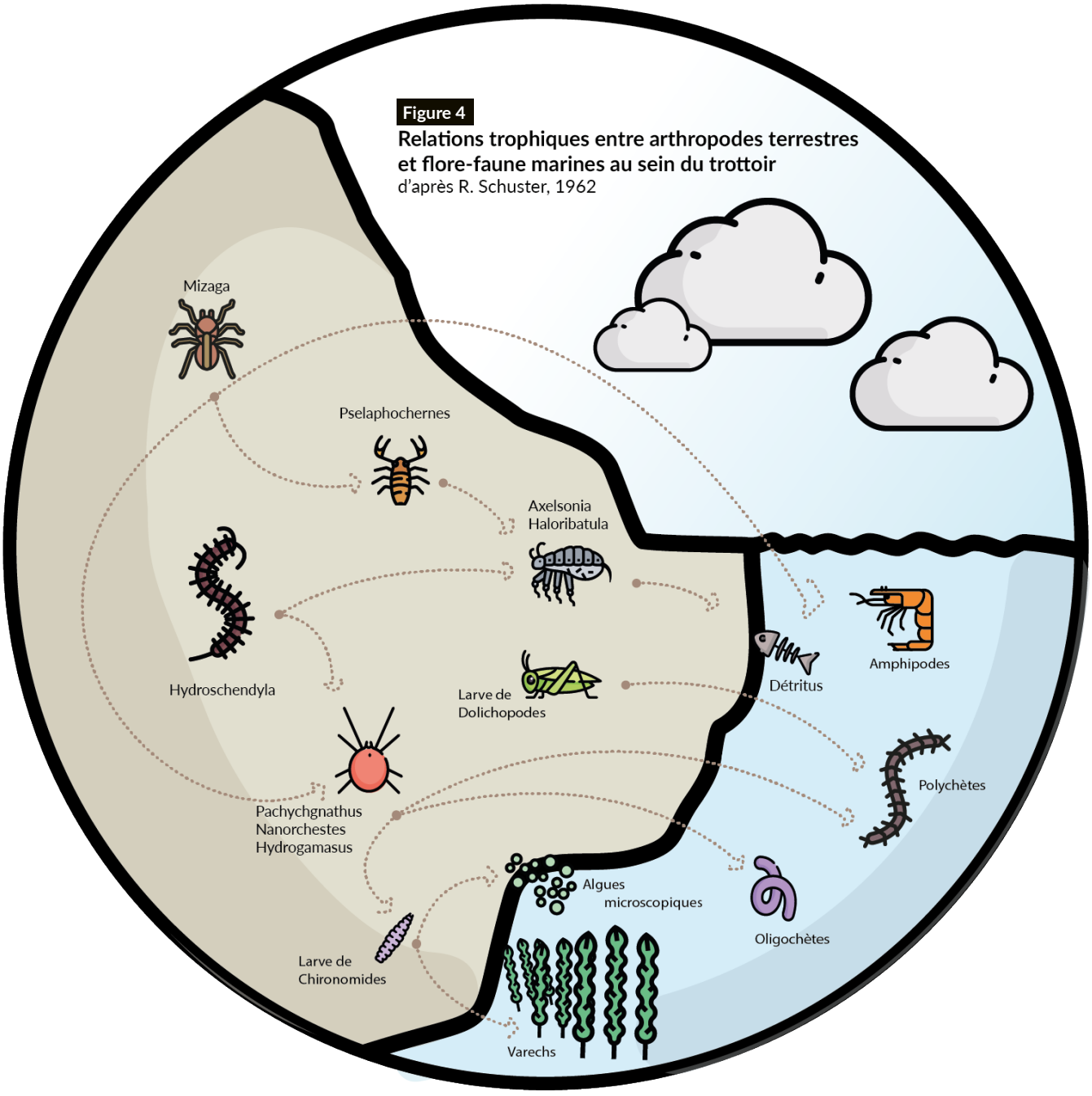
Les microarthropodes sont un élément essentiel de cette faunule terrestre. Dépassant rarement 1 mm, les espèces sont représentées par de nombreux individus. Un collembole *Axelsonia littoralis* et surtout des acariens (arachnides) sont à signaler avec trois grands groupes représentés, les Gamasides (*Hydrogamasus salinus* et *H. giardi*), les Prostigmates (*Halotydeus albolineatus*, *Nanorchestes amphibius*, *N. pseudocollinus* Schuster), un Oribate, (*Haloribatula tenareae* Schuster). Les noms spécifiques montrent bien la dépendance de ces arthropodes pour les habitats marins. **La côte rocheuse de l'Albère est une référence mondiale pour la faune terrestre sur substrats rocheux du médiolittoral.**

Les arthropodes terrestres comprenant des prédateurs, des détritivores et des microphages constituent avec la flore et la faune marines une biocénose complexe dans le trottoir. Ce sont tous des thalassobiontes. Adaptés au milieu marin, ils ne peuvent vivre ailleurs.

Figure 4

Relations trophiques entre arthropodes terrestres et flore-faune marines au sein du trottoir

d'après R. Schuster, 1962



IV - L'ANTARCTIQUE ET LES ÎLES SUBANTARCTIQUES

Depuis leur découverte, ces régions ont vu passer une quarantaine d'expéditions scientifiques. Toute la bibliographie sur les invertébrés terrestres et d'eau douce est disponible (W.Block, 1992) et consultable pour plus de détails.

1- L'Antarctique

La végétation des habitats terrestres a fait l'objet d'une bonne synthèse (R.E.Longton, 1985).

a- Les sols et leurs annexes

De nombreux travaux ont été réalisés en Terre Adélie par des équipes françaises, mais pas sur les sols et ses annexes. De nombreux auteurs nous offrent des données sur ces milieux (R.C. Davis, 1981).

Les coussinets de mousses retiennent de la matière organique et micro, méso et macrobiontes sont habituellement présents (Protozoaires, Rotifères, Tardigrades, Nématodes, Acariens et Collemboles) L. Somme (1985) en fait une synthèse. Cet auteur considère les vertébrés comme faisant partie de l'écosystème marin. Les lichens crustacés de l'Antarctique mériteraient une étude approfondie.

b- Les sédiments marins et leurs annexes

P.M. Arnaud (1973) a fait une importante contribution à la connaissance en Terre Adélie de ces milieux qu'il compare d'ailleurs avec les récoltes à Kerguelen (cf. chapitre suivant « L'archipel des Kerguelen »). Dans la liste des espèces connues de Terre Adélie (par l'expédition française et autres) on trouve tous les groupes habituels de ces milieux (pp 631-653). Près de 100 espèces de Foraminifères, près de 30 espèces de Nématodes, une dizaine d'Acariens. Les Copépodes n'ont pas été déterminés, mais sont présents dans les crampons des grandes Phéophycées. Les peuplements benthiques des étages du système phytal sont étudiés en détail et comparés avec ceux d'autres secteurs du continent antarctique.

2- L'archipel des Kerguelen

L'archipel des Kerguelen est situé entre le 45° Sud et les 60° Sud, dans l'océan indien. Depuis sa découverte, de nombreuses recherches portent sur cet ensemble le plus grand et le plus ancien des îles subantarctiques. Des établissements, comme le British Antarctic Survey (B.A.S) ou les Territoires des Terres Australes et Antarctiques Françaises (T.A.A.F.), dont des équipes du Laboratoire Arago, ont travaillé sur ces îles dont l'intérêt est considérable : leur isolement, la genèse de leur formation, les adaptations morphologiques et physiologiques de leur peuplement végétal ou animal ont fait l'objet de nombreux travaux présentés dans des revues et des colloques internationaux (CENRFA, 1982).

Les FIGURES 1, 2, 3 conviennent à Kerguelen, mais les communautés végétales et animales sont réduites. Il n'y a pas de végétation arbustive, mais plus de 200 espèces de mousses, une cinquantaine d'espèces de lichens et de champignons, de très nombreuses espèces d'algues, deux Lycopodes, 7 fougères et 32 phanérogames (P. Cour, 1958). C'est dans la frange littorale que le plus grand nombre d'espèces est présent. Dès qu'on s'éloigne de la côte, le fort vent d'ouest quasi permanent limite l'installation de graines, des

boules de mousses de la taille d'un ballon sont emportées par le vent, et les annexes sont réduites aux épilithes.

