**CONTRIBUTION A L'ETUDE ECOLOGIQUE
DES MOLLUSQUES DES EAUX DOUCES
ET SAUMATRES DE CAMARGUE**

II. — *ANISUS ROTUNDATUS* (POIRET, 1801)

par F. MARAZANOF¹

SOMMAIRE

1. — Données générales	192
1.1. — Systématique	192
1.2. — Répartition géographique	192
1.3. — Synonymie	193
1.4. — Les milieux prospectés	193
2. — Cycle annuel et structure des populations	198
2.1. — Méthodes	198
2.2. — Cycle biologique	200
3. — Variations quantitatives des effectifs. — Biomasses	204
— Résumé - - Summary — Zusammenfassung	209
— Travaux cités	212

1. Ce mémoire constitue une partie d'une thèse présentée devant la Faculté des Sciences de Toulouse en vue d'obtenir le doctorat ès Sciences naturelles.

1. — DONNÉES GÉNÉRALES

1.1. — Systématique.

Anisus rotundatus est un Mollusque Gastéropode-Pulmoné-Basommatophore appartenant à la famille des Planorbidae. ADAM [1960] donne la description suivante : « Coquille discoïde, aplatie, sa face inférieure presque plane, sa face supérieure légèrement concave au milieu. Cinq à sept tours de spire convexes en dessus, aplatis en dessous, augmentant régulièrement et lentement. Suture bien marquée. Sommet légèrement enfoncé. Ouverture subcirculaire; chez l'adulte, souvent munie d'un bourrelet blanc interne. Péristome interrompu, simple, son bord supérieur dépassant son bord inférieur, les deux bords réunis par une mince callosité pariétale. Test assez solide, orné de fines stries de croissance; brunâtre, souvent encroûté. Dimension : h = 1,5 mm; d = 9 mm. »

1.2. — Répartition géographique.

Europe et Asie occidentale.

Cette espèce vit dans les eaux douces stagnantes, dans les fossés, les marais et les étangs. GERMAIN [1931] la signale dans l'ouest et le sud-ouest; elle est commune dans les autres parties de la France et rare en Corse.

Très localisée en Camargue du fait de sa faible euryhalinité, elle est caractéristique des mares temporaires faiblement oligohalines de la haute et moyenne Camargue. Elle colonise plus rarement des fossés et marais d'eau douce peu profonds envahis par des *Phragmites communis* et des *Scirpus maritimus*.

[*Anisus rotundatus* (Poiret, 1801)] (× 8).

Deux autres espèces du même genre vivent aussi en Camargue : — *Anisus spirorbis* et *Anisus septemgyratus* —, très voisines d'*Anisus rotundatus*.

Anisus spirorbis ne possède que 4 à 5 tours de spire, le dernier un peu plus grand. L'absence de bourrelet blanc à l'intérieur de l'ouverture est caractéristique.

Anisus septemgyratus n'a pas non plus de bourrelet blanc, les tours de spire sont plus nombreux (7-8) et plus serrés. Ouverture ronde, test assez fragile. Dimensions = 6-8 mm [GERMAIN 1931].

Il est souvent difficile de distinguer ces trois espèces, les variations sont importantes et les formes de passage de l'une à l'autre très nombreuses. Ainsi GERMAIN [1931], dans sa Faune de France, considère *Planorbis* (*Spiralina*) *perezi* et *Planorbis* (*Spiralina*) *fragilis* comme des variétés locales de *A. rotundatus*.

1.3. — Synonymie.

Plusieurs auteurs : EHRMANN [1956], GROSSU [1956], JAECKEL [1962], LOZEK [1964], ZHADIN [1952] l'ont appelé *Anisus leucostomus* (Millet 1813); *A. rotundatus* étant cité en synonymie.

D'après HUBENDICK [1947, 1951], *Spiralina spirorbis* (= *A. spirorbis*) et *Spiralina leucostomus* (= *A. leucostomus*) sont une même espèce; *Sp. leucostomus* représentant des formes âgées de *Sp. spirorbis*.

En Camargue ces deux espèces nous paraissent bien individualisées notamment par la présence d'un bourrelet blanc interne au niveau de l'ouverture chez *A. rotundatus*.

GERMAIN [1931] classait l'espèce dans le genre *Planorbis*, le sous-genre *Spiralina* [*P. (Spiralina) rotundatus*] et la section des *Paraspira* caractérisée par la coquille bien déprimée, le dernier tour arrondi ou comprimé, mais non caréné.

En accord avec la description donnée par ADAM [1960] dans sa Faune de Belgique, nous conserverons la dénomination d'*Anisus rotundatus* Poir.

1.4. — Les milieux prospectés.

L'étude écologique de cette espèce a été réalisée de 1962 à 1966 dans les mares temporaires dénommées « cerisières » du domaine de la Tour du Valat (moyenne et grande cerisière, cerisière des Garcines). La petite cerisière, légère dépression d'une vingtaine d'ares [BIGOT 1955] située au nord de la moyenne cerisière, a été plus particulièrement étudiée par NOURISSON et AGUESSE [1961].

Dans les généralités sur les principaux milieux aquatiques de Camargue, nous avons défini l'évolution physico-chimique des eaux de ces dépressions et décrit la végétation [MARAZANOF 1969].

