VIE ET MILIEU

BULLETIN DU LABORATOIRE ARAGO
BANYULS-SUR-MER

SUPPLÉMENT N° 22 1971

TROISIÈME SYMPOSIUM EUROPÉEN DE BIOLOGIE MARINE

I. — BIOLOGIE DES SÉDIMENTS MEUBLES
II. — BIOLOGIE DES EAUX À SALINITÉ VARIABLE

Arcachon, 2-7 septembre 1968

VOLUME I

OUVRAGE PUBLIÉ AVEC LE CONCOURS
DU CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE

MASSON & Cie
120, Bd St-Germain, Paris-VI

PUBLICATIONS DU LABORATOIRE ARAGO

UNIVERSITÉ DE PARIS

SUPPLÉMENTS A VIE ET MILIEU

Des fascicules spéciaux sont consacrés à diverses questions considérées sous l'angle écologique, questions pour lesquelles ils représenteront un essai de synthèse. Ces Suppléments, publiés sans périodicité fixe, sont acquis isolément et en dehors de Vie et Milieu.

N° 1. — Cl. DELAMARE DEBOUTTEVILLE. — Microfaune du sol des pays tempérés et tropicaux, 1-360, 65 figures, 1951.

N° 2. — Océanographie méditerranéenne. Journées d'études du Laboratoire Arago, 1-298, 1952.

N° 3. — Résultats des campagnes du « Professeur Lacaze-Duthiers ». I. Algérie 1952, 1-209, 1 carte hors-texte, 1954, épuisé.

N° 4. — J. THÉODORIDÈS. — Contribution à l'étude des parasites et phorétiques de Coléoptères terrestres, 1-310, 57 figures, 1955.

N° 5. — P. AX. — Les Turbellariés des étangs côtiers du littoral méditerranéen de la France méridionale, 1-215, 53 figures, 1956.

N° 6. — Résultats des campagnes du « Professeur Lacaze-Duthiers ». II. Algérie 1952 et Baléares 1953, 1954, 1-238, 1 carte hors-texte, 1957.

N° 7. — H. COIFFAIT. — Les Coléoptères du sol, 1-204, 103 figures, 1958.

N° 8. — E. ANGELIER et coll. — Hydrobiologie de la Corse, 1-277, 1959.

N° 9. — Cl. DELAMARE DEBOUTTEVILLE. — Biologie des eaux souterraines et continentales, 1-740, 254 figures, 1 carte hors-texte, 1960.

N° 10. — J.-P. CHANGEUX. — Contribution à l'étude des animaux associés aux Holothurides, 1-124, 30 figures, 1961.

N° 11. — J. PARIS. — Greffes et sérologie chez les Éponges siliceuses, 1-74, 22 figures, 1961.

N° 12. — P. L. ILLG and P. L. DUDLEY. — Notodelphyid Copepods from Banyuls-sur-Mer, 1-126, 41 figures, 1961.

N° 13. — K. MANGOLD-WIRZ. — Biologie des Céphalopodes benthiques et nectoniques de la Mer Catalane, 1-285, 6 figures, 6 planches et 2 cartes hors-texte, 1963.

N° 14. — J. TRAVÉ. — Écologie et biologie des Oribates (Acariens) saxicoles et arboricole, 1-267, 58 figures, 1963.

N° 15. — J. RENAUD-DEBYSER. — Recherches écologiques sur la faune interstitielle des sables. Bassin d'Arcachon, île de Bimini, Bahamas, 1-157, 72 figures, 6 planches hors-texte, 1963.

N° 16. — R. FENAUX. — Ecologie et biologie des Appendiculaires méditerranéens, 1-144, 58 figures, 1963.

N° 17. — Volume jubilaire dédié à Georges Petit, I-LVIII, 1-516, 167 figures, 23 planches, 1964.

N° 18. — Cl. PUISSÉGUR. — Recherches sur la génétique des Carabes (*Chrysocarabus* et *Chaetocarabus*), I-X, 1-289, 71 figures, 8 planches hors-texte, 1964.

N° 19. — Colloque International sur l'Histoire de la Biologie Marine. Les Grandes Expéditions Scientifiques et la Création des Laboratoires Maritimes, 1-370, 33 figures, 1 planche, 1965.

N° 20. — Paul MARS. — Recherches sur quelques étangs du littoral méditerranéen français et sur leurs faunes malacologiques, 1-359, 16 figures, 4 planches, 1966.

N° 21. — Roger POURRIOT. — Recherches sur l'écologie des Rotifères, 1-224, 8 figures, 25 tableaux, 1 planche, 1965.

Les Suppléments à Vie et Milieu sont en vente à la librairie Masson et Cie, 120, boulevard Saint-Germain, Paris (6e).

TROISIÈME SYMPOSIUM EUROPÉEN DE BIOLOGIE MARINE

I. — BIOLOGIE DES SÉDIMENTS MEUBLES
II. — BIOLOGIE DES EAUX À SALINITÉ VARIABLE

VOLUME I

VIE ET MILIEU

BULLETIN DU LABORATOIRE ARAGO
BANYULS-SUR-MER

SUPPLÉMENT N° 22 1971

TROISIÈME SYMPOSIUM EUROPÉEN DE BIOLOGIE MARINE

I. — BIOLOGIE DES SÉDIMENTS MEUBLES
II. — BIOLOGIE DES EAUX À SALINITÉ VARIABLE

Arcachon, 2-7 septembre 1968

VOLUME I

OUVRAGE PUBLIÉ AVEC LE CONCOURS DU CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE

MASSON & Cie
120, Bd St-Germain, Paris-VI

VIE ET MILIEU

BULLETIN DU LABORATOIRE ARAGO
BANYULS-SUR-MER

SUPPLÉMENT N° 22 1971

TROISIÈME SYMPOSIUM EUROPÉEN DE BIOLOGIE MARINE

I. — BIOLOGIE DES SÉDIMENTS MEUBLES
II. — BIOLOGIE DES EAUX À SALINITÉ VARIABLE

Arcachon, 2-7 septembre 1968

VOLUME I

OUVRAGE PUBLIÉ AVEC LE CONCOURS
DU CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE

MASSON & Cie
120, Bd St-Germain, Paris-VI

SOMMAIRE - CONTENTS - INHALT

Ce volume contient les rapports et les discussions du Troisième Symposium Européen de Biologie Marine qui a eu lieu du 2 au 7 septembre 1968 à Arcachon (France).

This volume contains papers and discussions of the Third European Symposium on Marine Biology held from September 2 through September 7, 1968 at Arcachon (France).

Dieser Band enthält Vorträge und Diskussionen des dritten Europäischen Symposiums über Meeresbiologie welches in der Zeit vom 2. bis 7. September 1968 in Arcachon (France) stattfand.

VOLUME I

Salle A.

BARRIETY L., Président - Chairman - Vorsitzender.

CHABANNE J. et PLANTE R. — Populations benthiques (endofaune, Crevettes, Pénéides, Poissons) d'une baie de la côte nord-ouest de Madagascar : écologie, biologie et pêche (manuscrit non remis).

PLANTE R. et PLANTE-CUNY M.-R. — Premiers résultats de l'étude des populations du macrobenthos et des Diatomées benthiques dans une baie en milieu tropical (manuscrit non remis).

BRATTSTROM H., Président - Chairman - Vorsitzender.

GRIMALDI DE ZIO S. — Differences between mud nematodes of a coralligene platform and a mud community of the same adriatic district (manuscrit non remis).

GUILLE A. et SOYER J. — Contribution à l'étude comparée des biomasses du macrobenthos et du méiobenthos de substrat meuble au large de Banyuls-sur-Mer. II 15

CRISP D.-J., Président - Chairman - Vorsitzender.

BANSE K,. NICHOLS F.H. et MAY D.R. — Oxygen consumption by the seabed. III. On the role of the macrofauna at three stations 31

PEARSON T.H. — Studies on the Ecology of the macrobenthic fauna of Lochs Linnhe and Eil, west coast of Scotland 2. Analysis of the macrobenthic fauna by comparison of feeding groups 53

PARIS J., Président - Chairman - Vorsitzender.

GLÉMAREC M. — L'endofaune du plateau continental nord-Gascogne; étude des facteurs écologiques 93

McINTYRE A. — Observations on the fauna of intertidal sand with special reference to the bivalve *Tellina tenuis* Da Costa (manuscrit retiré).

Salle B

SIDOROV C., Président - Chairman - Vorsitzender.

BERNARD M. — Influence de la salinité et de la température sur le développement embryonnaire de *Temora stylifera* (Copépode pélagique). Conséquences pour l'adaptation aux milieux de salinités diverses 109

BATTAGLIA B. — Ecological genetics of *Tisbe clodiensis* (Copepoda Harpacticoida) (manuscrit non remis).

BATTAGLIA B., Président - Chairman - Vorsitzender.

PARISE A. — The " fitness " in geographical races of the copepod *Tisbe furcata* (Baird) (manuscrit non remis).

LAZZARETO I. — The result of protracted inbreeding on population dynamics of *Tisbe gracilis* (manuscrit non remis).

KINNE O., Président - Chairman - Vorsitzender.

McGRORTY S. — Salinity as a factor affecting the distribution of *Bathyporeia* sp. (Crustacea : Amphipoda) 119

McLUSKY D.-S. — Some effects of salinity on the mud-dwelling euryhaline amphipod *Corophium volutator* 135

MILLS E.-L. — Views of the Community Concept, with comments on Continua and the role of instability in some Marine benthic communities 145

PANOUSE J., Président - Chairman - Vorsitzender.

LABOURG P.-J. — Cycle reproducteur d'un Isopode des étangs saumâtres de la région d'Arcachon, *Idotea viridis* (Slabber) 155

NIAUSSAT P. et EHRHARDT J.-P. — Quelques aspects de l'éthologie du Crabe terrestre *Gecarcinus planatus* Stimpson, de l'atoll de Clipperton 167

Salle A

GESSNER F., Président - Chairman - Vorsitzender.

DUBOIS A. — Recherches sur l'écologie des Algues peuplant les collections d'eau temporaires à salinité variable du littoral méditerranéen languedocien 193

EHRHARDT J.-P., MONCOULON R. et NIAUSSAT P. — Comportement « in vitro » de la Chlorophycée *Dunaliella salina* Dunal dans les milieux à salinité différente. Détermination d'un optimum de salinité 203

RHEINHEIMER G., Président - Chairman - Vorsitzender.

RUSSEL G. — Marine algal reproduction in two British estuaries 219

LEWIN R.A. et ROBERTSON J. — Influence of salinity on the form of *Asterocystis* in pure culture (manuscrit non remis).

KAUSCH W., Président - Chairman - Vorsitzender.

KESSELER H. — Die Turgorregulation bei Meeresalgen und Planktonorganismen nach Änderungen des Salzgehaltes im Aussenmedium (manuscrit non remis).

LEPAILLEUR H. — Contribution à l'étude de la végétation algale dans l'estuaire de l'Orne (France) 233

PARRIAUD H. — Contribution à l'étude cyto-taxonomique des Salicornes herbacées du Sud-Ouest de la France 243

JOHNSON R.M., Président - Chairman - Vorsitzender.

KRUMBEIN W.E. — Sedimentmikrobiologische Untersuchungen. I. - Über die Abhängigkeit der Keimzahl von der Korngrösse 253

JONES GARETH E.B., BYRNE P. et ALDERMAN D.J. — The response of fungi to salinity 265

RHEINHEIMER G. — Über das Vorkommen von Brackwasserbakterien in der Ostsee 281

Salle B

KRISTENSEN I., Président - Chairman - Vorsitzender.

GOLUBIC S. — Biological indication of the pollution in marine coastal environment 293

PARIS J. et QUIGNARD J.-P. — La faune ichthyologique des étangs languedociens de Sète à Carnon (Ecologie, Ethologie) 301

GUILLE A., Président - Chairman - Vorsitzender.

MASSÉ H. — Etude quantitative d'un peuplement de sables fins infralittoraux de l'étang de Berre. Evaluation de la production de quelques espèces 329

CLARK M.E. — The factors affecting the distribution of the copepod fauna of supra-littoral rockpools 347

STERRER W., Président - Chairman - Vorsitzender.

FEBVRE A. — Influence des variations de salinité sur le milieu intérieur de *Mugil auratus* Risso 357

HOHENDORF K. — Zur Osmoregulation mariner Bodenfische in der Ostsee 367

TESCH F.W. — Aufenthalt der Glasaale *(Anguilla anguilla)* an der südlichen Nordseeküste vor dem Eindringen in das Süsswasser 381

HULINGS N.C., Président - Chairman - Vorsitzender.

FONDS M. — The seasonal abundance and vertebral variation of *Pomatoschistus minutus minutus* and *lozanoi* (Gobiidae) in the Dutch Wadden Sea 393

SOLEMDAL P. — Prespawning flounders transferred to different salinities and the effects on their eggs 409

Salle A

GAMULIN-BRIDA H., Président - Chairman - Vorsitzender.

RIEGER R. et OTT J. — Gezeitenbedingte Wanderungen von Turbellarien und Nematoden eines nordadriatischen Sandstrandes 425

SCHMIDT P. et WESTHEIDE W. — Etudes sur la répartition de la microfaune et de la microflore dans une plage de l'île de Sylt (Mer du Nord) 449

VOLUME II

PERSOONE G., Président - Chairman - Vorsitzender.

CHRISTIANSEN B.O. — Notes on the biology of Foraminifera. 465

LACKEY J.B. — Ecology of Protozoa and microscopic algae in sediment around ocean sewer outfalls (manuscrit non remis).

HIGGINS R.P., Président - Chairman - Vorsitzender.

BOADEN P.J.S. et ERWIN D.G. — *Turbanella hyalina* versus *Protodriloides symbioticus :* a study in interstitial ecology 479

STERRER W. — On the biology of *Gnathostomulida* 493

BRENOWITZ A.H. — Ecology of the interstitial fauna on selected Long Island beaches (manuscrit non remis).

THORSON G., Président - Chairman - Vorsitzender.

FENCHEL T. — The reduction-oxidation properties of marine sediments and the vertical distribution of the microfauna 509

LASSERRE P. — Données écophysiologiques sur la répartition des Oligochètes marins méio-benthiques. Incidence des paramètres salinité-température sur le métabolisme respiratoire de deux espèces euryhalines du genre *Marionina* Michaelsen 1889 (Enchytraeidae, Oligochaeta) 523

Salle B

VADER S., Président - Chairman - Vorsitzender.

STANLEY J. — Bioturbation and sediment failure in some submarine canyons 541

YOUNG D.K. — Effects of infauna on the sediment and seston of a subtidal environment 557

REYS J.-P., Président - Chairman - Vorsitzender.

EMIG C.C. et LIENHART R. — Principe de l'aspirateur sous-marin automatique pour sédiments meubles 573

SZEKIELDA K.H. — Organisch gelöster und particulärer Kohlenstoff in einem Nebenmeer mit starken Salzgehaltsschwankungen (Ostsee) 579

BOUGIS P., Président - Chairman - Vorsitzender.

PERSOONE G. — Ecology of fouling on submerged surfaces in a polluted harbour 613

GAMULIN-BRIDA H., ALFIREVIC S. et CRNKOVIC D. — Contribution à la biologie de la faune endogée des fonds vaseux de l'Adriatique, avec égard spécial à l'espèce *Nephrops norvegicus* (L.) 637

CHASSÉ C. — Distribution qualitative et quantitative des peuplements littoraux des sédiments meubles au long d'un gradient édaphique synthétique quantifié : l'instabilité (côtes de France, Manche et Atlantique) 657

Salle A

BELLAN G., Président - Chairman - Vorsitzender.

LONGBOTTOM M. — Some nutritional factors affecting the distribution of *Arenicola marina* (L.) on the north Kent coast. II. The importance of micro-organisms (manuscrit non remis).

WOLFF W.J. — Distribution of four species of *Nephtys* (Polychaeta) in the estuarine area of the rivers Rhine, Meuse and Scheldt 677

GLEMAREC M., Président - Chairman - Vorsitzender.

AMOUREUX L.C. — Problèmes biologiques suggérés par certaines répartitions d'Annélides Polychètes dans la zone meuble intertidale 701

GRAY J.S. — Factors controlling population localizations in polychaete worms 707

BARNES H., Président - Chairman - Vorsitzender.

GOMOIU M.-T. — Data on the animal populations of the sand zones from the Romanian littoral of the Black Sea 723

DEN HARTOG C. — The border environment between the sea and the fresh water, with special reference to the estuary 739

BAUDOIN R.P. — Les phénomènes de surface en écologie : l'écume marine, les sables alvéolaires 753

Salle B

LUBET P., Président - Chairman - Vorsitzender.

CAUSSANEL C. — La fécondité du Forficule des plages *Labidura riparia* (Insecte Dermaptère). Son cycle reproducteur près d'Arcachon (Gironde) 783

KÜHL H. — Die Hydromedusen der Wesermündung 803

DEN HARTOG C., Président - Chairman - Vorsitzender.

KRISTENSEN I. — Preference of euryhaline species for brackish and supersaline waters 811

WEBB J.E. — Seasonal changes in the distribution of *Branchiostoma lanceolatum* (Pallas) at Helgoland 827

Salle A

WEBB J.E., Président - Chairman - Vorsitzender.

THORSON G. — Animal migrations through the Suez Canal in the past, recent years and the future (A preliminary report) 841

Salle B

Lemée P., Président - Chairman - Vorsitzender.

Carrasson C. — La Géomitè du Porfioule des plages Landaise (Gironde). Son cycle reproductif près d'Arcachon (Gironde) 783

Kühn, H. — Die Hydrotaeduen der Wesermündung 803

Salle A

Vernières J., Président - Chairman - Vorsitzender.

Thorson G. — Animal migrations through the Suez Canal in the past, recent years and the future (A preliminary report) 841

III[e] SYMPOSIUM EUROPÉEN

(E.M.B.S. - III)

ARCACHON, 2 - 7 SEPTEMBRE 1968

La préparation et l'organisation technique du symposium ont été assurées par la STATION BIOLOGIQUE D'ARCACHON (Institut de Biologie marine de l'Université de Bordeaux), pour commémorer et célébrer le centième anniversaire de sa fondation (juillet 1867).

La réalisation du symposium a été rendue possible grâce aux concours financiers de :

Conseil général de la Gironde,
Municipalité d'Arcachon,
Université de Bordeaux,
Société scientifique d'Arcachon,
Laboratoire central d'Hydraulique de France,
Commissariat à l'Energie atomique.

Le Lycée de Grand Air a mis à la disposition du symposium des salles de conférences, salles de réunions, bureaux de secrétariat, les facilités et le personnel de son réfectoire, ses possibilités de logement et d'accueil.

La Faculté des Sciences de Bordeaux, la municipalité d'Arcachon, le comité de propagande des Huîtres du Bassin d'Arcachon, les propriétaires du château Pontet-Canet, du château Yquem, le Photo-Club du Bassin d'Arcachon, la Maison municipale des Jeunes, ont contribué à l'agrément de ces rencontres.

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE COMPARÉE DES BIOMASSES DU MACROBENTHOS ET DU MEIOBENTHOS DE SUBSTRAT MEUBLE AU LARGE DE BANYULS-SUR-MER

II [1]

par Alain GUILLE et Jacques SOYER
Laboratoire Arago, 66 - Banyuls-sur-Mer, France

SUMMARY

The macrobenthos and the meiobenthos, in 12 stations distributed on 2 transects off Banyuls-sur-Mer region (Mediterranée), have been studied from a numerically, quantitative point of view and with reference to their weight. Each station is characterized by the granulometric componant of the sediment, the bathymetry and the maximum divergence of temperature. The qualitative analysis of the macrobenthos allows us to specify the elements of the populations for the communities already described.

The number of individuals in meiobenthos varies from 38,000 to 685,000 by square meter, their biomasses from 102.05 mg to 1457 mg/m². 72 to 714 individuals/m² belonging to the macrobenthos give in biomass from 468 to 6,704 mg/m² (dry weight decalcified).

The relations between the number of individuals of these two faunal groups vary from 1: 210 to 1 : 1297 and are then inferior to the relations generally admitted up to now, but in other seas. The weight relations are exceptionally high : from 1 : 1,2 to 1 : 17 while in the boreal seas they are generally included between 1 : 10 and 1 : 50.

The participation of meiobenthos to the production should then be particularly important in the communities of mediterranean soft bottoms.

(1) Cette étude a été réalisée dans le cadre de la convention n° 659146 attribuée au Laboratoire Arago par le COMEXO (D.G.R.S.T.) devenu le CNEXO.

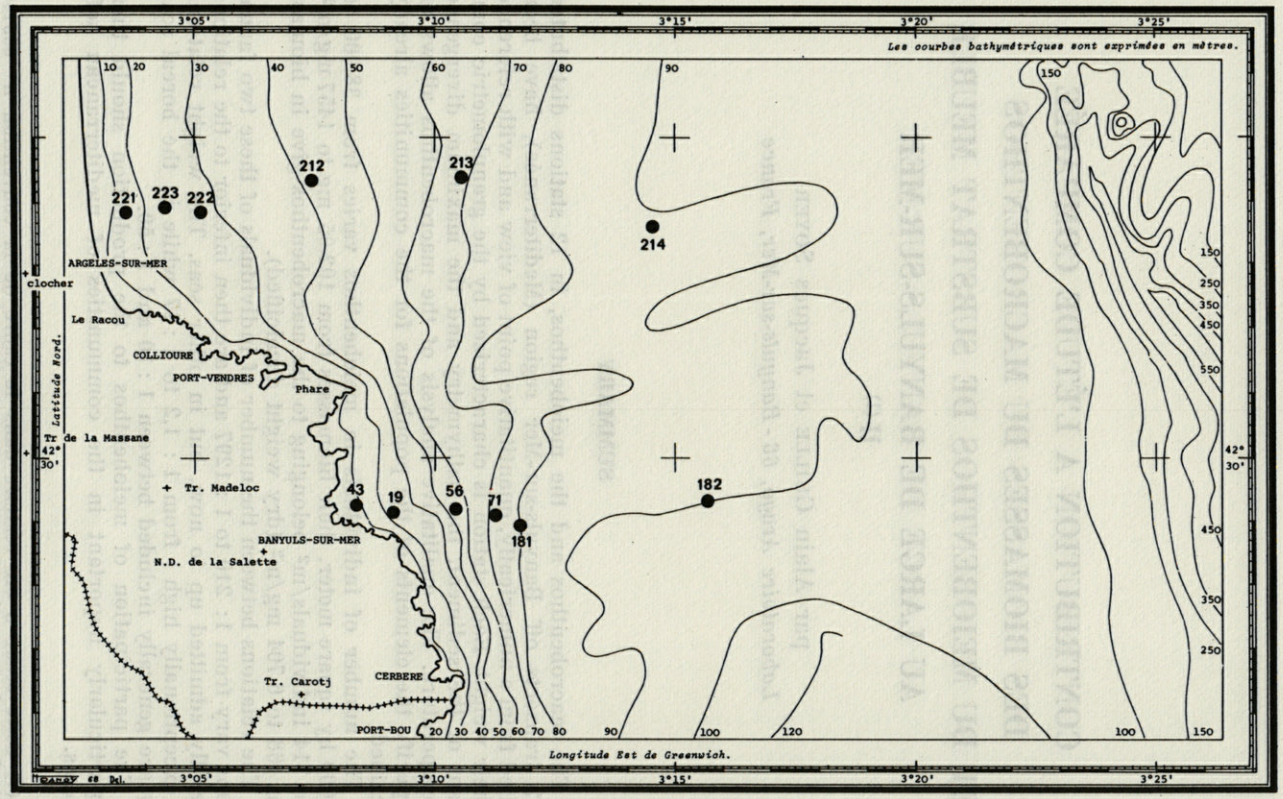


FIG. 1. — Carte des stations.

Dans un article précédent (GUILLE et SOYER, 1968), les auteurs montrent que l'on peut superposer à une communauté définie d'après la macrofaune une population meiobenthique caractéristique. Leurs résultats sont obtenus par l'analyse de prélèvements effectués en Méditerranée, au large de Banyuls-sur-Mer (Radiale A, fig. 1) pendant l'été 1967. L'évolution qualitative, quantitative numérique et pondérale, de la macrofaune et de la meiofaune, en fonction de la granulométrie, de la bathymétrie et de la température, est grossièrement parallèle, le deuxième contingent faunistique étant plus sensible à ces différents facteurs écologiques. Les rapports numériques et pondéraux entre le macro- et le meiobenthos des stations étudiées sont très élevés en comparaison de ceux obtenus par d'autres auteurs dans d'autres mers (WIESER, 1960 et SANDERS, 1960; WIGLEY et MC INTYRE, 1964; THORSON, 1966).

Cette dernière constatation, importante par ses conséquences sur l'étude de la production annuelle du benthos, demandait d'être vérifiée par l'examen de nouveaux prélèvements, effectués à une autre saison, dans d'autres types de fond (radiale B). Dans cette note les résultats quantitatifs de cette radiale sont présentés avec ceux de la radiale précédente.

Méthodes

La première radiale, dans l'est de Banyuls-sur-Mer et prospectée en juillet, comprend six stations échelonnées entre 15 et 91 mètres. La seconde radiale, perpendiculaire à la côte au niveau d'Argelès-sur-Mer, se compose également de six stations étudiées en avril, entre 14 et 87 mètres de profondeur (fig. 1).

Sur chacune de ces deux radiales, la température au voisinage du fond a été relevée tous les cinq mètres jusqu'à 40 m de profondeur, puis tous les dix mètres jusqu'à 110 mètres, cela aux deux périodes de l'année qui correspondent approximativement aux valeurs maximales et minimales de la température dans notre région, mi-octobre et mi-mars. La comparaison de ces deux valeurs donne une idée assez exacte de la variation annuelle (fig. 2).

Pour chaque station, nous avons également effectué l'analyse granulométrique du sédiment prélevé à la benne Van Veen. La composition du prélèvement est donnée sous forme de courbes semi-logarithmiques des poids cumulés des différentes fractions en fonction de leur taille (fig. 3).

L'étude qualitative du peuplement a été réalisée pour chaque station à partir de cinq prélèvements à la benne Van Veen (0,10 m²), le bateau ancré. Le contenu des cinq bennes est ensuite passé sur un tamis à

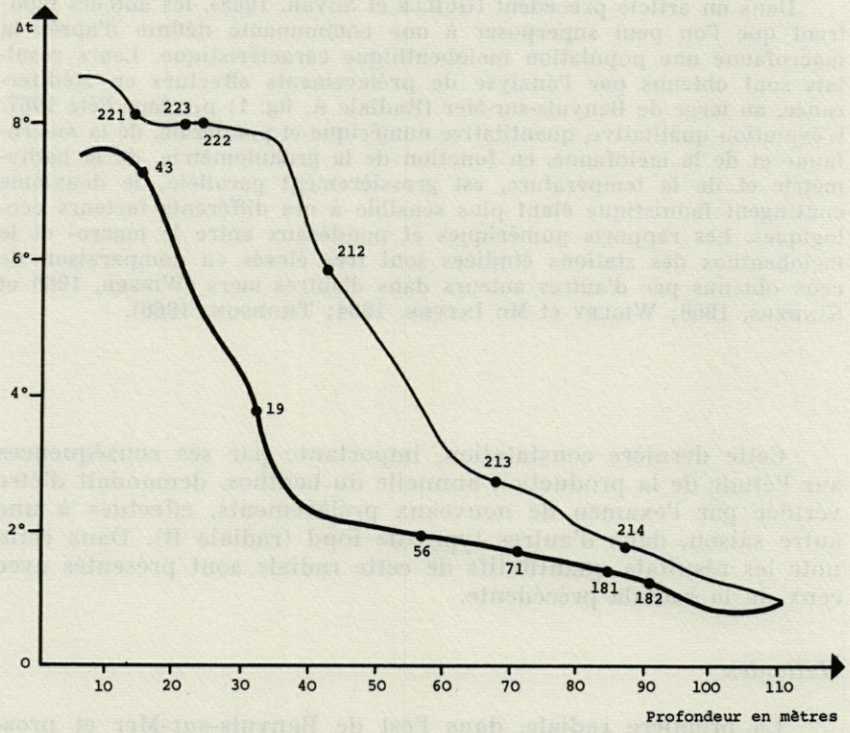


FIG. 2. — Ecart annuel des températures en fonction de la bathymétrie.

mailles de 1 mm. Cette maille nous a permis de recueillir tous les organismes dont il n'était pas tenu compte lors de l'étude du meiobenthos. D'autre part, il faut signaler que la faune benthique méditerranéenne se caractérise par un certain nanisme, confirmé par le fait que la quasi-totalité des animaux recueillis dans le refus de tamis sont des adultes. Les animaux déterminés et dénombrés sont ensuite décalcifiés à l'acide chlorhydrique à 10 % puis séchés à l'étuve à 105° pendant 24 heures. Dans la mesure du possible, les detritic-feeders ont eu au préalable le tube digestif vidé de son contenu. Les poids secs, par espèce, sont obtenus avec une précision supérieure au mg.

Le meiobenthos a été étudié à partir de carottages. Lors de la prospection de la radiale A, le prélèvement de la station 43 a été réalisé en plongée, à l'aide de six tubes de verre de 1,5 cm de diamètre, correspondant à une surface totale de 10,56 cm², sur une hauteur de 7 cm. Les autres prélèvements ont été effectués à l'aide d'un préleveur de type Kullenberg de 4,5 cm de diamètre, donnant une carotte de 15,70 cm² de section dont seuls les 7 premiers centimètres étaient utilisés. Pour la radiale B, nous avons utilisé un carottier de type « chandelier » (WILLE-

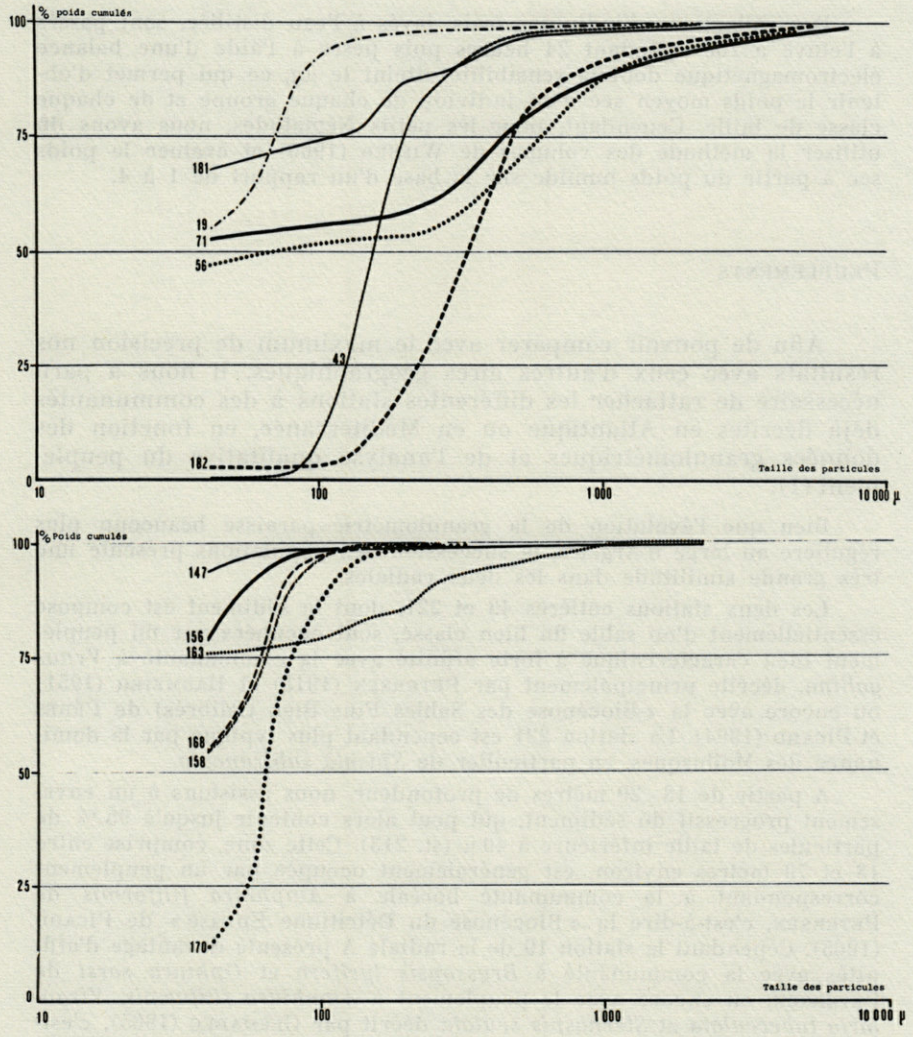


FIG. 3. — Courbes semi-logarithmiques des poids cumulés des fractions granulométriques dans les différentes stations des radiales A et B.

MOES, 1964), doté de trois tubes de 2 cm de diamètre, la surface totale du prélèvement étant de 9,42 cm², sur une hauteur de 6 cm.

Les échantillons sont passés sur une colonne composée de deux tamis, l'un de mailles de 1 mm, l'autre de 0,088 mm. La fraction retenue sur le dernier tamis est fixée à l'alcool et les représentants des différents groupes (Foraminifères exclus) sont alors comptés, par classes de taille s'il y a lieu (Nématodes et Annélides par exemple).

Des collections d'individus frais, lavés à l'eau distillée, sont passés à l'étuve à 105° pendant 24 heures puis pesés à l'aide d'une balance électromagnétique dont la sensibilité atteint le µg, ce qui permet d'obtenir le poids moyen sec d'un individu de chaque groupe et de chaque classe de taille. Cependant, pour les petits Nématodes, nous avons dû utiliser la méthode des volumes de WIESER (1960) et évaluer le poids sec à partir du poids humide sur la base d'un rapport de 1 à 4.

PEUPLEMENTS

Afin de pouvoir comparer avec le maximum de précision nos résultats avec ceux d'autres aires géographiques, il nous a paru nécessaire de rattacher les différentes stations à des communautés déjà décrites en Atlantique ou en Méditerranée, en fonction des données granulométriques et de l'analyse qualitative du peuplement (1).

Bien que l'évolution de la granulométrie paraisse beaucoup plus régulière au large d'Argelès, la succession des populations présente une très grande similitude dans les deux radiales.

Les deux stations côtières 43 et 221, dont le sédiment est composé essentiellement d'un sable fin bien classé, sont occupées par un peuplement bien caractéristique à forte affinité avec la communauté à *Venus gallina,* décrite principalement par PETERSEN (1918) et HAGMEIER (1951) ou encore avec la « Biocénose des Sables Fins Bien Calibrés) de PÉRÈS et PICARD (1964). La station 221 est cependant plus typique par la dominance des Mollusques, en particulier de *Spisula subtruncata.*

A partir de 18 - 20 mètres de profondeur, nous assistons à un envasement progressif du sédiment, qui peut alors contenir jusqu'à 95 % de particules de taille inférieure à 40 µ (st. 213). Cette zone, comprise entre 18 et 70 mètres environ, est généralement occupée par un peuplement correspondant à la communauté boréale à *Amphiura filiformis* de PETERSEN, c'est-à-dire la « Biocénose du Détritique Envasé » de PICARD (1965). Cependant la station 19 de la radiale A présente davantage d'affinités avec la communauté à *Bryssopsis lyrifera* et *Ophiura sarsi* de PETERSEN, ou encore avec le peuplement à *Amphiura filiformis, Virgularia tuberculata* et *Sternaspis scutata* décrit par GLEMAREC (1965), c'est-à-dire la « biocénose de la Vase Terrigène Côtière » de PICARD (1965). Les stations 222 et 223 où la fraction sableuse n'est pas négligeable, appartiennent au Détritique Envasé avec cependant quelques formes de la « Biocénose du Détritique Côtier » de PÉRÈS et PICARD. Les stations 56, 71 et 181 ont une granulométrie hétérogène, avec une fraction grossière

(1) Dans cette note, nous nous sommes essentiellement attachés à l'aspect quantitatif du peuplement. La liste des espèces rencontrées en macrofaune sera publiée ultérieurement dans un travail d'ensemble. Il en est de même pour l'étude qualitative du meiobenthos qui a porté essentiellement sur les populations de Copépodes Harpacticoides.

constituée par du matériel arraché au Cap Béar et entraîné au sud par les courants dominants (Got, Guille, Monaco et Soyer, 1968); 212 et 213 sont nettement plus envasées.