Pour les Acariens, le catalogue de P.J.A. Pugh (1993) donne une idée précise de la richesse spécifique de ces milieux hostiles. 528 espèces sont citées (autonomes, phorétiques, parasites et nidicoles). Elles peuplent les milieux terrestres, aquatiques, littoraux, et le marin benthos. Certains de ces acariens ont été introduits pas l'Homme.

a- Les sols et leurs annexes

Les microbiontes du TABLEAU 1 sont tous présents. Les 50 espèces de Thécamébiens récoltées (L. Bonnet, 1981 sont cosmopolites à l'exception de *Nebela vas (=Apodera vas)* qui n'est fréquente que dans l'hémisphère sud. Ce peuplement est caractéristique des mousses et de l'horizon superficiel des humifères peu acides et humides

L'écologie des microarthropodes (Oribates et Collemboles (L. Deharveng et J. Travé, 1981) étudiée à partir de 220 prélèvements dans 26 habitats distincts (sols et annexes) en fonction des caractéristiques botaniques et écologiques (nature du substrat, halophilie, hydrophilie) a permis de distinguer 24 espèces d'Oribates et 26 espèces de Collemboles. Dans 56,8 % des prélèvements, les Oribates sont plus nombreux que les Collemboles. C'est le contraire pour 35 % des prélèvements. L'équilibre numérique se retrouve dans les 7,7 % des prélèvements restants.

Les 24 espèces d'Oribates, dont 19 nouvelles pour Kerguelen se répartissent en espèces abondantes (expansives, localisées, très localisées) et espèces peu abondantes (diffuses, dispersées ou rares). Les *Podacaridae* jouent un rôle important, comme dans tout l'hémisphère austral : 10 espèces de cette famille représentent 37 % des Oribates récoltés (sur près de 48 000 ex.) (J. Travé, 1974). La distribution des espèces est en relation avec les caractéristiques des milieux. C'est près du rivage que les biocénoses sont les plus riches. Au-dessus de 300 m d'altitude les vents violents, l'action dévastatrice des lapins, transforment le paysage en une steppe aride ou quelques touffes de graminées, des mousses et lichens saxicoles abritent de faibles populations. Pour les Oribates, l'essentiel des peuplements édaphiques se compose de 13 espèces (J. Travé, 1982) dont 10 se retrouvent dans les nids et terriers. Les plus communes sont : *Liocthonius sp.cf. mollis, Oppia crozetensis, Antarticola sp. cf. georgiae* et *Antarctozetes crozetensis*. Trois espèces saxicoles, dans mousses lichens et algues dominent ces milieux : *Halozetes crozetensis*, (Richters), *H. dilutus* Travé et *Pheroliodes australis*.

Les Collemboles du groupe Océan Indien (Heard, Kerguelen, Crozet, Marion) comprennent 65 taxons, dont 18 nouveaux.

Les macrobiontes sont représentés par des vers de terre (M. B., Bouché 1982). Les espèces *Eiseniella tetraeda* (Savigny) et *Dendrobaena tenuis norvegica* Eisen ont été introduites ; *Microscolex kerguelarum* Grube est endémique. Quatre espèces d'araignées sont connues (L.Berland, 1947) : *Porrhomma antarctica*, *Miro kerguelensis* Berl*., M. jeanneli* Berl*. et M. paucispinosus* Berl. Elles sont bien présentes dans les zones steppiques au-dessus de 300 m. Un seul escargot terrestre, *Notodiscus hookeri*, est en danger de disparition, car il est la proie des rongeurs introduits. Les insectes sont plus nombreux, surtout les Diptères et les Coléoptères. Beaucoup sont présents principalement dans les milieux halophiles (cf. plus loin). Un Thysanoptère, *Aptinothrips rufus* (Hal.), introduit est commun un peu partout jusqu'en altitude (Vallée des Merveilles) dans mes prélèvements. C'est un boreo-alpin (R.Z. Strassen, 1981. Un Psocoptère, le pou des livres, *Liposcelis divinatorius*, a été introduit. Les Diptères sont liés aux milieux halophiles. Les Coléoptères sont les insectes les plus nombreux, mais beaucoup sont aussi halophiles. La famille des Curculionidés est la mieux représentée avec au moins 9 espèces. À l'intérieur des terres, sous les pierres ou dans les touffes du chou de Kerguelen, on trouve *Cononopsis sericeus* Waterh. (grande espèce de11 à 17 mm), *Ectemnorrhinus richtersi*, *Bothrometopus fasciatus* Jeannel (grande taille), *Antarctonesiotes tenuicornis* et *A. gracilipes*, *Mesembriorrhinus brevis* Waterh.

b- Les eaux douces de la Grande Terre

L'archipel de Kerguelen a une profusion de lacs et d'étangs, de torrents et de rivières. L'introduction de Salmonidés par l'I.N.R.A. (P. Davaine E.Beall, 1982) a été accompagnée de l'étude physico-chimique et biologique de ces eaux. J. Prévost et J. L. Mougin, (1970) on fait une excellente synthèse des vertébrés endémiques ou introduits des TAAF. L'introduction accidentelle de chats a causé la disparition sur la Grande Terre d'oiseaux nocturnes nichant dans des terriers (Pétrels et Prions). Le statut présent de ces espèces est traité dans de nombreux travaux.

Une étude écologique de la végétation aquatique et subaquatique (D. Delarue & L. Massé, 1982) a mis en évidence 3 unités écologiques qui se succèdent : la première, dans la partie la plus basse avec un fort courant dominée par la mousse *Hygroamblistegium conspissuatum* est pauvre en espèces ; la seconde n'existe que dans les milieux abrités et est dominée par une autre mousse, *Drepanocladus aduncus* est plus riche ; la troisième, la plus haute, présente une grande biodiversité floristique de Bryophytes et de Phanérogames.

Les microbiontes sont représentés par un très grand nombre d'algues unicellulaires : 318 espèces sures et une centaine de douteuses sont signalées. Les familles les plus présentes sont les Chlorophycées et les Cyanophycées (Y. Thérézien, 1976). R. Le Cohu (1982) a signalé la très grande richesse des diatomées dans les lacs et rivières : 176 espèces et 70 variétés.

Les mesobiontes sont représentés par sept Copépodes, quatre Cladocères et deux Ostracodes. Sept de ces espèces sont cosmopolites. Daphniopsis studeri (Le Studer est un lac de Kerguelen) est un endémique du groupe des îles subantarctiques de l'Océan Indien et les cinq autres sont subantarctiques et de Patagonie (C. Gay, 1982).

Une étude menée par J. Wojtenka et F. Van Steenbergue (1982) sur la stratégie alimentaire de la truite permet de comprendre comment l'acclimatation d'une espèce introduite est possible. En été et en automne, l'alimentation des truitelles de moins de 14 cm dépend presque exclusivement de la méiofaune benthique, aquatique ou dérivante (Tardigrades, Nématodes, Copépodes, Acariens). Les truitelles de plus de 14 cm se nourrissent d'oligochètes et de larves dérivantes de Limnophyes pusillus ou de Pringleophaga kerguelensis. Des truites et saumons élevés à Kerguelen depuis plus de 10 ans ont migré en mer et il y a depuis deux sous populations et la sous-population anadrome s'apparente aux populations arctiques.

c- Les biocénoses littorales

C'est près du littoral rocheux que se trouvent les biocénoses les plus riches. Les marées sont de faible amplitude. La moyenne est de 90 cm (l'amplitude va de 40 cm à 2m10).

A.Bellido (1982) distingue, un étage *ad littoral* caractérisé par *Tillaea moschata* (D.C.) et *Leptinella plumosa* (Hook) accompagnées d'*Acaena magellanica* quand le milieu devient plus terrestre. L'étage supra littoral est la zone à lichens sur rochers et la zone intertidale, dans laquelle on peut différencier un médio littoral supérieur et un médio littoral inférieur (celui à *Durvillea*).

Ad littoral (de 2,5 à 3,5 m du niveau 0)

Les invertébrés littoraux de ces trois étages ont été étudiés dans une dizaine de stations de la Péninsule Courbet (A. Bellido, 1981) et (A. Bellido et J.P. Cancela de Fonseca, 1988). La méiofaune comprend des Acariens et des Collemboles. Cinq ordres d'Acariens sont présents : Oribates, Acaridiés, Prostigmates et Gamases. Le peuplement d'Oribates d'une des pelouses montre une structure de peuplement presque bispécifique. *Austroppia crozetensis* (Richters, 1908) occupe la partie haute et *Antarcticola georgiae* Wallwork, la partie basse à humidité et salinité plus élevées. Pas de saisonnalité marquée, comme pour tous les peuplements oribatologiques en zone subantarctique. Les Collemboles sont nombreux et toujours présents.