Ces cycles furent suivis sur le terrain pendant 4 années. La variété des facteurs qui agissent sur ces milieux nous amène à préciser quelques points fondamentaux sur l'évolution de ces mares. Ceux-ci sont indispensables pour expliquer l'écologie d'*Anisus rotundatus*.

CARTE. — Emplacement des principaux milieux aquatiques du domaine de la Tour du Valat.

Alimentées uniquement par les eaux de pluie, ces mares ne subissent aucun drainage. Elles sont directement liées à l'influence des facteurs climatiques et forment les milieux aquatiques les plus stables de la moyenne Camargue. Leur superficie est toutefois réduite. Ces dépressions s'assèchent généralement à partir du mois de mai et ne sont remises en eau qu'en automne. En 1962, 1963 et 1964 ces mares se sont régulièrement asséchées : fin avril début

mai en 1963, fin mai en 1964. En 1965, les faibles précipitations de septembre, octobre et novembre, atteignant respectivement 59,4 mm, 80,6 mm et 17,8 mm remirent partiellement les mares en eau. A la cerisière des Garcines, le niveau maximum fut atteint le 28 octobre (20 cm) suivi d'un assèchement le 20 novembre. Il fallut attendre la fin décembre pour que la mare retrouve son niveau hivernal voisin de 50 cm.

Le brassage des eaux par le vent a une action prédominante sur les teneurs toujours très élevées en oxygène. Les sursaturations existent surtout au printemps lorsque la végétation aquatique envahit les mares.

Signalons enfin que ces milieux peuvent s'assécher plusieurs fois dans l'année (petite cerisière) et geler en hiver pendant des périodes variables allant de quelques jours à deux ou trois semaines. La couche de glace ne dépasse guère 10 cm. Il existe des exceptions. L'hiver 1962-63 fut très rigoureux. Les marais temporaires, remis en eau à la suite des pluies de septembre (53,7 mm), octobre (58,1 mm), novembre (88,8 mm) et les marais permanents subirent les effets d'une période de froid moins brutale, mais beaucoup plus longue que celle de 1956. De fin décembre 1962 au 10 février 1963, l'épaisseur de la glace atteignait 20 à 30 cm. Les mares les moins profondes étaient totalement gelées (la petite cerisière de la Tour du Valat, par exemple : 34 cm de glace au centre). Ces conditions tout à fait exceptionnelles en Camargue nous ont permis de suivre les effets de la vague de froid sur la faune et la flore des marais [MARAZANOF 1964]. Fin décembre, la glace, épaisse de 10 cm sur les bords, laisse quelques parties en eau libre au centre. En janvier par contre, le gel s'étend à toute la surface de la mare.

La salinité ne dépasse jamais 2 ‰ pendant toute la durée de la vague de froid et ne présente que des variations de faible amplitude. Les prélèvements effectués sous la glace le 9 janvier et le 14 janvier 1963 indiquent une légère augmentation de la salinité (1,3 ‰ et 1,5 ‰ au lieu de 1,25 ‰ le 10.12.1962). Parallèlement le pH diminue de 7,5 à 7,3 au lieu de 7,9.

Prélèvements moyenne cerisière	S ‰	pH	t° C
10-12-1962	1,25	7,9	12
9- 1-1963	1,30	7,5	4,5
14- 1-1963	1,50	7,3	3,5
11- 2-1963	0,45	7,6	9,7
22- 2-1963	0,75	7,8	4,5
4- 3-1963	1,25	8	6,5

Ces observations correspondent aux relevés d'AGUESSE [1957] effectués pendant la vague de froid de février 1956.

LA FLORE

Pendant la période d'assèchement s'installe sur toute la superficie de ces mares une flore terrestre.

Fig. 1. — *Anisus rotundatus* : histogrammes des prélèvements effectués dans la Cerisière des Garcines :
 en abscisse : date des récoltes,
 en ordonnée : diamètre des coquilles en 1/10 mm.

En automne les cerisières ont l'aspect de milieux terrestres inondés, le sol formé de limons beiges est recouvert de débris végétaux secs; une flore algale apparaît.

Les *Volvox*, *Pleurosigma*, *Nostoc*, *Nitella* et les algues vertes filamenteuses sont abondants [NOURISSON et AGUESSE 1961].

Au printemps les herbiers envahissent progressivement la mare. Dans les parties les plus profondes poussent les *Ranunculus baudotii* et *Oenanthe fistulosa*. A noter l'importance des *Scirpus maritimus* et, sur le bord, des *Juncus maritimus* entourés par les

FIG. 2. — *Anisus rotundatus* : Histogrammes des prélèvements effectués à la Cerisière des Garcines.

pelouses du *Thero-brachypodium* ou par le peuplement halophile du *Salicornietum fruticosae* [MARAZANOF 1969].

— Les salinités régulièrement relevées, ne dépassent pas 3 ‰. Les valeurs les plus faibles voisines de 1 à 2 ‰ se situent pendant la période hivernale des hautes eaux. Au printemps, lors de la baisse des niveaux, les concentrations ioniques sont plus importantes, les salinités atteignent les valeurs les plus fortes (3 ‰) sans être très élevées [MARAZANOF 1969].