L'appartenance de ces sept stations au Détritique Envasé malgré des variations dans la composition du peuplement en relation avec la granulométrie, ne paraît cependant pas faire de doute. Il faut également signaler l'existence au nord de la zone correspondant à 212 et 213 d'un fond très important à *Ophiothrix quinquemaculata* (Guille, 1964).

Enfin, les deux stations les plus éloignées, 214 et 182 bien que de granulométrie sensiblement différente, correspondent aux fonds détritiques du large méditerranéens ou atlantiques, avec leurs différents faciès, à *Leptometra,* à grands Hydroïdes, etc., la population de 182 comportant un plus grand nombre d'espèces sabulicoles.

RÉSULTATS

L'analyse des résultats quantitatifs, numériques et pondéraux, des prélèvements effectués aux stations des radiales A et B appelle les remarques générales suivantes :

a) Macrobenthos (Tableaux 1 et 2) (1)

L'importance de la représentation pondérale de chaque groupe est très différente de celle de leur représentation numérique. Par exemple, les Annélides, qui forment plus de 50 % des peuplements de 5 des 6 stations de la radiale A, ne demeurent pondéralement dominants que dans 2 stations de cette même radiale.

La biomasse totale augmente avec l'accroissement du taux en poudres dans les sédiments et diminue avec la profondeur. Ainsi les stations situées dans les sables fins infralittoraux et celles au large présentent les plus faibles biomasses.

Les valeurs de ces biomasses sont dans les limites de celles obtenues dans la région de Marseille par Reys et Masse (*in* Pérès, 1967 a et b). Nous limitons la comparaison à ces derniers auteurs,

(1) Certaines biomasses totales, ou de groupe, comportent deux valeurs (tableau 2) : le deuxième chiffre correspond à des espèces de grande taille dont la présence exceptionnelle nous amène à les exclure des résultats comparatifs. Station 71 : *Pteroides griseum* et *Phyllophorus urna;* Station 212 : *Trachythyone tergestina, Oestergrenia digitata;* Station 213 : *Brissopsis lyrifera.*

Les animaux rassemblés dans le groupe « divers » correspondent à tous les autres Invertébrés marins rencontrés : Spongiaires, Cœlentérés, Sipunculides, Ascidies...

TABLEAU 1

Abondance (A) *et Dominance* (D) *des différents groupes de la macrofaune dans les stations des Radiales A et B.*

Stations	Mollusques		Annélides		Crustacés		Echinodermes		Divers		N^bre total d'indiv.	
	A	D	A	D	A	D	A	D	A	D	/0,5 m²	/1 m²
Radiale A												
43	57	15,97	77	21,57	206	57,41	13	3,65	5	1,40	357	714
19	10	2,80	306	86,40	16	4,50	13	3,60	9	2,50	354	708
56	7	7,00	55	55,80	7	7,00	15	15,10	15	15,10	99	198
71	11	6,61	134	81,74	15	9,15	2	1,20	2	1,20	164	328
181	11	9,00	70	57,30	21	17,20	5	3,20	16	13,10	124	248
182	2	2,80	38	55,00	26	37,60	3	4,20	–	–	69	138
Radiale B												
221	92	40,35	50	21,92	83	36,40	2	0,88	1	0,44	228	456
223	11	3,28	150	44,77	170	50,74	1	0,30	3	0,89	335	670
222	10	3,78	237	89,77	11	4,16	5	2,48	1	0,38	268	528
212	11	11,82	49	52,68	19	20,43	6	6,45	8	8,60	93	186
213	2	2,73	29	39,72	38	52,05	4	5,47	–	–	73	146
214	–	–	21	58,33	12	33,33	3	8,33	–	–	36	72

seuls en Méditerranée à joindre à leurs résultats quantitatifs une caractérisation sans ambiguité des peuplements et de leurs conditions physico-chimiques.

b) MEIOBENTHOS (Tableaux 3 et 4)

De même l'importance numérique des différents groupes du meiobenthos est très différente de leur importance pondérale. En particulier, les Nématodes représentent de 50 à 87 % des divers peuplements et seulement de 7 à 23 % de leur biomasse totale.

Les peuplements des stations des radiales A et B montrent les différences suivantes :

Radiale A : la chute du nombre d'individus et de la biomasse se produit entre 56 et 71 mètres de profondeur. Le meiobenthos transitoire ne représente que de 6,7 à 15,8 % du nombre total d'individus et que de 10 à 25 % de la biomasse totale.

Radiale B : la chute du nombre d'individus et de la biomasse se produit entre 24 et 43 mètres de profondeur. Si le meiobenthos transitoire ne représente encore que de 6 à 17 % du nombre total d'individus, il atteint par contre de 23,5 à 48 % de la biomasse.

TABLEAU 2

Poids secs des différents groupes de la macrofaune dans les stations des Radiales A et B; pourcentages relatifs.

Stations	Mollusques		Annélides		Crustacés		Echinodermes		Divers		Biomasses totales	
	P	%	P	%	P	%	P	%	P	%	/0,5 m²	/1 m²
Radiale A												
43	0,131	19,5	0,109	16,2	0,087	12,9	0,106	15,7	0,241	35,7	0,674	1,348 g.
19	0,009	0,2	1,187	35,4	0,982	29,2	1,110	33,1	0,064	1,9	3,352	6,704 g.
56	0,025	1,2	0,633	31,8	0,026	1,3	1,167	58,6	0,139	7,0	1,990	3,980 g.
71	0,081	8,2	0,649	66,2	0,053	5,4	0,185	18,8	0,011	1,1	0,979	1,958 g.
181	0,069	8,0	0,339	39,6	0,012	1,4	0,018	2,1	0,417	48,7	0,855 + 2,268	1,710 g.
182	0,049	11,5	0,305	72,1	0,065	15,3	0,004	0,9	—	—	0,423	0,846 g.
Radiale B												
221	0,250	55,18	0,067	14,79	0,034	7,50	0,094	20,75	0,008	1,76	0,453	0,906 g.
223	0,027	1,50	1,670	93,08	0,077	4,29	0,006	0,33	0,014	0,78	1,794	3,588 g.
222	0,054	4,60	1,012	86,27	0,026	2,21	0,079	6,73	0,002	0,17	1,173	2,346 g.
212	0,035	3,19	0,741	67,73	0,050	4,57	0,031 1,581	2,74	0,237	21,66	1,094 2,644	2,188 g.
213	0,088	8,18	0,901	83,81	0,062	5,76	0,024 2,665	2,23	—	—	1,075 3,716	2,150 g.
214	—	—	0,096	41,02	0,067	28,63	0,071	30,34	—	—	0,234	0,468 g.

L'explication de ces différences est à rechercher dans la nature et la topographie des fonds, les conditions rhéologiques et surtout l'époque différente à laquelle les prélèvements ont été effectués : radiale A en été, radiale B au printemps. A cette époque, le meiobenthos transitoire est particulièrement important. De plus, l'examen des variations annuelles de température fait apparaître que l'écart minimum de température est atteint entre 40 et 55 mètres sur la radiale A contre 85-90 mètres sur la radiale B. La station 212 située par 44 mètres de fond subit donc des variations de température importantes, de l'ordre de 6°, qui ont certainement une influence sur le cycle annuel du meiobenthos vrai. La poussée due au réchauffement des eaux ne serait encore que faiblement marquée en avril, en dessous de 30 mètres.

TABLEAU 3

Abondance (A) *et Dominance* (D) *des différents groupes du meiobenthos vrai et transitoire dans les stations des radiales A et B.*

	Radiale A												Radiale B											
Stations	43		19		56		71		181		182		221		223		222		212		213		214	
	A	D	A	D	A	D	A	D	A	D	A	D	A	D	A	D	A	D	A	D	A	D	A	D
Nématodes	228	69,1 64,3	134	54,9 49,5	113	61 52	33	56,8 47,5	70	70,7 63	22	60,9 57,9	384	84,6 76,8	294	58,8 55,1	361	57,4 52,7	122	74,4 63,4	58	69 58	66	78,5 70,9
Copépodes	78	23,6 22	77	31,5 28,5	44	23,8 20,2	17	29,2 24,5	14	14,1 11,5	11	30,5 28,9	79	16,6 15,8	194	38,8 36,2	247	39,2 36	33	20,1 17,1	22	26,2 22	13	15,4 13,9
Ostracodes	6		5		6		2		3		1		1											
Amphipodes			3		2								3		4		5							
Isopodes	4				4				5						1		1		4		1		1	
Cumacés					3				1		1								3				1	
Echinodères			11		6		6		2				2		1		7		2		3			
Halacariens	3		1						1															
Cop.juvéniles	12		12		6		6		3		1		4		3		5							
Total	330		243		184		58		99		36		473		497		626		164		84		82	
Annélides	9		26	9,6	31	15,2	9	15,8	10	10,8	2	5,3	15	3	29	5,4	49	7,2	18	9,3	14	14	3	3,2
Lamellibranches	12				2		2		2				14		3		10		11		3		8	
Gastropodes	3												1		3									
Total	24		26		33		11		12		2		30		35		59		29		17		11	
Total Général	354		269		217		69		111		38		503		532		685		193		101		93	

(l'abondance est donnée en nombre d'individus/10 cm^2 = en mille/m^2; les deux chiffres de dominance pour les Nématodes et les Copépodes sont donnés par rapport au nombre d'individus du meiobenthos vrai et au nombre d'individus du meiobenthos vrai et transitoire).

TABLEAU 4

Poids secs (en µgr/10 cm² = mgr/m²)
des différents groupes du meiobenthos dans les stations des radiales A et B.

	Radiale A												Radiale B											
Stations	43		19		56		71		181		182		221		223		222		212		213		214	
	P	%	P	%	P	%	P	%	P	%	P	%	P	%	P	%	P	%	P	%	P	%	P	%
Nématodes	29,5	5,3 3,9	36,1	6,9 5,7	25,9	5 4	8,7	7,1 5,3	17,3	6,3 5,2	3,3	3,5 3,2	87,2	23,4 12	52,6	9,5 5,3	94,8	12,6 6,5	23,8	11,2 7,8	11,2	14,3 9	12,5	13,6 10,5
Copépodes	156,4	28,3 20,8	154	29,3 24,3	87	16,8 13,3	33,1	27,2 20,3	38,3	14,1 12,7	23,4	24,6 22,8	150,1	40,2 20,7	368,6	66,7 37,6	475	63,1 32,5	62,7	29,5 20,4	41,8	53,5 33,6	24,7	26,9 20,7
Ostracodes	270		203,8		229,3		76,4		102		50		40											
Amphipodes			95,6		57,3								90		125		150							
Isopodes	76,4				76,4				101,9						20		20		80		20		40	
Cumacés					26,7				8,9		17,8								42				14	
Echinodères			22,9		11,4				2,5				3,4		1,7		11,9		3,4		5,1			
Halacariens	12		3,8						1,9															
Cop.juvéniles	7,2		7,6		3,4		3,4		2,3		0,4		1,6		1,2		2							
Total	551,2		523,8		517,4		121,6		275,0		94,9		372,3		551,1		753,7		211,9		78,1		91,2	
Annélides	140		106.6	16,9	124,8	20,3	33,6	25,4	40,7	14,5	7,6	7,4	318	43,8	416	42,4	684	46,9	72	23,4	40	32,2	12	10,1
Lamellibranches	48				7,6		7,6		7,6				28		6		20		22		6		16	
Gastéropodes	12												2		6									
Total	200,0		106,6		132,4		41,2		48,3		7,6		348		428	43,7	704	48,3	94	30,6	46	37	28	23,5
Total Général	751,2		630,4		649,8		162,8		323,3		102,5		720,3		979,1		1457,7		305,9		124,1		119,2	

(les deux chiffres donnés pour les Nématodes et les Copépodes correspondent : le premier, au pourcentage par rapport à la biomasse du meiobenthos vrai, le second au pourcentage par rapport à la biomasse totale (meiobenthos vrai et transitoire). Les poids des Ostracodes sont donnés valves comprises).

COMPARAISON ENTRE LES RÉSULTATS QUANTITATIFS DU MACRO- ET DU MEIOBENTHOS (Tableau n° 5).

Les nombres d'individus récoltés dans les diverses stations de la radiale B, leurs biomasses, non seulement confirment les résultats de la radiale A, mais mettent en évidence une importance encore plus grande du meiobenthos.

TABLEAU 5

Rapports numériques (R2) *et pondéraux* (R1) *entre le macrobenthos et le meiobenthos vrai et transitoire.*

	Radiale A						Radiale B					
Stations	43	19	56	71	181	182	221	223	222	212	213	214
R1	1,79	10,64	6,12	12,08	5,29	8,29	0,92	4,98	1,61	7,15	17,33	7,15
	1 :	1 :	1 :	1 :	1 :	1 :	1 :	1 :	1 :	1 :	1 :	1 :
R2	495	379	1095	210	447	275	1103	794	1297	1037	691	1291

Pour les deux radiales, les rapports entre les nombres d'individus au mètre carré du macro- et du meiobenthos varient entre 1 : 210 et 1 : 1297 et sont inférieurs aux données de différents auteurs (MARE, 1942; WIESER, 1960; MC INTYRE, 1961). Dans un prélèvement effectué dans la Martha's Vineyard, WIGLEY et MC INTYRE obtiennent le rapport limite de 1 : 770.

Les rapports pondéraux, en conséquence sont exceptionnellement élevés : de 1 : 0,92 à 1 : 17,33, alors que dans les mers boréales, ils sont généralement compris entre 1 : 10 et 1 : 50; THORSON fixant la valeur de 1 : 10 comme limite très rarement dépassée.

Plusieurs éléments d'explication peuvent être évoqués :

— faible densité des espèces macrobenthiques et nanisme en Méditerranée;

— importance numérique et pondérale du meiobenthos (comparable à celle des autres mers étudiées);

— défauts de fonctionnement des divers engins de prélèvement : la benne Van Veen utilisée travaille différemment suivant le type de substrat, le volume prélevé dans un sédiment grossier est inférieur à celui prélevé dans une vase (REYS, 1964). Ainsi pour une même surface, les biomasses du macrobenthos de sédiments

grossiers sont sous-évaluées par rapport à celles de sédiments fins et par rapport à celles du meiobenthos, beaucoup moins influencées par la méthode de prélèvement employée, pratiquement à volume constant (carottes);

— les valeurs données par les précédents auteurs ont été généralement obtenues à partir de poids humides et par des méthodes de prélèvements variées : WIESER utilise un carottier et SANDERS une drague, WIGLEY et MC INTYRE emploient une benne mais prélèvent le meiobenthos à la surface du sédiment contenu dans l'engin.

L'importance des rapports numériques et pondéraux entre le macro- et le meiobenthos semble cependant se confirmer. MC INTYRE attribue au meiobenthos une production annuelle égale à 10 fois le standing-crop, le cycle de la majorité de ses composants étant estimé à 3 semaines. THORSON conteste ce chiffre en se fondant sur la biologie de quelques formes de la meiofaune qui ont fait l'objet d'études précises et réduit la production à 3 fois le standing- crop. Si nous adoptons cette valeur pour nos stations, la production annuelle de la meiofaune en Méditerranée pourrait alors largement dépasser le standing-crop de la macrofaune.

RÉSUMÉ

Le macrobenthos et le meiobenthos de 12 stations réparties en 2 radiales de la côte au large dans la région de Banyuls-sur-Mer (Méditerranée) sont étudiés du point de vue quantitatif numérique et pondéral. Chaque station est caractérisée par la composition granulométrique du sédiment, la bathymétrie et les écarts maximum de température. L'analyse qualitative du macrobenthos permet de préciser l'appartenance des peuplements aux communautés déjà définies.

Le nombre d'individus du meiobenthos varie de 38 000 à 685 000 par mètre carré, leurs biomasses de 102,05 mg à 1 457 mg/m². 72 à 714 individus/m² appartenant au macrobenthos donnent en biomasse de 468 à 6 704 mg/m² (poids sec décalcifié).

Les rapports entre le nombre d'individus de ces deux contingents faunistiques varient de 1 : 210 à 1 : 1297 et sont donc inférieurs à ceux généralement admis jusqu'ici, dans d'autres mers il est vrai. Les rapports pondéraux sont exceptionnellement élevés : de 1 : 1,2 à 1 : 17 alors que dans les mers boréales, ils sont habituellement compris entre 1 : 10 et 1 : 50.

La participation du meiobenthos à la production devrait donc être particulièrement importante dans les communautés de substrats meubles méditerranéennes.

BIBLIOGRAPHIE

GLÉMAREC, M., 1965. La faune benthique dans la partie méridionale du massif armoricain. Etude préliminaire. *Cah. Biol. mar.*, **6** (1) : 51-66.

GOT, H., GUILLE, A., MONACO, A. et SOYER, J., 1968. Carte sédimentologique du plateau continental au large de la côte catalane française. *Vie Milieu*, **19** (2 B) : 273-290.

GUILLE, A., 1964. Contribution à l'étude de la systématique et de l'écologie d'*Ophiothrix quinquemaculata* d. Ch. *Vie Milieu*, **15** (2) : 243-308.

GUILLE, A. et SOYER, J., 1968. La faune benthique des substrats meubles de Banyuls-sur-Mer. Premières données qualitatives et quantitatives. *Vie Milieu*, **19** (2 B) : 323-359.

HAGMEIER, H., 1951. Die Nahrung der Meerestiere III-IV. *In* Handbucher Seefischerei Nord-Europa, Bd. 1.

MARE, M., 1942. A study of a marine benthic community with special reference to the micro-organisms. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, **25** : 517-554.

MC INTYRE, A.D., 1961. Quantitative differences in the fauna of boreal mud associations. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **41** : 499-616.

PÉRÈS, J.M., 1967a. The mediterranean benthos. *Oceanogr. mar. Biol. Ann. Rev.*, **5** : 449-534.

PÉRÈS, J.M., 1967b. Les biocénoses benthiques dans le système phytal. *Recl Trav. Stn mar. Endoume*, **42** (58) : 3-114.

PÉRÈS, J.M. et J. PICARD, 1964. Nouveau manuel de Bionomie benthique de la Méditerranée. *Recl Trav. Stn mar. Endoume*, **31** (47) : 5-137.

PETERSEN, C.G.J., 1918. The sea-bottom and its production of fish-food. *Rep. Dan. Biol. Stn.*, **25** : 1-62.

PICARD, J., 1965. Recherches qualitatives sur les biocénoses marines des substrats meubles dragables de la région marseillaise. *Recl Trav. Stn mar. Endoume*, **36** (52) : 1-158.

REYS, J.-P., 1964. Les prélèvements quantitatifs du benthos des substrats meubles. *Terre Vie*, **1** : 94-105.

SANDERS, H.L., 1960. Benthic studies in Buzzard Bay. III. The structure of the soft bottom community. *Limnol. Oceanogr.*, **5** (2) : 138-153.

THORSON, G., 1966. Some factors influencing the recruitment and establishment of marine benthic communities. *Neth. Jnl Sea Res.*, **3** (2) : 267-293.

WIESER, W., 1960. Benthic studies in Buzzard Bay. II. The meiofauna. *Limnol. Oceanogr.*, **5** (2) : 121-137.

WIGLEY, R.L. et MC INTYRE, A.D., 1964. Some quantitative comparisons of offshore meiobenthos and macrobenthos South of Martha's Vineyard. *Limnol. Oceanogr.*, **9** (4) : 485-493.

WILLEMOES, M., 1964. A ball-stoppered quantitative sampler for the microbenthos. *Ophelia*, **1** (2) : 235-240.

DISCUSSION
de la communication de A. GUILLE

CHASSÉ. — Ne peut-on pas tenir compte de la variation du taux de la production des divers groupes et des classes de taille de la meiofaune. Elle est de l'ordre de 1,5 à 2 par exemple pour les Nématodes, de 2, 2,5 pour les Ostracodes, de l'ordre de 3 à 4 pour les Harpacticides; les peuplements transitoires ne peuvent ils pas être utilisés pour préciser la durée du cycle des divers groupes systématiques ?

GUILLE. — Oui c'est un des buts de ma collaboration avec M. Soyer.

FENCHEL. — I have found in laboratory experiments that the Willemoes-sampler does not sample a constant surface area. Since sediments is sampled by section the area sampled is due to the specific weight of the sediment. The surface area sampled may be more than times larger than expected.

GUILLE. — Nous n'avons pas observé ce défaut de fonctionnement que je vous remercie de me signaler, et dont l'importance méritera toute notre attention.

PLANTE-CUNY. — Avez-vous utilisé le carottier Willemoes sans modification ?

Jusqu'à quelle profondeur ? sur quel type de sédiment ?

Comment était-il lesté à 150 m ?

Ne modifie-t-il pas la surface du sédiment ?

GUILLE. — Oui l'appareil a été construit au laboratoire suivant les plans de Willemoes et expérimenté jusqu'à 150 m de profondeur environ, des sables fins littoraux au détritique du large. Pour les profondeurs importantes, l'appareil est lesté avec un poids d'1 kg. Nous n'avons pas observé de modifications de la surface du sédiment mais M. Soyer utilise cet engin depuis peu et certainement des modifications sont à effectuer.

OXYGEN CONSUMPTION BY THE SEABED

III. — ON THE ROLE OF THE MACROFAUNA AT THREE STATIONS

by Karl BANSE, Frederic H. NICHOLS
and Dora R. MAY

Department of Oceanography, University of Washington, Seattle, Wash. 98105 U.S.A.

SOMMAIRE

Le métabolisme de huit espèces de Polychètes, de quatre petits Crustacés et de deux petits Bivalves, est exprimé en fonction du poids en cendres, de la taille et de la température. La relation entre la respiration et la taille chez une Ophiure, et quelques données sur le métabolisme de trois espèces benthiques à une seule température, sont également indiquées.

Les auteurs donnent les facteurs de conversion entre poids humide, poids sec et poids en cendres.

La respiration de la macrofaune (> 1 mm), au moment où le métabolisme de la communauté était mesuré *in situ*, est calculée à l'aide de ces équations, en trois stations situées entre 14 et 207 m. de profondeur dans le Puget Sound. En été, le métabolisme des espèces de Polychètes, de Sipunculiens, de Crustacés, de Bivalves et d'Echinodermes, représente 14 % du métabolisme benthique à chacune des deux stations sur substrat sableux et 28 % sur la vase. La macrofaune totale, avec les organismes profondément enfouis et un recueilli à la drague, se montre consommer entre 1/5 et 2/5 de l'oxygène utilisé par le benthos. Les valeurs paraissent plus élevées en hiver. Les espèces les plus abondantes, représentées dans les prélèvements, utilisent légèrement moins de la moitié de l'oxygène consommé par la macrofaune totale. La méthode qui consiste à calculer la respiration à partir de la biomasse peut être utilisée pour sélectionner, lors d'études plus détaillées, les espèces dont le métabolisme est important dans la communauté.

L'intérêt de telles données sur la respiration pour l'estimation de la production animale est montré.

INTRODUCTION

When studying the energy flow in a community, knowledge of oxygen consumption by the organisms is of great importance because of the large energy turnover by respiration. We consider here the role of the animals retained by a 1 mm screen (to which we refer as macrofauna) from sand and mud bottoms. We present computations of the oxygen consumption by the macrofauna collected by grabs on three stations in Puget Sound, where the total *in situ* oxygen consumption had been measured in the same season, using multiple regression equations which relate respiration rate to temperature and ash-free dry weight of specimens. This approach is an extension of work by VILENKIN (1965).

Among the macrofauna, some species are common enough that several specimens occur in each sample, so that abundance estimates, age distribution studies, and the like can be done with some confidence. In earlier studies with a 0.1 m^2 van Veen grab in Puget Sound, Washington, LIE (1968) chose to consider as " important " those abundant species that contributed approximately 70 % of the specimen numbers at each station during each season in samples covering 0.5 to 1 m^2 per visit. He excluded members of some taxonomically difficult genera but added some rare species that had a high frequency of occurrence and contributed materially to the biomass. In this paper we use the term " important species " in the same manner although our species list is slightly different from that of LIE (1968). Polychaetes, sipunculids, crustaceans, bivalves, echinoids, and ophiuroids are called " major groups "; the remainder are listed as " miscellaneous ".

METHODS

Stations

The three stations, nos. 6, 7, and 11 of PAMATMAT and BANSE, 1969; (stations 7 and 11 were stations 2 and 8 of LIE, 1968) had a depth of 27, 178, and 13.5 m below mean lower low water when visited in late August 1967. The sediments were sand (with 15 % silt and clay), mud, and coarse sand (with 6 % silt and clay), respectively. Macrofauna was collected on station 7 in late July at 207 m, and on the other two stations in late September 1967 at 27 and 12.5 m. The salinity of the bottom

water at the station depths, measured in deep water nearby, had varied in 1964 between 28.0 and 29.7 ‰ at the shallowest station, and between 29.4 and 30.8 ‰ at the deepest station; the corresponding ranges of temperature were 8° to 13.5 °C and about 8° to 11 °C (LIE, 1968). Unpublished data by G.C. ANDERSON and K. BANSE show similar ranges of temperature and salinity in the bottom water for 1965. Bottom water temperatures at the time of the *in situ* respiration measurements in August were 12.2°, 11.3°, and 15.1 °C, respectively.

Sampling and determination of weights

Three replicate samples were taken at station 7 with a 0.2 m² van Veen grab from a drifting vessel, and four and five samples, respectively, were collected with a 0.1 m² grab on stations 6 and 11 from an anchored vessel. The samples were washed through a 1 mm screen and the residue was preserved in buffered formalin-seawater of about 4 % strength for sorting in the laboratory. After sorting all animals were preserved in alcohol for about six months before weighing.

Specimen numbers and wet weights of the major groups were determined (following LIE, 1968) for individual species, except for polychaetes of which only the important species were identified and weighed individually; the remaining polychaete species were grouped into probable feeding types, counted, and weighed. Ash-free dry weights for most of our important species were calculated using LIE's (1968) specific factors for converting from wet to ash-free dry weight. The weights of the remaining species or groups were converted to ash-free dry weights using LIE's average values for the major faunal groups, excepting additional species for which we present new data (Table 1), determined according to LIE (1968) [*Polydora* sp. in Table 1 and Figure 1 is *Polydora (Pseudopolydora) kempi japonica* Imajima and Hartman]. These latter species, with the exception of specimens of *Abarenicola pacifica* Healy and Wells, which were immediately preserved, had been held for one or two days in the laboratory at about 12 °C without food, and through defecation may show less ash content than freshly collected animals. They were kept in formalin for only a very few days, which should have resulted in high ratios of organic matter content to wet weight (LOVEGROVE, 1966; cf. HOLME, 1964).

Unless otherwise indicated, all weights in this paper are expressed as ash-free dry weight. The total weights per square meter, as obtained by adding individual species weights, differ from the gross weights determined by PAMATMAT and BANSE (1969) for the same samples, where the wet weights of the major groups had been converted by LIE's average factors.

Important species were selected according to LIE's (1968) definition : Included are those species that contributed 70 % of specimen number at each station, in addition to one or two species that, despite low numbers, appeared in all samples and contributed greatly to the total biomass.

Respiration equations

The respiration of individual species or groups of species in relation to temperature and individual specimen weight was calculated from regression equations based on (1) some of the data on which PAMATMAT (1968) based his original equations; (2) additional measurements made by PAMATMAT since his original study; and (3) measurements made by the authors during the summer of 1968.

Crustaceans and bivalves. Regression equations for estimating respiration of bivalves and crustaceans from weight and temperature were calculated from the original data of PAMATMAT (1968). Before the measurements, the animals had been kept for up to two days in the laboratory. Excepting large animals, more than one specimen was used in an experimental vessel. The vessels were not shaken. Because a different response to temperature during spring and summer on the one hand, and early fall and winter on the other hand, was shown for the well-studied *Transennella tantilla* Gould, only the spring and summer observations were used here. For the other species we utilized all of PAMATMAT's measurements. Approximately 90 % of the data are from the spring and summer months. The original measurements of length or wet weights were converted into ash-free dry weights with the specific (if available) or the average conversion factors of LIE (1968), or those in Table 1. For the bivalve *Mysella tumida* (Carpenter) we ascertained from LIE's original data that there is no significant linear regression of the ash-free dry weight to length ratio on length, e.g., the relative weight of the shell is size-independent. This is also true for *Transennella tantilla* according to PAMATMAT (1966), whose factors we used for this species.

Equations were first computed for observations from 3° to 23 °C. Because experimental animals might not have been well acclimated to the extremes of temperature, the equations were recalculated for the range of 8° to 13 °C, which approximately represents the annual temperature range in the large basins of Puget Sound. The equations for the restricted temperature range for crustaceans and bivalves are thus largely based on measurements of animals that had been adapted for up to two days to temperatures close to experimental ones.

Polychaetes. Because PAMATMAT's polychaete data appeared heavily weighted by a species with low respiration rate, *Lumbrineris zonata* (Johnson), additional respiration experiments were carried out in 1968 at the Friday Harbor Laboratories, Friday Harbor, Washington. Several species were collected near the Laboratories from the intertidal to 15 m depth and maintained in the laboratory without sediment for 12 to 24 hours at about 12° to 14 °C (ambient) for acclimation. Because of the small size of most species, animals

TABLE 1

Weight-conversion factors for various species. Standard deviations are included when more than one measurement was made per species.

Species	Size range : ashfree dry weight (mg)	Number of measurements	Dry/wet (%)	Ash-free dry/dry (%)
POLYCHAETA				
Abarenicola pacifica Healy and Wells	14.9 – 549	14	27.9 ± 9.9	21.6 ± 9.0
Ammotrypane aulogaster Rathke	4.1 – 5.9	4	15.4 ± 1.6	60.4 ± 19.7
Armandia brevis (Moore)	1.6	1	18.4	71.1
Lumbrineris zonata (Jonhson)	2.6 – 23.6	5		81.9 ± 2.9
Nephtys spp.	7.4 – 51.0	3	17.1 ± 0.5	69.4 ± 1.6
Ophiodromus pugettensis (Jonhson)	6.8 – 7.0	2	14.6 ± 2.5	83.8 ± 13.3
Polydora sp.	0.4 – 2.5	6		46.1 ± 10.8
Sternaspis fossor Stimpson	26.5	1	17.9	57.2
CRUSTACEA				
Pinnixa schmitti Rathbun	1.6	4		43.2 ± 11.3
ECHINODERMATA				
Amphiodia urtica (Lyman)	2.1 – 31.1	13	32.6 ± 2.5	30.7 ± 3.3

were grouped according to size for the experiments, the larger animals numbering about six per experiment, the smaller about 30 per experiment. The incubations, including several controls, were carried out in darkened 300 ml glass-stoppered bottles placed in running seawater at 12° to 13.5 °C for four to six hours. The bottles were inverted several times during the experiments to break up any oxygen stratification. Oxygen concentrations were determined by the Winkler method as modified by STRICKLAND and PARSONS (1965). Respiration is expressed as microliters of oxygen per hour

per animal, using the mean weight of each size group for each species.

Only the equation for the restricted temperature range was calculated, incorporating also four measurements of the average respiration rate of Spionidae spp., four specimens of *Armandia brevis* (Moore) by PAMATMAT (1968), and an additional unpublished measurement by him on a specimen of *Prionospio pinnata* Ehlers.

Ophiuroids. A regression equation for respiration of *Amphiodia urtica* (Lyman) was based on measurements made at one temperature, 12.5 °C, and thus relates respiration to body weight only. The animals were collected in East Sound, Orcas Island, Washington, from 34 m depth. The bottom samples containing the brittle stars were kept intact with the sediment and maintained in the laboratory in running seawater at 12° to 12.5 °C (about ambient) until four hours before the experiments were conducted. At that time the animals were gently removed from the sediment so that the loss of biomass due to arm breakage was negligible, and were allowed to adjust briefly to glass containers. The experimental procedure was as described above for polychaetes.

Additional measurements. Some later measurements by Dr. M. M. PAMATMAT were made on the polychaetes *Prionospio pinnata, Travisia pupa* Moore, the bivalve *Nucula bellotii* Adams, and the irregular sea urchin *Brisaster latifrons* (Agassiz) at the temperature of the habitat (8.2 °C) immediately after collection near station 7 in spring. Respiration rates were determined from monitoring the change in oxygen concentration by an electrode. LIE (1968) provided specific conversion factors from wet weight to ash-free dry weight for these species. The result for *Prionospio pinnata* was incorporated as mentioned above, in the polychaete equation.

Application of equations

Before applying the respiration equations to our biomass data we considered making weight-frequency diagrams for each species and computing from these the oxygen consumption by that species. However, in addition to the effort involved in such a task, an overwhelming number of polychaetes were broken or badly contracted, precluding the preparation of size-frequency diagrams. To determine whether it would be permissible to use mean weights of the species as done previously by VILENKIN (1965), we considered a population of *Macoma carlottensis* (Whiteaves) observed in 1963 on our deepest station (LIE, 1968). On one date (May 1963) most of the total weight was in the large size classes. On the other date (November 1963) most specimens were young and the weights for one of the large size classes were only three to four times that of the small classes. In both cases, the calculation from mean weights

yielded estimates of respiration about 10 % higher than the correctly computed ones. Therefore we considered it not worth the effort to prepare weight-frequency curves for bivalves, crustaceans, and echinoderms prior to computation. This allowed us to use all the polychaetes of our material.

The respiratory rates were thus computed for an individual of the calculated average weight for each species of the major groups excepting those polychaetes that were not among the important species, which were lumped (see p. 42; calculated in an analogous manner). These rates were multiplied by the number of specimens per square meter, and added for each station to give the respiration of major groups of the macrofauna. We did not compute the respiration of miscellaneous forms.

Respiratory rates of the crustaceans and bivalves at station 11 were obtained from the regression equation for the total temperature range, because of the high temperature at that station, and those at stations 6 and 7 were obtained from the " restricted " equation. The regression equation for polychaetes was applied to all stations although it extends only to 13.5 °C. This equation also was employed for the sipunculid *Golfingia pugettensis* Fisher. The rates of respiration of *Travisia pupa* and *Brisaster latifrons* were estimated from the mentioned measurements conducted at 8.2 °C. These rates and those for *Amphiodia urtica* calculated for 12.5 °C were adjusted to the station temperatures by Krogh's standard curve (KROGH, 1916).

RESULTS AND DISCUSSION

Respiration equations

The relation of respiration to temperature and weight is expressed as

$$\log r = a \log t + b \log W - c$$

in which r is the respiration in microliters of oxygen per hour, t is the temperature in °C, and W is the ash-free dry weight of a specimen in milligrams. The coefficients a, b, and c are given in Table 2 together with the standard deviation and the confidence limits. The regression lines computed for 10 °C are shown in Figure 1, together with the raw data (not adjusted to 10 °C) for the restricted temperature range.