La macrofaune se compose d'insectes : Thysanoptères, Homoptères, Psocoptères, Coléoptères, Hyménoptères et Diptères.

Les mousses sont sur roche ou au sol. Les lichens (*Xanthoria sp*. et *Verrucaria sp.*) et l'algue chlorophycée *Prasiola sp.* sur des rochers sont soumis aux embruns salés et humectés souvent.

Dans la partie la plus basse de cet étage, la végétation laisse la place à des lichens du genre *Buellia* à apothécies noires dans lesquels vivent 5 espèces d'Oribates présents aussi dans les lichens des deux autres étages.

Les laisses de mer sont nombreuses dans cet étage, mais se rencontrent aussi dans l'étage supra littoral qui est exondé lors des fortes marées.

Quand elles sont épaisses et humides, les haptères de *Macrocystis* et les crampons de *Durvillea* qui en constituent l'essentiel sont riches en faunes. Les Diptères comme *Anatalanta aptera*, essentiellement nécrophages y sont très abondants (P. Trehen et all. 1988).

Les microarthropodes sont présents. Les Oribates sont peu nombreux et ne représentent que 2,5 % de la méiofaune. Les Acariens les plus nombreux sont les Acaridida avec 89,2 % de la faune avec quatre espèces seulement : *Algophagus antarcticus* Hugues, *A. semicollaris* Fain, *Austranoetus kerguelenensis* Fain et *Amyzanoetus halophilus* Fain. Trois espèces de Collemboles complètent cette faune.

Supra littoral (de 1,75 à 2,5)

Cette zone est affectée par les marées de vives-eaux. C'est la zone des lichens sur rochers *: Caloplaca* dans la partie supérieure, *Verrucaria*, dans la partie inférieure.

Des laisses de mer peuvent également s'y trouver, moins épaisses et moins durables que dans l'étage *ad littoral*. La faune est la même.

Médio littoral (de 0 à 1,75 m)

La zone intertidale présente deux milieux intéressants, les algues et lichens sur des platiers rocheux et les épilithes sur les rochers plus ou moins verticaux

Platiers rocheux

Les algues sont nombreuses les dalles plates **:** *Chaetomorpha sp., Porphyra sp., Chaetangium sp., Enteromorpha*, etc.

Les Oribates

Halozetes crozentensis (5000 ex/1000cc) dans les mousses, *Halozetes belgicae* ssp. A = *Halozetes nitens* Travé l'espèce la plus abondante dans les lichens, et surtout *Porokalunna rotunda, Halozetes belgicae* ssp. A'= *Halozetes deminutus* Travé et *Alaskozetes antarcticus* dans les algues *Prasolia*. Ces quatre dernières espèces sont des Thalassobiontes strictes.

Les autres groupes d'Acariens sont fréquents, mais peu nombreux à l'exception d'un Nanorchestidé très abondant dans un prélèvement de mousse (27 000 ex./100cc). Les Acaridida présents appartiennent à trois espèces : *Neocalvolia travei, Austronoetus kerguelensis* et *Hyadesia antarcticola*

Epilithes

Dans cette zone, Acariens terrestres et Halacariens se côtoient. Deux espèces d'Oribates dominent, *Halozetes marinus* et *H. intermedius*. Dans les algues vivent les larves de Diptères et de Coléoptères et une faune marine composée d'Oligochètes, d'Enchytréides, de Nématodes, de Mollusques lamellibranches et Gastéropodes, de Tardigrades, de Crustacés (Copépodes, Amphipodes, Isopodes).

A. Bellido et M ; Bertrand, (1981) citent quatre espèces nouvelles terrestres, deux dans le milieu interstitiel marin et décrivent une espèce de cette zone : *Echiniscoides travei* (Tardigrade)*, a*ssociée à des algues de l'étage médiolittoral.

Lichens Verrucaria

Une étude expérimentale, commencée à Kerguelen et poursuivie pendant près de deux ans au Laboratoire de Banyuls (J. Travé, 1988) dans des lichens *Verrucaria*, a mis en évidence, dans un fragment de basalte de 977 mm2, la densité exceptionnellement élevée d'une acarocénose composée de quatre espèces, seuls mesobiontes présents dans ces lichens. (plus de 1 210 000 individus au mètre carré, pour quelques millimètres d'épaisseur) :

Halozetes intermedius : 82 adultes, 341 nymphes, 63 larves.

Hyadesia kerguelensis et H. halophila : 303 adultes et immatures

Isopractus magnus, Halacarien : 393 adultes et immatures

Des fragments de rocher d'une surface de 1000 cm², ont été immergés et mis dans les conditions les plus proches possible de celle de Kerguelen (t° : 4 °C - salinité). Les soins apportés à ce système ont permis l'étude détaillée des quatre espèces concernées pendant près de deux années : adaptations morphologiques, éthologiques et biologiques — degré de résistance à l'immersion et à la dessiccation.

Des quatre espèces retenues, l'Oribate *H. intermedius* est le plus résistant, viennent ensuite les deux *Hyadesia* (*Acaridida*) et enfin l'Halacarien *Isobractus magnus*.

Macrobiontes

En dehors des faunules interstitielles, il convient de signaler dans les îles subantarctiques françaises les espèces de vertébrés qui vivent une grande partie de leur existence dans le sol et qui s'y reproduisent. Ce sont des espèces venues avec l'Homme, les rats et les chats, mais aussi des espèces d'oiseaux autochtones, les Prions : le Pétrel bleu, le Prion de Forster, le Prion de Salvin, le Prion de la désolation, le Prion de Belcher et le Petit Prion. N'ont pas été pris en compte les parasites de tous ces vertébrés.

Ameronothridae et Podacaridae

Ces deux familles sont proches et certains auteurs les rassemblent en une seule : les *Ameronothridae*.

Elles sont toutes deux des éléments essentiels des milieux littoraux et principalement de l'étage médiolittoral. Dans l'hémisphère nord, les *Ameronothridae* dominent (H. Schubart, 1975). La même année, *A. schubarti* n.sp. était décrite de Californie (G. Weigmann & G. Schulte, 1975. Les dizaines d'espèces connues sont séparées en deux genres *Ameronothrus sensu lato.,* les *Ameronothridae s. lato* et les Hygroribates qui présentent une réduction de la trichobothridie, liée à la vie dans les milieux confinés. Cette adaptation se retrouve chez d'autres Oribates et en particulier chez les Podacaridés.

De nouvelles espèces d'*Ameronothridae* ont été récoltées dans l'hémisphère sud depuis cette mise au point : en Amérique du Sud et en Australie.

Les Podacaridés de Kerguelen ont fait l'objet d'une révision récente (J. Travé, sous presse) pour nommer les espèces qui sont citées sous des noms provisoires dans mes précédentes publications. Dix espèces vivent à Kerguelen : *Podacarus auberti* Grandjean vit dans les phanérogames halophiles dans lesquelles il présente de fortes densités ; *Halozetes crozetensis* est l'Oribate le plus commun dans nos prélèvements (20 %) saxicole, dans les mousses et les lichens halophiles ou non ; *H. marinus, H. intermedius, H.*

nitens Travé, *H. deminutus* Travé (ces deux espèces souvent mélangées) et *H. hirtus* Travé sont les hôtes de l'étage médiolittoral ; *H dilutus* Travé, de petite taille est absente de la zone côtière et vit dans la terre ; dans l'humus de graminées ou *d'Acaena*, dans des nids et des terriers ; *H. misellus* Travé, de petite taille aussi, se distingue des autres espèces de la famille par une formule gastronotique réduite, mais aussi par une néotrichie mâle très forte. On la récolte un peu partout, mais en faible quantité, dans le sol sous des graminées près ou loin du littoral.

3- Milieux interstitiels littoraux de Kerguelen

Trente-sept prélèvements effectués par J. Soyer à Kerguelen (1973) ont permis la récolte d'une faune interstitielle littorale spécifiquement originale, mais classique au niveau générique ou familial.

Cette riche faunule comprend des Acariens, des Nématodes, des Oligochètes, des Amphipodes et des Copépodes Harpacticides

Trente-six espèces de Nématodes ont été relevées (F. de Bovée, p.1041). Trois genres sont représentés par plusieurs espèces, ce qui traduit une différenciation très ancienne de la faune.