— Dureté totale.

Valeurs proches de 200 mg/l de septembre à février. Voisines de 300 mg/l avant l'assèchement (cycle 1964-1965 de la cerisière des Garcines). A la petite cerisière, ces valeurs sont plus faibles [NOURISSON et AGUESSE 1961].

— Les pH oscillent entre 7,5 et 9 (maxima en mars, avril et mai) au moment du développement de la flore et de la baisse des niveaux.

— Le cycle des températures de la moyenne cerisière et celui de la cerisière des Garcines sont à peu près identiques (cycle 1964-1965). En octobre, après la remise en eau, les températures peuvent atteindre des valeurs voisines de 20°. Succède ensuite à partir du 26 octobre jusqu'au 20 mars une période froide (températures inférieures à 10°). Les valeurs minimales voisines de 4 à 8° se situent en janvier et février. Du 20 mars à la fin avril, nous enregistrons une période chaude de courte durée. Au fur et à mesure que le niveau baisse, l'amplitude des variations thermiques augmente. Les valeurs les plus élevées peuvent atteindre 25° et dépasser 28° (valeurs enregistrées le 27 mai 1964 à la moyenne cerisière) [MARAZANOF 1969].

A noter que la différence des températures entre la surface et le fond de ces mares est très faible, souvent inférieure à 1°.

2. — CYCLE ANNUEL ET STRUCTURE DES POPULATIONS

2.1. — Méthodes.

Les populations d'*Anisus rotundatus* furent étudiées à partir de 1962, mais les relevés les plus réguliers datent de 1964, 1965 et 1966.

700 à 800 individus sont recueillis chaque semaine dans différentes stations d'une même mare. Le diamètre des coquilles est mesuré, soit avec un pied à coulisse au 1/50 pour les individus

dépassant 3 mm, soit à l'aide du micromètre d'une loupe binoculaire pour les individus de diamètre inférieur à 3 mm. Les mesures obtenues sont notées en dixièmes de millimètres.

Pour ne pas perturber les effectifs des populations, les exemplaires prélevés vivants sont rejetés dans les cerisières.

Les valeurs trouvées sont réparties en classes de 5 dixièmes de mm. Nous calculons ensuite en pourcentage la fréquence des individus de chaque classe. Les résultats sont représentés sous forme d'histogrammes (fig. 1, 2, 3.).

FIG. 3. — *Anisus rotundatus* : Histogrammes des prélèvements effectués à la Cerisière des Garcines.

Ces relevés qualitatifs sont complétés par des relevés quantitatifs réguliers. Les méthodes utilisées correspondent à celles déjà décrites : [HEURTEAUX et MARAZANOF 1965, MARAZANOF 1969].

22. — Cycle biologique.

Nous distinguerons successivement deux phases :

a) Une phase estivale liée à l'assèchement de la mare. Cette phase s'étend en principe de mai à septembre.

b) Une phase aquatique qui commence généralement fin septembre début octobre et qui se termine fin avril début mai. Des exceptions ont lieu parfois et des phases assèchement-remise en eau peuvent alterner dans un même mois. En 1964, la remise en eau des mares eut lieu fin décembre.

— PHASE ESTIVALE.

Au moment de l'assèchement en mai, *Anisus rotundatus* s'accumule dans des zones préférentielles. A la moyenne cerisière, les individus se groupent surtout au pied des tiges de *Scirpus maritimus* (fig. 4.) et sous des amas d'algues desséchées. A la ceri-

FIG. 4. — Accumulations d'*Anisus rotundatus*, en période d'assèchement, à la base des tiges de *Scirpus maritimus* dans une mare temporaire : la Cerisière des Garcines. (Photo R. LÉVÊQUE).

sière des Garcines (fig. 35 MARAZANOF 1969.), ce planorbe préfère les parties mortes des vieux troncs de *Tamarix* situés au niveau des sédiments de la mare. Il n'est pas rare de trouver aussi *A. rotundatus* sous d'importantes accumulations de débris de *Scirpus maritimus*, de *Ranunculus baudotii*, d'*Oenanthe fistulosa*, d'algues desséchées et de mousses.

Ces zones d'accumulations correspondent à des refuges où l'espèce passera l'été à l'état de vie ralentie. L'enfouissement ne dépasse pas 5 cm dans les sédiments limoneux à la base des *Scirpus maritimus*, mais peut atteindre 10 cm au niveau des vieux troncs. Le 12 juillet 1964, j'ai pu compter 22 644 individus sur une surface de 0,01 m² au pied d'un *Tamarix*.

Cet enfouissement préférentiel dans les premiers centimètres des sédiments et sous la végétation permet à l'espèce de persister pendant tout l'été. La coquille d'*Anisus rotundatus* est fermée par un épiphragme qui accroît considérablement la résistance. Si la phase d'assèchement de la mare est très rapide, certains spécimens n'ont pas le temps de s'accumuler dans les refuges naturels. Exposés aux fortes chaleurs estivales, aux variations de températures, à l'importante évaporation et aux vents, ils meurent au bout d'un à 2 mois.

Les autres exemplaires résistent pendant toute la période d'assèchement (5 à 6 mois).