The precision of the estimates of respiration from the equations for crustaceans and bivalves for the entire temperature range is not very high. This is because of the variable response to temperature within species, particularly within the bivalves, and differences between species in the relationship of weight and respiration

TABLE 2

Equations for estimating respiration

(Temperature in °C; ash-free dry weight in mg. R^2, coefficient of determination; S.D., standard deviation of the estimate; C.I., confidence intervals of the estimate, 95 % level, for 10 °C).

Group	Temperature range	Weight range	Coefficients a	b	c	R^2	S.D.	C.I.
A. Extended temperature range								
Crustacea[1]	4.5 – 23°	0.04 – 2.10	0.66	0.71	– 0.70	0.49	± 0.30	–
Bivalves[2]	3 – 23°	0.06 – 4.3	1.68	0.81	– 2.14	0.89	± 0.20	–
B. Restricted temperature range[3]								
Polychaetes	8.2 – 13.5	0.12 – 149	0.89	0.63	0.87	0.94	± 0.13	± 0.28
Crustacea	8 – 13°	0.04 – 208	0.79	0.73	– 0.88	0.50	± 0.31	± 0.77
Bivalves	8 – 13	0.06 – 4.3	1.70	0.72	– 1.61	0.82	± 0.18	± 0.38
A. urtica	12.5	2.07 – 31.1	–	0.73	0.12	0.91	± 0.07	± 0.15

(1) *Anisogammarus confervicolus* (Stimpson), 13 experiments; *Paraphoxus tridentatus* (Barnard) 14; *P. spinosus* (Holmes); 10; *Leptochelia dubia* Krøyer.
(2) *Transennella tantilla* Gould, 47; *Mysella tumida* (Carpenter), 14.
(3) Names and numbers of experiments in Fig. 2.

particularly between the crustaceans : the values of R^2, the coefficient of determination for individual crustacean species, are much higher than that for the overall equation given here. The improvement of the estimates by restriction to a narrower temperature range is slight, suggesting that the main source of variability is not lack of temperature adaptation before the experiments.

Some rates of respiration seem to reflect living habits (Fig. 1) : the polychaete *Lumbrineris zonata* and the amphipod *Paraphoxus tridentatus* (Barnard) are deep-digging animals (see LIE and PAMATMAT, 1965). On the other hand, the amphipod *Anisogammarus confervicolus* (Stimpson) is a very active animal that spends much of its time in the water above the bottom. It has, as would be expected, a high rate of oxygen consumption. Similarly, the clam *Mysella tumida* lives at greater depth in the sediment than does *Transennella tantilla.*

Although the slopes of our regression lines may be influenced slightly by the inclusion of temperature effects, they were compared with the slope of 0.75, which HEMMINGSEN (1960) considers universal

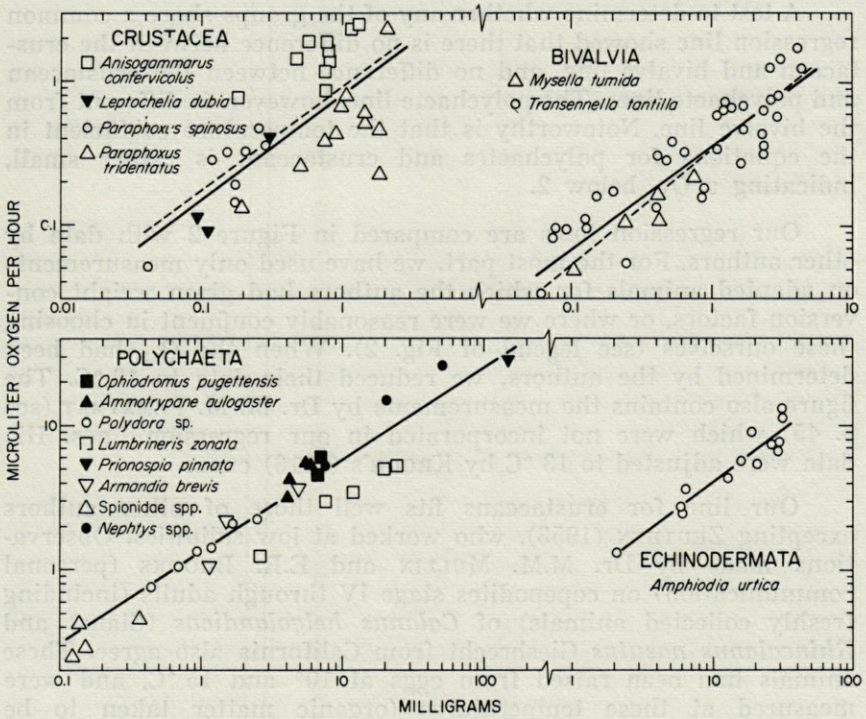


FIG. 1. — Measurements of oxygen consumption by PAMATMAT (1968; see also text) between 8.0 and 13.0 °C plotted against ash-free dry weight, with regression lines for this temperature range (solid lines), and for all data (broken lines), calculated for 10 °C.

among larger organisms for the relationship between weight and respiration; Student's *t*-distribution was used (SNEDECOR, 1956). The regression of polychaete respiration on body weight and temperature has a significantly lower slope (0.63) at the 5 % level, apparently caused by the low respiration rate of *Lumbrineris zonata* and the high rate of *Spionidae* spp. at the low end of the size range (three points in Fig. 1 refer to 9 °C). In general, however, we do not think that our measurements suggest a trend among polychaetes to deviate markedly from the slope of 0.75. The slopes of our other regression lines do not significantly differ from that value. This is noteworthy in that our lowest ash-free dry weights represent wet weights of about 0.2 mg. HEMMINGSEN had suggested that there is a tendency for slopes to be close to 1 in poikilotherms smaller than 0.1 to 1 mg wet weight (smaller than about 40 mg according to ZEUTHEN, 1953; the limit is lower for crustaceans).

A test to determine whether any of the groups share a common regression line showed that there is no difference between the crustacean and bivalve line, and no difference between the crustacean and polychaete lines. The polychaete line, however, is different from the bivalve line. Noteworthy is that the temperature coefficient in the equations for polychaetes and crustaceans is rather small, indicating a Q_{10} below 2.

Our regression lines are compared in Figure 2 with data by other authors. For the most part, we have used only measurements on adapted animals for which the authors had given weight conversion factors, or where we were reasonably confident in choosing these ourselves (see legend of Fig. 2). When the Q_{10} had been determined by the authors, we reduced their data to 13 °C. The figure also contains the measurements by Dr. M. M. PAMATMAT (see p. 45) which were not incorporated in our regression lines. His data were adjusted to 13 °C by KROGH's (1916) curve.

Our line for crustaceans fits well those of other authors excepting ZEUTHEN (1953), who worked at low salinities. Observations made by Dr. M.M. MULLIN and E.R. BROOKS (personal communication) on copepodites stage IV through adults (including freshly collected animals) of *Calanus helgolandicus* (Claus) and *Rhincalanus nasutus* Giesbrecht from California also agree. These animals had been raised from eggs at 10° and 15 °C, and were measured at these temperatures (organic matter taken to be 2 × carbon; weight range, 15 to 240 µg). Four sets of new observations by us on a small crab, *Pinnixa schmitti* Rathbun, of about 1.6 mg average weight, fit the restricted line well.

We do not have satisfactory literature data to evaluate our bivalve line, which is heavily weighted by one species, *Transennella tantilla*. ZEUTHEN's (1953) line for *Mytilus edulis* Linné (Fig. 2, no. 12) represents a considerably higher respiratory rate. Data on the same species also from low salinity (16 ‰) by ROTTHAUWE (1958) are even higher. Observations by DAVIES (1966) on *Patella vulgata* Linné from the lower intertidal almost coincide with DALES' (1961*a*) line for *Thelepus crispus* Johnson (Fig. 2, no. 2) and, therefore, have been omitted.

It was stated earlier that the slope of our polychaete line may be unduly weighted. Otherwise, it appears that the extrapolated line would fall close to those of *Abarenicola pacifica* (Fig. 2, no. 3) and *Thelepus crispus* (Fig. 2, no. 2). DALES (1961*a*, 1961*b*) found more active species (Fig. 2, no. 1; also *Schizobranchia insignis* Bush, not plotted), as did HOBSON (1967; *Abarenicola vagabunda* Healy and Wells, not plotted). It is noteworthy that all these polychaete lines (see Fig. 2, no. 4) have slopes less than 0.75.

Finally, our line for *Amphiodia urtica* is considerably below that of ZEUTHEN (1953) for *Asterias rubens* Linné, studied at a low salinity, and the average value for *Strongylocentrotus purpuratus* (Stimpson) by GIESE *et al.* (1966) (Fig. 2, nos. 15 and 14).

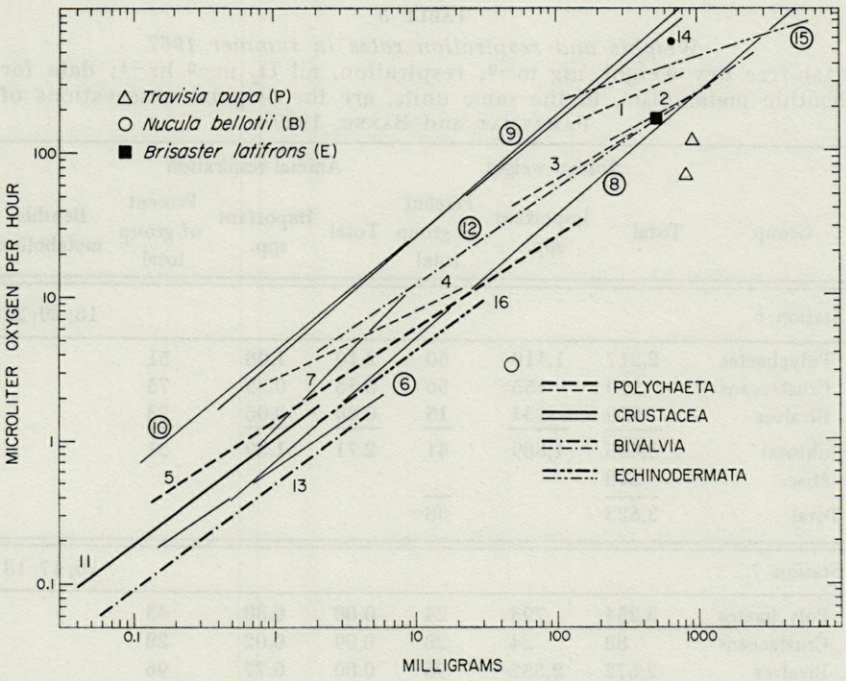


FIG. 2. — Comparison of solid lines of Fig. 1 (computed for 13 °C) with other data (see p. 49). Circled numbers at temperatures other than 13 °C. DW = dry weight; N = nitrogen; OM = organic matter (ash-free dry weight); WW = wet weight. POLYCHAETES, 1 and 2 : *Eupolymnia heterobranchia* (Johnson) and *Thelepus crispus* Johnson (DALES, 1969; converted for OM with the average factor of LIE, 1968) — 3 : *Abarenicola pacifica* Healy and Wells (HOBSON, 1967); OM = 6 % of WW (this paper) — 4 : *Clymenella torquata* (Leidy) (MANGUM, 1963); OM = 11.3 % of WW (LIE, 1968, for maldanids), $Q_{10} = 2.3$ (MANGUM) — 5 : This paper. — CRUSTACEANS, 6 : Eye-drawn line for the specimens (various species) < 5 mg OM, measured between 7.5 and 10 °C (from CONOVER, 1960); OM = 90 % of DW (estimate by present authors) — 7 : *Euphausia pacifica* Hansen, 10° data (PARANJAPE, 1967); $Q_{10} = 2.55$ (PARANJAPE); OM = 89.5 % of DW (LASKER, 1966) — 8 and 9 : Various species, measured at 0 and 30 °C (SCHOLANDER *et al.*, 1953). OM = 15 % of WW (LIE, 1968) — 10 : Various species, measured at 16 °C; only values > 1 mg N (ZEUTHEN, 1953); OM = 8 × N (estimate by present authors) — 11 : This paper. — BIVALVES, 12 : *Mytilus edulis* Linné, measured at 16 °C; only large animals (ZEUTHEN, 1953); OM = 8 × N (estimate by present authors) — 13 : This paper. — ECHINODERMS, 14 : *Strongylocentrotus purpuratus* (Stimpson), average value (GIESE *et al.*, 1966). OM = 3.3 % of WW — 15 : *Asterias rubens* Linné, large animals only, measured at 16° (ZEUTHEN, 1953). OM = 8 × N (estimate by present authors) — 16 : This paper. — Data for species listed in the left upper corner of the figure were kindly given to us by Dr. M. M. PAMATMAT.

Computed respiration of the macrofauna

The rates of respiration for the major groups are presented in Table 3, together with the weights. The data are given separately

TABLE 3

Weights and respiration rates in summer 1967

(Ash-free dry weight, mg m^{-2}; respiration, ml O_2 m^{-2} hr^{-1}; data for benthic metabolism, in the same units, are the original observations of PAMATMAT and BANSE, 1969).

Group	Animal weight			Animal respiration			Benthic metabolism
	Total	Important spp.	Percent of group total	Total	Important spp.	Percent of group total	
Station 6							16; 20; 21
Polychaetes	2,217	1,110	50	2.10	1.08	51	
Crustaceans	279	155	56	0.33	0.25	75	
Bivalves	909	134	15	0.28	0.06	23	
Subtotal	3,405	1,389	41	2.71	1.39	51	
Misc.	218						
Total	3,623		38				
Station 7							16; 17; 18
Polychaetes	3,254	793	24	0.88	0.38	43	
Crustaceans	83	24	28	0.09	0.02	28	
Bivalves	2,672	2,552	96	0.80	0.77	96	
Brisaster	11,502	11,502	100	2.98	2.98	100	
Subtotal	17,511	14,871	85	4.75	4.15	87	
Misc.	ca. 4,500						
Total	ca. 22,000		(69)				
Station 11							22; 33; 51[1]
Polychaetes	2,209	618	28	2.42	0.84	35	
Crustaceans	247	170	69	0.40	0.31	77	
Bivalves	1,097	724	66	0.28	0.20	70	
Amphiodia	776	776	100	1.13	1.13	100	
Golfingia	134	134	100	0.34	0.34	100	
Subtotal	4,463	2,422	54	4.58	2.82	62	
Misc.	> 2,963						
Total	> 7,426		< 33				

(1) Possibly, epifauna caught under the bell jars.

for the important species. We add the weights of the miscellaneous forms converted from wet weight by LIE's or our own conversion factors. Table 3 also contains data for benthic community metabolism from PAMATMAT and BANSE (1969).

Our computations suggest that in summer 1967 the macrofauna collected by grabs (excepting miscellaneous species) accounted for 14, 28, and 14 % of the total community metabolism on stations 6, 7, and 11, respectively. It is important to note that the rates for community metabolism include the oxidation of reduced substances that diffuse out of the sediment, as well as aerobic metabolism. Substances such as H_2S ultimately stem from biological processes, and their oxidation may be considered as delayed respiration.

We indicate below that the contribution to respiration by very large organisms not collected at all by grabs is likely to be low. Therefore our computations indicate that the greater fraction of the measured community metabolism is due to organisms smaller than 1 mm. KANWISHER (1962) had already suggested that bacteria may account for 70 to 80 % of the total respiration of the seabed on the continental shelf. CAREY (1967) had very tentatively estimated for one station in Long Island Sound that the macrofauna would use not more than 17 % of the oxygen taken up by the bottom. Terrestrial and intertidal data suggesting a similar small role of the larger organisms are reviewed in ENGELMANN (1966) and PAMATMAT (1968).

Weaknesses in the computational approach

Possible weaknesses in the computational approach generally relate to sampling variability (with the inherent problem of rare species) and poor understanding of the respiratory physiology of the animals themselves. It is not possible to state which of the various sources of error may have led to wide confidence limits of our estimates, and which might have introduced marked systematic errors (bias). It was already shown that a slight overestimate of the role of the macrofauna stems from the use of mean weight for each species rather than size-frequency diagrams (p. 45). Nevertheless, there are several specific sources of error that should be considered when dealing with estimates of conditions existing in natural habitats.

Biomass estimates. Because the macrofauna was not collected at the same dates that the community respiration was measured, there is some navigational error in relocating the sites. LIE (1968) has emphasized, however, that the community structure and abundance on stations 7 and 11 appeared to be stable during his study, although it was subject to the same errors (cf. tables in LIE, 1968).

Variability among replicate samples is a complex problem that cannot be discussed in detail here. Because of the few samples taken (three to five) and the small size of these samples (0.1 to 0.2 m^2), this variability is most strongly noted among the more rare members of the macrofauna, especially in the estimates of biomass. The problem of rare infauna accessible to the grab but not well represented in our relatively small total sampling area of about 0.5 m^2 must be viewed here in the light of the small area covered by the bell jars, e.g., three jars of 0.057 m^2 each per station. It is not likely that the forms rarely collected on about 0.5 m^2 by grabs are often included in bell jar measurements.

No computation of respiration was made for the miscellaneous species composed for the most part of Pennatulacea (sea pens), holothurians, and nemerteans, as well as some epifauna. They happened to be large animals which therefore have a relatively low rate of respiration per unit mass. This omission certainly led to a significant underestimate of the role of the macrofauna on stations 7 and 11, as indicated by the high percentage of weight contributed by this category. At station 11, where the miscellaneous category makes up 40 % of the total weight, 1.74 g (23 % of the total) was contributed by a clam siphon presumably of the large and deep-living *Panope generosa* (Gould). This weight had been included in the miscellaneous category because the respiratory rate of the entire specimen could not be computed. The oxygen consumption of a bivalve weighing 10 g would be about 5 ml O_2 hr^{-1} at the temperature of this station, or about as much as the calculated total (Table 3). The presence of a large specimen of *Panope* under one of the bell jars would explain partially the variability among the replicates of measurements of community metabolism. The species is likely to be rare at station 11 because LIE (1968) had taken 51 grab samples of 0.1 m^2 each in 1963/1964 without collecting a siphon; clam siphons were recorded on some of his other stations. It seems possible that our computations have underestimated by 100 % the oxygen consumption by the macrofauna at station 11.

The subject of animals living below the digging depth of grabs has been reviewed by THORSON (1957) and HOLME (1964). The former author, quoting earlier investigators, suggested that on hard bottoms where the grab does not dig well the animals live particularly deep in the sediment. On our stations 6, 7, and 11, the grab dug 6.5, about 20, and 8.5 cm, respectively (volume divided by area, cf. LIE and PAMATMAT, 1965) with little variability. Most of the literature dealing with the efficiency of grabs indicates depths of penetration of about 1 to 3 cm so that these data are not relevant here. Further, almost all of these studies report specimen numbers

only. LIE and PAMATMAT (1965) suggested that at least 50 % of the biomass lives in the upper 4 cm of subtidal sediment. The paper by ELLIS (1960) may be consulted.

Possibly there were other large but common deep-living species on the two sandy stations (stations 6 and 11) that were missed by the grabs (and therefore were not included even in the miscellaneous category) but whose respiration was contained in the bell jar measurements. Because of the physical requirements imposed on deep-dwelling aerobic organisms, they are likely to have been 100 to 1000 times as large as those animals included in our computations, and thus would have had a rate of respiration per unit weight of 30 to 50 % of that of the small species. Had the grabs missed a weight equal to that actually collected, the correct rate of macrofaunal respiration would be only 30 to 50 % higher than that given in Table 3. On the mud station (station 7), the grab is less likely to have missed deep-digging animals.

Neglecting possible bias of the equations and understanding the possible failure to collect deep-digging forms, the respiration for all macro-infauna (miscellaneous fraction included) in summer 1967 on station 6 was probably not higher than one-fifth, and on station 7 not higher than two-fifths of the measured total community metabolism (cf. Table 3). Station 11 is probably between these values. Both the computed and the measured values are low because of large rare forms not included in either; this is especially so in the case of hard sediments where the epifauna has been omitted.

Applicability of laboratory measurements. In an effort to obtain realistic respiration rates from laboratory experiments, certain precautions in handling the animals were taken : the animals were not starved for long periods, they were essentially temperature adapted because of the small ambient temperature range, they were not visibly damaged, and they were not agitated by continuous shaking of the respiration vessels. However, laboratory data on respiration could be biased in general because the animals are subjected to conditions quite different from those prevailing in their habitats. For example, the oxygen concentrations in the experiments did not fall below 3 ml liter^{-1}. In contrast, animals living in the sediment rather than in ventilated burrows may well be surrounded by poorly aerated water. STEPHENS (1967) has suggested that anaerobic metabolism might play a more important role in benthic invertebrates than is generally assumed.

A characteristic of the respiration of some animals not easily noticed in short-term respiratory measurements is the existence of a rhythm of respiration corresponding to alternating periods of rest and activity (see NEWELL and NORTHCROFT, 1967). Dr. PAMATMAT's recording of the oxygen consumption of the heavy *Travisia* and

Brisaster showed, however, that these animals did not alter between periods of rest and bursts of activity during the experiments on which our computations are based.

Finally, it is obvious that when subtidal animals are brought from their habitat to the surface they are subjected to a substantial change in pressure. The effects of this change are not well understood, although Dr. M.M. PAMATMAT (personal communication) has found in preliminary studies that an experimental pressure of up to 18 atmospheres (corresponding to the depth at station 7) does not cause significant changes in rates of respiration in *Travisia, Nucula* and *Brisaster* brought up from 180 m.

Winter respiration

Measurements of the benthic community metabolism in winter were made at stations 6 and 11 by PAMATMAT and BANSE (1969) but the macrofauna was not sampled. The metabolism at station 6 (February to April 1967) was about 6 ml O_2 m^{-2} hr^{-1}, and at station 11 (January) 10.5 ml O_2 m^{-2} hr^{-1}. LIE (1968) reported with some reservations that there is a tendency for a doubling of specimen numbers in summer over those of winter and spring at his eight stations (of which our stations 7 and 11 are part). A seasonal trend of biomass of the important species could not be detected, although five to ten replicates were collected per visit to each station; if these is such a trend, it must be slight.

Assuming that there is no seasonal change in biomass of the entire macrofauna, but that specimen numbers in winter are half of those in summer, an estimate of the macrofaunal oxygen consumption at stations 6 and 11 can be made. For simplicity, a uniform temperature of 8.5 °C at both stations is applied to the data in Table 3. The temperature correction for *Amphiodia urtica* is taken from KROGH's standard curve. Thus, the macrofauna consumed an estimated 1.54 and 2.08 ml m^{-2} hr^{-1}, e.g., 26 and 20 % of the community metabolism, respectively. The figures would be too low if there had been a seasonal temperature adaptation by the macrofauna. On the other hand, at station 11 it would probably have been more realistic to assume a reduction of specimen numbers in winter to one quarter (see LIE, 1968), thus reducing the respiration per unit mass, and hence the total.

The relatively large role of the macrofauna in winter reflects longer generation times, compared with those prevalent among the meiobenthos and microbenthos, and the concomitant greater stability of the macrofauna populations. The same trend of a larger role of macrofauna respiration during winter has been observed by PAMATMAT (1968) on a tideflat.

The role of the " important species "

Any study of a community based on investigations of species populations must be restricted to a manageable number of species that the investigator judges to be important. LIE (1968) chose to define importance based on abundance, thereby avoiding (incidentally) the sampling problem related to " rare " species. It can be seen from Table 3 that the important species of the macrofauna utilized 7, 24, and 9 %, respectively, of the oxygen consumed by the community, or 51, 87, and 62 %, respectively, of the respiration of the macrofauna (excepting miscellaneous species). The latter ratios are not affected by the possible bias of the regression equations. Because most of the important species are small (relative to the average size of macrofaunal species) and have therefore a relatively high rate of respiration per unit weight, their relative contribution to total respiration tends to be larger than indicated by their weight.

Stations 7 and 11 had been chosen for the present study because the important species among the sipunculids, crustaceans, bivalves, and echinoderms had accounted in summer 1964 for 65 and 28 % of the total weight of the macrofauna (85 and 40 % of the major groups, as defined on p. 41; from the tables of LIE, 1968). At all of LIE's eight stations, which had been selected as representative of Puget Sound, the important species of sipunculids, crustaceans, bivalves, and echinoderms had contributed an average of only 24 % of the weight of the major groups of macrofauna in the summer of 1964. In winter and spring of 1963, the weight of the important polychaete species at the eight stations (data from other seasons are not available) had been 213 and 131 % of that of the important species of all other major groups. On this basis, we assume that the important species contributed about two-fifths of the weight of the major groups in summer 1964 on level bottoms in Puget Sound. In the summer of 1967 the important species on our three stations accounted for three-fifths of the weight and about two-thirds of the respiration of the major groups (Table 3). Therefore we tentatively suggest that the important species might have contributed somewhat less than one-half (four-ninths) of the oxygen consumption of the major groups of macrofauna in summer 1964.

Respiration and animal production

ENGELMANN (1966) has related maintenance metabolism and production of animals in a regression equation based on studies of

six invertebrate populations. Two more studies have since been conducted. The carbon budget provided by LASKER (1966) for a field population of the pelagic crustacean *Euphausia pacifica* Hansen studied by PONOMAREVA falls almost on Engelmann's line. However, the production predicted by Engelmann's equation for the population of *Transennella tantilla* studied by PAMATMAT (1966) is somewhat too high (although within the range of variability one might expect), possibly because the population was sampled only for eight months. The subsequent four autumn months would have led to respiratory expenditures with little if any production, thus bringing the results more in line with the prediction of Engelmann's equation.

As shown, three-fifths to four-fifths of the community respiration in summer at our stations was due to organisms smaller than 1 mm. A similar trend for the production of organic matter (growth and reproduction) is probable. Also, based on our estimate of the relative role of important species in Puget Sound in summer in terms of respiration, we suggest that the important species as a group account for nearly half of the sampled macrofauna. Of course, the important species are the more productive ones per unit of weight because of their size. Also, these medium-sized animals are most likely to be eaten by bottom-feeding fishes (cf. JONES, 1952; LONGHURST, 1956).

Application of respiration computations to ecological studies

Computations similar to those presented in this paper would be useful in energy flow studies. However, the numbers obtained will be truly meaningful only when the sampling error is known, e.g., if confidence limits can be assigned to the biomass data. If the important species account for somewhat less than half of the oxygen consumption by the macrofauna in other localities also, the assessment of the weight (and respiration) of the larger, more rare species, which are not well represented in four or five 0.1 or 0.2 m^2 samples, will become a major task. Not touched upon at all here, and for which there is little known data anywhere, is the average contribution by weight of rare, very large species in areas of up to 100 m^2.

Computations of the type presented can be used for ranking the importance of species in communities by their oxygen consumption, as proposed by VILENKIN (1965), or for selecting metabolically important species from biomass data for detailed autecological studies. Previously this had to be done intuitively, or on the basis of numbers or weight. PAMATMAT (1966) has shown that ash-free dry weight times specimen numbers gave the best approximation of the ranking by respiration rates for an intertidal community, followed

by weight of dry organic matter and wet weights. VILENKIN (1965) has given striking examples for reversal of rank when rate of respiration is used as a criterion of importance rather than numbers times wet weight (or the root thereof).

Using rank correlation (KENDALL's τ, KENDALL, 1962) we find that although there is a significant positive correlation between respiration and numbers, as well as ash-free dry weight, or numbers times ash-free dry weight at all three of our stations, the ranking of species according to specimen numbers times ash-free dry weight best approximates the ranking by respiration, in agreement with PAMATMAT.

Certainly, the rate of respiration of individual species can deviate by a factor of two or three from that predicted by equations (see also WIESER and KANWISHER, 1961; TEAL and WIESER, 1966); there is no true substitute for observations. However, the computation of respiration is better than other indices in pointing out large differences among species of the role in energy flow in a community.

ACKNOWLEDGEMENTS

Contribution No. 547 of the Department of Oceanography, University of Washington, Seattle, U.S.A. The respiration experiments were performed at the Friday Harbor Laboratories, University of Washington. We thank the director, Dr. R.L. FERNALD, for his support and the use of the facilities. We also thank Dr. U. LIE and Mr. D. KISKER for help in collecting and processing of the macrofauna, in particular for the identification of sipunculids, crustaceans, bivalves and echinoderms. Drs. U. LIE and M.M. PAMATMAT critically read the manuscript. The study was supported by the Graduate School Research Fund, University of Washington, Contrat AT-45-1-1725 (RLO 1725-182) with the U.S. Atomic Energy Commission, and Grants No. GB-4902 and GP-4894 from the National Science Foundation.

SUMMARY

Respiration of polychaetes (eight species), small crustaceans (four), and small bivalves (two) from Puget Sound is expressed as functions of ash-free dry weight, temperature, and size. The relation of respiration to size for an ophiuroid and respiration data for three other benthic species at one temperature each are also presented. Conversion factors from wet weight to dry weight and ash-free dry weight for some of the species are given.

The respiration of the macrofauna (> 1 mm), collected at about the time when community metabolism was measured *in situ*, is computed by

these equations for three stations in Puget Sound, ranging from 14 to 207 m depth. In summer, the species of polychaetes, sipunculids, crustaceans, bivalves, and echinoderms accounted for 14 % of the benthic metabolism on each of the two sand stations, and for 28 % on the mud station. Total macrofauna, including that below digging depth of the grab, is believed to have consumed between one-fifth and two-fifths of the oxygen taken up by the benthos. The figures are likely to be somewhat higher in winter. The more abundant species, representatively collected by grabs, used slightly less than one-half of the oxygen consumed by the total macrofauna.

The method of computing respiration from biomass data can be used to select for more detailed studies the species important metabolically in a community. The application of respiration data for tentative estimation of animal production is pointed out.

REFERENCES

CAREY, A.G., Jr., 1967. Energetics of the benthos of Long Island Sound. I. Oxygen utilization of sediment. *Bull. Bingham oceanogr. Coll.*, **19** (2) : 136-144.

CONOVER, R.J., 1960. The feeding behaviour and respiration of some marine planktonic crustacea. *Biol. Bull.*, **119** (3) : 399-415.

DALES, R.P., 1961*a*. Oxygen uptake and irrigation of the burrow by three terebellid polychaetes : *Eupolymnia, Thelepus,* and *Neoamphitrite. Physiol. Zool.*, **34** (4) : 306-311.

DALES, R.P., 1961*b*. Observations on the respiration of the sabellid polychaete *Schizobranchia insignis. Biol. Bull.*, **12** (1) : 82-91.

DAVIES, P.S., 1966. Physiological ecology of *Patella.* I. The effect of body size on metabolic rate. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, **46** (3) : 647-658.

ELLIS, D.V., 1960. Marine infaunal benthos in Arctic North America. Arctic Institute of North America, Tech. Paper No. 5. 53 pp.

ENGELMANN, M.D., 1966. Energetics, terrestrial field studies, and animal productivity. Pp. 73-115 *in* Advances in ecological research (J.B. Cragg, ed.), vol. 3. London.

GIESE, A.C., A. FARMANFARMAIAN, S. HILDEN, and P. DOEZEMA, 1966. Respiration during the reproductive cycle in the sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus. Biol. Bull.*, **130** (2) : 192-201.

HEMMINGSEN, A.M., 1960. Energy metabolism as related to body size and respiratory surfaces, and its evolution. *Rep. Steno meml. Hosp.*, **9** (2) : 1-110.

HOBSON, K.D., 1967. The feeding and ecology of two North Pacific *Abarenicola* species (Arenicolidae, Polychaeta). *Biol. Bull.*, **133** (2) : 343-354.

HOLME, N.A., 1964. Methods of sampling the benthos. *Adv. mar. Biol.*, **2** : 171-260.

JONES, N.S., 1952. The bottom fauna and the food of flatfish off the Cumberland coast. *J. Anim. Ecol.*, **21** (2) : 185-205.

KANWISHER, J., 1962. Gas exchange of shallow marine sediments. *Occ. Publ. Graduate Sch. Oceanogr., Univ. Rhode Island,* **1** : 13-19.

KENDALL, M.G., 1962. Rank correlation methods. Hafner Publishing Company, New York. 3rd ed. 199 pp.

KROGH, A., 1916. The respiratory exchange of animals and man. Longmans Green, London. 173 pp.

LASKER, R., 1966. Feeding, growth, respiration and carbon utilization of a euphausiid crustacean. *J. Fish. Res. Bd. Can.,* **23** (9) : 1291-1317.

LIE, U., 1968. A quantitative study of benthic infauna in Puget Sound, Washington, U.S.A., in 1963-1964. *Fiskdir. Skr. Ser. Havunders.,* **14** (5) : 237-556.

LIE, U., and M.M. PAMATMAT, 1965. Digging characteristics and sampling efficiency of the 0.1 m^2 van Veen grab. *Limnol. Oceanogr.,* **10** (3) : 379-384.

LONGHURST, A.R., 1956. The food of the demersal fish of a West African estuary. *J. Anim. Ecol.,* **26** (2) : 369-387.

LOVEGROVE, T., 1966. The determination of dry weight of plankton and the effect of various factors on the values obtained. Pp. 429-467 *in* Some contemporary studies in marine science (H. Barnes, ed.). Allen and Unwin, London. 716 pp.

MANGUM, C.P., 1963. Studies on speciation in Maldanid polychaetes of the North American Atlantic coast. III. Intraspecific and interspecific divergence in oxygen consumption. *Comp. Biochem. Physiol.,* **10** (4) : 335-349.

NEWELL, R.C., and H.R. NORTHCROFT, 1967. A re-interpretation of the effect of temperature on the metabolism of certain marine invertebrates. *J. Zool., Lond.,* **151** (3) : 277-298.

PAMATMAT, M.M., 1966. The ecology and metabolism of a benthic community on an intertidal sandflat (False Bay, San Juan Island, Washington). *Ph. D. thesis, University of Washington, Seattle.* 243 pp.

PAMATMAT, M.M., 1968. Ecology and metabolism of a benthic community on an intertidal sandflat. *Int. Revue ges. Hydrobiol.,* **53** (2) : 211-298.

PAMATMAT, M.M., and K. BANSE, in press. Oxygen consumption by the seabed. II. *In situ* measurements to 180 m depth. *Limnol. Oceanogr.,* **15** (2) : 250-259.

PARANJAPE, M.A., 1967. Molting and respiration of euphausiids. *J. Fish. Res. Bd. Can.,* **24** (6) : 1229-1240.

ROTTHAUWE, H.-W., 1958. Untersuchungen zur Atmungsphysiologie und Osmoregulation bei *Mytilus edulis* mit eiem kurzen Anhang über die Blutkonzentration von *Dreissensia polymorpha* in Abhängigkeit vom Elektrolytgehalt des Aussenmediums. *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh.,* **5** (2) : 143-159.

SCHOLANDER, P.F., W. FLAGG, V. WALTERS, and L. IRVING, 1953. Climatic adaptation in Arctic and tropical poikilotherms. *Physiol. Zool.,* **26** (1) : 67-92.

SNEDECOR, G.W., 1956. Statistical methods. The Iowa State Univ. Press, Ames. 5th ed., 534 pp.

STEPHENS, G.C., 1967. Dissolved organic material as a nutritional source for marine and estuarine invertebrates. *Publs. Am. Ass. Advmt Sci.*, **83** : 367-373.