Quatorze espèces d'Harpacticides (J. Soyer, p. 1041) ont été récoltées dont seulement 3 sont ubiquistes. Les autres espèces sont toutes nouvelles.

L'amphipode récolté est intéressant (N. Coineau, p.1042). C'est un *Pseudoingolfiella* (Gamaride) dont on ne connaissait qu'une seule espèce, *P. chilensis* (Noodt). Les Gamarides interstitiels sont nombreux et diversifiés, et peuplent les eaux souterraines continentales, littorales et marines.

Les Acariens (J. Travé p.1042) appartiennent à 4 groupes : Gamases, Sarcoptes, Oribates et Halacariens. Parmi ceux-ci, 5 espèces marines et une espèce du genre *Actacarus* typiquement interstitiel et à répartition mondiale.

L'espèce récoltée est identique ou très voisine de *A. illustrans* Newell connu d'Alaska, de Méditerranée et de mer Noire. Elle était représentée par de nombreux individus à tous les stades de développement.

CONCLUSION

Les milieux interstitiels, qu'ils soient terrestres ou aquatiques, sont peuplés par des microbiontes, des mesobiontes et des macrobiontes, représentant une diversité spécifique considérable (au moins les 2/3 des espèces vivantes), ignorés des médias malgré les innombrables travaux qui leur sont consacrés. Il en est de même pour les écotones et les milieux annexes, comme le montre cette synthèse des recherches. Elle est probablement imparfaite, mais semble nécessaire pour mettre à la lumière ces vies discrètes et cachées.

Une multitude d'espèces animales ou végétales dépendent aussi des sédiments dans lesquels elles passent une partie de leur existence, pour s'y développer (graines, pontes) ou se protéger des prédateurs ou des aléas du monde épigé.

Les espèces endogées, par l'intermédiaire des écotones et des milieux annexes, par leurs capacités adaptatives et évolutives ont essaimé dans les milieux épigés. Celles qui ne volent pas et sont de petite taille (Tardigrades, Rotifères, Acariens, etc.) font partie du plancton aérien et comme les graines ou les spores (90/100, des espèces végétales) se dispersent par anémochorie.

Même s'ils représentent une très grande part de la diversité spécifique, les microarthropodes du sol n'ont fait l'objet de recherches approfondies que dans peu de cas (cf. chap.III, p20). Beaucoup reste encore à découvrir et les moyens mis maintenant à la disposition de la recherche permettent de travailler plus vite et mieux. Que de beaux sujets de recherches et de découvertes en perspectives.

Les milieux interstitiels jouent sans conteste un rôle essentiel dans la biodiversité spécifique mondiale. Ils ne sont pas à l'abri des agressions humaines : forages, extractions, polluants. Depuis longtemps tous les dangers qui menacent la nature sont connus (J. Dorst, 1965). Depuis peu, la pollution par les plastiques s'est ajoutée à cette longue liste et c'est l'une des plus préoccupantes. Il serait très intéressant de savoir quel est l'impact des polluants et en particulier des micros et nanoparticules de plastiques sur les êtres vivants dans le sol d'une forêt comme celle de la Massane protégée par le couvert forestier. Nous devrions avoir les moyens de répondre à cette question.

L'exemple de la Massane dont la diversité spécifique est remarquable, sur une surface de 330 ha seulement est réconfortant. Pour les milieux littoraux étudiés, la RNN du mas Larieu, sur la commune d'Argelès est aussi protégée, de même que la Côte rocheuse avec la RNN de Cerbère Banyuls située dans le Parc Naturel marin du Golfe du Lion. La France compte maintenant un très grand nombre d'espaces protégés en métropole et outre mer. Depuis près d'un siècle, tous les pays ont créé des protections pour leurs richesses naturelles, depuis les déserts jusqu'aux forêts tropicales, des mers aux océans et de l'antarctique à (espérons-le) l'Arctique.

Le changement climatique, un des problèmes majeurs de nos jours, s'il affecte très peu ou pas du tout les milieux interstitiels, met en danger le monde vivant épigé et même celui des écotones, des épiphytes et des épilithes. De nombreux travaux scientifiques alertent quotidiennement l'opinion publique. L'avifaune est particulièrement sensible aux changements du climat auxquels s'ajoutent les pollutions et le développement insoutenable[6].

.Les scientifiques ont bien compris la nécessité de mettre tous les moyens en œuvre pour améliorer nos connaissances. C'est pourquoi le vénérable Laboratoire Arago est devenu l'Observatoire Océanologique de Banyuls doté d'un biodiversarium marin et terrestre : observer-comprendre-agir. Cette dernière action appartient aux décideurs.

6 Le français est la seule langue au monde qui ait traduit Sustenable development en développement durable. Ce qui veut dire exactement le contraire.

GLOSSAIRE

De nombreux termes concernant les écosystèmes aériens et souterrains permettent aux descripteurs de différentes disciplines de préciser leur propos. Ce glossaire ne précise que les termes employés ici. Dans la mesure du possible on a essayé de réduire le nombre des synonymes. C'est le cas de bionte.

Annexes : du sol ou des sédiments. Habitats temporaires ou stables pour des espèces proches des espèces hypogées.

Arboricole : qui vit dans les arbres.

Bionte : généralement composé d'un préfixe. Pourrait remplacer « être vivant » :
- aerobionte : vie aérienne,
- hydrobionte : vie aquatique,
- hygrobionte : vie dans un milieu humide,
- xérobionte : vie dans un milieu sec,
microbionte (0 à 0,2 mm), mésobionte (de 0,2 mm à 1,5 mm), macrobionte (+ de 1,5 mm).

Cavité : espace de taille variable, naturel ou creusé par un être vivant, dans le sol, la roche, ou un végétal.

Corticicole : qui vit dans les écorces.

Écotone ★ : interface entre deux milieux. La litière en forêt est un écotone important. Le trottoir d'algues calcaires sur les rochers, aussi.

Endobionte : vit à l'intérieur (ex; les bactéries endolittiques dans les roches en Antarc

Endogé : vit dans le sol profond.

Épibionte : vit à la surface d'un être vivant (ex. Holothuries, Ascidies).

Épigé : vit au-dessus du sol.

Épilithe : vit sur un minéral.

Épiphyte : vit sur un végétal.

Humicole : vit dans l'humus, c'est-à-dire dans la couche de fermentation, sous la litière. Très riche en matière organique et en biontes. Ces complexes humiques sont analysés par les biochimistes (B. Berg et R. Landowsky, 2006).

Hypogé : souterrain, édaphique, dans le sol ou le sédiment.

Infracorticicole : vit sous les écorces.

Lichenophile : vit dans les lichens.

Litièricole : vit dans la litière.

Microarthropodes : Arthropodes de petite taille (de 0,2 mm à 1,5 mm). Font partie des mesobiontes. Très présents dans ce travail.

Microhabitat : habitat de petite taille pour des micro- ou mesobiontes. Les galles végétales en sont un très bel exemple (J. Garrigue, 1994, Travaux de la Massane n° 37 – Première contribution à la connaissance de galles).

Milieux interstitiels : recouvrent la surface de la terre à l'interface air ou eau, douce, saumâtre ou salée.

Mixobionte : passe seulement une partie de sa vie dans le sédiment (F. de Bovée et J. Soyer, 1974). Peut être généralisé pour les sols (graines, œufs, larves, etc.).

M.S.T. : milieu souterrain terrestre : porosité plus élevée que celle du sol (milieu interstitiel), due à la présence de fentes ou d'espaces intercommunicants (Jubertie & all., 1980).

Muscicole : qui vit dans les mousses.

Mycorhize : relation symbiotique entre un champignon et le tissu racinaire d'un arbre.

Myrmécophile : vit dans les fourmilières.

Pholeophiles : vit dans les terriers.

Saxicole : vit sur les rochers.

Termitophiles : vit dans les termitières.

Troglobie : = cavernicole. Vit dans les grandes cavités souterraines (grottes, galeries de mines). Les biospeléologues ont leur propre vocabulaire (revues spécialisées).

TRAVAUX CITÉS

Certains travaux ne sont pas cités pour ne pas allonger le texte, mais ont été consultés. Ils sont récents et se rapportent souvent à des avancées récentes dans les milieux interstitiels. Ils sont signalés par un astérisque*.