FIG. 5. — Cerisière des Garcines : cycle 1964-1965 (dureté totale, Ca⁺⁺, Mg⁺⁺).

— PHASE AQUATIQUE.

En automne, dès la remise en eau, l'épiphragme disparaît et l'espèce est capable de se déplacer dans le milieu au bout de 12 h. Les exemplaires prélevés avec leur épiphragme pendant la période estivale et transportés dans des aquariums au laboratoire, retrouvent leur activité au bout de 2 à 3 heures.

En 1964, une forte pluie sous forme d'orage remet partiellement en eau, début septembre, les mares temporaires. Le 23.9.1964, on note seulement 14 cm dans la partie la plus profonde de la cerisière des Garcines (dureté totale 0,255 g, Ca^{++} 0,125 g) (fig. 5). Il faut attendre le 6.10.1964 pour une remise en eau totale.

Les premières pontes et les premiers jeunes nouvellement éclos apparaissent dans nos relevés du 1.10.1964.

Reproduction.

Anisus rotundatus est hermaphrodite; les premiers copulants apparaissent vers le 20 septembre. Les œufs sont enfermés dans de petites capsules rectangulaires. BONDESEN [1950] mentionne environ 8 œufs par capsule, chaque capsule pouvant atteindre 3 mm de longueur. PRECHT [1936] signale 2 à 6 œufs par capsule et le développement embryonnaire dure 11 jours à la température de la pièce. En Camargue, les capsules contiennent en moyenne de 2 à 4 œufs. Elles sont déposées sur la végétation aquatique, 70 % d'entre elles sur les tiges immergées des *Scirpus maritimus*.

Les courbes de distribution de fréquence (fig. 1, 2, 3) à partir du 1.10.1964 sont bimodales. Deux générations sont en présence : l'une, formée d'individus de grande taille, correspond aux adultes. Ceux-ci ont passé l'été à l'état de vie ralentie et se reproduisent dès la remise en eau. L'autre, issue de la génération précédente, comprend les individus de petite taille nés en septembre. Cette nouvelle génération remplace progressivement l'ancienne; les individus les plus âgés meurent. Les prélèvements du 15 et 22 octobre et du 6 novembre montrent une nette dominance des jeunes. Quelques individus de grande taille persistent encore pendant la période hivernale; le 28 mars 1965, le renouvellement de la population est terminé.

Dès le début octobre, l'apparition des jeunes est massive, la croissance est alors rapide et régulière. La période de reproduction s'étend jusqu'au début décembre et est liée aux températures élevées de septembre et octobre. Elle se maintient lorsque ces températures dépassent 10°. Pendant la période hivernale (températures de l'eau inférieures à 6°), la croissance est presque nulle. Elle reprend à partir du 15 mars, date à laquelle les températures de

l'eau atteignent de nouveau 10°. Du 15 mars jusqu'à l'assèchement de la mare, la croissance est de nouveau rapide et régulière, les températures dépassent 15° et 20° (fig. 6).

FIG. 6. — Evolution de la température de l'eau à la Cerisière des Garcines (cycle 1964-1965).

L'histogramme du 16 mars 1965 montre l'apparition d'une nouvelle population de jeunes quantitativement moins importante que celle de l'automne 1964. Plusieurs hypothèses peuvent être faites au sujet de ces éclosions. Ces jeunes sont, soit issus de l'ancienne génération arrivant à maturité sexuelle en mars et trop jeunes pour s'être reproduits l'automne précédent, soit issus d'œufs pondus en novembre qui n'ont pu se développer en hiver à cause des basses températures, soit issus des individus les plus âgés de la nouvelle génération nés au début du mois d'octobre et sexuellement murs début mars. Dans ce cas, on peut parler de deux générations. Les cas particuliers sont fréquents.

Début mai, l'assèchement de la cerisière des Garcines est total. Les jeunes dont le diamètre est inférieur à 1 mm meurent dans les 7 à 8 jours et l'on retrouve leurs coquilles vides sans épiphragme.

Après une remise en eau très partielle (20 cm le 30.10.1965) et de courte durée, il faut attendre la fin décembre 1965 pour que la cerisière retrouve son niveau maximum.

En automne 1965, l'espèce se trouve toujours à l'état de vie ralentie. *Anisus rotundatus* ne reprendra sa croissance et sa reproduction qu'en mars 1966. Cette dernière se poursuivra jusqu'en

mai (fig. 1). A l'apparition massive des jeunes, correspond une disparition progressive des adultes de la génération précédente. Le 23.3.1966, la courbe de distribution de fréquence est bimodale (fig. 1). Dans les prélèvements du 18.4 et du 26.4.1966, le remplacement est pratiquement terminé. Le diamètre des individus se situe entre 5,5 et 35,5 dixièmes de mm. Cette nouvelle population supportera la phase d'assèchement estival.

Le nombre des générations annuelles est donc intimement lié à l'évolution physico-chimique des eaux et des niveaux de la mare. La température règle la croissance et la phase de reproduction; l'assèchement provoque la mise en état de vie ralentie de l'espèce.

Normalement, deux générations apparaissent (fig. 1) : l'une en automne, l'autre au printemps. Si la remise en eau n'a pas lieu en automne, mais est décalée dans le temps (décembre 1965), la phase de vie ralentie s'étend considérablement et le cycle est de 1 an. Ces conditions ne sont pas identiques d'une année à l'autre.