STRICKLAND, J.D.H., and T.R. PARSONS, 1965. A manual of sea water analysis. *Bull. Fish. Res. Bd. Can.*, **125** (2nd ed.), 203 pp.

TEAL, J.M., and W. WIESER, 1966. The distribution and ecology of nematodes in a Georgia salt marsh. *Limnol. Oceanogr.*, **11** (2) : 217-222.

THORSON, G., 1957. Sampling the benthos. *Mem. geol. Soc. Am.*, **67** (1) : 61-73.

VILENKIN, B. Ya., 1965. Interpretation of the data of quantitative benthos samples (in Russian). *Okeanologia*, **5** (1) : 128-133. Translation : *Oceanology* (Am. Geophys. Union), **5** (1) : 98-102 (1966).

WIESER, W., and J. KANWISHER, 1961. Ecological and physiological studies on marine nematodes from a small salt marsh near Woods Hole, Massachusetts. *Limnol. Oceanogr.*, **6** (3) : 262-270.

ZEUTHEN, E., 1953. Oxygen uptake as related to body size in organisms. *Q. Rev. Biol.*, **28** (1) : 1-12.

DISCUSSION

following the paper by K. BANSE

STERRER. — Are there any further observations for the occurrence of anaerobic metabolism in the fauna you mentioned ?

BANSE. — There are some remarks by G. STEPHENS in the proceedings of the Symposium in Estuaries (Am. Assn. Advancement Sci.) published one or two years ago (See References).

THORSON. — 1. Do you know a paper of SPÄRCK and LIEBERKIND from the 1920's showing from Danish seas that a small number of 1/10 sq.m. bottom grab samples will give a good picture for the quantity of all common species, but an understatement for the rare " species " ?

2. Do you think, that the proportions between " common " and " rare " species will be the same in deeper water as in the tidal-zone ?

BANSE. — 1. Thank you for this reference.

2. I do not have any personal experience. However, RICHARDS and RILEY (*Bull. Bingham Oceanogr. Coll.*, **19** (1967)) have contributed some recent data.

STUDIES ON THE ECOLOGY OF THE MACROBENTHIC FAUNA OF LOCHS LINNHE AND EIL, WEST COAST OF SCOTLAND

II. — ANALYSIS OF THE MACROBENTHIC FAUNA BY COMPARISON OF FEEDING GROUPS*

by T.H. PEARSON
Marine Station, Millport, Grande-Bretagne

SOMMAIRE

Le Loch Linnhe et le Loch Eil font partie d'un complexe fjordique situé sur la côte occidentale de l'Ecosse. L'analyse de la macrofaune benthique a été réalisée à partir des modes d'alimentation des animaux. Les caractéristiques topographiques et hydrographiques de la localité sont décrites; la granulométrie et le carbone organique total du sédiment sont indiqués. Les données faunistiques les plus importantes sur le benthos sont résumées.

Les modes d'alimentation sont divisés en cinq groupes principaux : A. Carnassiers et balayeurs carnassiers. B. Végétariens et omnivores. C. Consommateurs des dépôt superficiels. D. Filtreurs. E. Avaleurs du dépôt.

Les proportions de chaque groupe dans cette localité sont données en détail sur les cartes de distribution. Les groupes A et B prédominent dans les sédiments grossiers qui sont sous l'influence de violents courants de marée. Le groupe C prédomine dans les profondeurs. Le groupe D prédomine un peu au-delà des localités peu profondes des courants violents. Le groupe E n'est jamais dominant. Le calcul des corrélations multiples entre les granulométries et le pourcentage des groupes dans chaque localité a montré que le groupe C est positivement corrélé avec

* This paper forms one of a series devoted to the macrobenthic ecology of the area.

la vase et négative avec le gravier, contrairement aux groupes A et B. Les groupes D et E ne montrent pas de corrélations; de façon évidente, des facteurs autres que la granulométrie jouent un rôle important dans la distribution des animaux de ces groupes. Ce pourrait être, pour le groupe E, le carbone organique total des sédiments, et pour le groupe D, les facteurs hydrodynamiques.

INTRODUCTION

The traditional approach to the study of the benthic fauna of any area has been the synecological method instituted by PETERSEN (1913) of effecting a division into " communities " or " associations " based on communal occurrence (see JONES 1950, THORSON 1957). The distribution of such communities is then related to the physical variables in the environment. Although this approach yields much information about the synecology of the benthos, any animal community necessarily contains species of widely varying habits, and its treatment as an ecological unit tends to obscure the differing reactions of individual species to varying environmental factors. This paper represents an attempt to circumvent this difficulty by grouping the major elements of the benthic fauna of Lochs Linnhe and Eil on the basis of similarity of feeding habits. By an examination of the distribution of such groups in relation to the environmental variables it is hoped to illustrate those ecological factors which will repay more intensive studies on both this system and on other sea lochs or fjordic systems of a similar nature. This approach is intended as a complement to, and not a substitute for, a detailed analysis of the species associations in the benthic macrofauna of the area. A fuller description and discussion of such associations will be published elsewhere. However a brief summary of the faunal divisions within the system is given in order to provide a background to the following analysis of the fauna on the basis of isotrophic groupings (groups with similar feeding habits; for a full explanation see pages 68-69).

Lochs Linnhe and Eil constitute the inner part of the extensive fjordic system of the Firth of Lorne on the West coast of Scotland (Lat 56° N, Long 5° W) (Fig. 1). In 1963, a programme was instituted for the study of the hydrography and benthic ecology of the upper part of Loch Linnhe and of Loch Eil, in connection with the proposed introduction of effluent into the narrows between the two lochs from an industrial pulp and paper complex being erected at Annat Point. A series of sampling stations was established throug-

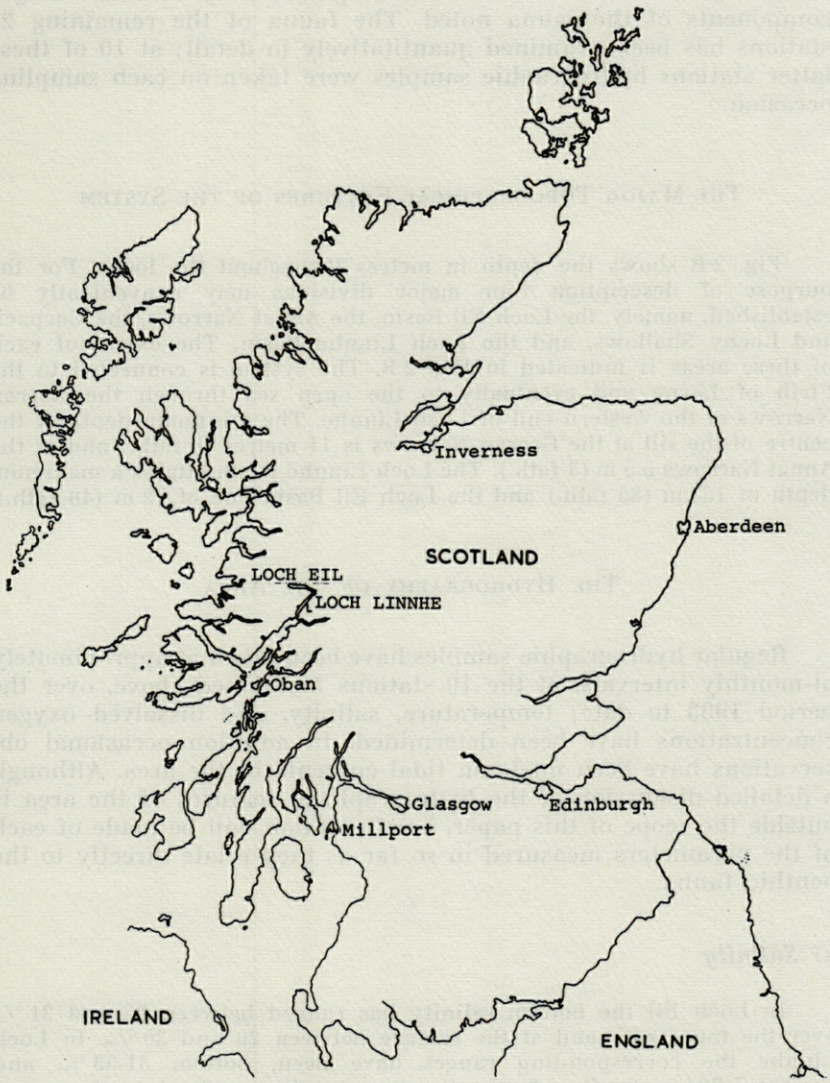


FIG. 1. — Outline map of Scotland showing the positions of Loch Linnhe and Loch Eil.

hout the two lochs (Fig. 2 A). At 33 of these stations samples of bottom fauna have been examined qualitatively and the major components of the fauna noted. The fauna of the remaining 24 stations has been examined quantitatively in detail; at 10 of these latter stations hydrographic samples were taken on each sampling occasion.

The Major Topographical Features of the System

Fig. 2 B shows the depth in metres throughout the lochs. For the purpose of description four major divisions may conveniently be established, namely, the Loch Eil Basin, the Annat Narrows, the Corpach and Lochy Shallows, and the Loch Linnhe Basin. The extent of each of these areas is indicated in Fig. 2 B. The system is connected to the Firth of Lorne and eventually to the open sea through the Corran Narrows at the western end of Loch Linnhe. The minimum depth at the centre of the sill at the Corran Narrows is 11 metres (6 fath.) and at the Annat Narrows 5.5 m (3 fath.). The Loch Linnhe Basin attains a maximum depth of 153 m (85 fath.) and the Loch Eil Basin one of 72 m (40 fath.).

The Hydrography of the Area

Regular hydrographic samples have been taken at approximately bi-monthly intervals, at the 10 stations mentioned above, over the period 1963 to date; temperature, salinity, and dissolved oxygen concentrations have been determined. In addition occasional observations have been made on tidal currents in the area. Although a detailed discussion of the hydrographical features of the area is outside the scope of this paper, brief mention will be made of each of the parameters measured in so far as they relate directly to the benthic fauna.

a) *Salinity*

In Loch Eil the bottom salinity has ranged between 25 and 31 ‰ over the four years and at the surface between 20 and 30 ‰. In Loch Linnhe the corresponding ranges have been, bottom 31-33 ‰ and surface 5-30 ‰. Surface freshening is generally confined to the upper 10 m where the salinity appears to be controlled by rainfall and river flow. The whole system lies within an area of high natural rainfall, the mean annual value of which is of the order of 90-120 inches per year (Bilham, 1938). There is, therefore a considerable fresh water run-off into the lochs, but the influence of this is confined to the surface layers and only rarely does the salinity in the bottom waters of Loch Eil fall

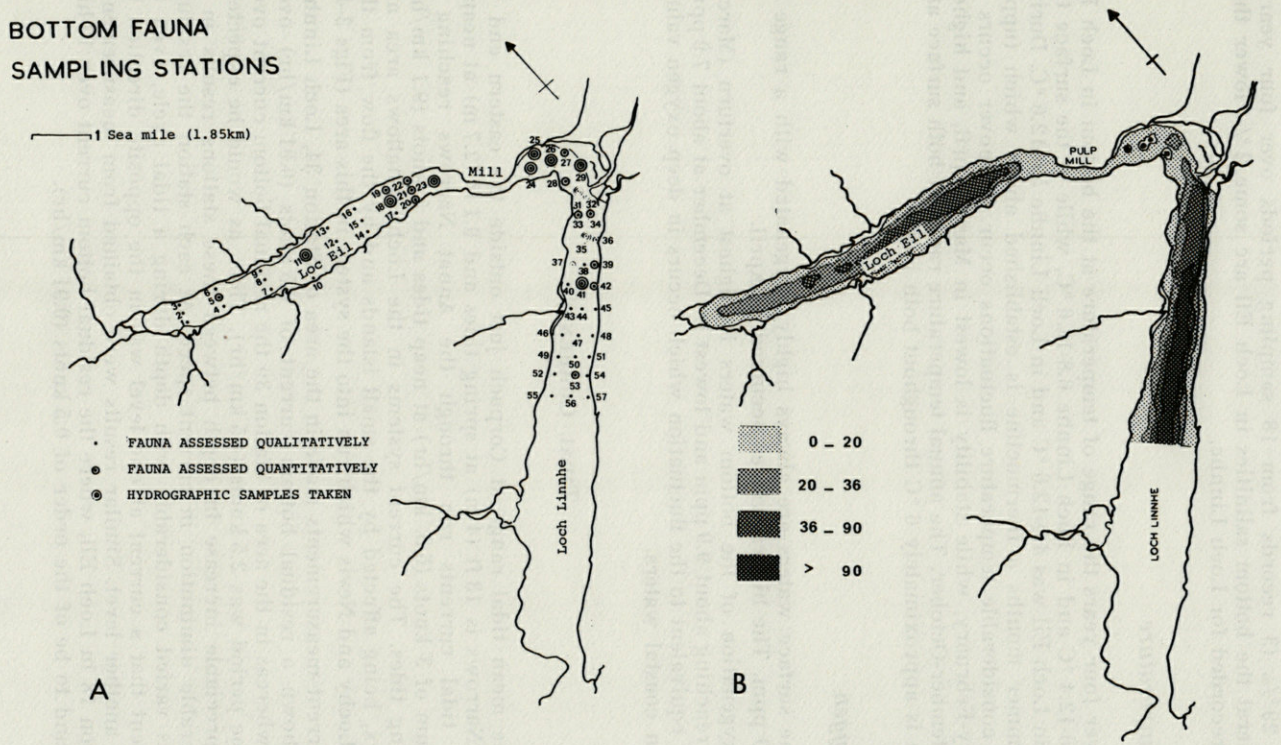


FIG. 2. — Lochs Linnhe and Eil : A, positions of sampling stations; B, depth in metres and major topographical divisions.

below 29 °/₀₀ (3 records from 18 sampling periods over four years). In general the bottom salinities in Loch Eil are some 2 °/₀₀ lower than those recorded for Loch Linnhe.

b) *Temperature*

Over four years the range of temperature at the bottom in Loch Eil was 6.0-12.4 °C and in Loch Linnhe 6.8-12.6 °C, while at the surface the range in Loch Eil was 4.0-12.6 °C and in Loch Linnhe 5.0-12.6 °C. During the summer months a thermocline is established above which (upper 10 m) considerable temperature fluctuations occur. Turnover occurs in January-February, while stability is lowest in March-April, and highest in September-October. The annual temperature range at both surface and bottom is approximately 6 °C throughout both lochs.

c) *Oxygen*

The surface waters are always highly oxygenated with a range of 9.2-11.0 ppm. The highest values occurred in April.

Oxygenation of the bottom waters is highest at overturn (March-April) reaching about 9.9 ppm and lowest in December at about 7.9 ppm. This is equivalent to the fluctuation which occurs in deep oxygen values in open coastal waters.

Tidal Currents

The mean tidal range at Corpach just outside the eastern end of Annat Narrows is 13 ft (4 m) at spring tides and 9.1 ft (2.7 m) at neaps. Strong tidal currents run through the Annat Narrows reaching a maximum of 3 knots (5.5. km/hr) at neap tides and 5 knots (9.1 km/hr) at spring tides. The current systems in the Lochy Shallows area are complex, being affected by the small islands and by the flow from the rivers Lochy and Nevis which run into the system in this area (Figs 3-4).

Current measurements made in the area of Station 34, Loch Linnhe, have shown a residual bottom current of 0.5 knots (0.91 km/hr) over 18 hrs whereas in the area of Station 30 the residual bottom current over the same period was 2.5 knots (4.5 km/hr). Thus, as would be expected, the appreciable increase in depth between these stations results in a considerable diminution in current speed. At each station the residual currents varied considerably with depth during a tidal cycle, even to the extent that a current at one level was in the opposite direction to that at another level. Similar results were obtained from measurements at Station 18 in Loch Eil, where the residual bottom current over 18 hrs was found to be of the order of 0.5 knots (0.91 km/hr).

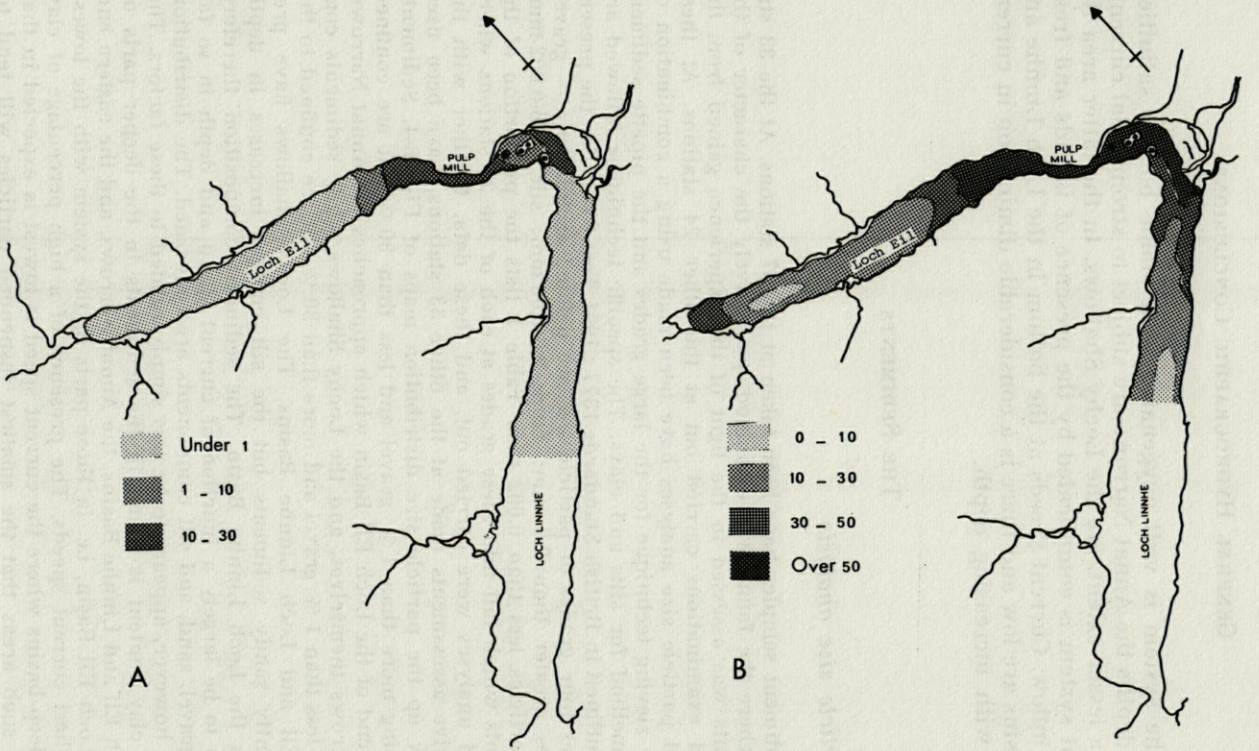


FIG. 3. — Lochs Linnhe and Eil : sediment particle size distribution maps. A, percentage of gravel; B, percentage of sand.

General Hydrographic Conclusions

The system is well oxygenated with stable bottom salinities. At all depths the Annat Narrows are subject to strong tidal currents as, to a lesser extent, are the Lochy Shallows. In the latter area the current system is complicated by the presence of islands and fresh water inflow. Current speeds at the bottom in the Loch Linnhe and Eil Basins are low and there is a considerable diminution in current speed with increasing depth.

The Sediments

a) *Particle size analysis*

Sediment samples have been taken at the 57 stations. At the 33 stations where the fauna was examined qualitatively the character of the sediments was assessed in the light of the experience gained from the detailed examinations carried out at the other 24 stations. At these detailed particle size analyses have been made using a combination of the dry sieving technique for the large grades and the pipette sedimentation method for silts and clays. The specific techniques followed are those outlined in British Standards 1377 : 1951 Test 6 (C). For the present purposes four grades of particle size are defined as follows : — gravel, particles greater than 2.0 mm; sand, 2.0-0.06 mm; silt, 0.06-0.002 mm; clay, particles less than 0.002 mm. Table 1 lists the proportion of the sediments which fall into these grades at each of the 24 stations where detailed analyses were carried out, and these data, together with the qualitative assessments made at the other 33 stations, have been used to draw up the particle size distribution maps of Figs 3-4. Sediments containing more than 1 % gravel and less than 30 % silt are confined to that end of the Loch Eil Basin which approaches the Annat Narrows, the Narrows themselves, and the Lochy Shallows while sediments containing less than 1 % gravel and more than 30 % silt are confined to the Loch Eil and Loch Linnhe Basins. The Lochy Shallows have predominantly sandy sediments but the silt content increases in depth towards the Loch Linnhe Basin. The sediment composition therefore appears to be largely a function of current speed and depth in so far as the gravel, sand, and silt components are concerned. The distribution of clay, however, appears to be less simply related to these factors. The highest clay content is found in the sediments in the deeper parts of the Loch Eil and Linnhe Basins, the Annat Narrows, and the eastern end of the Loch Eil Basin, i.e. in those parts of the system with the lowest and highest current speeds. The presence of a high percentage of clay in the deep basins where the current speed is lowest is expected in that it is in such areas that the smallest suspended particles will tend to

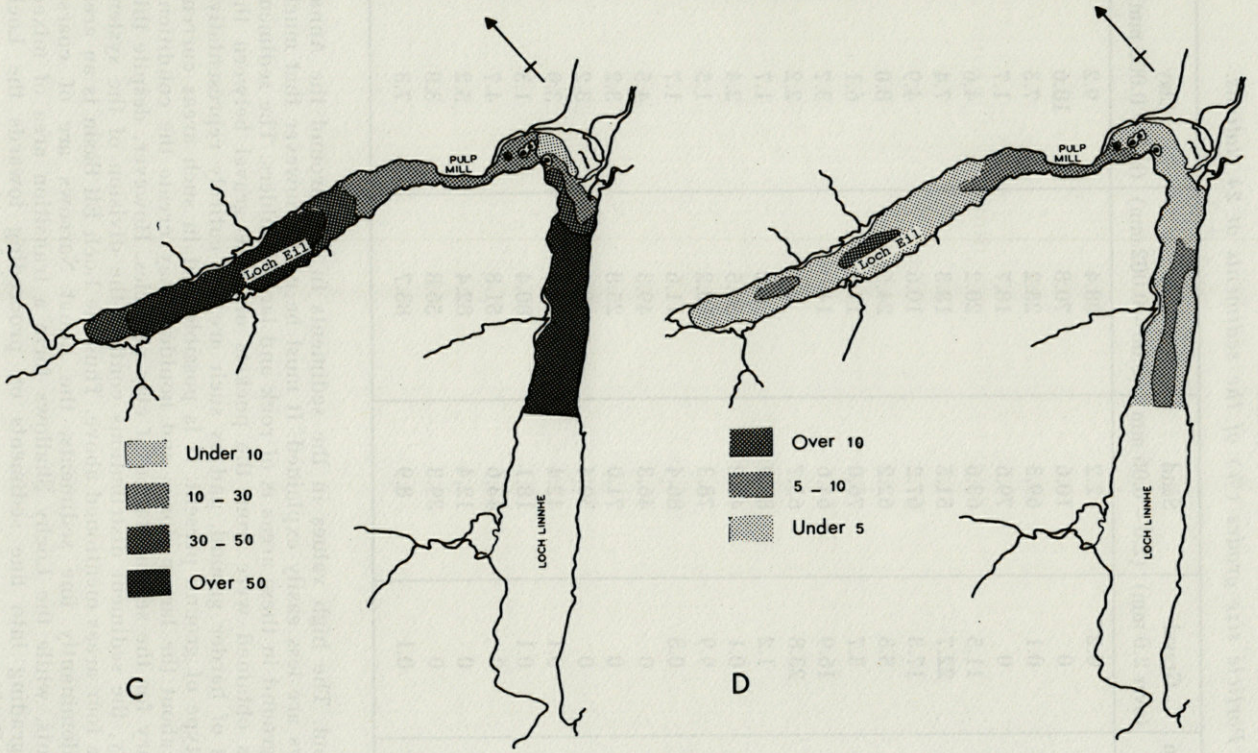


FIG. 4. — Lochs Linnhe and Eil; sediment particle size distribution maps. A, percentage of silt; B, percentage of clay.

TABLE I

Particle size grades (%) of the sediments at 24 stations.

Station No.	Gravel (over 2.0 mm)	Sand (2.0 – 0.06 mm)	Silt (0.06 – 0.002 mm)	Clay (below 0.002 mm)
5	0.2	2.2	88.4	9.2
11	0	10.6	70.8	18.6
18	0.1	69.3	23.2	7.3
19	0	79.6	18.7	1.7
20	11.5	63.6	20.2	4.6
21	22.7	51.5	18.3	7.4
22	17.3	67.2	10.6	4.9
23	5.3	62.2	24.5	8.0
24	3.7	76.0	14.8	6.1
25	16.9	64.6	14.9	3.7
26	23.8	65.7	8.1	2.2
27	1.2	88.9	8.2	1.7
28	0.1	47.2	50.5	2.4
29	9.9	78.3	10.2	1.5
30	0.3	86.4	11.6	1.7
33	0	46.3	49.3	4.5
34	0	71.0	25.8	3.2
35	0	30.4	66.4	3.2
36	0.1	42.4	52.7	3.9
37	0.1	18.1	80.4	1.3
39	0	43.6	51.8	4.7
41	0	12.4	82.4	5.2
42	0	39.3	56.8	3.8
53	0.1	8.9	83.7	7.3

settle out. The high values in the sediments in and around the Annat Narrows are less easily explained. It must be noted however that much of the ground in these areas is of rock and large boulders. The sediment samples obtained were from the pockets of loose gravel between the patches of harder ground, and as such are not entirely representative of the type of ground present. It is possible that in such areas current eddies about the larger stones and boulders may create the conditions necessary for the sedimentation of clay particles. However, despite this anomaly, the sediment distributions confirm the division of the system into the four areas mentioned above. Thus the Loch Eil Basin is an area of predominantly fine sediments, the Annat Narrows are of coarse sediments, while the Lochy Shallows form a transition area of mixed sands grading into fine sediments on proceeding towards the Loch Linnhe Basin.

b) *Total Organic Carbon Content*

The total organic carbon content of the sediments was measured at Stations 5, 11, 18, 27, 28, 30, 34, 35, 36, 37, 41, 53. A modification of the wet combustion technique devised by ALLISON (1960) was used and the results, expressed as the percentage organic

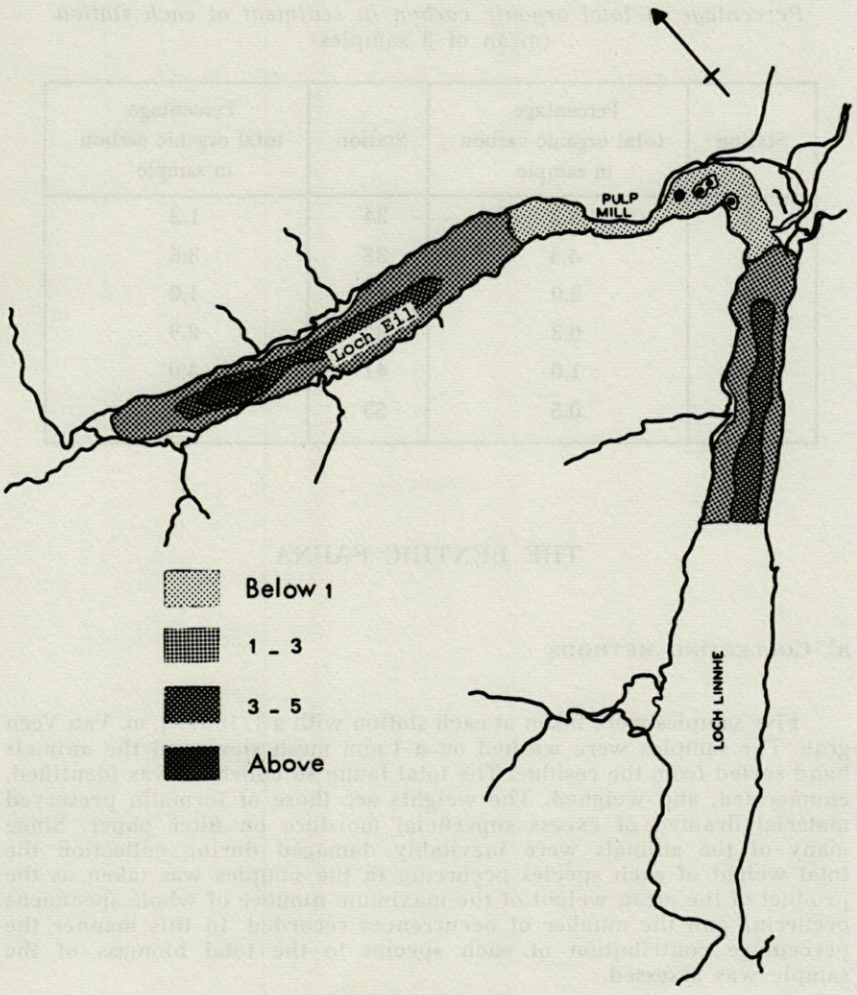


FIG. 5. — Lochs Linnhe and Eil : distribution map of the total organic content of the sediments.

carbon in the sample, are given in Table II, each value being the mean of 3 samples. These data have been used to plot the distribution map of Fig. 5. The highest values are found in the sediments at the western end of Loch Eil, with the lowest in the sediments of the Annat Narrows and the Lochy Shallows. In general the high values are associated with the fine sediments of the deep basins.

TABLE II

Percentage of total organic carbon in sediment at each station
(mean of 3 samples)

Station	Percentage total organic carbon in sample	Station	Percentage total organic carbon in sample
5	5.5	34	1.2
11	4.4	35	3.5
18	2.0	36	1.0
27	0.3	37	2.9
28	1.0	41	4.0
30	0.5	53	3.7

THE BENTHIC FAUNA

a) COLLECTING METHODS

Five samples were taken at each station with a 1/10th sq. m. Van Veen grab. The samples were washed on a 1 mm mesh sieve and the animals hand sorted from the residue. The total fauna so collected was identified, enumerated, and weighed. The weights are those of formalin preserved material drained of excess superficial moisture on filter paper. Since many of the animals were inevitably damaged during collection the total weight of each species occurring in the samples was taken as the product of the mean weight of the maximum number of whole specimens occurring and the number of occurrences recorded. In this manner the percentage contribution of each species to the total biomass of the sample was assessed.

b) DOMINANT FAUNAL DIVISIONS

Estimates of the importance of any species at each station were based on the relative weight of their contribution to the total biomass. Fig. 6 A is a distribution map based on a comparison of such dominant species at each station. Only those species comprising more than 5 % of the total biomass were considered. On this basis a number of different faunal divisions may be distinguished among the 24 stations where the fauna was examined quantitatively and these are summarized in Table III. The qualitative observations at the other 33 stations were added to this information to form the basis of the distribution maps. Six major faunal divisions have been recognised, namely,

1) *Deep mud fauna*

Present in the deeper water at the western end of Loch Eil and in Loch Linnhe. The dominant species are the echinoderm, *Amphiura chiajei* Forbes, the mollusc, *Myrtea spinifera* (Montagu), and the polychaete, *Terebellides stroemi* Sars, which between them comprised more than 40 % of the total biomass.

2) *Inner loch transition fauna*

A mixed group characterized by the presence of the polychaete *Eupolymnia nebulosa* (Montagu). In the deeper areas this fauna approaches the composition of the deep mud faunas, and in the shallow parts that of the sand and sandy mud faunas. It is found in all but the deeper parts of Loch Eil and in the deeper water (12 fath.) of the narrows end of the Lochy Shallows. In Loch Linnhe similar grounds are inhabited by :

3) *Sandy-mud fauna*

Another mixed group passing into the sand fauna in shallower areas and the ' deep mud ' fauna in the deep areas. It is characterized by the molluscs *Turritella communis* Risso, and *Corbula gibba* (Olivi). The latter did not occur in great numbers on the stations examined quantitatively, which for this type of ground were concentrated towards the upper end of Loch Linnhe. On the inshore stations further down Loch Linnhe however, where a qualitative examination of the fauna was made, *Corbula gibba* was predominant

TABLE III

Dominant species, in terms of biomass, at each station of the various faunal divisions.

Faunal type	Characteristic species	Stations where dominant	Percent of total biomass
Deep mud fauna	*Amphiura chiajei* Forbes	41	25
		5	8
		53	9
		35	10
	Myrtea spinifera (Montagu)	41	25
		5	6
		53	26
		35	32
		34	39
Inner loch transition fauna	*Eupolymnia nebulosa* (Montagu)	11	28
		18	11
		19	9
		20	5
		24	12
Sandy mud fauna	*Turritella communis* Risso	30	6
		36	16
		37	26
		39	10
		42	39
Sand fauna	*Venus striatula* (da Costa)	27	25
		28	6
	Cucumaria elongata Duben and Koren	28	10
		30	10
	Echinocardium cordatum Pennant	27	8
		30	27
Medium depth transition fauna	*Phacoides (Lucinoma) borealis* (Linnaeus)	19	24
		20	5
		18	15
		28	24
		27	15
		33	50
		36	33
Hard ground fauna	*Ophiophollis aculeata* (Linnaeus)	22	25
		25	10
	Ophiothrix fragilis (Albigard)	24	7
		29	16
	Psammechinus miliaris (Gmelin)	24	24
		26	17
	Eunice pennata (Muller)	23	32
		22	5
		25	5
	Astarte elliptica (Brown)	18	10
		20	15
		21	9
		22	13
		26	52

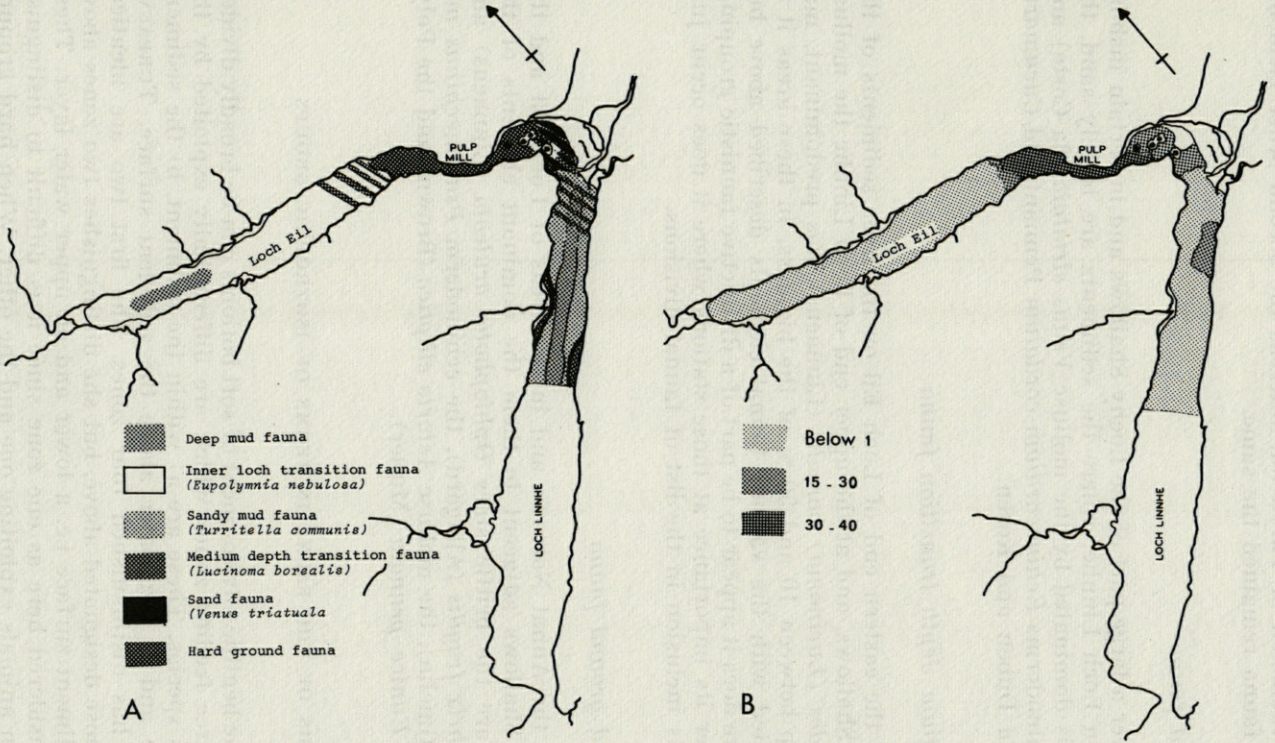


FIG. 6. — Lochs Linnhe and Eil : A, distribution map of the dominant faunal divisions in the benthos. B, distribution map of isotrophic group A; Motile predators.

to the exclusion of *Turritella,* whereas the second order elements of the fauna remained the same.