- Abbadie, L. et Lateltin, E. (2005) Biodiversité, fonctionnement des écosystèmes et changements globaux. Biodiversité et changements globaux IV, Adpje : 81-95
- Allens, G. (2019) Main basse sur nos forêts, Seuil/Reporterres 1-170.
- Amigo, J.-J. Et all. Annexe III. Inventaire faunistique et répartition des espèces : 68 pp.
- André, H. M. et Lions J.-CL. Edit. (1989) L'ontogenèse et le concept de stase chez les Arthropodes. Colloque S.A.L.F. Banyuls-sur-Mer, 1988. AGAR Publishers, Belgique : 158 pp
- Angelier, E (1953). Recherches écologiques et biogéographiques sur la faune des sables submergés. Arch. zool. exp., XC, 2 : 37 — 161
- Angelier, E., 1954. Halacariens des sables littoraux méditerranéens. Vie Milieu, 4 (2) : 281-289.
- Arnaud, P. M., 1974 - Contribution à la bionomie benthique antarctique et subantarctique. Téthys, 6 (3)
- Athias-Binche, F. (1977) Étude quantitative des Uropodides (Acariens : Anactinotriches) d'un arbre mort de la hêtraie de la Massane. I. Caractères généraux du peuplement. Vie Milieu, 27 (2 C) : 157175.
- Athias-Binche, F. (1981-1983) Écologie des Uropodes édaphiques (Arachnides, Parasitiformes) de trois écosystèmes forestiers Vie et Milieu 1 31 (2) : 137-147 ; 2 31 (3-4) : 221-241 3, 32 (1) 47-60 ; 4 32 (3) : 159-170 ; 5 33 (1) : 93-109 ; 6 (33) 2 : 93-109.
- Athias-Binche, F. (1994) La phorésie chez les Acariens. Aspects adaptatifs et évolutifs. Éditions du Castillet, 66 000, Perpignan : 179 pp
- Bachelier, G. (1963) La vie animale dans les sols. Iniçt.Doc.tech., n° 3, ORSTOM, Paris : 279 pp
- Bellido A. (1982) Les biocénoses du littoral rocheux des îles Kerguelen. C.N.FR .A., 51, pp. 81–92.
- Bellido, A. & M . BERTRAND , 1981 . Echiniscoides travei n . sp., un Tardigrade marin des îles Kerguelen (Heterotardigrada). Bull. Mus. natn . Hist . nat . Paris , 3 : 789 – 798
- Bellido A. & CANCELA DA FONSECA J.P. – Spatiotemporal organization of oribatid Mites community in a littoral turfin the Kerguelen Archipelago. Pedobiologia, 31, 1988, pp. 239–246.
- Berg, B. & Landowski, R. (2006) Litter Decomposition a guide to carbon and nutrient turnover. Advances in Ecological research, 38, 1–436
- Berland L., 1947. — Croisière du Bougainville aux îles australes françaises. XVI. Araignées (Mém. Mus. nat. Hist. nat. Paris, n. s. XX, p. 53-64)
- Bertrand, M & Coineau Y. (1978-1979). Une nouvelle forme biologique euédaphique d'acariens. Akrostoma coralloides N. sp Labidostomidae aveugle. Vie et Milieu vol. 28 et 29, fasc.1, Sér.C ; 101-110.
- Block, W. (1982). Cold hardiness in invertebrate poikilotherms. Comp. Biochem. Physiol. 73A: 581–593.
- Block, W. (1992 An Annotated Bibliography of Antarctic Invertebrates (Terrestrial and Freshwater). British Antarctic Survey, Cambridge, , V et 263 pages.
- Bocquet, C., Génermont, J. et Lamotte, M. (1976-1977). Les problèmes de l'espèce dans le règne animal. I, Mém. Soc. Zool. Fr., 38, 340 pp; T. II, Mém. 39 Soc. Zool. France : 381 pp. T. III, Mém. 40 Soc. Zool. France : 452 pp.
- Bodiou, J.-Y. (1975). Copépodes harpacticoïdes (Crustacea) des sables fins infralittoraux de Banyuls-sur-Mer. I – Description de la communauté. Vie et Milieu 25 : 313–330.
- Bœuf, G. (2007) Quel avenir pour la biodiversité ? Premier Colloque du Collège de France à l'étranger, Bruxelles, 8-9 mars 2006. J.P. Changeux et J. Reisse Edit., Odile Jacob, Paris : 29 pp
- Boixo, P. De, (1889) Procès-verbal d'Aménagement de la forêt communale d'Argelès-sur-Mer « extrait ». Adm. Des forêts Doc. Dactylo. Photocop. De l'ONF : 10 pp.
- Boixo, P., de (1893) Notice sur les forêts et le reboisement dans les P.-O.,
- Bonnet, L. (1964) Le peuplement Thécamébien des sols. Rev.Ecol. Biol. Sol. 1 (2) 123-408
- Bonnet, L., 1981.- Thécamoebiens (Rhizopoda, Testacea). Publ. Com. Française des Recherches Antartiques (C.N.F.R.A.), ns 48, Biol. des Sols. pp : 23- 32
- Bouché, MB. (1981). Les Lombriciens (Oligochaeta) des Terres australes françaises. Colloque sur les écosystèmes subantarctiques, CNFRA, 51, 175-180
- Boucher G., 1974. — Premières données écologiques sur les Nématodes libres marins d ' une station de vase terrigène côtière de Banyuls. Vie Milieu, 23, p.
- Boullard, B. (1967) VIE INTENSE ET CACHÉE DU SOL - ESSAI DE PEDOBIOLOGIE VÉGÉTAL Flammarion, 309 p.

- Boury-Esnault N (1971) Spongiaires de la zone rocheuse de Banyuls-sur-Mer. II. Systématique. Vie Milieu B 22:287–350
- Bovée de Fr. (1981). Ecologie et dynamique des Nématodes d'une vase sublittorale (Banyuls-sur-Mer), Thèse, Paris : 195pp.
- Bovée de Fr., Coineau, N., Soyer, J. Et Travé, J. (1973), Sur l'existence d'une faufile interstitielle littoral dans l'Archipel des Kerguelen (T.A.A.F.), Compte-rendu de l'Académie des sciences de Paris, T. 276, série D. 1941-1944
- Cassagnau, P. (1961) Ecologie du sol dans les Pyrénées centrales. Problèmes d'Ecologie, Hermann, 1-235
- Centelles, J. (2006) Les dedans de la mer Méditerranée - De la Méditerranée aux étangs et marécages. Banyuls, Ed. Méditerranée, ed. n° 1 1979.
- Changeux, J.-P., (1961) Contribution à l'Etude des Animaux Associés aux Holothuridés, Hermann, Paris, 124 p.
- Coiffait, H. (1958) Les Coléoptères du sol. Suppl.7. Vie et Milieu, 1-204.
- Coineau, N. (1971) Les isopodes interstitiels. Documents sur leur « écologie et leur biologie. Mémoires du Museum national d'histoire naturelle, nouvelle série, série A, zoologie T.64 : 1-170.
- Coineau, N. 1970. Isopodes interstitiels de l'île d'Eubée (Gréce). Biologia Gallo-Hellenica 3 : 99–104.
- Coineau, Y. (1972) Les peuplements des sables littoraux et souterrains, CRFP Université de Perpignan : 69pp.
- Coineau, Y. (1974 a) éléments pour une monographie morphologique, écologique et biologique des Caeculidae. Mémoires du Museum national d'histoire naturelle, nouvelle série, série A, zoologie T.81 : 1-299.
- Coineau, Y. (1974 b) Introduction à l'étude des microarthropodes du sol et de ses annexes. Documents pour l'enseignement pratique de l'écologie. Doin, edit, Paris 1-118
- Coineau, Y. et Cleva, R. (1993) les frontières de l'invisible. Le micro-300 Hachette jeunesse : 1-55
- Coineau, Y et Massoud, Z. (1977) C.R. Acad. Sc. Paris, 285 Série D : 1073-1074. Découverte d'un nouveau peuplement psammique : les microarthropodes du milieu interstitiel aérien dans les sables fins.
- Coineau, Y. et Travé, J., 1964 — Dendrouropoda petiti sp. n. (Acariens, Mésostigmates), espèce nouvelle du littoral catalan. Vie et Milieu, suppl. 17 [Volume jubilaire dédié à Georges Petit], pp. 345-354.
- Cour, P. (1958). — À propos de la flore de l'archipel de Kerguelen, Bull. T.A.A.F. 4-5 : 10-32.
- Courtecuisse, R. et B. Duhem (1994) Les champignons de France, Eclectis, Paris : 448 pp
- CSPNB, (2008) L'arbre, la rivière et l'homme, MEDAD/D4E. 64 pp
- Cuenot, L. (1932) Tardigrades, Faune de France, 24, Paris : 1-96
- Dalenius, P. and Wilson, O. (1958). On soil fauna of the Antarctic and of sub- Antarctic Islands. The Oribatidae (Acari). Arkiv för Zoologi 2: 393–425.
- Danielopol, DL., Artheau, M., Marmonier, P., (2009). Site prioritisation for the protection of rare subterranean species. The case of two ostracods from southern France. Freshwater Biology, 54:877–884.
- Davaine P. Beall E (1982). Introduction de Salmonidés dans les Terres Australes et Antarctiques Françaises. CNFRA, 51: 289–300.
- Davis, R. C, 1981. Structure and function of two Antarctic terrestrial moss communities. Ecol. Monographs 51(2), 125–143.
- De Bovée, F. (19) écologie et dynamique des Nématodes d'une vase sublittoralle supprimer
- Deharveng, L. (1981J). Collemboles des îles subantarctiques de l'Océan Indien. Mission I. Travé 1972-1973. Biologie des Sols, Comité National Franyais des Recherches Antarctiques, 48, 33-108.
- Deharveng, L. & Travé, J. (1981). Écologie des Oribates (Acariens) et des Collemboles (Insectes) de Kerguelen. Biologie des Sols, Comité National Français des Recherches Antarctiques, 48, 109-148
- Delamare Deboutteville, Cl. (1951) Microfaune. du sol des pays tempérés et tropicaux, suppl. 1 Vie et Milieu : 1-160
- Delamare Deboutteville, Cl. (1960) Biologie des eaux souterraines littorales et continentales. Hermann, Paris, 1-740
- Delamare-Deboutteville, C. & P. Bougis, 1951. Recherches sur le trottoir d'algues calcaires effectuées à Banyuls pendant le stage d'été 1950. Vie Milieu 2 : 161 – 181.
- Delarue D. et Masse L. - La végétation aquatique et subaquatique des rivières, à bordure de facies tourbeux, du Sud de la Peninsule Courbet — Iles Kerguelen (Terres australes et antarctiques françaises). CNFRA 1982, 51 : 51-63
- * Desbruyères, D. (2010). Les trésors des abysses. Edit. Quae
- *Dinet A., 1980. – Répartition quantitative et écologie du méiobenthos de la plaine abyssale atlantique. Thèse Dr d ' État, Université d 'Aix - Marseille 11, 576 p.
- *Dinet, A. 1995. Neuvième Conférence internationale sur la méiofaune (p23-29) Palais des Congrès, Perpignan, France, 114 pp.