Ces constatations ont été faites également par LAMBERET [1966], qui a étudié des populations d'*Ancylus fluviatilis* de deux cours d'eau de la Dombes méridionale : « La croissance varie localement suivant les stations et d'une année à l'autre ».

AGUESSE [1961] souligne dans son étude écologique sur les Odonates de Camargue l'extrême particularité de ces mares oligosaumâtres-oligopoïkilohalines temporaires : « Le peuplement en larves est fonction, chaque année, des conditions météorologiques. »

3. — VARIATIONS QUANTITATIVES DES EFFECTIFS BIOMASSES

Les résultats portés sur la figure 7 proviennent des prélèvements quantitatifs (quadrats, Hand-grab).

L'évaluation des biomasses d'invertébrés dans les milieux instables permanents et temporaires de Camargue est souvent délicate. Les populations se répartissent inégalement. En ce qui concerne les Mollusques des mares, les vents violents suffisent à provoquer l'accumulation dans certaines zones. Toutefois, nos moyennes ont été établies à partir d'un minimum de 6 à 8 prélèvements quantitatifs effectués dans différents secteurs en eau des mares. En effet, dans les parties terrestres, nous avons vu que l'estivation des *Anisus rotundatus* se fait sur de faibles surfaces en énormes quantités (fig. 4). Il apparaît difficile de prendre ces accumulations en considération dans nos résultats. Par contre en effectuant régulièrement des prélèvements dans l'eau, on peut les considérer comme représentatifs des effectifs réels des populations en activité.

Les populations d'*Anisus rotundatus* qui ont passé l'été à l'état de vie ralentie, colonisent la mare dès la remise en eau et se localisent principalement sur les débris de végétation desséchés (tiges de *Scirpus maritimus*, *Phragmites communis*) et la végétation terrestre immergée.

Les effectifs moyens, calculés en 1963 et 1964 sont estimés entre 200 et 400 individus par m^2 . En octobre et novembre, la densité de la population augmente nettement par suite de l'apparition massive des jeunes nouvellement éclos (diamètre moyen : 15 dixièmes de mm le 15.10.1964).

FIG. 7. — Valeurs quantitatives des effectifs des populations d'*Anisus rotundatus* à la Cerisière des Garcines (cycles 1963-1964, 1964-1965, 1965-1966).
 en abscisse : date des récoltes
 en ordonnée : nombre d'individus/m²

En octobre 1963, on relevait près de 900 individus/m² aux Garcines et 600 ind./m² en 1964. Les biomasses (poids frais) atteignent leur maximum début octobre 1964 lorsque la population de l'été est encore prédominante (diamètre moyen : 45 dixièmes de mm) (fig. 8).

FIG. 8. — Biomasses (exprimées en mg/m²) d'*Anisus rotundatus* à la Cerisière des Garcines (cycles 1964-1965, 1965-1966).

La baisse des effectifs (700 ind./m²) fin octobre 1963 correspond à une mortalité intense des adultes après la ponte. En 1964, le maximum d'individus se situe vers le 20 novembre. Les populations hivernales marquent toujours une nette diminution des individus dans nos relevés. Cette diminution correspond en fait à une localisation préférentielle de l'espèce pendant la mauvaise saison (sédiments, parties immergées des troncs de *Tamarix*).

FIG. 9. — Valeurs quantitatives des effectifs des populations d'*Anisus rotundatus* à la moyenne Cerisière (cycle 1965-1966).

Au printemps, la reprise de l'activité des *Anisus rotundatus* coïncide avec l'augmentation de la température et le début de la croissance des herbiers. Les effectifs passent de 450 ind./m² le 15 mars à 950 fin avril-début mai, avant l'assèchement de la mare (cycle 1963-1964). C'est en avril que les biomasses sont les plus importantes (voisines de 2 500 mg/m²). En 1966, elles ne dépassent pas 1 600 mg/m²; la presque totalité de l'effectif est alors composée de jeunes individus nés en mars.

Fin mars-début avril, les *Ranunculus baudotii* sont en fleur. Les *Scirpus maritimus* et *Oenanthe fistulosa* commencent leur croissance et envahissent les mares temporaires. *Anisus rotundatus* se localise dans ces herbiers. Nous avons relevé le 2.4.1966 par exemple entre 400 et 1 000 ind./m² ce qui correspond aux plus fortes biomasses (fig. 10). Par contre, les effectifs ne dépassent pas 350 ind./m² dans les *Scirpus maritimus*. Dans la zone des *Juncus gerardi*, *Heleocharis palustris* et *Statice limonium*, les moyennes varient entre 180 et 600 ind./m². C'est au niveau des *Ranunculus*

et des *Oenanthe* que la nourriture est la plus abondante. *A. rotundatus* se nourrit d'algues microscopiques prélevées sur les feuilles et les tiges immergées.

FIG. 10. — Effectifs moyens des populations d'*Anisus rotundatus* dans les principales associations végétales de la Cerisière des Garcines en avril 1966.

Remarque.