4) *Sand fauna*

Over a large part of the Lochy Shallows and in certain inshore areas in Loch Linnhe, where the sediments are largely sand, the fauna is dominated by the mollusc *Venus striatula* (da Costa) and the echinoderms *Echinocardium cordatum* Pennant and *Cucumaria elongata* Duben and Koren.

5) *Medium depth transition fauna*

At the eastern end of Loch Eil on the finer sediments of the Lochy Shallows, and at the upper end of Loch Linnhe the mollusc *Phacoides (Lucinoma) borealis* (Linnaeus) was predominant, making up between 10 and 50 % of the biomass. In these areas it is associated with the various faunal elements described above but nowhere does it appear to be part of a distinctive faunistic grouping. However its importance at those stations where it does occur justifies its inclusion in the list of faunal divisions.

6) *Hard ground fauna*

In the Annat Narrows and in the areas of Loch Eil and the Lochy Shallows adjacent to them the dominant elements of the fauna are the brittle stars *Ophiopholis aculeata* (Linnaeus) and *Ophiothrix fragilis* (Albigard), the echinoderm *Psammechinus miliaris* (Gmelin), the mollusc *Astarte elliptica* (Brown) and the Polychaete *Eunice pennata* (Muller).

Analysis of the fauna in terms of isotrophic groups

The benthic environment of soft bottoms can be broadly divided into three feeding zones which are differentially exploited by the various species. These are a) within the sediment, b) the sediment surface and c) the water above the sediment surface. Turpaeva (1953) has distinguished four zones. The first two are identical with those designated above, but she distinguishes two zones above the sediment surface i.e. a lower and an upper water layer. These are considered here as one zone since it is difficult to distinguish between animals exploiting one and the other. When hard grounds

are considered only two zones can be distinguished, namely, i) the hard surface and ii) the water column overlying it. Having postulated such a zonation it is possible to assess the feeding habits of the various benthic species in relation to these zones and to establish isotrophic groups i.e. assemblages of species having broadly similar feeding habits related to one or other of the above zones. On this basis five isotrophic groups have been recognized in the benthic macrofauna.

A) *Motile predators*

This group includes all those species which are primarily motile predators or actively moving carrion feeders taking larger detritus. Prominent amongst such examples of animals included in this group are the polychaete families *Harmothoidae, Phyllodocidae* and *Glyceridae*. The echinoderms *Ophiura albida* Forbes and *Leptasterias mullerii* (M. Sars) and the molluscs *Trophon truncatus* (Strom) and *Cuspidaria cuspidata* Brown.

Species of this group move and feed at the sediment surface on both hard and soft grounds.

B) *Scrapers*

This includes those species which feed wholly or in part on living algae, either by cropping the macrophytic types or scraping unicellular growths from rocks. eg. the polychaete *Eulalia viridis* (Linnaeus) and the molluscs *Lepidopleurus asellus* (Gmelin) and *Velutina velutina* (Muller).

C) *Surface deposit feeders*

This includes those sedentary or semi-sedentary species which feed at or on the mud-water interface, by collecting particles of detritus eg. the polychaetes *Spiophanes kroyeri* Grube, *Diplocirrus glaucus* Malmgren, *Terebellides stroemi* Sars, the molluscs *Nucula* sp., *Abra nitida* (Muller) and the echinoderms *Amphiura chiajei* Forbes, and *Cucumaria elongata* Duben and Koren.

D) *Suspension feeders*

This includes those species which feed by filtering particulate matter from the water column overlying the sediment, e.g. the

sabellid and serpulid polychaetes, the echinoderms *Psolus squamatus* Koren and *Thyonidum pellucidum* (Fleming), and among the molluscs species of *Modiolus, Chlamys, Venus, Cardium,* etc.

E) *Deposit Swallowers*

This includes species which feed by ingesting the sediment *in toto* and absorbing the contained nutrients, eg. the paraonid and capittelid polychaetes and the echinoderm *Echinocardium cordatum* (Pennant).

These groupings are broad and there may be variations of feeding habit within each group. However the intention is to include all the available food sources in the benthic environment in as few major trophic categories as possible in order to assess their relevance to the more important environmental variables in the area. These categories therefore, are not proposed as distinct ecological units, but as convenient groups, related by their feeding habits, which might be expected to be affected in a common manner by environmental variables. HUNT (1925) adopted three feeding groups eg. carnivores, deposit feeders and filter feeders. He did not distinguish between deposit feeders in and on the surface, and as the grounds he studied were all of soft sediments he saw no necessity for creating a separate group for herbivorous scrapers. SAVILOV (1957) in a description of the trophic groups in the benthos of the North Okhotsk Sea designated four groups based on those of HUNT, but distinguished between surface deposit feeders and deposit swallowers. TURPAEVA (1957) adopted similar groupings for detritus eating animals, but split the suspension feeders into three categories eg. active and passive filterers, the former subdivided into those exploiting the water layer in contact with the sediment, and those exploiting the layer above this. Such a distinction was not thought necessary for the purpose of this work since all such sub-groups are exploiting essentially the same food source. KUZNETSOV (1960) distinguished four groups broadly similar to those designated here, with the omission of group B, the scrapers.

The assignment of each species to the appropriate isotrophic group has been based partly on an examination of the gut contents and the form of the mouth parts and feeding apparatus, and partly on the information given by the following authorities : BLEGVAD (1914), MCINTOSH (1900, 1908, 1910, 1914, 1922, 1923), HUNT (1925), YONGE (1928), ALLEN (1953), TURPAEVA (1957), SAVILOV (1957), NAGABHUSHANAN and COLMAN (1959), ROUSHADY and HANSEN (1960), BUCHANAN (1964). In a number of instances it was difficult to place a particular species in one group alone, either because not enough was known, or could be deduced, about its feeding habits, or because it was evident that it could have the potential to exploit

more than one food zone. In such cases the species have been included jointly in all those groups which appear to contain its feeding potential. Thus the molluscs *Myrtea spinifera* and *Thyasira flexuosa* have been included in both group C, the surface deposit feeders, and group D, the suspension feeders, as it is unclear whether they take food particles exclusively by means of the extended labial palps searching the surface (ALLEN, 1953), or are also capable of filtering particles from the lower water layer. The Hesionid Annelids eg. *Nereimya punctata* (Muller) have been included among the predators (group A), and the surface deposit feeders (group C), as it is probable that they are capable of exploi-

TABLE IV

Percentage of biomass in each isotrophic group at each station.

Station	Isotrophic group				
	A (Motile Predators)	B (Scrapers)	C (Surface Deposit) Feeders)	D (Suspension Feeders)	E (Deposit) Swallowers)
5	11.9	0.1	74.1	8.3	5.6
11	9.5	0	50.7	37.0	2.8
18	8.6	2.9	35.3	50.9	2.2
19	3.9	0.3	27.7	63.2	4.8
20	26.1	3.8	27.6	34.0	8.4
21	33.2	2.4	13.0	23.8	27.6
22	37.4	32.6	1.1	28.7	0.2
23	35.5	3.6	9.6	48.3	2.8
24	40.2	12.2	19.5	27.5	0.6
25	20.5	21.3	7.7	49.5	0.9
26	20.1	5.4	2.7	70.8	1.0
28	20.9	0.1	23.7	53.3	1.8
29	22.1	20.2	15.0	41.8	0.9
30	7.6	0	39.2	24.5	28.7
33	6.4	0	21.1	41.5	2.8
34	3.4	0	50.0	43.2	3.4
35	10.2	0	54.5	33.8	1.4
36	17.1	0.6	45.8	30.4	6.2
37	9.5	0	53.2	29.1	8.2
39	16.0	0.1	33.0	47.4	3.4
41	2.5	0	72.6	22.8	2.0
42	2.2	0	53.7	42.5	1.7
53	5.7	0.1	60.0	29.2	4.9

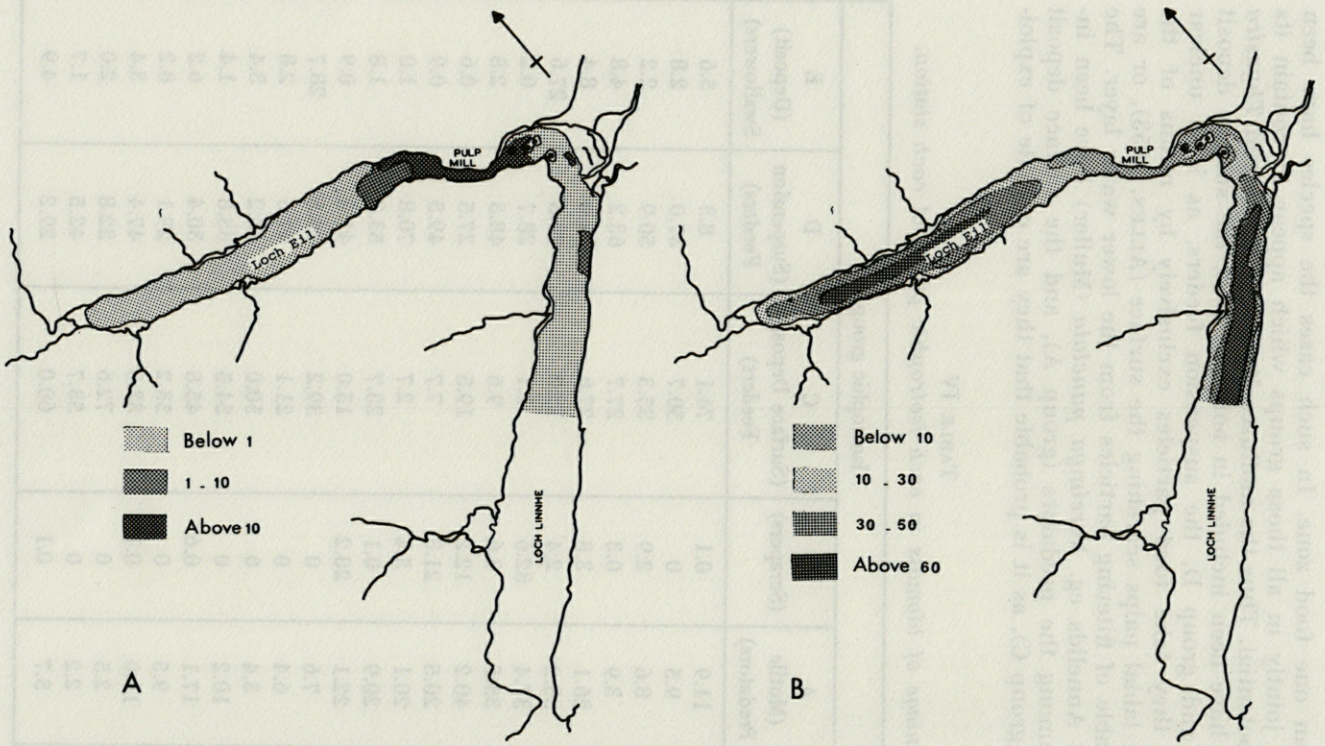


FIG. 7. — Lochs Linnhe and Eil : A, distribution map of isotrophic group B; Scrapers. B, distribution map of isotrophic group C; Surface deposit feeders.

ting the detritus in the surface deposits and of preying on small sedentary organisms (McIntosh, 1908). Similarly the Ophiuroids *Ophiothrix fragilis* (Albigard) and *Ophiopholis aculeata* (Linnaeus) have been placed in groups A, C, and D since they are capable of exploiting the food resources of all such groups (Nagabhushanan and Colman, 1959; Roushdy and Hansen, 1960; Kuznetsov and Sokolova, 1962). A list of the species included in the present account with the isotrophic groups to which they have been assigned and their percentage contribution to the biomass at each station is given in Appendix 1A. Only those species which individually contribute more than 0,5 % to the biomass at any one station have been listed. The number and percentage contribution to the biomass of all other species are given in Appendix 1B. The total biomass of each isotrophic group taken at each of the 24 sampling stations for which quantitative data were obtained was estimated. The data are given in Table IV. Distribution maps based on this information have been drawn to illustrate comparatively the variations in the isotrophic groupings throughout the system.

A) *Motile predators*

Fig. 6 B shows that this group predominants on the hard grounds of the Annat Narrows and constitutes over 15 % of the fauna of the Lochy Shallows; elsewhere it forms less than 15 % of the fauna except for a small inshore area at the upper end of the Loch Linnhe Basin.

B) *Scrapers* (Fig. 7 A)

This group is nowhere predominant but forms over 10 % of the fauna in the Annat Narrows and between 1 and 10 % in the Lochy Shallows.

C) *Surface deposit feeders* (Fig. 7 B)

This group is predominant in the deeper water of the Loch Eil and Loch Linnhe Basins and contributes only an insignificant element to the fauna of the Annat Narrows and the Lochy Shallows.

D) *Suspension feeders* (Fig. 8 A)

The distribution of this group is more complicated than the foregoing. It forms a very small part of the fauna at the upper end

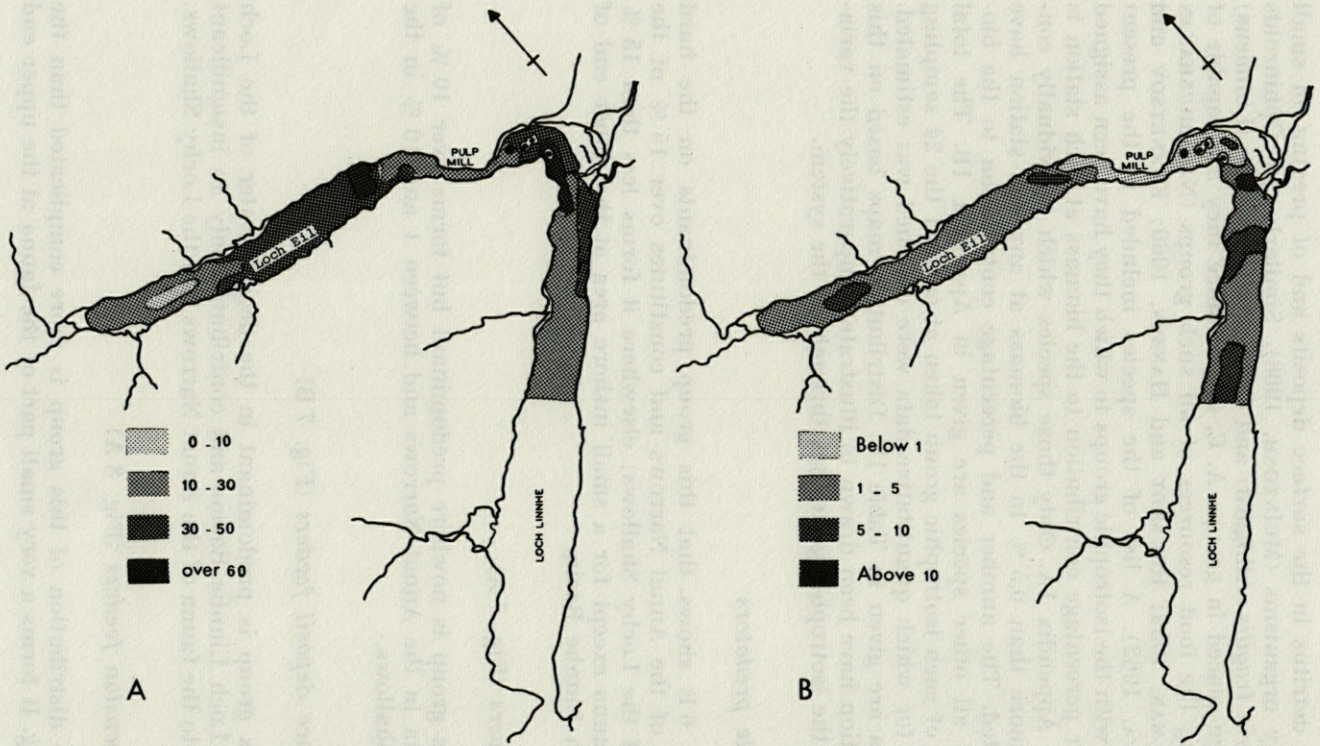


FIG. 8. — Lochs Linnhe and Eil : A, distribution map of isotrophic group D; Suspension feeders. B, distribution map of isotrophic group E; Deposit swallowers.

of Loch Eil but elsewhere always contributes over 10 % biomass to the total fauna. The highest levels are reached at the lower end of Loch Eil just outside the Annat Narrows, and on the west side of the Lochy Shallows and upper end of Loch Eil.

E) *Deposit swallowers* (Fig. 8 B)

Nowhere numerous, the highest concentrations of this group (over 10 %) are found in a small patch just off the mouth of the River Lochy. Proportions of between 5 and 10 % are found in the Eil and Linnhe Basins in the areas of steeply shelving ground outside the narrows and the Lochy Shallows, at the upper end of Loch Eil and in the deepest part of Loch Linnhe.

Factors influencing the distribution of isotrophic groups

1) *Distribution of the sediments*

A comparison of Figs 3 A - 4 B with Figs 6 B - 7 B shows an apparent correspondence between the distribution of the isotrophic groups and the variation in the particle size distributions over the system. Thus groups A or B have their highest concentrations in the Annat Narrows and Lochy Shallows where the highest concentration of the larger particle sizes occur. Similarly group D is predominant in those areas with the highest proportions of fine particles. In order to test the validity of this apparent correspondance a multiple regression analysis was carried out. The percentages of gravel, sand, silt and clay in the sediments of the various stations were taken as the independant variables and correlated in turn with the percentages of the various isotrophic groups occurring at those stations, taken as the dependant variables. Since the data were all in the form of proportions an arcsin transformation was used (Snedecor, 1956, p. 316). The analysis was performed on the covariance matrix and the procedure carried out on an I.C.T. 1900 computer.

Group A, the predators, was shown to have a significant positive correlation with the gravel component of the sediments ($p < .001$) which accounted for 70 % of the variation when the other three sediment components were included in the regression set (multiple correlation coefficient for the set 0.84). It had a negative correlation with silt at the 5 % level when the other sediment components were eliminated from the regression set (accounting for 45 % of the variation).

Group B, showed a weaker positive correlation with gravel being significant at the 1 % level when the sand and clay components were eliminated from the regression set (59 % of the variation). A negative correlation with silt ($p < .01$) was shown when the other three sediment components were eliminated (60 % of the variation).

Group C, the surface deposit feeders, was found to have a strong positive correlation with silt ($p < .001$) and a negative correlation with gravel ($p < .002$) each accounting for 60 % of the variability when the other two components were eliminated.

No significant correlations were found between groups D and E and any of the sediment components.

The above analysis suggests that the distribution of predators, scrapers, and surface deposit feeders is closely related to the particle size distribution of the sediments. This relationship however may be indirect particularly in the case of the predators and scrapers in that the factors governing the variation in particle size distribution ie. current speed and depth, govern the distribution of their food supply. Both have high proportions on the hard grounds where there is an abundant and readily available food source in the sessile epifauna and the epiphytic growths. The scrapers are thus limited in their distribution by the depth limits of algal growth, and to those boulder or rocky grounds which support such growth. Similarly the carnivores are abundant only in those hard ground areas which provide the substrate for an abundant growth of epifauna.

The positive correlation of surface deposit feeders with silt is expected, as their food supply is the particulate detritus deposited on the surface layer of the fine sediments.

The distribution of suspension feeders and deposit swallowers has no relationship with the sediment particle size distribution. Thus in attempting to explain these distributions a consideration of other factors must be made.

A comparison of Fig. 5 with Fig. 8 B shows that the highest levels of organic matter in the sediments occur at the upper end of Loch Eil, coinciding with a proportion of deposit swallowers of 6 %. This suggests that one of the factors governing the concentration of deposit swallowers is a high organic content in the sediments in areas of low current speed remote from the shallows.

Over 10 % deposit swallowers are found in a small area off the mouth of the river Lochy and other concentrations of over 5 % are found in Loch Eil on the steeply shelving ground outside the entrance to the Annat Narrows. In Loch Linnhe proportions

of over 5 % are found on the shelving grounds approaching the Lochy Shallows, and in the deep areas over 60 fathoms (108 m).

These are all areas where a considerable deposition of organic debris might be expected. The diminution of the rate of tidal flow as the lochs deepen will increase the precipitation of suspended matter on the slopes between the narrows and the Loch Eil Basin and the Lochy Shallows and the Loch Linnhe Basin. Similarly a considerable fall-out of suspended debris will occur as the fresh water from the Lochy spreads out over the saline loch water in the area opposite its mouth.

An examination of fig. 8 A shows that the highest concentrations of suspension feeders are found on the slope between the Loch Eil Basin and the Annat Narrows and to the western side of the Lochy Shallows. These are areas where the current is diminished as the deeper water is reached in Loch Eil, and where the currents are slacker on the east shore in the lee of the islands in the Lochy Shallows. The main force of the current in this area is along the western shore. As noted above a precipitation of suspended detritus might be expected in such areas. Relatively lower concentrations (30-50 %) are found in the lower half of Loch Eil, east of the Lochy Shallows and the east side of the upper end of the Loch Linnhe Basin. The lowest concentration is at the upper end of Loch Eil. These distributions suggest that the proportion of suspension feeders is related to the tidal current. The relatively low concentration in the Annat Narrows implies that in this area the current, which here has a speed of 5 knots at spring tides, is too strong to provide good conditions for the more delicate suspension feeders. Moreover the hard substrate in these areas is unsuitable for the existence of many of the molluscan and polychaetous suspension feeders which are primarily mudburrowing forms. The low concentrations in the deep areas remote from the shallows can be attributed to the low current speed and to the fact that suspended particles swept up in the currents over the shallower parts have fallen out over the intervening areas of diminishing currents.

DISCUSSION

The distribution of the five isotrophic groupings throughout the system can be largely explained by the interaction of current speed and sediment type, with the related factors of the rate of deposition of suspended particulate matter, and the total organic content of the sediments assuming importance in particular areas.

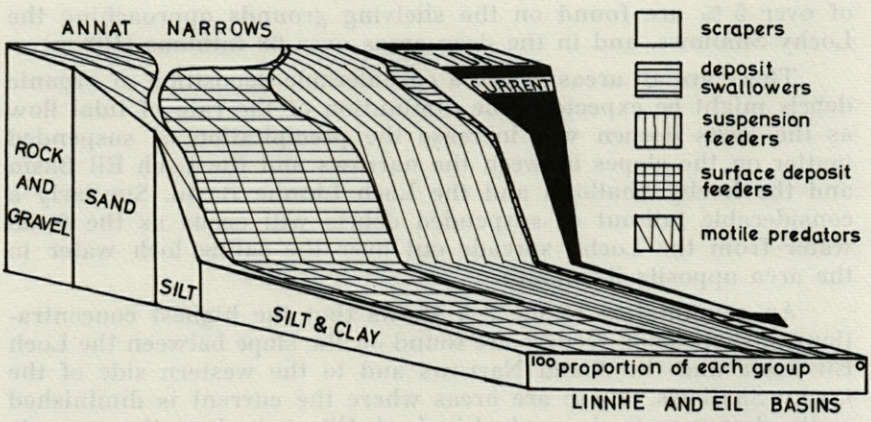


FIG. 9. — Diagram of the relationship between the proportion of isotrophic groups, and the depth, type of ground and current speed.

Fig. 9 illustrates diagrammatically the variation in the proportions of the isotrophic groups with depth, type of ground, and tidal current. Surface deposit feeders predominate in the deeper areas of the system and are positively correlated with the silt element in the sediments. Such a correlation no doubt reflects to some extent a causal relationship with current speed. In areas where this is low, deposition of fine detritus will occur, suiting the nutritional needs of such animals. The mechanical aspect of particle size however will also have some effect. The predominantly silty areas of the bottom afford the right conditions for burrowing and tube building for many of these species. The areas where the surface deposit feeders predominate correspond with the " deep mud " faunal division, and to some extent with the " inner loch transition " and " sandy-mud " faunas.

In the areas of diminishing current speed in both lochs suspension feeders predominate i.e. in those areas where the proportion of suspended particles in the water layers above the bottom might be expected to be greatest. The highest levels of deposit swallowers are also found in these areas no doubt for the same reason. This latter group does not predominate in any part of the system, but reaches its highest proportions off the mouth of the river Lochy where there is probably a considerable deposition of detritus from the fresh water run off. A relatively high proportion of this group is also found at the head of Loch Eil corresponding with the highest sedimental organic content in the system. Being at the closed end of the system and thus subject to very low tidal currents such an area might be expected to accumulate a large

proportion of the particularly fine organic fall-out which has remained suspended in the water column over the less remote areas.

The deposit swallowers and suspension feeders do not correspond in distribution with any particular faunal division. The deep water concentrations occur in the " deep mud " faunal area, and the slope concentrations in a mixture of all the other faunal types in one area or another. The scrapers are confined to the " hard ground " fauna. Thus they are restricted to those shallow water areas with hard ground which provide a substrate for epifloral growth. The greatest concentrations of predators are also found in this area, since the majority are here preying on the sessile epifauna of the hard ground. On the softer ground the predators never reach a greater proportion than 15 %, no doubt because of the absence of a large epifaunal element. The usefulness of considering here the distribution of isotrophic groups rather than of faunistic associations is demonstrated when the faunal composition of the slope areas on either side of the Lochy Shallows is considered, where there is a considerable intermixing of various faunal divisions over relatively small areas. The examination of isotrophic groupings has clearly shown the influence of tidal currents and fresh water inflow in these areas.

This is not to say however, that no other factors are important in controlling the distribution of the fauna. It is evident that the type of ground is of importance in determining many of the distributions, although in many areas this may be a function of the current speed. Biological factors such as larval selectivity, predation and competition will also influence the maintenance and spread of many species. It is obvious that the definition of isotrophic groups, based on a combination of feeding position in relation to the mud-water interface and type of food taken, will tend to emphasize the relationship with certain environmental factors at the expense of others. However such emphasis is useful when a consideration of the overall effect of ecological factors on a multitude of diverse species is to be made.

The distribution of the various isotrophic groups throughout the Linnhe-Eil system has indicated the importance of the tidal currents in relation to the bottom topography in controlling the overall faunal composition of the benthos. The associated effects of detrital fall-out and sediment composition, although directly related to elements of the fauna in certain areas of the system, are themselves a direct result of the current system. Other hydrographic parametres e.g. temperature, salinity, oxygen, etc. are relatively uniform throughout the system and thus exert no differential influence in different areas. It would thus seem that in this type of enclosed fjordic area a close examination of the residual

bottom currents over extensive periods of time is of primary importance in any study of the benthic ecology of the area.

A similar conclusion was reached by SAVILOV (1957) in an investigation of the factors influencing the distribution of the benthic fauna of the North Okhotsk Sea. NIKITIN (1961 a and b) found that the distribution of the benthos in the north western part of the Black Sea was largely determined by the current pattern. A number of other workers have mentioned the importance of current action in regulating the conditions controlling the distributions of benthic communities e.g. SANDERS (1956), BUCHANAN (1958), BELLAN (1964). In the open sea the extent and overall effect of current action is much more difficult to assess than in enclosed inshore areas where the course and action of tidal currents can readily be appreciated qualitatively. Thus in open sea areas a study of the secondary factors associated with the overall current speed i.e. sediment grade and detrital content may be more productive of information than direct current measurements. However in fjordic or inshore situations a direct study of current speed immediately above the sediment surface may well provide the most useful information on the variation in the benthic fauna.

ACKNOWLEDGEMENTS

I am indebted to Dr. M.L. JOUNSTON and the Hydrography Department of the Marine Laboratory, Aberdeen, for the hydrographic data quoted in this paper, and to members of the Oceanography Section of the Civil Engineering Department, University of Strathclyde for the data on current speeds. The Loch Linnhe-Loch Eil survey is financed by a grant from Scottish Pulp and Paper Mills Ltd. I am grateful to Dr. H. BARNES for his critical reading of the manuscript.

SUMMARY

Loch Linnhe and Loch Eil form the inner part of an extensive fjordic system on the west coast of Scotland. The paper attempts an analysis of the benthic macrofauna of the two lochs in terms of their feeding habits.

Brief descriptions of the topographical and hydrographical characteristics of the area are made and information on the particle size distribution and total organic carbon content of the sediments is given. The major faunistic divisions of the benthos are summarized.

Five primary isotrophic groups are recognized : a) Motile predators. b) Scrapers. c) Surface deposit feeders. d) Suspension feeders. e) Deposit swallowers.

The percentage distributions of each of these groups over the area are detailed on distribution maps and discussed. Groups a) and b) are predominant on the coarser sediments in the areas of strong tidal currents. Group c) is predominant in the deep water areas. Group d) is predominant in those parts immediately beyond the shallower areas of high tidal current. Group e) is nowhere predominant.

Multiple regression analysis of particle size grades with the percentage occurrence of the above groups at each station shows group c) to be positively correlated with silt and negatively with gravel whereas the reverse is true of groups a) and b). Groups d) and e) show no correlations suggesting that factors other than the particle size of the sediments are important in controlling their distribution. These may be the total organic content of the sediments in the case of group e) and hydrodynamics in the case of group d).

The overall influence of the tidal currents on the distribution of the various groups is discussed.

REFERENCES

ALLEN, J.A., 1953. Function of the foot in the Lucinacea (Eulamellibranchia). *Nature, Lond.*, **171** : 1117-1118.

ALLISON, L.E., 1960. Wet-combustion apparatus and procedure for organic and inorganic carbon in the soil. *Proc. Soil Sci. Soc. Am.*, **24** : 36-40.

BELLAN, G., 1964. Contribution a l'étude systématique, bionomique et écologique des annélides polychètes de la Méditerranée. *Recl Trav. Stn mar. Endoume*, **49**, 33 : 1-371.

BILHAM, E.G., 1938. The climate of the British Isles. Macmillan and Co., London.

BLEGVAD, H., 1914. Food and conditions of nourishment among the communities of invertebrate animals found on or in the sea bottom in Danish waters. *Rep. Dan. Biol. Stn*, **22** : 41-78.

BUCHANAN, J.B., 1959. The bottom fauna communities across the continental shelf off Accra, Ghana (Gold Coast). *Proc. zool. Soc. Lond.*, **130** : 1-56.

BUCHANAN, J.B., 1963. The bottom fauna communities and their sediment relationship off the coast of Northumberland. *Oikos*, **14** (2) : 154-175.

HUNT, O.D., 1925. The food of the bottom fauna of the Plymouth fishing grounds. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **13** : 560-599.

KUZNETSOV, A.P., 1960. The question of species interrelationships in biocoenoses. *Dokl. (Proc.) Acad. Sci. USSR*, Biological Sciences Section Translated from *Dokl. Akad. Nauk SSSR*, **131** (4) : 954-956, 1960.

KUZNETSOV, A.P., and M.N. SOKOLOVA, 1961. The nutrition and distribution of *Ophiopholis aculeata* (L.). *Trudy Inst. Okeanol.*, **46** : 98-102. Translation, Soviet Abstr. Biol., 1962, No. 13ZH261.

MCINTOSH, W.C., 1900. A monograph of the British Annelids. 1, pt. 2. Polychaeta *Amphinomidae* to *Sigalionidae*. Ray Soc. Publs, pp. 215-442, pls 24-42.

MCINTOSH, W.C., 1908. A monograph of the British Annelids. 2, pt. 1. Polychaeta *Nephthydidae* to *Syllidae*. Ray Soc. Publs, pp. 1-232, pls 43-50, 57-70.

MCINTOSH, W.C., 1910. A monograph of the British Annelids. 2, pt. 2. Polychaeta *Syllidae* to *Ariciidae*. Ray Soc. Publs, pp. 233-524, pls 51-61, 71-87.

MCINTOSH, W.C., 1914. A monograph of the British Annelids. 3, pt. 1. Polychaeta *Opheliidae* to *Amphictenidae*. Ray Soc. Publs, pp. 1-368.

MCINTOSH, W.C., 1922. A monograph of the British Annelids. 4, pt. 1. Polychaeta *Hermellidae* to *Sabellidae*. Ray Soc. Publs, pp. 1-250, pls 112-127, figs. 136-150.

MCINTOSH, W.C., 1923. A monograph of the British Annelids. 4, pt. 2. Polychaeta *Sabellidae* to *Serpulidae*. With additions to the British marine Polychaeta during the publication of the monograph. Ray Soc. Publs, pp. 251-538, pls 115-138, figs 151-174. With index to all parts of the monograph, 1900-1923.

NAGABHUSHANAM, A.K., and J.S. COLMAN, 1959. Carrion eating by *Ophiuroids*. *Nature, Lond.*, **184** : 285.

NIKITIN, V.N., 1961*a*. Effect of current on quantitative distribution of benthic fauna in northwest part of Black Sea. *Dokl. (Proc.) Acad. Sci. USSR*. Biological Sciences Section, Translated from *Dokl. Akad. Nauk SSSR*, **136** (2) : 465-467. 1961.

NIKITIN, V.N., 1961*b*. Quantitative distribution of bottom fauna in the northwestern part of the Black Sea. *Dokl. (Proc.) Acad. Sci. USSR*. Biological Sciences Section, Translated, 1961, from *Dokl. Akad. Nauk SSSR*, **138** (5), pp. 1198-1201. 1961.

ROUSHDY, H.M., and HANSEN, V.K., 1960. Ophiuroids feeding on Phytoplankton. *Nature, Lond.*, **188** : 517-518.

SANDERS, H.L., 1956. Oceanography of Long Island Sound 1952-1954. X. The biology of marine bottom communities. *Bull. Bingham oceanogr. Coll.*, **15** : 345-414.

SAVILOV, A.I., 1957. Biological aspect of the bottom fauna groupings of the North Okhotsk Sea. Transactions of the Institute of Oceanology. XX. Marine Biology. Ed. B.N. Nikitin. USSR Academy of Science Press. Moscow. Translated American Institute of Biological Science. 1959.

SNEDECOR, G.W., 1956. Statistical Methods (5th Edition). Iowa State University Press. Ames. Iowa.

TURPAEVA, E.P., 1957. Food interrelationships of dominant species in marine benthic biocenosis. Transactions of the Institute of Oceanology. XX. Marine Biology Ed. B.N. Nikitin. USSR Academy of Science Press. Moscow. Translated American Institute of Biological Science. 1959.