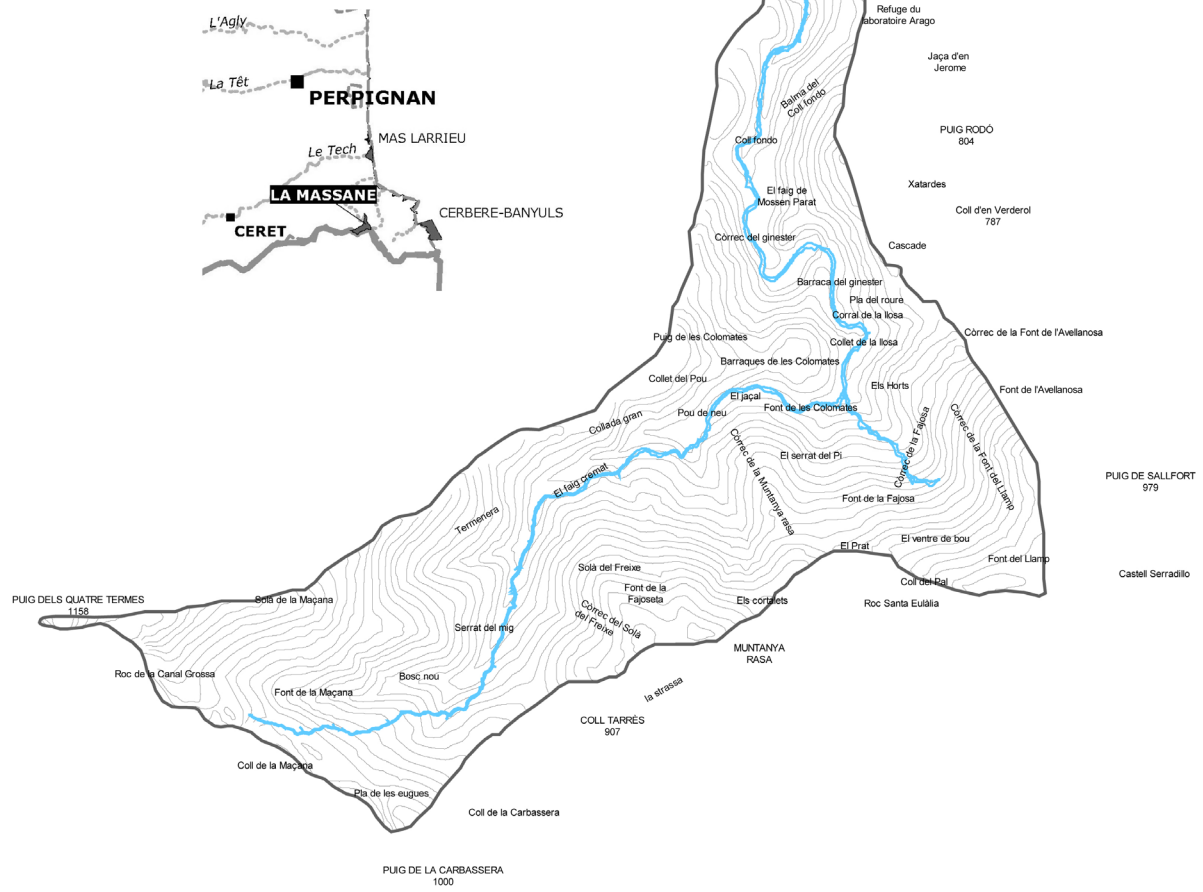
- Dole-Oliver, MG., Castellarini, F., Coineau, N., Galassi, DMP., Martin, P., Mori, N. Vadecassas, A., Gibert, J. (2009) Toward an optimal strategy to access groundwater biodiversity: comparison across six european regions. Freshwater Biology, 54:777–796.
- Dorst J. (1969) Avant que la nature meurt. Delachaux et Niestle, 2e édit. 538pp.
- Dossier scientifique R.N. du complexe littoral de Canet Saint-Nazaire, (1983) dépt. Des Pyrénées-Orientales Prospection de classement. Secrétariat d'État à l'environnement D.P.N. Association Ch. Flahault, Perpignan
- Ducarme, X. (2003) Convergences et divergences microadaptatives chez les acariens endogés et cavernicoles. Thèse, U. C. Louvain : 173 pp
- *Euzen, A. Eymard, L. Gaill, F. (2013) Le développement durable à découvert. C.N.R.S. Éditions ; 1-363
- Fain, A . , 1981 . Notes on the Hyadesiidae HalBERT , 1915 and Algophagidae FaiN , 1974 nov . tax . (Acari , Astigmata) with a redescription of Hyadesia curassaviensis Viets , 1936 and H . sellai Viets, 1937. Acarologia, 22 : 47 - 61
- Fain, A. (1976) Les Oribates (Acariens) des Archipels de Kerguelen et Crozet : essai biogéographique. Comité nation. fr. Rech. antarct., Fr., (1976), no 41, 61-72
- Fain, A. (1977) Nouvelles observations sur les acariens récoltés par le Dr. J. Travé aux îles Saint-Paul et Nouvelle Amsterdam (astigmates). Acarologia, 18, pp. 553-567.
- Ferreira, D., Dole-Oliver, Malard, F., Deharveng, L. Gibert, J. (2003). Faune aquatique souterraine de France : base de données et éléments de biogéographie. Karstologia, 42 : 15-22
- Fiala-Medioni, A. (1973). Bryozoaires du benthos Rocheux de Banyuls-sur-Mer Inventaire faunistique et notes écologiques. Vie Milieu, Ser. A 23, 273—308.
- Fons, R. (1975) Contribution à la connaissance de la musaraigne étrusque, Suncus etruscus (Savi, 1822), 189 pp
- Garrigue, J. (1994). Première contribution à la connaissance des galles.T.37
- Gay, C. 1982. Les eaux douces des îles Kerguelen et leur peuplement en entomostracés. CNFRA, 51 : 93-99
- Ghilarov, M. S. (1959) Adaptations of insects to soil dwelling. Proced.of the XVth International Congress of Zoology, London: 534–557
- Ghilarov, M. S. (1961) Évolution des modes d'insémination chez les insectes au cours de leur phylogenèse. Scientia, 55e année, 10e série
- Grandjean, F. (1941) Statistiques sexuelle et parthénogenèse chez les Oribates (Acariens) C.R. A.Se., 212 : 433-467
- Guille, A. (1970) Bionomie benthique du plateau continental de la côte catalane française. II. Les communautés de la macrofaune. Vie et milieu, vol. 21, fasc. 1. B ; 149-280
- Guille, A. et Soyer, J. (1970) Bionomie benthique du plateau continental de la côte catalane française. I. Physiographie. Vie et Milieu vol 21, fasc. 1.B : 137-148
- Hartenstein, R. (1962) Soil Oribatee V. Investigations on Platynothrus pelter (Acarien - camisicdae) Annals of te entomological Society of America, vol. 55, N°6 : 709-713
- Izarra, DC. (1980) Les collemboles de la forêt de la Massane. Trav. Labo Ecobiol/Arthrop. Edaph. Toulouse 2 (4) 1-7
- Juberthie, Ch. (1975). Vie souterraine et reproduction. Bul. Soc. Zool. France Vol.100 (2):177-201
- Juberthie, Ch.. 1989. Insularité et spéciation souterraine. Memoires de Biospeologie 16:3-14.
- Juberthie, Ch., Delay, B., Bouillon, M. (1980 a). Extension du milieu souterrain en zone non calcaire : description d'un nouveau milieu et de son peuplement par des Coléoptères troglobies. Mémoires de biospéologie. Évolution des Coléoptères souterrains et endogés. Soc. biosp. Moulis, 7.
- Juberthie, Ch., Delay, B., Bouillon, M. (1980 b). Sur l'existence d'un milieu souterrain superficiel en zone non calcaire. C. R. Acad.Sc. Paris t.290 (7 janvier 1980) série D-49-52.
- Juberthie C, Juberthie-Jupeau L (1963) Sur la neurosécrétion et la reproduction d'un palpigrade souterrain. Spelunca Mem 3:185–189
- Juberthie-Jupeau, L. (1975). La ponte d'un Crustacé Décapode souterrain : cycle saisonnier et influence biologique, Ann. Spéléol, 1975, 1,167-171
- *Khripounoff, A., Desbruyères, D., CHARDY, P. - 1980 - Les peuplements benthiques de la faille Vema : données quantitatives et bilan d'énergie en milieu abyssal. Oceanologica Acta, vol. 3, n° 2.
- Knoepffler, L.-Ph. 1962) Contribution à l'étude du genre Discoglossus (Amphibiens, Anoures) Thèse Univ. Paris : 96 pp
- Lanyton, R.E. (1985) Key environnement antarctica B.A.S. chap.3a, 73-105
- Laubier L. 1986. Des oasis au fond des mers, Le Rocher, Paris, 155 p.
- Laubier, L., 1966. Le coralligène des Albères. Monographie biocénotique. Annls Inst. oceanogr., Monaco, 43 (2) : 1–316.
- Lawrence, J. W., McClintock, J. B. (1987). Intertidal invertebrate and algal communities on the rocky shores of the Bay of Morbihan, Kerguelen (South Indian Ocean). P.S.Z.N.I. Mar. Ecol. 8(3): 207–220