La salinité, faible et voisine de 1 ‰ en automne et en hiver, atteint 3 ‰ au moment de l'assèchement. Cette augmentation soudaine (ainsi que celle des différents ions) intervient juste avant la mise en état de vie ralentie de l'espèce. Etant de courte durée, elle ne modifie pas son cycle.

Anisus rotundatus est donc soumis au cours de son développement à une série de facteurs favorables : températures élevées en automne et au printemps, végétation abondante à partir d'avril, — principale source de nourriture —, teneurs en oxygène élevées, absence de concurrence (seule espèce de Mollusque capable de s'adapter à ces milieux). Parmi les facteurs défavorables, citons : les basses températures hivernales et l'assèchement.

Les mécanismes physiologiques mis en jeu par l'espèce pour résister aux changements de température, aux variations de la composition chimique, à la pression osmotique environnante et à l'assèchement, n'ont pas été envisagés dans notre étude. La taille réduite de l'animal ne permet pas le prélèvement de l'hémolymph. Par contre en Pologne, KLEKOWSKI [1959, 1961 a, 1961 b, 1963] s'est penché sur ces phénomènes d'osmorégulation pour deux Planorbidae de plus grande taille : *Coretus corneus* et *Planorbis planorbis*.

La perte d'une importante quantité d'eau suivie de l'augmentation de la concentration des substances dissoutes dans l'hémolymphé entraîne la mise en sommeil de l'espèce. [BRAND, MAHON et NOLAN 1957, KLEKOWSKI 1961 b].

D'autre part, KLEKOWSKI [1959, 1961 a] a observé avant l'assèchement une augmentation soudaine de l'effectif des *Planorbis planorbis* et constaté que leur résistance est supérieure à celle de populations moins abondantes. Il y aurait une adaptation spécifique à l'assèchement. Quelques exemples sont donnés par FRÖMMING [1956], MATZKE [1959] et PRECHT [1939].

Ne voulant pas revenir sur la synécologie des différentes communautés planctoniques et benthiques invertébrées de ces milieux, nous dressons ici une liste des documents déjà parus : Copépodes - Cladocères : [AGUESSE 1957 a, 1958, AGUESSE et DUSSART 1956, MARAZANOF 1963, 1964]. Phyllopoètes : [NOURISSON 1964, NOURISSON et AGUESSE 1961]. Coléoptères : [AGUESSE et BIGOT 1959]. Odonates : [AGUESSE 1961]. Hétéroptères : [AGUESSE 1957 b]. Evolution des milieux : [AGUESSE et MARAZANOF 1965].

RÉSUMÉ

— Les populations d'*Anisus rotundatus* (Mollusque, Gastéropode, Pulmoné, Planorbidae) sont étudiées dans les cerisières, mares temporaires de la Tour du Valat (Camargue).

— Pendant l'été, époque d'assèchement de ces milieux, l'espèce se trouve à l'état de vie ralentie au niveau des sédiments, sous des amas de végétation desséchée, à la base des tiges de *Scirpus maritimus* ou sous les parties mortes des troncs de *Tamarix*.

— *A. rotundatus* retrouve son activité en automne au moment de la remise en eau.

— L'évolution des facteurs physico-chimiques est sous l'étroite dépendance des facteurs climatiques et est variable d'une année à l'autre.

— La croissance et la reproduction furent suivies pendant plusieurs années :

a) Si la remise en eau a lieu en septembre ou octobre, l'espèce se reproduit avant l'hiver, les jeunes remplacent progressivement les adultes qui meurent après la ponte.

La croissance et la reproduction sont liées aux températures élevées. La maturité sexuelle est atteinte chez les exemplaires dépassant en moyenne 3 mm de diamètre. Chaque individu pond environ de 8 à 12 capsules renfermant chacune 2 à 4 œufs. La durée de l'éclosion est variable selon les températures. Expérimentalement, nous l'avons obtenue au bout de 8 jours à 15° C, 6 jours à 18° C.

Les basses températures hivernales bloquent la reproduction, le développement des œufs et la croissance. Une nouvelle population de jeunes apparaît au printemps.

b) Si la remise en eau se produit en décembre, une seule génération se développe au printemps suivant.

— Deux périodes de mortalité importante : après la reproduction et pendant la phase d'assèchement.

Quantitativement, les effectifs sont maxima en automne et au printemps. Les biomasses peuvent alors atteindre des valeurs voisines de 2 500 mg/m². Fin mars-début avril, lorsque la végétation envahit les cerisières, les populations sont très denses et pondent dans les herbiers de *Ranunculus baudotii* et d'*Oenanthe fistulosa*.

CONTRIBUTION TO THE ECOLOGICAL STUDY OF THE MOLLUSCS OF THE FRESH AND BRACKISH WATERS OF THE CAMARGUE

II. — *ANISUS ROTUNDATUS* (POIRET, 1801)

Populations of *Anisus rotundatus* (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata, Planorbidae) were studied in the « cerisières », temporary ponds of the Tour du Valat (Camargue).

In summer, the dry period for these habitats, the species can survive undamaged in a resting stage, on the sediments, under an accumulation of withered vegetation at the basis of *Scirpus maritimus* or under dead parts of *Tamarix* trunks.