YONGE, C.M., 1928. Feeding mechanisms in the invertebrates. *Biol. Rev.*, 3 : 21-76.

DISCUSSION

following the paper by T.H. PEARSON

THORSON. — Have you an idea about the influence of the deposit-swallowers on the distribution of the other bottom invertebrate species ? We know that such deposit - swallowers, engulfing large quantities of un-sorted detritus, may, by accident, also swallow impressive numbers of tiny, newly settled bottom invertebrates. Thus, these deposit - swallowers, so far regarded as, " harmless ", actually may act as potential predators.

PEARSON. — I have no direct observations as yet on the feeding of the deposit swallowers. Examination of the gut contents of the echinoderms *Echinocardium cordatum* and *Leptosynapta* sp. have shown the presence of shell fragments from small molluscs, but it is impossible to say whether these are accidental inclusions of fragments in the sediment, or the result of the whole animal being taken. However I should think it highly likely that in those species, which engulf the sediments *in toto* those small animals resident in the sediments will also be taken, and that deposit feeders may thus influence the recruitment to, and hence the future composition of the benthos in areas where they are numerous.

MACFARLANE. — I should be very much interested in knowing of any noticeable effects of the effluent from the pulp mill.

PEARSON. — Up to the present there have been no effects on the benthos which can definitely be attributed to the pulp mill effluent. There has been an increase in the total biomass at a number of stations over the past two years, attributable largely to an increase in the numbers of the molluscs *Thyasira* and *Myrtea*. I am not yet able to say whether this increase is a result of the enrichment of the benthic environment by the deposition of fibre from the effluent, or is a natural fluctuation. The study is continuing, and a monitoring survey will be maintained for the forseeable future. Thus it is hoped that eventually we will be able to define the limits of the influence of the effluent on the benthos.

BANSE. — What are the differences among years in biomass ? How large are the seasonal fluctuations ?

PEARSON. — There are considerable fluctuations in the total biomass from month to month, but these follow no apparent pattern. In a station having a mean biomass of 122 g the range in 1967 was from 96 to 233 g. Similarly in a station having a mean biomass of 42 g the range in 1967 was from 34 to 117 g. Large fluctuations are probably caused by patchiness of distribution. A general increase in the mean biomass of between 30 - 50 % has been observed over the past 2 years at most stations and a study of the factors possibly contributing to this increase is being undertaken.

Appendix 1(A)

List of species which constitute over 0.5 % of the total biomass at any one station including the isotrophic group(s) to which they have been assigned.

Species	Isotrophic Group	Percentage of total biomass at each station																						
		5	11	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	33	34	35	36	37	39	41	42	53
Aphrodite aculeata Linnaeus	A			5.6		20.6	25.3						26.8	14.1					7.4			13.3			
Acantholepis asperrima (Sars)	A								0.6																
Harmothoe sp.	A	0.5	2.3							1.4		0.8													0.9
Lepidonotus squamatus (Linnaeus)	A									0.8															
Stenethlais boa (Johnston)	A				0.5											0.8								0.5	
Nereimya punctata (Müller)	A.C.									0.6		0.8													
Ancistrosyllis groenlandica McIntosh	C	0.8																	0.5				1.7		3.0
Nephthys ciliata (Müller)	A				1.5																				
Nephthys hombergii Savigny	A						3.2					0.9	3.4	4.4			5.3			10.9	6.6				
Nephthys hystricis McIntosh	A		5.7																						
Glycera alba (Müller)	A	1.0				0.8																	0.8		
Eunice pennata (Müller)	A							5.2	32.1	1.5	5.1				2.9										
Lumbriconereis hibernica McIntosh	A	6.0																			0.6		1.6		2.2
Dorvillea neglecta (Fauvel)	A.C.																		0.5						
Prionspio cirrifera Wiren	C																								1.0
Spiophanes kroyeri Grube	C	0.8																							

Species	Isotrophic Group	Percentage of total biomass at each station																							
		5	11	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	33	34	35	36	37	39	41	42	53
Scolelepis fuliginosa (Claparède)	C																	0.9							
Scolelepis girardi (Quatrefages)	C									0.8															
Cauleriella caput-esocis (St-Joseph)	C.E.															0.6									
Brada sp.	C									0.6															
Diplocirrus glaucus (Malmgren)	C	1.0														0.6			1.2	1.0	1.1	0.7	2.2		2.9
Pherusa plumosa (Müller)	C					0.8				2.5															0.8
Lipobranchius jeffreysii (McIntosh)	E		1.8	1.2		2.8			2.9												0.5				
Scalibregma inflatum Rathke	E	0.9	0.8		0.6	2.5						0.5		0.8	0.7		0.7	0.5			2.0				
Ammotrypane aulogaster Rathke	E				0.6																				
Capitella capitata (Fabricius)	E																	2.2							
Capitomastus minimus (Langerhans)	E	1.7																							
Notomastus latericeus Sars	E	1.3		0.5																			1.3		0.5
Clymenella cincta (St-Joseph)	E																			2.3	1.7				
Praxillella affinis (Sars)	E	0.8																				0.9			0.6
Praxillella gracilis (Sars)	E						0.5																0.5		3.4
Praxillura longissima Ardwisson	E				2.6	2.3	11.6										2.4			1.3	2.5	1.7		1.5	

Species	Isotrophic Group	Percentage of total biomass at each station																							
		5	11	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	33	34	35	36	37	39	41	42	53
Rhodine loveni Malmgren	E	0.5																							
Owenia fusiformis delle Chiaje	C.D.					0.5							0.8			0.8	0.6								
Amphictene auricoma (Müller)	C					0.6							0.7			1.1					0.5	0.6			
Lagis koreni Malmgren	C				0.7													1.0					0.5		
Ampharete acutifrons (Grube)	C	3.9					2.0												1.3				1.2		2.3
Ameana trilobata (Sars)	C	10.7	1.6			0.8	0.7				1.4								1.6		1.6				0.6
Amphitrite cirrata Müller	C	5.5	2.2	1.7		0.5			1.2																
Eupolymnia nebulosa (Montagu)	C.D.		28.2	11.3	8.9	5.1		0.7	7.1	11.6	2.8				11.4										
Neoamphitrite groenlandica (Malmgren)	C		2.2																						
Scionella lornensis Pearson	C																						1.8		
Thelepus cincinnatus (Fabricius)	C	2.1																							
Terebellides stroemi Sars	C	28.4	8.7	6.5	9.3	8.6	4.9			1.5		0.9		0.9		4.0	11.2	3.5	9.1	2.2	11.0	2.6	13.1		8.7
Trichobranchus glacialis Malmgren	C	0.5																							
Trichobranchus roseus (Malmgren)	C																							0.6	
Chone infundibuliformis Kröyer	D				4.0							0.7								1.0					

Species	Isotrophic Group	Percentage of total biomass at each station																							
		5	11	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	33	34	35	36	37	39	41	42	53
Hydroides norvegica (Gunnerus)	D														0.5										
Pomatoceros triqueter (Linnaeus)	D									1.0	0.8														
Ophiothrix fragilis (Albigard)	A.C.D.					2.6		3.7	1.9	7.4	1.5				16.1										
Ophioscolex glacialis Müller and Troschel	A.C.D.			1.9																					
Ophiura albida Forbes	A	1.3				0.5	1.3				0.9	0.9	4.4	0.9	0.6	3.8	1.6	1.1	0.8			0.7		0.7	
Ophiopholis aculeata (Linnaeus)	A.C.D.							27.5			9.8														
Amphiura chiajei Forbes	C	8.5	4.5		0.6									0.8		2.8	7.1	2.7	6.0	3.3		2.7	24.7	9.5	9.5
Amphiura filiformis (Müller)	B			0.9							0.4									3.1		6.8		2.1	
Leptasterias muelleri (M. Sars)	A						1.2			1.7														
Marthasterias glacialis (Linnaeus)	A									0.8															
Cucumaria elongata Düben and Koren	C.D.					1.7								10.5		10.3	4.0								
Leptosynapta inhaerens (Müller)	C.E.													0.5		3.8	2.2				0.5	1.3			
Leptosynapta decaria (Ostergren)	C.E.													1.2		1.0			0.7			0.9			
Psammechinus miliaris (Gmelin)	A									24.2		14.2													
Echinocardium cordatum Pennant	E						15.0						7.9			27.5									

Species	Isotrophic Group	Percentage of total biomass at each station																						
		5	11	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	33	34	35	36	37	39	41	42	53
Nemertea sp.	A	2.4			0.5	0.7				0.7						1.8	1.6	0.9			0.9	0.9			1.3
Lepidopleurus asellus (Gmelin)	B			0.8		0.8	0.8	0.6	1.0	1.7	4.9	3.4			2.6										
Emarginula reticulata muelleri Forbes and Hanley	B/C										1.1				1.0										
Cantharidus (*Cledandella*) *clelandi* (Wood)	B												4.7												
Calliostoma zizyphinum conuloide (Lamarck)	B										0.9														
Gibbula tumida (Montagu)	B										0.5														
Littorina littorea (Linnaeus)	B									0.5															
Turritella communis Risso	C.D.															5.6				15.7	26.2	9.7		38.9	
Capulus ungaricus (Linnaeus)	D														3.9										
Velutina velutina (Müller)	B						1.0		0.6																
Doridacea sp.	B										1.0	0.6													
Nucula sulcata Brown	C	6.6	0.9		0.5	5.1																	3.7		3.7
Nuculana minuta (Müller)	C						0.8																		
Modiolus modiolus (Linnaeus)	D		1.3			1.1	7.1	10.1	5.5	6.3	3.4	2.9			4.4										
Chlamys (*Palliolium*) *tigerina* (Müller)	D							0.6			3.6	3.2			3.6										
Lima (*Limaria*) *hians* (Gmelin)	D							3.2																	

Species	Isotrophic Group	Percentage of total biomass at each station																						
		5	11	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	33	34	35	36	37	39	41	42	53
Astarte elliptica (Brown)	D		3.6	10.0		14.7	9.1	12.8	32.5	2.1	32.3	43.8	4.8	1.2	14.2										
Thyasira flexuosa (Montagu)	C.D.	0.9			6.7									7.3		6.3		1.6	1.4	1.8	1.0	3.0		1.1	
Phacoides (*Lucinoma*) *borealis* (Linnaeus)	D			15.5	23.7	4.9							15.4	23.6	1.1	17.8	49.6	3.1		1.5	5.0	16.6		38.6	
Myrtea spinifera (Montagu)	C.D.	6.0		11.9		1.5	0.9				3.5			0.5	0.8	1.1	1.9	39.4	31.9	33.1		2.4	22.6		26.2
Cardium (*Parvicardium*) *ovale* Sowerby	D					2.4	0.7			0.9		0.6													
Venus (*Chamelea*) *striatula* (da Costa)	D												24.7	6.5								12.3			
Venerupis pullastra (Montagu)	D																								2.6
Venerupis rhomboides (Pennant)	D											16.5													
Cultellus pellucidus (Pennart)	D				16.5	0.6							1.0	2.1		4.3				1.0		2.2		2.3	
Hiatella arctica (Linnaeus)	D									3.4	1.0	0.7													
Corbula (*Variocorbula*) *gibbula* (Olivi)	D																0.6				0.8				
Sphenia binghami Turton	D						5.3				0.8	0.7													
Thracia phaseolina (Lamarck)	D				2.6					0.8						0.6									
Thracia villosiuscula (Macgillivray)	D	1.3	2.6						1.6																
Cuspidaria cuspidata brevirostris Brown	A																	0.6							
Total biomass (Grams)		7.8	19.2	77.2	73.2	103.2	78.2	313.2	31.1	37.4	38.3	63.7	69.6	61.5	38.1	139.4	71.9	39.8	58.5	33.5	33.1	32.5	7.6	48.8	19.1

Appendix 1(B)

The number, and the percentage contribution to the biomass, of species at each station which individually contribute less than 0.5 % to the total biomass.

STATION

Isotrophic Group	Species Contributing Less Than 0.5 % To The Biomass At Each Station	5	11	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	33	34	35	36	37	39	41	42	53
A	Number of Species	20	6	25	11	16	12	19	11	21	24	22	12	12	24	9	13	16	12	5	9	6	1	3	11
	Percent of Biomass At Each Station	0.7	1.5	1.0	1.4	0.8	1.5	1.0	0.8	1.1	1.8	2.5	1.0	1.5	2.5	1.2	0.2	0.8	1.5	0.5	1.4	1.0	0.2	0.9	0.4
B	Number of Species	2	0	11	3	5	5	4	4	10	7	6	3	2	5	0	1	0	3	1	0	1	0	0	1
	Percent of Biomass At Each Station	0.0	0	0.1	0.3	0.4	0.5	0.4	0.3	1.3	0.2	1.2	0.2	0.1	0.2	0	0.0	0	0.0	0.2	0	0.1	0	0	0.0
C	Number of Species	8	3	29	10	25	22	18	9	18	24	22	10	24	28	12	26	19	16	15	20	15	6	10	13
	Percent of Biomass At Each Station	1.0	0.1	3.1	1.2	2.1	3.8	0.9	1.2	2.5	2.3	1.8	1.8	2.1	2.1	1.9	1.6	1.8	1.1	1.9	1.7	2.3	1.1	1.4	1.4
D	Number of Species	1	4	20	6	17	8	20	9	10	14	16	5	12	14	6	5	2	7	5	6	8	1	2	2
	Percent of Biomass At Each Station	0.1	0.8	2.2	0.6	2.0	0.9	1.2	1.8	1.4	1.5	1.5	1.2	1.5	1.7	1.2	0.4	0.1	0.7	0.3	0.5	1.3	0.9	0.3	0.4
E	Number of Species	3	2	11	12	13	5	12	1	9	10	13	6	14	11	9	10	9	10	6	11	6	5	3	5
	Percent of Biomass At Each Station	0.5	0.2	0.5	1.8	0.8	0.7	0.2	0.1	0.6	1.1	0.5	0.5	1.0	0.3	0.6	0.7	0.7	0.7	0.9	1.5	0.7	0.5	0.7	0.3

| | | |

L'ENDOFAUNE DU PLATEAU CONTINENTAL NORD-GASCOGNE ÉTUDE DES FACTEURS ÉCOLOGIQUES

par Michel GLÉMAREC
Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences, 29 N - Brest, France

SUMMARY

The original character of this vast platform consists in its complex topographic structure. The sedimental facies which are numerous and quite different from one another account for a great variety of communities. This particular study extends itself on nearly 3000 dredgings and our first aim has been to define clearly the autoecology of two hundred species or so. With this in view, we have considered the granulometry as the essential edaphic factor. It has been put down under different forms (percentage of gravel-sand-silt and clay, rate of fine sand, median diameter and sorting index). Thus it has made it possible to classify the endofauna into several categories.

Even though the majority of species need it to settle, this particular condition of particular size is not sufficient. As a matter of fact the same sediment can be into three different ways on this continental shelf. This can be explained through the climatic factors and more particularly through the thermic factors. Thus, independently of any edaphic character, we have been led to make out three " étages " :

— the infralittoral (which does not come out of water at low tide). It is represented by the enclosed bays (golfe du Morbihan, baie de Bourgneuf, baie de la Forest) and by the immediate submarine prolongation of the shore (terraces covered with " maerl ", lower part of the beaches). This eurythermic environment has a large seasonal amplitude as well as a daily and tidal one.

— the coastal circalittoral. It is the coastal band with its prelittoral depressions its large gravelly plains, its hydraulic dunes, its

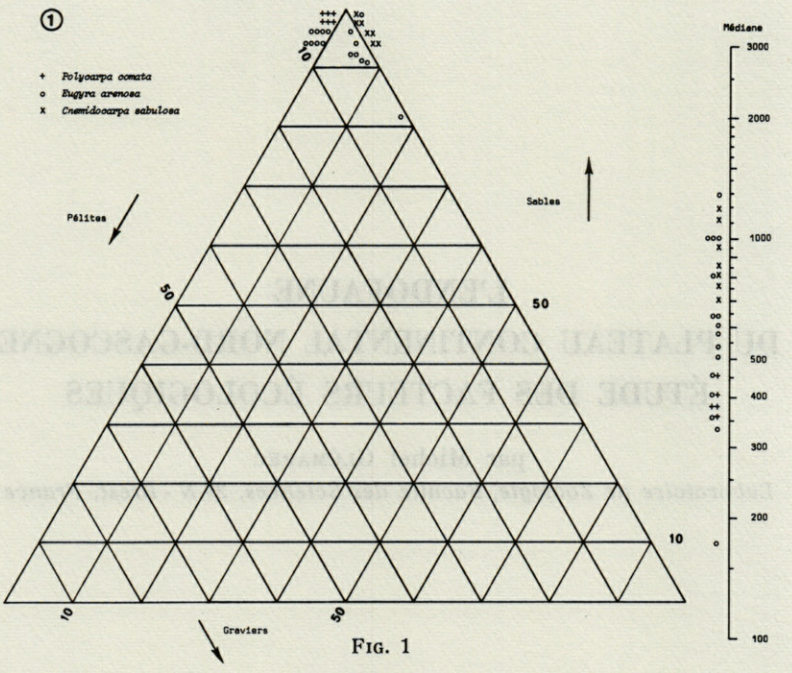


FIG. 1

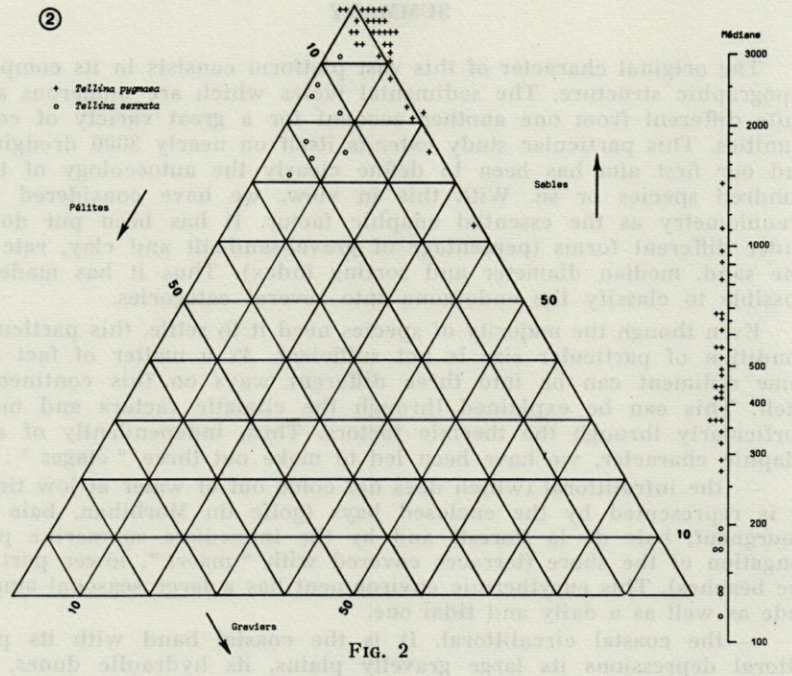


FIG. 2

FIG. 1 à 6. — Exigences granulométriques des espèces.

" coureaux ". Here the thermic variations are only seasonal but very important however.

— the offshore circalittoral consists :

- first in the " Grande Vasière ", a large whole of differents facies always muddy, paved with reefs which are quite immense at some places. It is situated at the foot of the coastal band, from 70-80 meters depth.
- secondly it includes also near the barrier of hard bottoms which limited the " Grande Vasière " near 100-120 meters towards the open sea. However, through gaps cut into it, this barrier communicates with " à alènes " sands which, from 130 to 160 meters depth, make the external margin of this continental shelf. All this offshore circalittoral is characterized by an almost stenothermic environment, the yearly variations never go beyond 2 - 3 °C. Moreover they are slow and range on the whole length of the year.

Therefore this autoecological study is preliminary to any synecological study since it makes it possible to explain the faunal composition of communities settled on similar substratum but living in different climatic environment.

INTRODUCTION

Cette plateforme qui peut atteindre 60 à 85 milles de large, s'étend du plateau de Rochebonne (au large de La Rochelle) à la pointe extrême de Bretagne, Penmarc'h. Elle a fait l'objet depuis 1962 d'un carroyage serré de dragages, ceci en étroite collaboration avec MM. Pinot et Vanney, géomorphologues. Près de 3 000 dragages ont ainsi été réalisés à bord des navires océanographiques : *Kornog* du CNRS, *la Pelagia* de l'ISTPM et *Jean Charcot* du CNRS.

L'originalité de cette plateforme continentale réside dans sa structure topographique complexe. Son axe médian de direction NW-SE est occupé par la " Grande Vasière ", domaine resté jusqu'à nos jours quelque peu mystérieux (Guilcher, 1967). C'est un ensemble de plusieurs faciès sédimentologiques variés, parsemés de massifs rocheux parfois immenses. Cette " Grande Vasière " est limitée :

— vers le rivage entre 70 et 90 mètres, par la bande côtière. C'est le prolongement sous-marin du Massif Armoricain constituant le plus souvent vers le large une dorsale rocheuse entaillée par le tracé de vallées sous-marines.

— vers le large entre 100 et 120 mètres, par une chaîne de « fonds durs » enfouis et recouverts de sables grossiers percée elle aussi par des chenaux qui font communiquer la « Grande Vasière » avec les sables à *Ditrupa*, qui de 130 à 160 mètres constituent la bordure externe du plateau continental (Glémarec, 1969).

Cette structure topographique — trois grands ensembles séparés par deux barrières rocheuses — est originale. Elle permet l'installation de peuplements nombreux et variés mais également très bien séparés topographiquement. Aussi notre première étape est-elle d'essayer de définir l'autoécologie des espèces suffisamment bien représentées dans cette région (250 environ).

I. — FACTEURS ÉDAPHIQUES

La granulométrie nous apparaît tout de suite comme le facteur édaphique essentiel, puisqu'en lui-même il inclue l'ensemble des actions que subit le substrat. Les exigences granulométriques des espèces sont figurées :

— sur des diagrammes triangulaires exprimant les pourcentages respectifs de graviers (particules de taille supérieure à 2 mm), de sables (taille comprise entre 2 mm et 50 μ) et de pélites (éléments inférieurs à 50 μ).

— sur un axe vertical où est indiqué en μ et en échelle logarithmique la médiane des sédiments.

Nous pouvons également faire appel à des critères tels que l'indice de tri et la teneur en calcaire (1).

1) Dans notre premier essai d'une telle figuration (GLÉMAREC et MONNIOT, 1966), nous supposions que les limites des divers types sédimentaires (basés sur le 25 et le 75 % de chaque échelle) étaient aussi celles correspondant aux nécessités des espèces. Il n'en est rien, car biologiquement deux barrières apparaissent comme essentielles : le 70 et le 90 % de sable.

Les Ascidies (Fig. 1) qui exigent un taux minimum de 90 % de sable sont dites *sabulicoles strictes*. Les espèces peuplant l'ensemble du triangle supérieur à 70 % de sable sont dites *sabulicoles tolérantes*.

Les Tellines (Fig. 2) illustrent cette barrière qu'est le taux minimal de 70 % de sable. *Tellina pygmaea* est ainsi une *sabulicole propre*, les pélites sont absentes, le taux de graviers ne dépasse pas 30 %. *Tellina serrata* par contre, est une *sabulicole sale;* elle tolère jusqu'à 10 % de graviers.

Les Venus (Fig. 3). *Venus gallina* a les mêmes exigences que *Tellina serrata*. *Venus fasciata* est sabulicole propre mais aussi gra-

(1) Tous ces éléments nous sont communiqués par nos collaborateurs géomorphologues.

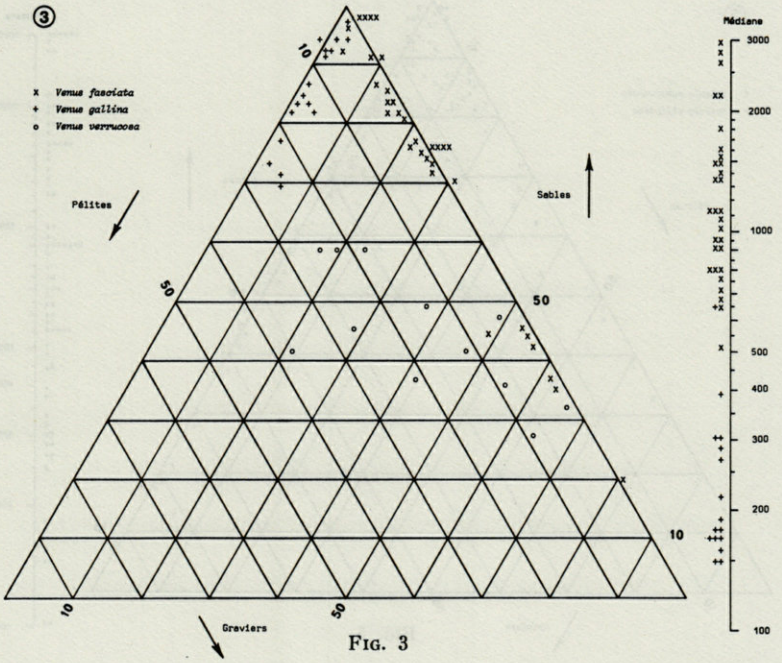

③
x Venus fasciata
+ Venus gallina
o Venus verrucosa
Pélites
Sables
Graviers
Médiane
3000
2000
1000
500
400
300
200
100
10
50

FIG. 3

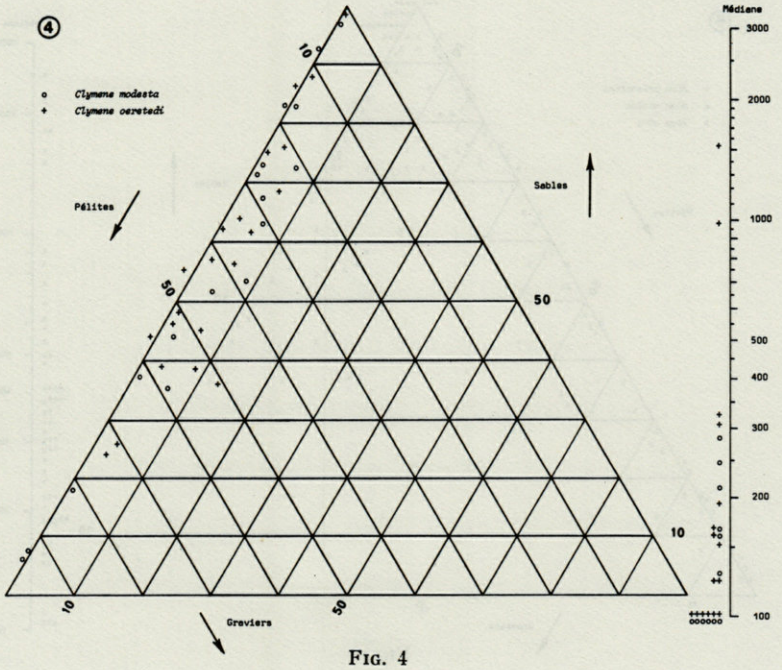

④
o Clymene modesta
+ Clymene oerstedi
Pélites
Sables
Graviers
Médiane
3000
2000
1000
500
400
300
200
100
10
50

FIG. 4

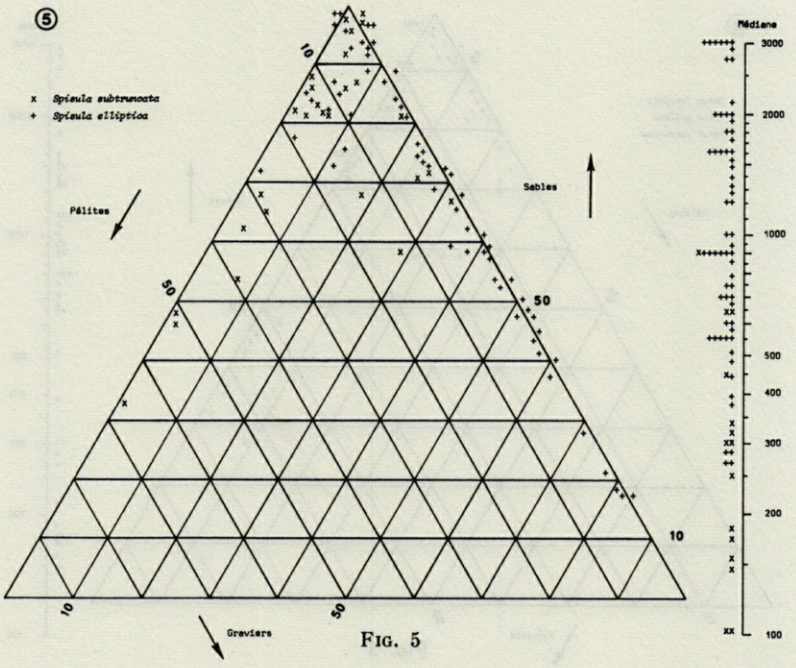

⑤
x Spisula subtruncata
+ Spisula elliptica
Pélites
Sables
Graviers
10
50
50
10
10
50
Médiane
3000
2000
1000
500
400
300
200
100

FIG. 5

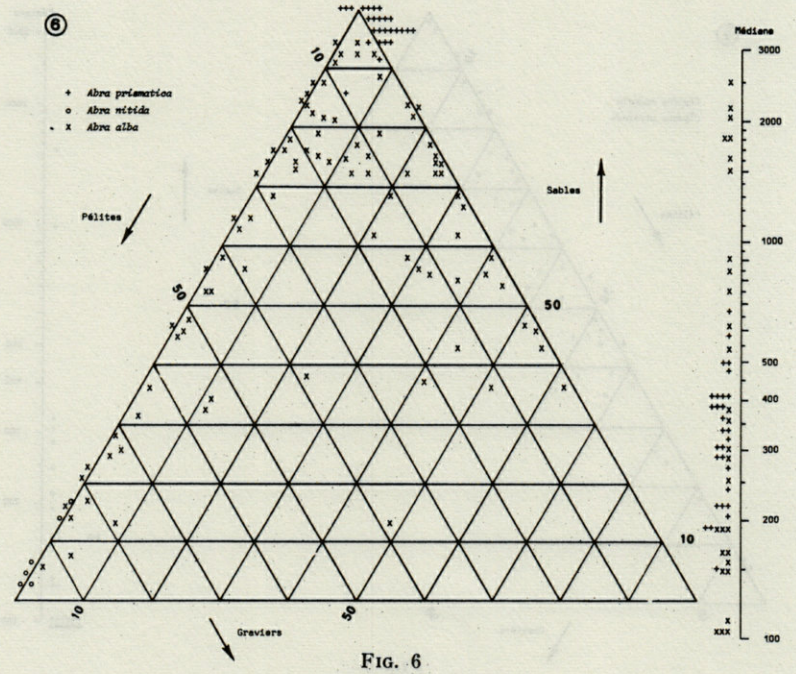

⑥
+ Abra prismatica
o Abra nitida
x Abra alba
Pélites
Sables
Graviers
10
50
50
10
10
50
Médiane
3000
2000
1000
500
400
300
200
100

FIG. 6

vellicole. C'est une *sabulicole - gravellicole.* Quant à *Venus verrucosa* qui affectionne les sédiments où les trois fractions peuvent être équivalentes (partie centrale du diagramme), elle est dite *mixticole.*

Clymene oerstedii et *Clymene modesta* (Fig. 4) ont la même répartition granulométrique. Ce sont des *sabulicoles - vasicoles.*

Spisula subtruncata et *Spisula elliptica* (Fig. 5) ont des affinités comparables, mais opposées. Elles peuplent toutes deux le triangle supérieur aux 70 % de sable, c'est-à-dire qu'elles sont sabulicoles tolérantes, mais aussi soit les graviers, soit les pélites. *Spisula subtruncata,* est dite *sabulicole et vasicole; Spisula elliptica : sabulicole et gravellicole.*

Le genre *Abra* (Fig. 6) est représenté sur ce plateau continental par trois espèces aux exigences distinctes. *Abra prismatica* est une *sabulicole stricte; Abra nitida* une *vasicole; Abra alba* n'a pas d'affinité marquée, elle est *ubiquiste.*

Comme le laissait présager l'examen théorique d'un tel diagramme, d'autres catégories d'espèces existent (Fig. 7); 17 d'entre elles ont des représentants dans la région étudiée. Les 11 premières sont évidemment les plus importantes, les 6 dernières n'ont qu'un intérêt mineur. Notons que les sabulicoles sales, les sabulicoles - vasicoles et les vasicoles rassemblent la moitié des espèces de ce plateau continental.

2) L'examen de la médiane nous permet de diviser les sabulicoles strictes en trois stocks :

les sabulicoles grossières — médiane supérieure à 500 µ, ex. *Cnemidocarpa sabulosa.*

les sabulicoles moyennes — médiane comprise entre 500 et 200 µ, ex. *Polycarpa comata* et *Abra prismatica.*

les sabulicoles fines — médiane inférieure à 200 µ.

De même, les sabulicoles tolérantes se séparent en deux ensembles : celles où la médiane est toujours inférieure à 500 µ et celles où elle varie de 100 à 200 µ.

Les sabulicoles propres ont une médiane comprise entre 200 et 1 000 µ; ex. *Tellina pygmaea.*

Les sabulicoles et gravellicoles ont une médiane supérieure à 300 µ; ex. *Spisula elliptica.*

Les sabulicoles - gravellicoles et les gravellicoles ont une médiane toujours supérieure à 1 000 µ; ex. *Venus fasciata.*

Pour les catégories où les pélites interviennent (des sabulicoles sales aux vasicoles), ces dernières faussent en quelque sorte la médiane, qui est toujours inférieure à 500 μ, et ce ne peut plus être un critère valable de différenciation entre ces catégories, ex. *Tellina serrata, Spisula subtruncata, Clymene oerstedii* et *modesta*. De même pour les mixticoles où la médiane oscille entre 100 et 5 000 μ ! et les ubiquistes, ex. *Abra alba*.

Nous n'abordons pas ici l'étude du tri dont l'importance est très variable, de même pour la teneur en calcaire. Citons seulement *Cnemidocarpa sabulosa,* exclusive de sables où le taux de carbonate de calcium est toujours supérieur à 70 %, et les espèces comme *Ditrupa arietina* et *Dentalium entale* qui exigent un taux supérieur à 50 %.