- LE COHU R., 1982 - Les espèces endémiques de diatomées aux îles Kerguelen. Colloque Ecosystèmes Subantarctiques. 1981. Paimpont, Com. Nat. Fr. Rech. Antarct. 51 : 35-42
- Le Hêtre, 1982. INRA, LOUIS-JEAN : 1-613
- Lions, J.-C. (1972) Écologie des Oribates (Acariens) de la Sainte-Baume (Var) Thèse - Université de Provence, 549 pp.
- Magdalou, J.-A., Hurson, C. Et Garrigue, J. (2009) Dynamique du bois met et impacts des crues sur quelques espèces riveraines d'un petit fleuve côtier méditerranéen : la Massane. Travaux de la Massane n° 80 : 33pp.
- Margalef, R. (1974) Ecología. Barcelone, Ed. Omega, 951 p.
- MARS P., MATHELY J. et PARIS J. (1957) -Remarques sur le gisement quaternaire sousmarin du Cap Creus, C. R. À cad. Sci., 242, p. 1940.
- Massoud, Z. (1971) Un élément caractéristique de la pédofaune : les Collemboles. La vie dans les sols. Aspects nouveaux Études expérimentales. Gauthiers-Villars Edit. : 335-388
- Médioni, A. (1968) Les Ascidies et les Bryozoaires des fonds rocheux de Banyuls-sur-Mer. Écologie et Systématique. Thèse de 3e cycle.
- Monniot, F. (1962). Recherches sur les graviers a Amphioxus de la région de Banyuls-sur-Mer. Vie et Milieu 13:231—322.
- Moubayed, J. (1986) La rivière Massane inventaire faunistique et recherches écologiques. Travaux de la Massane n° 21 : 61pp.
- Mulder, Chr. And all (2011) A. Below ground perspective on Dutch agroecosystems: How soil organisms interact to support ecosystem services. Advances in ecological research, 44 :277–357
- Nicolau-Guillaumet, P., 1959. Recherches faunistique et écologique sur la rivière « La Masane ». - Vie Milieu, 10 : 217-266. (viii-1959).
- Norton, R., Bonamo, P., Grierson, J. and Shear, W. (1988) Oribatid mite fossils from a terrestrial Devonian deposit near Balboa, New York. J.Paleont., 62 (2): 259–269.
- Parmentier, S. (1991). Étude de la croissance de hêtres dans la, Réserve Naturelle de la Massane, Travaux 30 : 1-32
- Plaisance, G. et Cailleux A. (1958) Dictionnaire des sols ; La maison rustique : 1-604
- Pourriot, R. (1965) Recherches sur l'écologie des Rotifères suppl. 21, Vie et Milieu : 1-224
- Prévost, J., et J. L. Mougin, 1971. Guide des oiseaux et mammifères des Terres Australes et Antarctiques Françaises. Delachaux et Niestlé Editeurs, Paris.
- Prodon, R. (1988) Dynamique des systèmes avifaunes — végétation après déprise rurale et incendies dans les Pyrénées méditerranéennes siliceuses. Th. : sci. Nat.: Paris G : 1–333
- Prodon R., Fons R., Athias-Binche, F., « The impact of fire on animal communities in Mediterranean aera », dans L. Trabaud (dir.), The role offire in ecological systems, p. 121–157
- Pugh, P.J.A. (1993) A synonymic catalogue of the Acari from Antarctica, the sub- Antarctic Islands and the Southern Ocean, Journal of Natural History 27, 323–421
- Rapport (2017) State of europe's seas. European environment agency 216pp.
- Razouls, C. (1987) Fascicule de travaux dirigés 1. Généralités sur le plancton : 27pp
- Reuman, D.C. and all. Human and Environmental factors influence soil faunal abundance. Mass Allometry and Structure. Advances in ecological research, 41 :46–81.
- Reyes, D. (1970) Bionomie benthique de deux canyons sous-marins de la mer catalane : le rech du Cap et le rech Lacaze-Duthiers. Thèse Fac. Sci. Paris. 251 pp.
- Rioux, J.-A., Roux, J. i Pignatti, S. (1955). Les associations littorales des « Albères » (étude critique). Vie Milieu, VI : 1-37.
- Schäffer et all. (2010) Ancestral state reconstruction reveals multiple independent evolution of diagnostic morphological characters in the "Higher Oribatida" conflicting with current classification schemes. Evolutionary Biology, 10 : 246:17 pp
- Schubart, H . 1975 . Morphologische Grundlagen für die Klärung des Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Milbenfamilie Ameronothridae (Acari : Oribatei) . Zoologica , Stuttg . 123 : 23 - 91
- Schuster , R . , 1962 . Das marine Littoral als Lebensraum terrestrischer Kleinarthropoden . Int . Rev . ges . Hydrobiol. 47 : 359 – 412.
- Schuster, R. (1956). — Das kalkalgen- trottoir an der côte des Albères als Lebensraum terricoler Kleintiere. Vie et Milieu, 7 (2) : 242-257
- Silvain, J.F et all (2009) Prospective pour la recherche française en biodiversité, Fondation pour la recherche en biodiversité, 96pp.
- Somme,, L. (1985) Terrestrial habitats invertebrates key environnements antarctica.chap. 3 b :106-117
- Somme, L., Stromme, A. and Zachariassen, K.E. 1993. Notes on the ecology and physiology of the Antarctic oribatid mite Maudheimia wilsoni. Polar Res., 12: 21-25.
- Soyer, J. (19) III Bionomie benthique du plateau continental de la côte catalane française. III. Les peuplements de Copepodes harpacticoïdes (Crustacés). Vie et Milieu vol.21, (2B) : 337511.
- Strassens, R . 1981 . On the Thysanoptera (Insecta) from some islands in the sub – antarctic part of the Indian Ocean . Publications de le Comité national français des Recherches antarctiques 48 : 159 - 169