A. rotundatus, recovers its activity during the autumnal flooding time.

The evolution of the physical-chemical conditions depends upon climatic factors and varies from year to year.

Growth and reproduction have been studied for many years :

a) When flooding occurs in September or October, the species breeds before winter. Youngs are replaced progressively by adults which die after the egg-lying season. Growth and reproduction are linked to high temperatures. Sexual maturity is achieved by individuals of more than 3 mm in diameter. Each individual lays about 8 to 12 capsules containing 2 to 4 eggs. The time of hatching varies with different temperatures. In experiments we found that hatching occurred after about 8 days at 15°C and after 6 days at 18°C. Reproduction, egg-development and growth cease at low winter temperatures. A new population of young appears in spring.

b) If flooding occurs in December, only one generation develops in the next spring.

Two important periods of mortality are after reproduction and during the dry phases.

Quantitatively, populations are maxima in autumn and spring. Biomass may then reach values near to 2 500 mg/m². At the end of March and beginning of April, when vegetation overruns the « cerisières », the populations are very dense and lay eggs in *Ranunculus baudotii* and *Oenanthe fistulosa*.

BEITRAG ZUR OEKOLOGISCHEN ERFORSCHUNG DER SÜSS
UND BRACKWASSERMOLLUSKEN DER CAMARGUE

II. — *ANISUS ROTUNDATUS* (POIRET, 1801)

Die Populationen von *Anisus rotundatus* (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata, Planorbidae) werden in den sogenannte «Cerisières», temporären Tümpeln der Tour du Valat (Camargue) untersucht.

Im Sommer, wenn diese Lebensräume trockengefallen sind, findet sich die Art im Sedimentbereich, unter Haufen von ausgetrockneten Pflanzen, an der Stengelbasis von *Scirpus maritimus* oder unter den abgestorbenen Teilen der Tamarixstämme, wo sie einen verlangsamten Lebensrhythmus zeigt.

A. rotundatus kehrt im Herbst, sobald das Wasser kommt, zu seiner vollen Aktivität zurück.

Die Entwicklung der physico-chemischen Faktoren befindet sich in enger Abhängigkeit der klimatischen Faktoren und variiert von einem Jahr zum andern.

Wachstum und Fortpflanzung wurden mehrere Jahre lang verfolgt :

a) Wenn das Wasser im September oder Oktober kommt, pflanzt sich die Art bereits vor dem Winter fort, die Jungen verdrängen schrittweise die erwachsenen Tiere welche nach dem Legen absterben.

Das Wachstum und die Fortpflanzung sind an die erhöhten Temperaturen gebunden. Die sexuelle Reife ist bei Exemplaren deren mittlerer Durchmesser 3 mm übersteigt, erreicht. Jedes Individuum legt ungefähr 8 bis 12 Kapseln mit jeweils 2 bis 4 Eiern. Die Schlupfzeit ändert sich mit den Temperaturen. Im Versuch erreichten wir sie nach 8 Tagen bei 15° C, nach 6 Tagen bei 18° C.

Die tiefen Wintertemperaturen blockieren die Fortpflanzung, die Entwicklung der Eier und das Wachstum. Eine neue Population von Jungen taucht erst im Frühjahr auf.

b) Wenn das Wasser im Dezember kommt, entwickelt sich eine einzige Generation im darauffolgenden Frühjahr.

Zwei wichtige Mortalitätsepochen : nach der Fortpflanzung und während der Trockenzeit.

Die quantitativ höchste Populationsrate liegt im Herbst und im Frühjahr. Die Biomassen erreichen dann Dichten von nahezu 2 500 mg/m². Ende März, Anfang April, wenn die Vegetation in die Cerisière eindringt, sind die Populationen besonders dicht und legen in den Rasen mit *Ranunculus baudotii* und *Oenanthe fistulosa*.