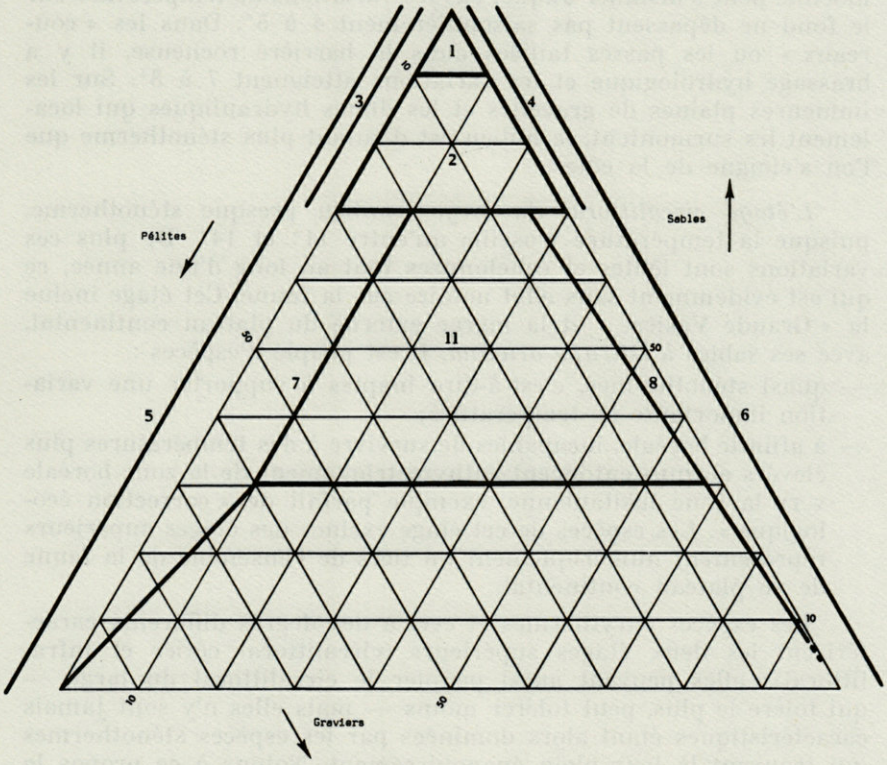
II. — FACTEURS CLIMATIQUES

Si le facteur granulométrique est nécessaire à la majorité des espèces pour leur permettre de s'installer et de continuer à y prospérer, il n'est pas suffisant. Ceci est immédiatement mis en évidence par l'examen des coefficients de contingence entre espèces à affinité granulométrique identique. C'est ainsi que *Clymene oerstedii* et *Clymene modesta* n'ont été draguées qu'une seule fois en même temps. D'une façon plus générale, sur ce plateau continental des sédiments identiques peuvent être peuplés de trois façons différentes.

Ceci peut s'expliquer en faisant appel aux facteurs climatiques et plus particulièrement au facteur thermique. L'étude de la variation de la température dans la couche d'eau immédiatement susjacente au benthos résume en elle-même l'essentiel du climat hydrologique d'une région. Trois grands milieux se dégagent et l'ensemble de la faune étant sensible à ce facteur climatique, nous sommes amenés à définir trois étages, ceci indépendamment de tout facteur édaphique.

L'étage infralittoral : milieu eurytherme de forte amplitude saisonnière (10° minimum, le plus souvent 15°), mais aussi journalière et marégraphique (5° par exemple). Il est représenté : — par les baies fermées : baie de la Forest, golfe du Morbihan, baie de Bourgneuf, — par le prolongement sous-marin immédiat de la ligne des rivages (terrasses à maërl, bas de plages).

L'étage circalittoral côtier : les variations thermiques sont ici uniquement saisonnières, mais néanmoins importantes. Dans la dépression prélittorale bien abritée derrière la dorsale rocheuse (baie de Concarneau, baie de Quiberon, Mor Bras), une petite ther-



1 Sabulicole stricte
2 Sabulicole tolérante
3 Sabulicole sale
4 Sabulicole propre
5 Sabulicole-vasicole
6 Sabulicole-gravellicole
7 Vasicole
8 Gravellicole
9 Sabulicole et Vasicole
10 Sabulicole et Gravellicole
11 Mixticole

12 Sabulicole-mixticole
13 Vasicole-mixticole
14 Gravellicole-mixticole
15 Sabulicole-mixticole-vasicole
16 Sabulicole-mixticole-gravellicole
17 Sabulicole-vasicole-gravellicole-mixticole ou ubiquiste.

Fig. 7. — Représentation schématique des différentes catégories dimensionnelles obtenues à partir des diagrammes triangulaires.

mocline peut s'installer auquel cas les variations de température sur le fond ne dépassent pas saisonnièrement 4 à 5°. Dans les « coureaux » ou les passes taillées dans la barrière rocheuse, il y a brassage hydrologique et les variations atteignent 7 à 8°. Sur les immenses plaines de gravelles et les dunes hydrauliques qui localement les surmontent, le milieu est d'autant plus sténotherme que l'on s'éloigne de la côte.

L'étage circalittoral du large : milieu presque sténotherme, puisque la température n'oscille qu'entre 11° et 14°. De plus ces variations sont lentes et échelonnées tout au long d'une année, ce qui est évidemment sans effet notoire sur la faune. Cet étage inclue la « Grande Vasière » et la marge externe du plateau continental, avec ses sables à *Ditrupa arietina*. Il est peuplé d'espèces :

— quasi sténothermes, c'est-à-dire inaptes à supporter une variation importante de température;

— à affinité boréale, incapables de survivre à des températures plus élevées et qui s'enfoncent bathymétriquement de la zone boréale vers la zone lusitanienne, exemple parfait de « correction écologique ». Les espèces de cet étage exclues des étages supérieurs représentent numériquement un tiers de l'ensemble de la faune de ce plateau continental.

Les espèces eurythermes et ceci à des degrés différents caractérisent les deux étages supérieurs (circalittoral côtier et infralittoral); elles peuvent aussi peupler le circalittoral du large — qui tolère le plus, peut tolérer moins — mais elles n'y sont jamais caractéristiques étant alors dominées par les espèces sténothermes qui trouvent là leur plein épanouissement. Notons à ce propos la plus grande parenté entre les étages infralittoral et circalittoral côtier qu'entre ce dernier et le circalittoral du large, et il est regrettable que leur dénomination puisse donner l'impression d'un caractère commun entre eux.

A l'issue de l'étude de ces deux grands types de facteurs écologiques, nous sommes donc en mesure de dissocier des espèces sabulicoles eurythermes de sabulicoles sténothermes, des vasicoles eurythermes de vasicoles sténothermes.

La *bathymétrie* n'a qu'un rôle secondaire. C'est avant tout la topographie, la dorsale prélittorale notamment, qui en agissant sur l'hydrodynamisme définit des zones calmes ou des zones de brassage, empêche la pénétration des houles, intensifie les courants marégraphiques... Il se trouve que l'étage infralittoral ne descend généralement pas au-dessous de 10 mètres. La limite supérieure du circalittoral du large varie entre 50 et 90 mètres.

Indépendamment des facteurs écologiques étudiés ci-dessus, une forte turbidité des eaux riches en éléments nutritifs (charge

sestonique) associée à une topographie particulière peut expliquer la localisation de peuplements généralement monospécifiques et très denses. C'est ainsi que des populations d'*Ampelisca spinipes* et de *Spisula ovalis* sont fréquentes dans l'étage circalittoral côtier. *Spisula ovalis* peuple des accumulations sédimentaires (sables ou graviers) où l'hydrodynamisme est très accentué et qui font communiquer généralement deux zones de sédimentation des particules fines.

Les fonds à *Ditrupa arietina* de la marge externe ne sont pas uniformément plats, ils constituent localement des séries parallèles de rides sur lesquelles s'installent les *Leptometra celtica*, c'est-à-dire que l'hydrodynamisme y est suffisant pour maintenir les parti-

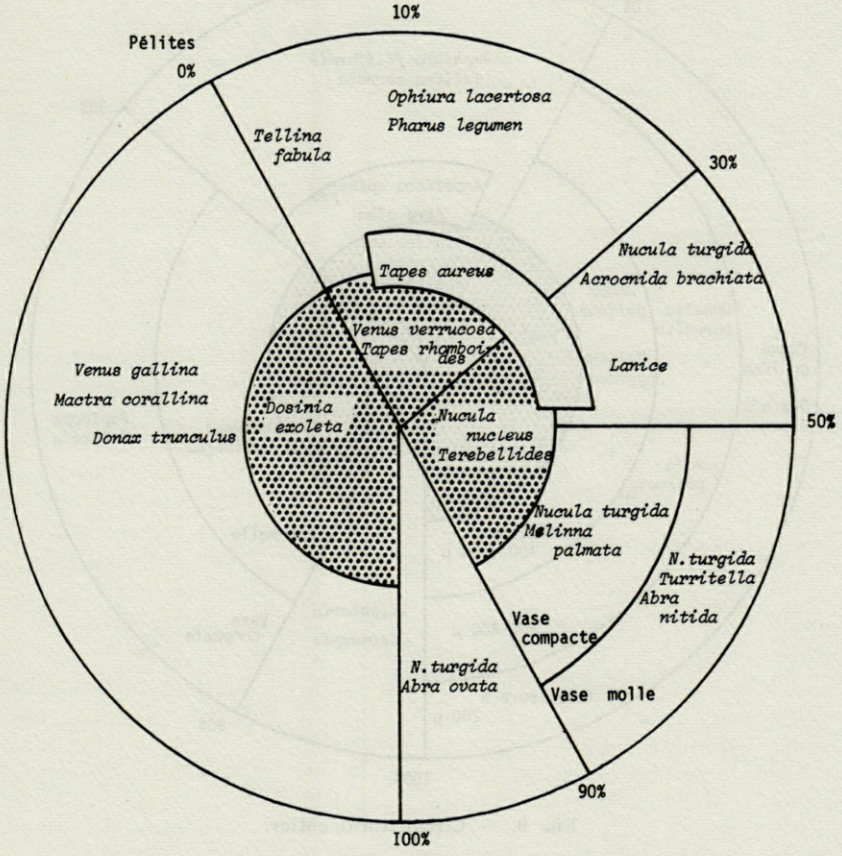


FIG. 8. — Infralittoral.

FIG. 8 à 10. — Répartition des peuplements dans les trois étages en fonction des caractères édaphiques.

cules alimentaires en suspension. Celles-ci se déposent entre les rides, zone de calme qui sont dépourvues de *Leptometra*.

Les fonds à *Chaetopterus variopedatus* (1) correspondent aux passes taillées dans la barrière de fonds durs extérieurs à la « Grande Vasière ». Par là transitent les éléments fins qui s'échappent de la vasière, ou reviennent s'y sédimenter lors des tempêtes.

Les quatre espèces citées sont très spécialisées éthologiquement, ce sont des suspensivores et leur distribution est donc fonction de la teneur de l'eau en seston.

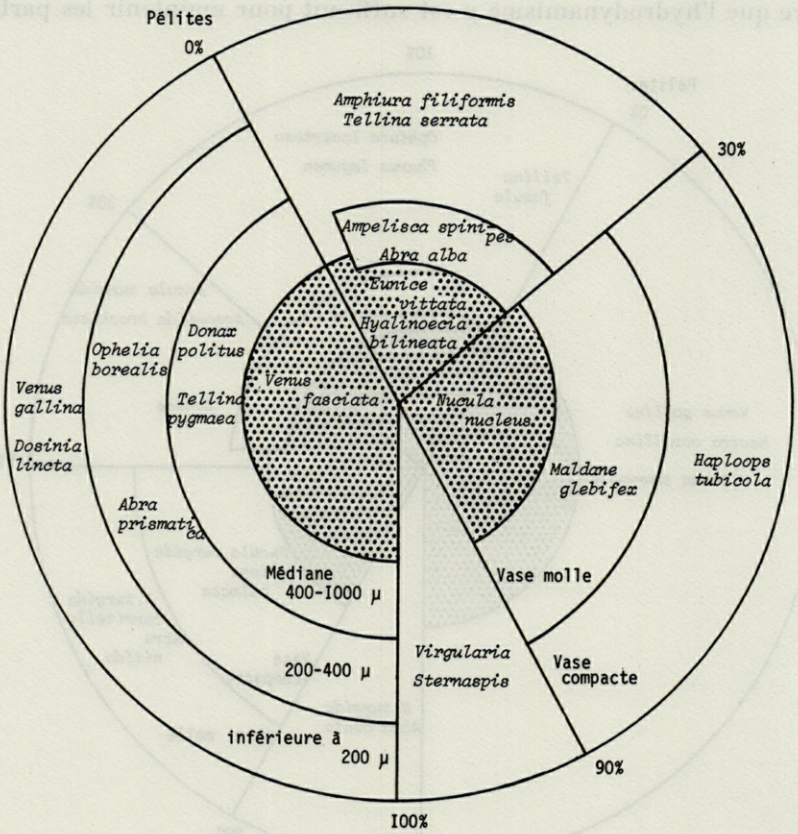
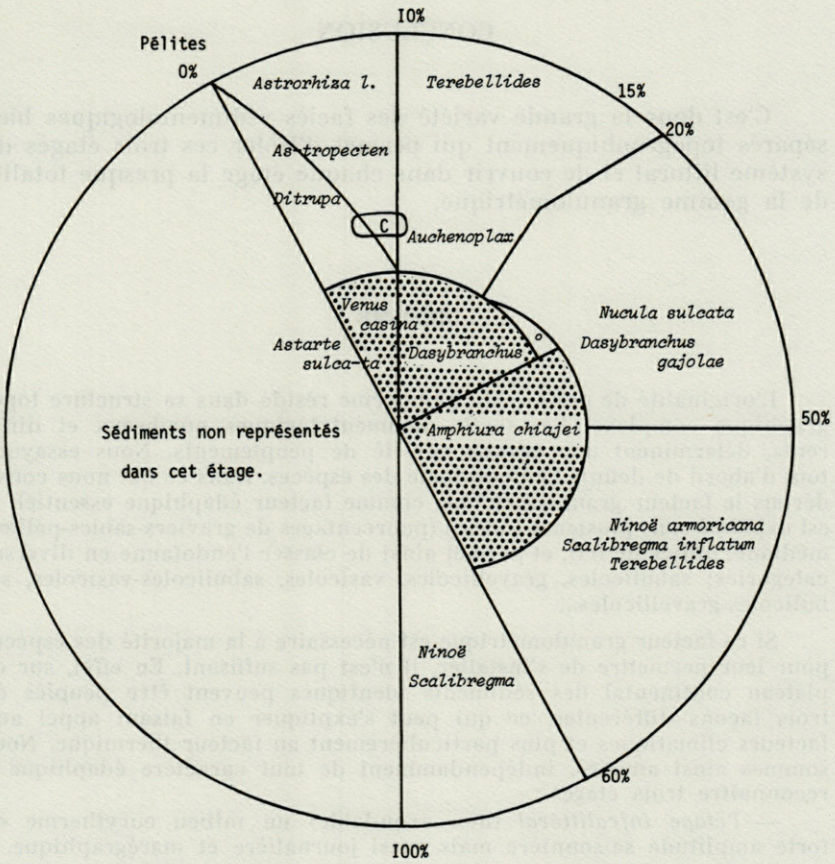


FIG. 9. — Circalittoral côtier.

(1) Il s'agit d'une variété naine, non décrite encore.

Les unités de peuplement que nous définissons à l'aide des espèces dominantes (cf. Fig. 8-10) ne sont pas toutes des communautés, mais avant d'entreprendre toute étude synécologique, l'examen autoécologique est un préalable puisqu'il permet d'expliciter la composition faunistique de ces unités.

Selon les caractères édaphiques des biotopes préférentiels de ces peuplements, nous les regroupons en trois disques dimensionnels (GLEMAREC, 1965), un pour chaque étage (Fig. 8, 9 et 10).



C *Chaetopterus variopedatus* " *nana* "

° Vases hétérogènes à *Amphicteis* -*Melinna*

FIG. 10. — Circalittoral du large.

Le cercle interne correspond aux graviers, il est figuré en gros points. Dans le cas du circalittoral du large, ce cercle correspond aux 20 et 30 % de sables grossiers. Le cercle externe correspond aux sables. Le taux de pélites indiqué par plusieurs rayons est croissant du haut (0 %) vers le bas (100 %) (0 et 90 % sont généralement diamétralement opposés, ainsi que 10 et 100 %); dès qu'il dépasse 90 %, ces vases sont dépourvues de gravier, ce qui explique l'arc de cercle découpé dans le cercle des graviers.

CONCLUSION

C'est donc la grande variété des faciès sédimentologiques bien séparés topographiquement qui permet d'isoler ces trois étages du système littoral et de couvrir dans chaque étage la presque totalité de la gamme granulométrique.

RÉSUMÉ

L'originalité de cette vaste plateforme réside dans sa structure topographique complexe. Les faciès sédimentologiques nombreux et différents, déterminent une grande variété de peuplements. Nous essayons tout d'abord de définir l'autoécologie des espèces. Dans ce but nous considérons le facteur granulométrique comme facteur édaphique essentiel. Il est exprimé sous plusieurs formes (pourcentages de graviers-sables-pélites, médiane, indice de tri), et permet ainsi de classer l'endofaune en diverses catégories; sabulicoles, gravellicoles, vasicoles, sabulicoles-vasicoles, sabulicoles-gravellicoles...

Si ce facteur granulométrique est nécessaire à la majorité des espèces pour leur permettre de s'installer, il n'est pas suffisant. En effet, sur ce plateau continental des sédiments identiques peuvent être peuplés de trois façons différentes, ce qui peut s'expliquer en faisant appel aux facteurs climatiques et plus particulièrement au facteur thermique. Nous sommes ainsi amenés, indépendamment de tout caractère édaphique à reconnaître trois étages :

— *l'étage infralittoral* (non exondable) un milieu eurytherme de forte amplitude saisonnière mais aussi journalière et marégraphique.

— *l'étage circalittoral côtier :* les variations thermiques sont ici uniquement saisonnières, mais néanmoins importantes.

— *l'étage circalittoral du large :* les variations annuelles ne dépassent jamais 2 à 3°, de plus elles sont lentes et échelonnées sur toute l'année.

Cette étude autoécologique est donc un préalable avant toute étude synécologique, puisqu'elle permet d'expliquer la composition faunistique de communautés installées sur substrat identique, mais habitant des milieux climatiques différents.

BIBLIOGRAPHIE

GLÉMAREC, M., 1969. Le plateau continental nord-Gascogne et la Grande Vasière. Etude bionomique. *Rev. Trav. Inst. (scient. tech.) Pêch. marit.*, **33** (3) : 301-310.

GLÉMAREC, M., 1965. La faune benthique dans la partie méridionale du Massif Armoricain. Etude préliminaire. *Cah. Biol. mar.*, **6** : 51-66.

GLÉMAREC, M. et C. MONNIOT, 1966. Répartition des Ascidies des fonds meubles de la côte sud de Bretagne. *Cah. Biol. mar.*, **7** : 343-366.

GUILCHER, A., 1967. Morpho-sédimentologie de la proche plate-forme continentale atlantique entre Ouessant et les Sables d'Olonne. *Revue Géogr. phys. Géol. dyn.*, (2), **9** (3) : 181-190.

LE DANOIS, E., 1948. Les profondeurs de la mer. Payot, Paris, 303 pages.

PÉRÈS, J.M. et J. PICARD, 1958. Manuel de bionomie benthique de la Mer Méditerranée. *Recl Trav. Stn mar. Endoume*, **24** : 5-122.

PINOT, J.P., 1966. La disposition générale du précontinent entre Penmarc'h et Belle-Ile. *Bull. Ass. Géogr. fr.*, 340-341 : 3-19.

VANNEY, J.R., 1965. Etude sédimentologique du Mor Bras, Bretagne. *Marine Geology*, **3** : 195-222.

DISCUSSION

de la communication de M. GLEMAREC

ANCELLIN. — Aux données qui viennent d'être exposées — s'ajoute-t-il des résultats concernant une évaluation quantitative (nombre d'individus par exemple) par unité de surface explorée ?

GLÉMAREC. — Non, ces données ont été obtenues avec des engins non quantitatifs.

THORSON. — You clearly showed the relations of the benthic animals to substratum and temperature. But how do the individual animal species influence upon their mutual distribution ? In northern seas, for instance, *Ophiura texturata* and *Spisula subtruncata* prefer the same physical-chemical conditions, but since the first of them may feed on the latter and will often fully exterminate the newly settled spat of *Spisula*, the abundance of *Ophiura* may simply mean, that another animal

attracted by the same physical-chemical conditions as *Ophiura* is eaten by *Ophiura* and fully wiped out.

GLÉMAREC. — Les facteurs édaphiques et climatiques ne déterminent jamais qu'une aire où les animaux peuvent vivre, il faut ensuite distinguer à l'intérieur de cette aire de survie une aire optimale définie le plus souvent par les facteurs biotiques (compétition, prédation), aire évidemment variable selon les saisons, les années, à l'intérieur des limites de l'aire de survie.

INFLUENCE DE LA SALINITÉ ET DE LA TEMPÉRATURE SUR LE DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE DE *TEMORA STYLIFERA* (Copépode pélagique)

CONSÉQUENCES POUR L'ADAPTATION AUX MILIEUX DE SALINITÉS DIVERSES

par Michelle BERNARD
Institut Océanographique d'Alger

SUMMARY

Temoridae are of particular interest for the study of the influence of salinity (S °/₀₀) because they include species well adapted to marine environment and fresh waters. The genus *Eurytemora* can live in the sea, in brackish waters or fresh waters but *Temora* is restricted to the sea. *T. stylifera* is a very common southern species. Its limits of salinity according to literature seem to be lower for the adults than for young stages.

We experimented with females about to lay, introduced in media of various temperature (t°) and S °/₀₀.

1°) In the interval 36,00 - 37,50 °/₀₀, which is the more frequent in the surface waters of Algiers Bay, the embryonic development normally occurs up to hatching of living larvae between approximately 12° and 27°. Winter populations can hatch at 8°. Outside these limits, the development slows down and the rate of hatching falls to zero. The t° irremediably lethal are 7°5 and 28°5 in the best conditions. The females die quickly at 30°.

2°) With a salinity of 39,00 °/₀₀ the interval where laying happens is 13° - 23°, but no development has been observed.

At 38,00 °/₀₀ development and hatching happen between 13° - 25°. There is a very narrow threshold of tolerance between 38,80 and 39,00 °/₀₀.

3°) At 32,00 °/₀₀ development and hatching have been observed between 22° and 28° but the inferior limit should be lower. These figures vary with geographical races.

4°) In crossed experiments, the influence of higher lethal t° and S °/₀₀ examined separately appear identical. In *Temora,* the eggs are freely laid in the surrounding waters, as for most marine calanids. But each egg is wrapped when laid in a mucous membrane, which hardens and shrinks around it. The high t° and S °/₀₀ slow down and prevent this hardening. The fecondation membrane is at this stage not resistant enough, the cytoplasm spreads towards the medium or bursts off and the first cleavage is stopped or does not appear.

On the other hand, eggs taken off after the blastomeres stages II and IV, after the hardening of the membrane, may develop themselves up to hatching in media as different from natural conditions as 41,18 °/₀₀ (chlorinity 22,80 °/₀₀) at 16,2°.

The tolerance of *T. stylifera* seems to depend on a thermo-ionic equilibrium acting between the emission of the eggs and the second cleavage.

These facts suggest the adaptive superiority of *Eurytemora* should come from the fact that they spawn in ovisacs, as most of fresh waters calanids. At the beginning of the segmentation, this ovisac would give a better osmotic protection to the eggs, and should be considered as one of the main factors of adaptation to the haline variations of great amplitude occuring in continental waters.

La famille des *Temoridae* présente un intérêt particulier pour l'étude de l'influence de la salinité chez les Copépodes, car elle comprend des espèces très voisines adaptées au milieu marin et aux eaux douces. Ainsi le genre *Eurytemora* peut vivre en mer, dans les eaux saumâtres, les estuaires, et en eau douce. Les espèces d'*Eurytemora* sont des formes boréales et pondent toujours leurs œufs dans des ovisacs. Par contre le genre *Temora* est strictement marin. Il comprend notamment deux espèces extrêmement communes : *T. longicornis,* qui a une distribution plutôt septentrionale, et *T. stylifera,* qui est méridional. Ces espèces, déjà bien étudiées au laboratoire par Corkett (1969), Gaudy (1962) et Bernard (1969) ne produisent jamais d'ovisacs.

De nombreux planctonologues ont cité *T. stylifera* dans leurs travaux d'Écologie et de Biogéographie; ils s'accordent généralement à lui assigner un optimum de salinité de 36 °/₀₀ à 37,80 °/₀₀, et un optimum thermique de 14°4 à 24 ou 25°. Mais personne n'avait encore cherché à contrôler par voie expérimentale ces conclusions, et établir les modalités de ces préférences.

MÉTHODES

En ce qui concerne la température, nous avons repris en le complétant le schéma expérimental de McLaren (1966) : des femelles mûres sont choisies dans une prise de plancton en bon état. Elles sont placées dans le milieu de température et de salinité voulue, où elles pondent après un délai variant de 5 minutes à 12 heures. La majorité pond après 20 - 40 minutes environ. Une surveillance attentive permet de connaître l'heure de la ponte avec une précision de ± 1/2 heure, souvent moins. Il en est de même de l'éclosion pour les hautes températures, les basses (< 15°) étant connues à ± 6 heures près. Les femelles sont séparées des œufs après la ponte pour éviter les chocs et la prédation.

Pour les expériences croisées sur la température et la salinité, nous nous sommes inspirée des travaux de Kinne (1953-1962) sur les œufs de Poisson. Le dispositif expérimental est le même que précédemment. Les milieux de salinités diverses sont obtenus soit par dilution à l'eau distillée, soit par concentration par évaporation à froid de l'eau de mer. Les températures d'expérience sont réalisées dans une chambre à température constante au moyen d'appareils produisant un gradient thermique. La température ne varie pas au-delà de ± 0,4° ; la plupart des mesures ont été faites à ± 0,2°.

La salinité, exprimée en g/l (‰), a été dosée par la méthode de Mohr-Knudsen.

RÉSULTATS

1) *Influence de la température seule.*

Pour les salinités comprises entre 36 ‰ et 37,50 ‰, qui sont les plus fréquentes dans les eaux de surface de la baie d'Alger, le développement embryonnaire a lieu normalement et aboutit à l'éclosion de larves vivantes dans une proportion voisine de 100 % dans un intervalle thermique qui est approximativement situé de 12° à 27° (Fig. 1). Les populations d'hiver peuvent éclorent jusqu'à une limite inférieure de 8° mais les larves meurent. Il semble que les populations de *T. stylifera* vivant sur la côte égyptienne supportent une limite supérieure de 28°-29°, mais les données ne sont pas suffisamment précises dans ce cas. En dehors des limites normales pour la baie d'Alger, le développement embryonnaire se ralentit notablement et le taux d'éclosion devient inférieur à 30 %. Les températures irrémédiablement léthales sont de 7°7 et 28°5 dans les meilleures conditions. Les femelles meurent rapidement à 30°.

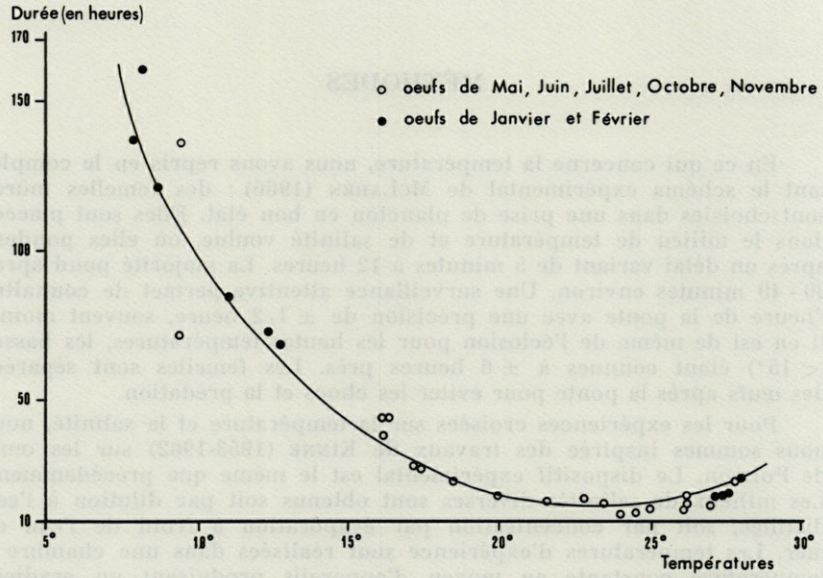


FIG. 1. — Durée de développement embryonnaire en fonction de la température chez *T. stylifera*.

Comme l'a montré MACLAREN (1966) pour des espèces plus septentrionales, cette courbe de la durée de développement en fonction de la température correspond à une fonction de la forme $D = 2a(T - \alpha)^b$ dans laquelle a, α et b sont des constantes, T la température, D la durée en heures (fonction de Bělehrádek). Cependant MACLAREN a arrêté ses expériences avant d'atteindre l'optimum thermique de chaque espèce, qui se traduit sur le graphique par un minimum. Ce minimum est suivi par un intervalle défavorable, correspondant à l'asphyxie progressive de l'embryon par manque d'oxygène dans le milieu. Donc la fonction de Bělehrádek ne s'applique que dans la première partie de la courbe, ici jusqu'à 22° environ. Nous avons montré ailleurs (BERNARD, 1970) que la courbe complète pouvait être convenablement représentée par une fonction elliptique. Le zéro biologique est décalé non seulement pour les œufs pondus en saison froide, mais aussi pour les populations de Méditerranée orientale vivant dans des eaux plus chaudes.

2) *Influence simultanée de la température et de la salinité*

La figure 2 montre les grands traits du domaine dans lequel le développement embryonnaire de *T. stylifera* est possible, mais nous n'avons pas encore tous les points nécessaires. On voit néanmoins que les limites à l'intérieur desquelles la ponte s'effectue,

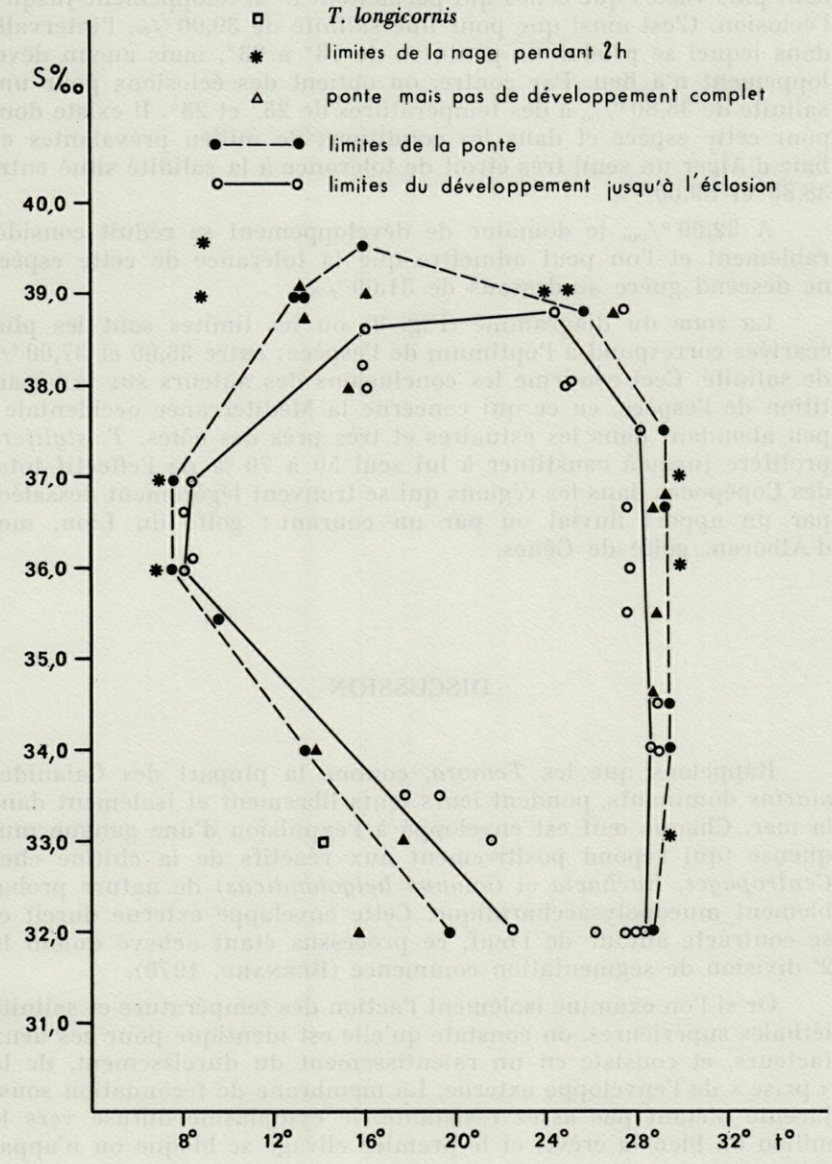


FIG. 2. — Limites de température et de salinité pour la ponte et le développement embryonnaire de *T. stylifera*.

mais sans développement ou avec un développement incomplet, sont plus vastes que celles qui permettent le développement jusqu'à l'éclosion. C'est ainsi que pour une salinité de 39,00 °/₀₀, l'intervalle dans lequel se produit la ponte va de 13° à 23°, mais aucun développement n'a lieu. Par contre, on obtient des éclosions pour une salinité de 38,80 °/₀₀ à des températures de 25° et 28°. Il existe donc pour cette espèce et dans les conditions de milieu prévalantes en baie d'Alger un seuil très étroit de tolérance à la salinité situé entre 38,80 et 39,00 °/₀₀.

A 32,00 °/₀₀, le domaine de développement se réduit considérablement et l'on peut admettre que la tolérance de cette espèce ne descend guère au-dessous de 31,00 °/₀₀.

La zone du diagramme (Fig. 2) où les limites sont les plus écartées correspond à l'optimum de l'espèce: entre 36,00 et 37,00 °/₀₀ de salinité. Ceci confirme les conclusions des auteurs sur la répartition de l'espèce, en ce qui concerne la Méditerranée occidentale : peu abondant dans les estuaires et très près des côtes, *T. stylifera* prolifère jusqu'à constituer à lui seul 50 à 70 % de l'effectif total des Copépodes dans les régions qui se trouvent légèrement dessalées par un apport fluvial ou par un courant : golfe du Lion, mer d'Alboran, golfe de Gênes.

DISCUSSION

Rappelons que les *Temora*, comme la plupart des Calanides *marins* dominants, pondent leurs œufs librement et isolément dans la mer. Chaque œuf est enveloppé à l'expulsion d'une gangue muqueuse (qui répond positivement aux réactifs de la chitine chez *Centropages*, *Euchaeta* et *Calanus helgolandicus*) de nature probablement mucopolysaccharidique. Cette enveloppe externe durcit et se contracte autour de l'œuf, ce processus étant achevé quand la 2ᵉ division de segmentation commence (Bernard, 1970).

Or si l'on examine isolément l'action des température et salinité léthales supérieures, on constate qu'elle est identique pour ces deux facteurs, et consiste en un ralentissement du durcissement, de la « prise » de l'enveloppe externe. La membrane de fécondation sous-jacente n'étant pas assez résistante, le cytoplasme diffuse vers le milieu ou bien la crève, et le premier clivage se bloque ou n'apparaît pas.

On peut en apporter la preuve expérimentale en prélevant des œufs après les stades II et IV blastomères et en les transvasant de

leur milieu de ponte à 37,00 °/₀₀ dans un milieu sursalé. Le durcissement de l'enveloppe terminé à ces stades, les œufs ont acquis la résistance osmotique nécessaire et supportent jusqu'à l'éclosion de larves normales (mais mortes dès leur sortie de l'œuf) des salinités aussi éloignées des conditions naturelles que celle des Lacs Amers; par exemple une chlorinité de 22,80 °/₀₀, ce qui correspondrait approximativement à une salinité de 41,18 °/₀₀ (BERNARD, BRACI, LALAMI, MOUEZA, 1967).

Ces faits semblent indiquer que la tolérance de *T. stylifera* pour la salinité et la température des milieux dans lesquels l'espèce se reproduit dépend d'un *équilibre thermo-ionique* agissant, entre l'expulsion des œufs et le second clivage, sur le durcissement de l'enveloppe externe.