- Taberly, G. (1984) Recherches sur la parthénogenèse de deux espèces d'Acariens Oribates : Trhypochthonius tectorum (Berlese) et Platynothrus peltifer (Koch) Thèse, Toulouse : 222 p., III pl. hors texte.
- Taberly, G. (1996) in Travé, J, André H.M., Taberly. G et Bernini, F. Études en acarologie n° 1, edit AGAR.54-62.
- Théodorides, J. (1955) Contribution à l'étude des parasites et phorétiques de Coléoptères terrestres suppl. 4, Vie et Milieu : Hermann et Cies éditeurs : 1
- Thérézien, Y. 1976. Algues d'eau douce des îles Kerguelen et de l'archipel des Crozet (à l'exclusion des diatomées). CNFRA, 41 : 21—57
- Travé, J. (1958) Quelques remarques sur la microfaune des laisses d'étang. 83e Congrès des Sociétés Savantes : 611-618
- Travé, J (1963) Écologie et Biologie des Oribates (acariens) saxicoles et arboricoles. Supp 14 Vie et Milieu, 1-267
- Travé, J. (1964) Andacarus watsoni, n. sp. «Acarien, Oribates,) de l'île Macquarie. Pacific Insects Monograf 7 (supplement) : 647-662.
- Travé, J. (1972) Premières données sur le Halacariens (Acariens) interstitiels de Grèce. Biol. Gallo-Hellen., 4, 1 : 61-70.
- Travé, J., Preliminary observations on Kerguelen Island Oribatei (Observations préliminaires sur les Oribates de l'archipel de Kerguelen], International Congress of Acarology, 4th, Saalfelden, Austria, 1974. Proceedings, Budapest , Akadémiai Kiadó, 1979, p.39-45
- Travé, J. (1981). Les biocénoses halophiles d'acariens de l'Archipel de Kerguelen. Biologie des Sols, Comité National Français des Recherches Antarctiques, 48, 149-158Travé J. [1982] Structure des peuplements de microarthropodes à Kerguelen. Essai de synthèse. C.N.F.R.A., 51, pp. 73- 80.
- Travé, J. [1983] Les microarthropodes du sol et de ses annexes [des Acariens Oribates principalement] en bordure de l'étang de Canet. Annexe IV, recueil de notes : pp. 40-50.
- Travé, J. [1984] Contribution à l'étude des Oribates [Acariens] de l'île de Port-Cros [Parc National] Parc National Port-Cros, Fr., 10 : 119-150.
- Travé, J., 1988. Contribution à la connaissance des acariens littoraux de l'archipel de Kerguelen : quelques aspects des stratégies adaptives. CNFRA [Com. Natl. Fr. Rech. Antarct.] 58 : 111-127
- Travé, J. [1989] Biogéographie, origine des peuplements et insularité : les micro arthropodes terrestres des Terres australes et antarctiques françaises. Colloque sur les recherches françaises dans les Terres Australes CNRFA 59 :49-59
- Travé, J., [sous presse] Les Halozetes (oribates, acariens) du groupe *belgicae* de l'archipel de Kerguelen. 20 pp, 6 figures.
- Travé, J, André H.M., Taberly. G et Bernini, F. [1996] Études en acarologie n° 1, edit AGAR.1-110.
- Travé, J., Gadea, E. et Delamare Debouteville, C. [1954], Vie et Milieu, t. V, fasc. 2 01-214
- Tréhen, P., Vernon, P., Delettre, Y.R. & FRENOT, Y.–1987–. — Organisation et dynamique des peuplements diptérologiques à Kerguelen. Mise en évidence de modifications liées à l'insularité. C.N.F.R.A
- ., 58 : 241-253.
- Vandel, A., [1969] Pages choisies. Textes réunis par les Amis de A. Vandel à l'occasion de son jubilé scientifique, Toulouse, 1969
- Vannier, G. [1970 a] Réaction des Microarthropodes aux variations de l'état hydrique du sol. Ed. C.N.R.S. — R.C.P.L.O. 1-268
- Vidal [A.], 1967. — Étude des fonds rocheux circalittoraux le long de la côte du Roussillon. Vie et Milieu, [B] 18, 1, pp. 167-219.
- Weigmann , G . , and G . Schulte . 1975 . Ameronothrus schubarti n . sp. from the marine littoral of California–Arachnida: Acari: Oribatel–. (.-1 in sp. du littoral de Californie (Ar. :Ac. O 1) 1 Senckenberg biol. Allem. (l975). 56. no l-3
- Wojtenka, J., Vansteenberghe, F., 1982. Variations nycthémérales et saisonnières de la faune en place et en dérive, stratégie alimentaire de la truite (Salmo trutta) dans une petite rivière des îles Kerguelen. — Coll. Ecosyst. subantarct. 51 : 413 - 423

Réserve Naturelle
FORÊT DE LA MASSANE

Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer
www.rnnmassane.fr — 04.68.88.12.18



Crédits iconographiques
Les photos et illustrations sont de Diane Sorel — RNN Massane
et extraites des archives de J. Travé

Résumé

Des exemples de travaux effectués par trois équipes de chercheurs du Laboratoire Arago (Observatoire Océanologique) de Banyuls-sur-Mer sur les milieux, interstitiels depuis 1954 et encore poursuivis sur trois écosystèmes proches : la Réserve Naturelle Nationale de la Forêt de la Massane (massif de l'Albère), le complexe littoro-lagunaire de l'étang de Canet (Roussillon) et la mer catalane du littoral rocheux (Parc naturel marin du Golfe du Lion et Réserve Naturelle Nationale marine de Cerbère-Banyuls) ainsi que des études, par ces mêmes équipes, effectuées loin de leurs bases, dans les Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF) confirment, ainsi que les milliers de travaux effectués ailleurs, l'universalité d'une richesse spécifique élevée.

Les milieux interstitiels, c'est-à-dire les sols et les sédiments marins, lagunaires ou d'eau douce ont des propriétés physico-chimiques favorables aux êtres vivants qui y passent tout ou partie de leur existence. La diversité spécifique, des bactéries aux mammifères, est considérable, largement supérieure à celle des milieux aquatiques ou aériens. En plus de cet aspect, les espèces de très petite taille (microbiontes) et de petite taille (mesobiontes) qui sont, de loin, les plus nombreuses apportent des réponses originales sur des questions biologiques (reproduction, commensalisme, parasitisme) sur l'adaptation et la spéciation. Quelques exemples sont donnés sur les Acariens.

Abstract

Examples of work carried out by three researcher teams (groups) of the Arago Laboratory from Banyuls-sur-Mer (Observatoire Océanologique de Banyuls) dealing with interstitial milieus since 1954 and going on up to now on three surrounding ecosystems: the National Natural Reserve of La Massane Forest (Albere massif), the littoral lagunar complex of the Canet pond (Roussillon) and the Catalan sea of the rocky shore (Natural Marine Park of the Gulf of Lions and the Marine National Natural Reserve of Cerbère-Banyuls) as well as studies carried out by the same teams far from their laboratory in the Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF), and numerous studies done everywhere else corroborate the universality of their specific richness.

The interstitial milieus, *i. e.* soils, and marine, lagunar and fresh water sediments have chemical-physical characteristics which favor organisms which spend all their life or a part of it within these milieus. The specific richness, from bacteria to mammals is considerable and much higher than that of the aquatic and aerial environments. Moreover, very small sized (microbionts) and small sized (mesobionts) species which are the most numerous show original responses to biologic questions (reproduction, commensalism, parasitism) and to adaptation and speciation. Some examples about mites are proposed.