TRAVAUX CITÉS

- ADAM (W.). 1960. — Mollusques terrestres et dulcicoles. *Faune de Belgique, Inst. Roy. Sci. Nat. Belg.*, 1 : 402 p.
- AGUESSE (P.). 1957 a. — Les effets de la vague de froid de l'hiver 1956 sur la faune des invertébrés aquatiques de Camargue. *Terre Vie*, 104 : 198-201.
- AGUESSE (P.). 1957 b. — Complément à l'inventaire de la faune invertébrée des eaux Camarguaises. *Terre Vie*, 104 : 241-252.
- AGUESSE (P.). 1958. — La diversité des milieux aquatiques de Camargue et son influence sur le peuplement en Copépodes, Cladocères et Coléoptères hydrocanthares. *Cong. Soc. Savantes* : 521-528.
- AGUESSE (P.). 1961. — Contribution à l'étude écologique des Zygoptères de Camargue. *Thèse, Paris*, 156 p.
- AGUESSE (P.) et BIGOT (L.). 1959. — Les Coléoptères hydrocanthares de Camargue : essai écologique et faunistique. *Terre Vie*, 116 : 128-148.
- AGUESSE (P.) et MARAZANOF (F.). 1965. — Les modifications des milieux aquatiques de Camargue au cours des 30 dernières années. *Annls. Limnol.* 1 (2) : 163-190.
- BIGOT (L.). 1955. — Une Alismacée rare de Camargue : *Damasonium stellatum* (Lmk) Rich. *polyspermum* Coss. *Terre Vie* : 238-243.
- BONDESEN (P.). 1950. — A comparative morphological biological analysis of the egg-capsules of freshwater pulmonate gastropods. *Nat. Jutland*, 3 : 1-208.
- BRAND (T.) VON, MAHON (P.) Mc, NOLAN (M. C.). 1957. — Physiological observations on starvation and dessication of snail *Australorbis glabratus*. *Biol. Bull.*, 1 (113) : 89-102.
- EHRMANN (P.). 1956. — Weichtiere, Mollusca. *Tierwelt Mitteleur.*, 2 (1) : 1-264.
- FRÖMMING (E.). 1956. — Biologie des Mitteleuropäischen Süßwasserschnecken. *Duncker, Humblot, Berlin*, 313 p.
- GERMAIN (L.). 1930-1931. — Mollusques terrestres et fluviatiles. *Faune de France*, 21 et 22 : 478 + 520 p.
- GROSSU (A. V.). 1956. — Mollusca. In *Fauna Republicii populare Romine*, 3 (1, 2) : 518 + 220 p.
- HEURTEAUX (P.) et MARAZANOF (F.). 1965. — Une méthode de prélèvement quantitatif en écologie aquatique. *Annls. Limnol.*, 1 (2) : 191-196.
- HUBENDICK (B.). 1947. — Die Verbreitungsverhältnisse der Limnischen Gastropoden in Südschweden. *Zool. Bidr. Uppsala*, 24 : 420-559.
- HUBENDICK (B.). 1951. — *Anisus spirorbis* and *A. leucostomus* (Moll. pulm.) a critical comparison. *Ark. Zool.*, 2 : 551-559.
- JAECKEL (S. G. H.). 1962. — Die Weichtiere (Mollusca) Mitteleuropas. 2. Ergänzungen und Berichtigungen zum rezenten und quartären Vorkommen der mitteleuropäischen Mollusken. *Tierwelt Mitteleur.*, 2 (1) : 25-294.
- KLEKOWSKI (R.). 1959. — Survival of desiccating molluscs *Planorbis planorbis* L. in dependence on some environmental conditions. *Polsk. Arch. Hydrobiol.*, 5 (18) : 71-89.
- KLEKOWSKI (R.). 1961 a. — Survival of *Planorbis planorbis* L. and other snails in diluted sea-water and during the following desiccation. *Pol. Arch. Hydrobiol.*, 9 (22) : 383-406.

- KLEKOWSKI (R.). 1961 b. — Die Resistenz gegen Austrocknung bei einigen Wirbellosen aus astatischen Gewässern. *Verh. Int. Ver. Limnol.*, 14 : 1023-1028.
- KLEKOWSKI (R.). 1963. — Water balance and osmoregulation in the snail *Coretus corneus* L. under conditions of desiccation and in diluted sea-water. *Pol. Arch. Hydrobiol.*, 11 (2) : 219-240.
- LAMBERET (E.). 1966. — Données biologiques sur un Gastéropode pulmoné, *Ancylus fluviatilis* Müller, de deux cours d'eau de la Dombes méridionale. *Bull. Soc. Zool. France*, 91 (4) : 753-772.
- LOZEK (V.). 1964. — Quartärmollusken der Tschechoslowakei. *Praha*, 374 p.
- MARAZANOF (F.). 1963. — Cycle annuel des populations de Cladocères et Copépodes du Saint-Seren, de la Baisse Salée, des Relongues et Cerisières de la Tour du Valat. *Terre Vie*, 3 : 335-356.
- MARAZANOF (F.). 1964. — Variations quantitatives des populations d'invertébrés aquatiques de Camargue pendant l'hiver 1962-1963. *Terre Vie*, 18 : 350-358.
- MARAZANOF (F.). 1969. — Contribution à l'étude écologique des Mollusques des eaux douces et saumâtres de Camargue. I. — Milieux — espèces. *Annls. Limnol.*, 5 (3) : 201-323.
- MATZKE (M.). 1959. — Über die Trockenheitsresistenz bei *Planorbis planorbis*. *Arch. Moll.*, 88 (4/6) : 183-184.
- NOURISSON (M.) et AGUESSE (P.). 1961. — Cycle annuel des Phyllopoques d'une mare temporaire de Camargue. *Bull. Soc. Zool. France*, 86 : 754-762.
- PRECHT (H.). 1936. — Zur Kopulation und Eiablage einer Planorbiden. *Zool. Anz.*, 115 : 80-89.
- PRECHT (H.). 1939. — Die Resistenz gegen Austrocknung bei Planorbiden. *Zool. Anz.*, 128-135.
- ZHADIN (W. I.). 1952. — Mollusks of fresh and brackish waters of the U.S.S.R. *Zool. Instit. Acad. Sciences U.S.S.R.* N° 46 (Translate from Russian Israël Program for scientific Translations — Jerusalem 1965), 368 p.

Station Biologique de la Tour du Valat
13 - Le Sambuc
et
Laboratoire d'Hydrobiologie
de la Faculté des Sciences de Toulouse.
Equipe de recherche associée au CNRS.
118, route de Narbonne, 31 - Toulouse.