Si l'on retourne maintenant au genre extrêmement euryhalin *Eurytemora,* on peut supposer que sa supériorité adaptative est due au fait qu'il pond comme la majorité des Calanides d'eau douce, c'est-à-dire dans des ovisacs. Cet ovisac constitue une membrane supplémentaire, et assurerait aux œufs en début de segmentation une bien meilleure protection osmotique. Ce mode de ponte, qui est primitif chez les Copépodes, pourrait donc être considéré comme indispensable à l'adaptation aux milieux dont la salinité est susceptible de variations de grande amplitude, et aurait été généralisé chez les formes pélagiques exclusivement dulcicoles.

RÉSUMÉ

Les *Temoridae* présentent un intérêt particulier pour l'étude de l'influence de la salinité (S °/₀₀) car ils comprennent des espèces très voisines adaptées au milieu marin aussi bien qu'aux eaux douces. Le genre *Eurytemora* peut vivre en mer, en eaux saumâtres ou lacustres, mais *Temora* est strictement marin. *T. stylifera* est une espèce méridionale très commune. Ses limites de salinité telles qu'elles ressortent de la littérature semblent être plus basses pour les adultes que pour les jeunes.

Nous avons expérimenté sur des femelles prêtes à pondre introduites dans des milieux de S °/₀₀ et de température (t°) variées.

1°) Dans l'intervalle 36,00 - 37,50 °/₀₀, qui est le plus fréquent dans les eaux de surface de la baie d'Alger, le développement embryonnaire a lieu normalement jusqu'à l'éclosion de larves vivantes entre, approximativement, 12° et 27°. Les populations d'hiver peuvent supporter 8° mais les larves meurent. En dehors de ces limites, le développement se ralentit notablement et le taux d'éclosion tombe à zéro. Les t° irrémédiablement léthales vont de 7,7° à 8,5° dans les meilleures conditions. Les femelles meurent rapidement à 30°.

2°) A 39,00 °/₀₀ l'intervalle dans lequel la ponte peut se produire est 13°-23°, mais aucun développement n'y a été observé.

A 38,00 °/₀₀, le développement et l'éclosion ont lieu entre 13°-25°. Il existe un seuil de tolérance très étroit entre 38,80 et 39,00 °/₀₀, souvent observé.

3°) A 32,00 °/₀₀, le développement et l'éclosion ont été observés entre 22° et 28°, mais il est probable que la limite inférieure soit un peu plus basse.

4°) Dans des expériences croisées, l'influence des t° et S °/₀₀ léthales supérieures examinées isolément apparaît identique. Chez *Temora*, les œufs sont pondus librement dans l'eau, comme chez la majorité des Calanides marins. Mais chaque œuf est enveloppé à l'expulsion d'une gangue muqueuse, qui durcit et se contracte autour de lui. Les hautes t° et S °/₀₀ ralentissent et empêchent ce durcissement. La membrane de fécondation n'étant pas assez résistante, le cytoplasme diffuse vers le milieu ou crève cette membrane, et le premier clivage se bloque ou n'apparaît pas.

D'autre part, des œufs prélevés après les stades II et IV blastomères, donc après le durcissement de la gangue, peuvent se développer jusqu'à l'éclosion dans les milieux aussi éloignés des conditions naturelles que 41,15 °/₀₀ (chlorinité 22,80 °/₀₀) à 16°2.

La tolérance de *T. stylifera* dépendrait par conséquent d'un *équilibre thermo-ionique* agissant entre l'émission des œufs et le second clivage.

On peut supposer que la supériorité adaptative des *Eurytemora* vient du fait qu'ils pondent le plus souvent comme la majorité des Calanides d'eau douce, c'est-à-dire dans les ovisacs. Cet ovisac assurerait aux œufs en début de segmentation une bien meilleure protection osmotique, entre autres avantages, et devrait être considéré comme l'un des principaux facteurs d'adaptation aux variations salines de grande amplitude.

BIBLIOGRAPHIE

Bernard, M., 1970. Quelques aspects de la biologie de *Temora stylifera* (Copépode pélagique) en Méditerranée. *Pelagos, Bull. Inst. océanog. Alger*, **1**: 1-180.

Bernard, M., M. Braci, Y. Lalami, M. Moueza, 1967. Tolérance des œufs de Copépodes pélagiques aux variations de salinité. Note préliminaire. *Pelagos, Bull. Inst. océanog. Alger*, **7** : 85-93.

Corkett, C.J., 1968. La reproduction en laboratoire des Copépodes marins *Acartia clausi* Giesbr. et *Idya furcata* Baird. *Pelagos, Bull. Inst. océanogr., Alger*, **10** : 77-90.

Gaudy R., 1962. Biologie des Copépodes pélagiques du golfe de Marseille. *Recl Trav. Stn mar. Endoume*, **27** (42) : 93-184.

Kinne, O., 1953. Zur Biologie und Physiologie von *Gammarus duebeni* Lillj. *Z. wiss. Zool.*, **157** : 427-491.

KINNE, O. und E.M. KINNE, 1962. Rates of development in embryos of a Cyprinodont fish exposed to different temperature-salinity-oxygen combinations. *Can. J. Zool.*, **40** : 231-253.

MCLAREN, I., 1966. Predicting development rate of copepods eggs. *Biol. bull.*, **131** (3) : 457-469.

DISCUSSION

de la communication de M. BERNARD

GAUDY. — Madame Bernard, avez-vous observé des cas de prédation des femelles placées dans les cristallisoirs de ponte, vis-à-vis de leurs propres œufs ?

BERNARD. — Oui, tout de suite après l'expulsion, quand le volume d'eau disponible par femelle est réduit. Mais c'est beaucoup plus rare quand l'enveloppe externe est déjà solidifiée. Nous évitons la prédation en surveillant le moment de la ponte et en retirant immédiatement la femelle dès l'expulsion terminée.

SALINITY AS A FACTOR AFFECTING THE DISTRIBUTION OF *BATHYPOREIA* sp. (Crustacea : Amphipoda)

by Selwyn McGRORTY *
University of Leeds, Wellcome Marine Laboratory, Robin Hood's Bay, Yorkshire, England

INHALT

Eine Reihe von Experimenten über Toleranz und Bevorzugung des Salzgehaltes wurden an drei Arten von *Bathyporeia* durchgeführt. Die Toleranz für den Salzgehalt von *B. pilosa* liegt zwischen 2.5 und 50 ‰ ohne Vorhandensein von Substrat, und zwischen 2.5 und 58 ‰ bei Vorhandensein von natürlichem Sand; *B. sarsi* erträgt 10-55 ‰ ohne Sand und 3.5-58 ‰ mit Sand; *B. guilliamsoniana* 20-60 ‰ ohne und 18.5-43 ‰ mit Sand während 100 h. Allmähliche Erniedrigung des Salzgehaltes ergab eine 10 %ige Zunahme der Ueberlebenszeit.

Die im Laboratorium beobachtete Toleranz stimmte gut mit den im Feld beobachteten Verbreutungsmustern überein. Die toleranteste Art *B. pilosa* lebt in Strandnähe und *B. guilliamsoniana*, die Art mit der geringsten Toleranzbreite, ist meistens sublittoral.

Bei herabgesetztem Salzgehalt war die Ueberlebenszeit von *B. sarsi* in säuregereinigtem Sand, in Glasperlen und bei reduzierter Temperatur grösser als in normalem Seewasser. Immerhin nahm die Ueberlebenszeit nicht in gleichem Masse zu, wenn natürlicher Sand verwendet wurde. Die erhöhte Ueberlebenszeit im normalen Substrat erklärt man sich einerseits durch reduzierte Aktivität und anderseits durch die Zufuhr der notwendigen Jonen, die über den Darm das osmotische Gleichgewicht erhalten. *Bathyporeia* schien eine Abnahme des Salzgehaltes besser zu ertragen als dessen Zunahme.

Experimente zeigten, dass adulte und juvenile *B. sarsi* und *B. guillamsoniana* Seewasser von 30 ‰ solchem mit niedrigerem oder höherem vorziehen (normalerweise leben sie in Seewasser mit einem Salzgehalt von 34 ‰).

* Present address : *The Nature Conservancy, Coastal Ecology Research Station, Colney Lane, Norwich, Norfolk, England.*

INTRODUCTION

KINNE (1966) has suggested that salinity is the " ecological master factor " controlling the distribution of estuarine animals. The wide fluctuations in estuarine salinities can be compared with those of intertidal sandy beaches. REID (1932) and SMITH (1955) have shown that the salinity of the surface layers of sand could be reduced to almost zero, but at a depth of 1 ft the salinity equalled that of sea water. Similarly, MÜNCH & PETZOLD (1956) have shown a marked horizontal gradient of salinity in the sandy beach of Hiddensee. (For a more complete review of horizontal and vertical salinity gradients see JANSSON, 1968). Sand living animals must therefore, be able to tolerate extremes of salinity or move to areas of sand possessing a favourable salinity.

ELMHIRST (1931), WATKIN (1939), COLMAN & SEGROVE (1955), STOCK & DE VOSS (1960), MOVAGHAR (1964) and VADER (1965) have shown that amphipods of the genus *Bathyporeia* Lindström occur in distinct zones, on many sandy beaches. It was thought that the observed zonations might, in part, be due to differences in the salinity tolerances and preferences of *Bathyporeia* species.

JANSSON (1962) found that the Baltic oligochaetes *Aktedrilus monospermaticus* Knöllner and *Marionina preclitellochaeta* Jansson in laboratory experiments preferred salinities close to their habitat salinity. JANSSON (1967) showed that although the copepod *Parastenocaris vicesima* Klie survived salinities of 10-0.1 °/₀₀, it preferred 2.5-0.1 °/₀₀. In the field *P. vicesima* was never found in salinities above 5 °/₀₀. Similarly, GANNING (1967) has shown that the ostracod *Heterocypris salinus* Brady, and the amphipod *Gammarus duebeni* living in Baltic rock pools, preferred the normal rock pool salinity of 6 °/₀₀ in preference experiments. GRAY (1966) found that the interstitial archiannelid *Protodrilus symbioticus* Giard tolerated salinities of 17-50 °/₀₀ for 12 hr. In some interesting work on the salinity tolerance of *Corophium volutator* Pallas, MCLUSKY (1967) has shown that the animals survived a range of 7.5-47.5 °/₀₀ without mud present, but from 2-50 °/₀₀ with mud present.

To the author's knowledge, no experiments have been carried out on the salinity tolerances and preferences of *Bathyporeia* species. Large populations of three species were located at Filey and Robin Hood's Bay, Yorkshire, England, occupying different levels on the beach. Thus, the genus seemed a suitable one to study.

Collection of animals

The animals used in this study were collected by sieving beach sand through a 500 μ mesh sieve. The animals that remained were removed by means of a wide-mouthed pipette and transported to the laboratory in glass jars containing normal sea water (N.S.W., 34 °/₀₀). *B. sarsi* Watkin and *B. guilliamsoniana* (Bate) were common at both localities, but *B. pilosa* Lindström was found only at Filey and showed a patchy distribution due to a lack of suitable sand at the level of High Water Neap Tides, where this species occurs. In the laboratory, animals were maintained at 15-18 °C (or 5 °C for one experiment) for 1-2 days in N.S.W., in the dark. All experiments were carried out at these above temperatures in the dark, and animals were used only once and then discarded.

'Natural sand', used in some experiments was collected at the same site as the species concerned, not more than 24 h before use and kept under running N.S.W.

TOLERANCE EXPERIMENTS

The ability of *B. pilosa, B. sarsi* and *B. guilliamsoniana* to survive a range of salinities from 2.0-60 °/₀₀ and the influence of various substrates and temperature in the survival was tested.

Round glass dishes 12 cm diameter were used, each containing 250 ml test saline, 150 g of substrate (if used) and 20-30 adult specimens. Salinities were obtained either by diluting N.S.W. with distilled water or by evaporating gently over a bunsen without boiling. During the course of the experiments, salinities were checked regularly using a conductivity salinometer.

The condition of the animals was recorded every hour for the first 12 h and then daily. A score system of : — 0 pts. fully active, 1 pt. moving slowly when stimulated, 2 pts. heart and pleopods beating slowly and intermittently, 3 pts. dead, was used. The end point of the experiment was considered to be when a score equivalent to 50 % dead was reached (Gray, 1966). Each experiment was conducted in triplicate.

Fig. 1 shows the survival time plotted against salinity, for *B. pilosa, B. sarsi* and *B. guilliamsoniana* with and without the presence of natural sand. All species survived for the longest period in N.S.W. and 2.5-5 times longer with natural sand present. If the range of salinity, which can be tolerated for 100 h., is compared

for the three species, it is found that *B. pilosa* survives the range 2.5-50 °/₀₀ with no substrate and 2.0-58 °/₀₀ with natural sand present, *B. sarsi* 10-55 °/₀₀ and 3.5-58 °/₀₀ and *B. guilliamsoniana* 20-40 °/₀₀ and 18.5-43 °/₀₀ respectively.

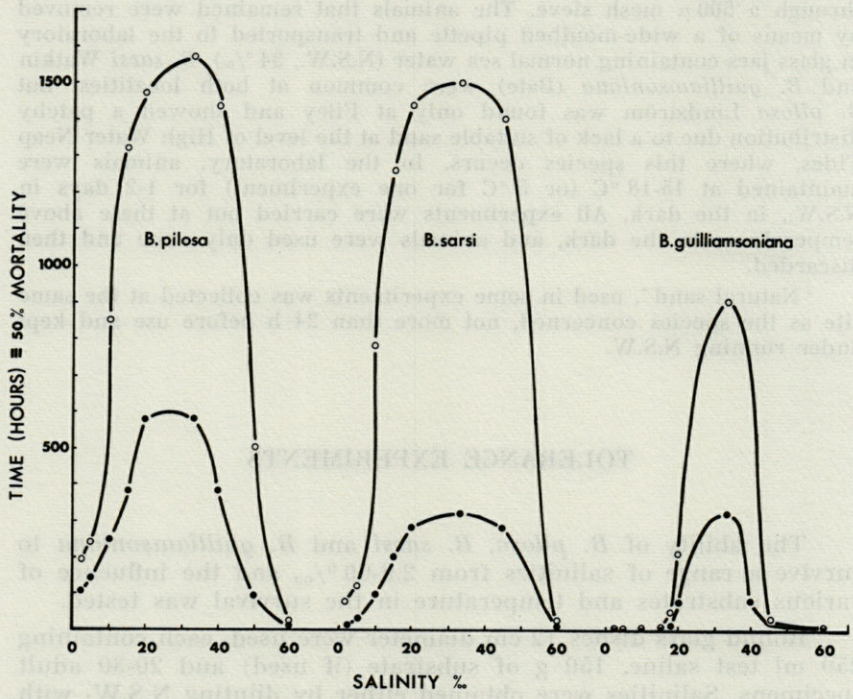


FIG. 1. — Compares survival time in hours of *B. pilosa*, *B. sarsi*, and *B. guilliamsoniana* in a range of salinities from 2-60 °/₀₀, o—o with natural sand and •—• with no sand present.

The effect of reduced temperature and the presence of treated and artificial sand on salinity tolerance is seen in Fig. 2. Survival in 10 °/₀₀ salinity at 5° ± 1 °C was 262 h and only 100 h at 18° ± 2 °C. When offered acid-cleaned sand (natural sand treated with concentrated hydrochloric acid for 1 h and thoroughly washed in distilled water) as a substrate, a survival time of 170 h was recorded for 10 °/₀₀. Similar results were obtained when ballotini (glass beads of 177-250 μ diameter; the sand grain size preferred by *B. sarsi*; personal observation) were offered as substrate, survival time being 119 h at 10 °/₀₀.

The survival graphs in Fig. 2 show a skewness, with the exception of those with 'no sand' and 'natural sand'.

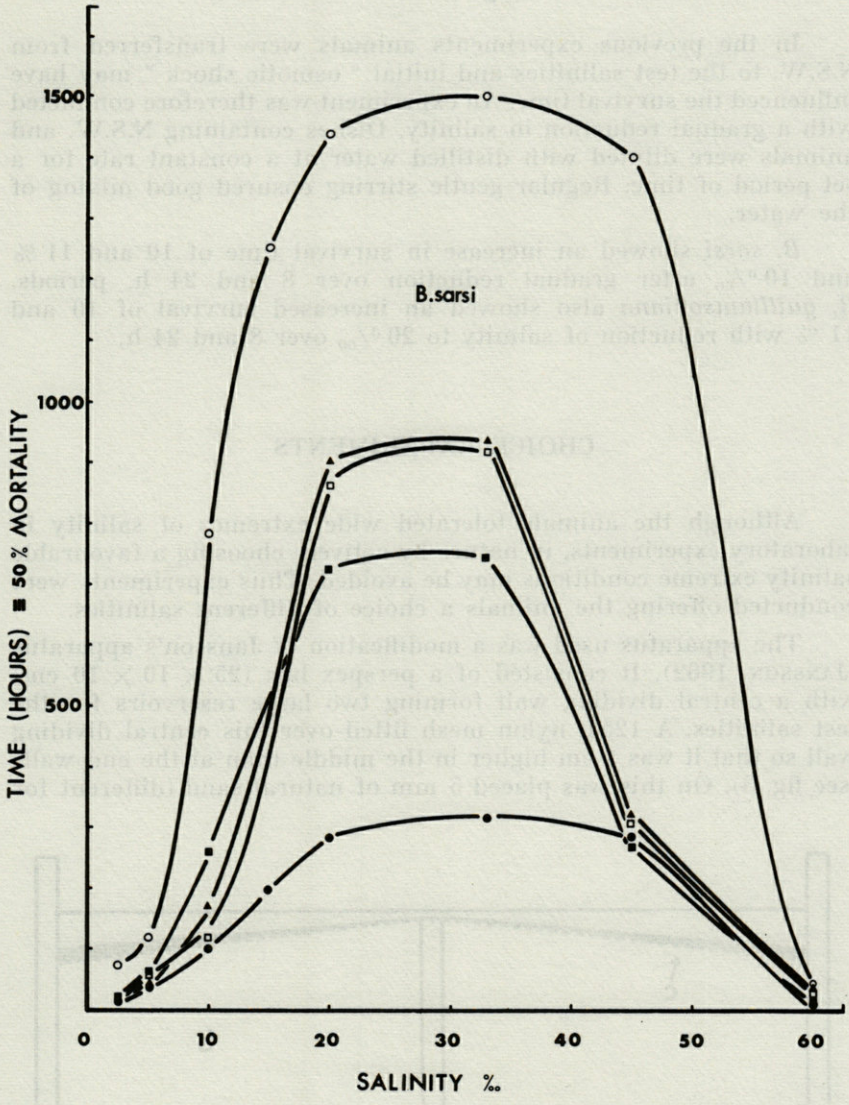


FIG. 2. — Compares the survival time in hours of *B. sarsi* in normal sea water with ○—○ and without ●—● natural sand at 18 °C, with survival at reduced temperature (5 °C) ■—■ with no sand and with acid-cleaned ▲—▲ and artificial sand (ballotini 177-250 μ) □—□ as substrate.

Gradual reduction in salinity

In the previous experiments animals were transferred from N.S.W. to the test salinities and initial " osmotic shock " may have influenced the survival time. An experiment was therefore conducted with a gradual reduction in salinity. Dishes containing N.S.W. and animals were diluted with distilled water at a constant rate for a set period of time. Regular gentle stirring ensured good mixing of the water.

B. sarsi showed an increase in survival time of 10 and 11 % and 10 $^{0}/_{00}$ after gradual reduction over 8 and 24 h. periods. *B. guilliamsoniana* also showed an increased survival of 10 and 11 % with reduction of salinity to 20 $^{0}/_{00}$ over 8 and 24 h.

CHOICE EXPERIMENTS

Although the animals tolerated wide extremes of salinity in laboratory experiments, in nature by actively choosing a favourable salinity extreme conditions may be avoided. Thus experiments were conducted offering the animals a choice of different salinities.

The apparatus used was a modification of Jansson's apparatus (Jansson, 1962). It consisted of a perspex box (25 × 10 × 10 cm) with a central dividing wall forming two large reservoirs for the test salinities. A 125 μ nylon mesh fitted over this central dividing wall so that it was 1 cm higher in the middle than at the end walls (see fig. 3). On this was placed 5 mm of natural sand (different for

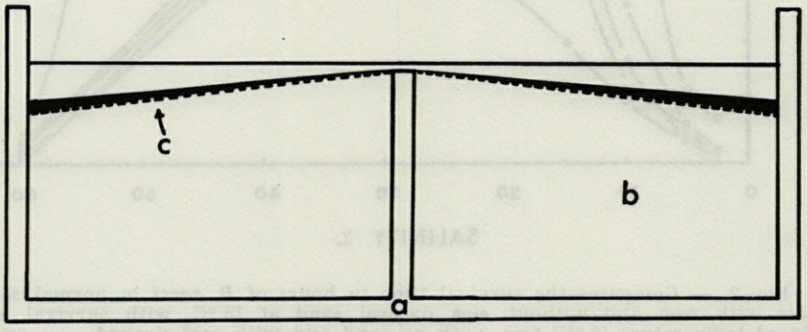


Fig. 3. — A diagram of the apparatus used in the choice experiments. a, perspex box (25 × 10 × 10 cm); b, reservoir of test salinities; c, 125 μ mesh nylon with a 5 mm depth of sand covering (see text).

each species being used). The level of liquid in the apparatus was adjusted by adding the two test salinities dropwise and simultaneously from two pipettes, until 1 mm above the central dividing wall. *Bathyporeia* was very active and easily passed over this wall.

TABLE 1

The effect of a gradual reduction of salinity on the survival of *B. sarsi* and *B. guilliamsoniana*

Species	Number of animals used	Survival time in hours			% increase in survival time
		Sudden salinity reduction	Slow salinity reduction	Difference in survival time	
S. sarsi	60	100	8 h 30 — 10 ‰ / 110	10	10.0
	60	100	24 h 30 — 10 ‰ / 111	11	11.0
B. guilliamsoniana	95	70	8 h 30 — 20 ‰ / 77	7	10.0
	60	5.25	8 h 30 — 17.5 ‰ / 7.5	2.25	42.8
	60	0.75	8 h 30 — 15.0 ‰ / 1	0.25	33.3

To test the limitations of this apparatus it was set up with 33.6 $^{0}/_{00}$ in one compartment and 17.5 $^{0}/_{00}$ in the other. Thirty adult *B. sarsi* were first damp dried on filter paper, then placed on the mid-line and allowed to make their choice. It was felt that the animals activity might alter the salinities. After 24 h the salinities were checked and found to be 32.0 $^{0}/_{00}$ and 19.0 $^{0}/_{00}$, a decrease of 1.5 $^{0}/_{00}$ and an increase of 1.6 $^{0}/_{00}$. As the actual experiments were of only 3-6 h duration the small change in salinity over this period was considered insignificant. Only those animals in the sand were considered to have made a choice and counted, dead animals and those in the surface film were omitted.

B. sarsi adults and juveniles were given a choice of a variety of salinities from 5-50 $^{0}/_{00}$ against 30 $^{0}/_{00}$. *B. guilliamsoniana* can only survive longer than 3 h in salinities of 17.5-40 $^{0}/_{00}$ and so this range was used for this species.

Controls of 30/30 $^{0}/_{00}$ choice gave a 50/50 distribution.

The experiment was repeated 3 or more times for each choice and the numbers of animals in each salinity expressed as a percentage of the total number. Fig. 4 shows the greater percentage of the animals always chose 30 ‰. More animals chose 30 ‰ as the alternative salinity was progressively increased or decreased.

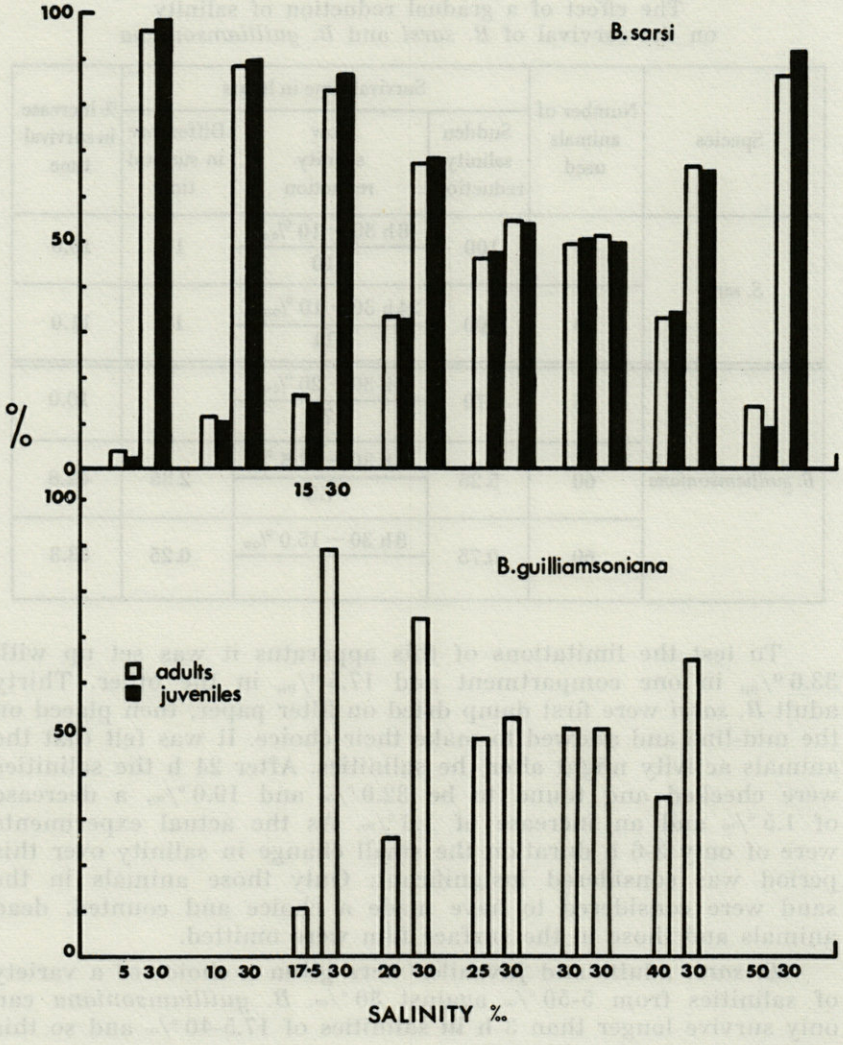


FIG. 4. — Choice experiment showing the percentage of *B. sarsi* adults and juveniles and *B. guilliamsoniana* adults choosing the alternative salinities indicated.

Only 12 % *B. sarsi* adults and 11 % juveniles chose 10 °/₀₀. Very little difference was shown between the preference of adult and juvenile *B. sarsi*.

In order to see if the choice of salinity could be affected by acclimatisation to another salinity, other than 30 °/₀₀, 100 adult *B. sarsi* were collected, of which 50 were kept in 20 °/₀₀ and 50 in 30 °/₀₀ for 3 days in the dark and in constant temperature. The two groups of animals were then given the choice 20/30 °/₀₀. The numbers of animals in each salinity was recorded and expressed

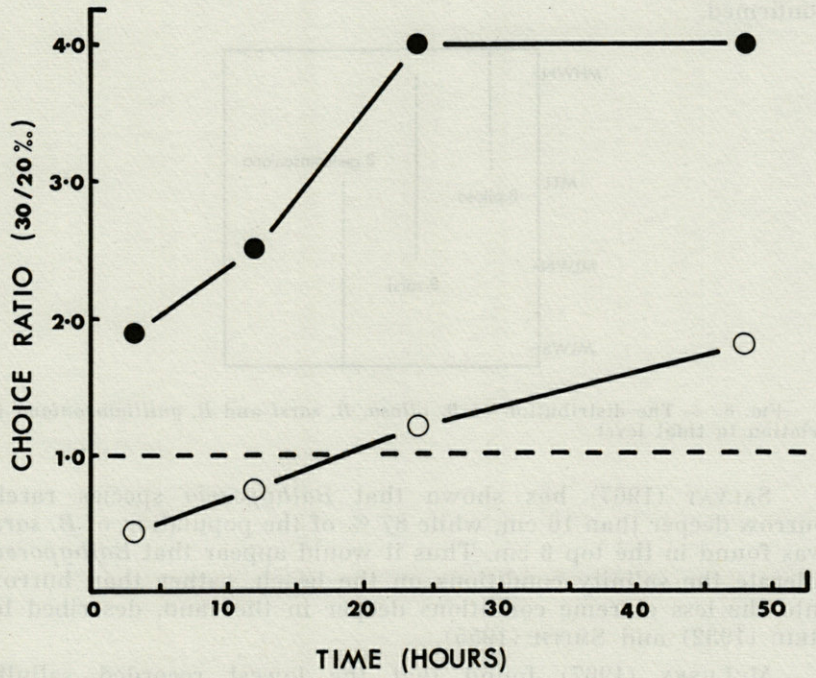


FIG. 5. — The change of salinity choice with time by animals maintained for 3 days •—• in 30 °/₀₀, o—o in 20 °/₀₀ sea water prior to the choice experiment. ——— indicates no preference.

as a ratio of the number of animals in 30 °/₀₀, to the number in 20 °/₀₀ salinity, over a period of 48 h. The salinity was checked and animals counted after 6, 12, 24 and 48 h (Fig. 5). Those animals kept in 30 °/₀₀ always chose this salinity, but those kept in 20 °/₀₀, chose this salinity for 18 h and then chose 30 °/₀₀.

Salinity and Bathyporeia Distribution

The distribution pattern of *Bathyporeia* species on sandy beaches has been described by many authors (see introduction). Fig. 6 shows the zonation in relation to tidal level. From this one might expect *B. pilosa* to be most tolerant, *B. sarsi* intermediate and *B. guilliamsoniana* the least tolerant of extremes of salinity. In laboratory experiments *B. pilosa* survived a range of 20-59 °/₀₀, *B. sarsi* 3.5-58 °/₀₀ and *B. guilliamsoniana* 18.5-43 °/₀₀ for 100 h with natural sand present. Thus the expectation from field data is confirmed.

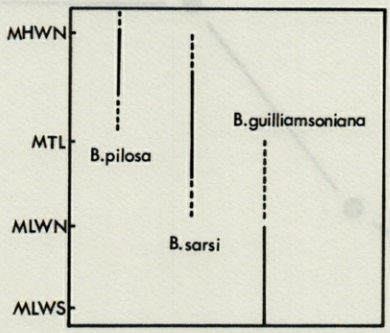


FIG. 6. — The distribution of *B. pilosa, B. sarsi* and *B. guilliamsoniana* in relation to tidal level.

SALVAT (1967) has shown that *Bathyporeia* species rarely burrow deeper than 16 cm, while 87 % of the population of *B. sarsi* was found in the top 6 cm. Thus it would appear that *Bathyporeia* tolerate the salinity conditions on the beach, rather than burrow into the less extreme conditions deeper in the sand, described by REID (1932) and SMITH (1955).

MCLUSKY (1967) found that the lowest recorded salinity occupied by a population of *C. volutator* in the field was 2 °/₀₀. In laboratory experiments *C. volutator* survived 500 h at this salinity. In the case of *Bathyporeia* MOVAGHAR (1964) has found *B. pilosa,* the most tolerant of the *Bathyporeia,* at a range of 0.5-5 °/₀₀ sea water (the mixo-oligohalinicium). My experiments have shown that at 5 °/₀₀ *B. pilosa* survived for 250 h with natural sand present. Using this 250 h survival criterion, *B. sarsi* survived in 6.5 °/₀₀ sea water and *B. guilliamsoniana* 20 °/₀₀ sea water for this period. Thus, one might expect the two other species *B. sarsi* and *B. guilliamsoniana* to exist in the field at salinities down to these

values. In fact, MOVAGHAR (1964) has confirmed that *B. guilliamsoniana* occurs at the 20 °/₀₀ level but *B. sarsi* on the other hand occurs only down to 15 °/₀₀. Thus it seems likely that *B. pilosa* and *B. guilliamsoniana* are living up to the limit of their respective salinity tolerances, whereas *B. sarsi* is not. This may be due to the lack of suitable substrates, since in 'acid-cleaned sand' *B. sarsi* survived 250 h at 12.5 °/₀₀ and with 'no sand' it survived 250 h at 17.5 °/₀₀. These values are close to the 15 °/₀₀ limit found in field distributions. Thus for *B. sarsi* the lack of a suitable substrate prevents the survival of the species to the limits of its salinity tolerance.

In the Dutch 'Deltaic Region', VADER (1965) has found the limit of *B. pilosa* and *B. sarsi* to be 10 °/₀₀ Cl′ (= 18.1 °/₀₀ salinity), similar results to those of STOCK & DE VOSS (1960) working in the Dollart-Ems estuary. Again these species are not extending to their lower limits of salinity tolerance, which is probably due to the lack of a suitable substrate in these estuaries.

B. sarsi was able to survive twice as long in acid-cleaned sand or ballotini, than with no substrate present. In natural sand the species survived comparably longer still. MCLUSKY (1967) found that *C. volutator* was a hyperosmotic regulator with a tissue tolerance limit of 13 °/₀₀. If mud was present it was able to maintain this level for a considerably longer period than with no mud present. He proposed that this might be due to the absorption of necessary ions by the gut. With *B. sarsi* it is noticeable that if any substrate is present, it burrows immediately and shows considerably less activity than when no substrate is present. This same reduced activity can be achieved by lowering the temperature, survival at 5 °C was almost identical to that with acid-cleaned sand and ballotini (fig. 2). Thus, part of the increased survival time in natural sand can be attributed to reduced expenditure of energy. The remainder could be due to the presence of organic matter, the necessary ions for osmostic balance being obtained from this, as *Bathyporeia* is an epistrate feeder.

Preference experiments showed all species tested preferred 30 °/₀₀. The apparatus used, unlike that of GANNING & WULFF (1966), which was designed to give a sharp boundary between the alternatives, allowed a gradient to be established at the boundary of the two solutions. The ability to recognise and choose a preferred salinity in the confines of the apparatus however, does not necessarily mean that *Bathyporeia* will respond to a gradient in the field, though it indicates the ability to do so.

B. sarsi kept in 20 °/₀₀ for 3 days was able to acclimatise to this salinity, and when given a choice of 20/30 °/₀₀ fro 18 h chose 20 °/₀₀, but then 30 °/₀₀, the natural preference.

The skewness of the graphs in Fig. 2 may indicate better adaptation to conditions of reduced salinity, than increased salinity. A comparison with animals from the southern limit of distribution of the species, where increased salinity is more likely to occur, would be of interest in this respect.

This study has shown that those species of *Bathyporeia* inhabiting the littoral zone possess differences in salinity tolerances in keeping with their preferred zone on the beach. Where the animals approach the limit of their salinity tolerance, the correct substrate is necessary for survival. *Bathyporeia* can, however, distinguish areas of sand with a favourable salinity and thus avoid extreme values.

I wish to acknowledge the help of Dr. J.S. GRAY given in his supervision of this project, which is being carried out under the tenure of a N.E.R.C. grant. Thanks are also due to the staff of the Wellcome Marine Laboratory for their discussion and technical assistance.

SUMMARY

A series of salinity tolerance and salinity preference experiments were carried out on three species of *Bathyporeia*. *B. pilosa* tolerates salinities from 2.5-50 °/₀₀ with no substrate present and 2.0-58 °/₀₀ with natural sand present; *B. sarsi* tolerates 10-55 °/₀₀ without sand and 3.5-58 °/₀₀ with sand; *B. guilliamsoniana* 20-40 °/₀₀ without sand and 18.5-43 °/₀₀ with sand for 100 h.

Gradual reduction of the salinity gave a 10 % increase in the survival time at the lower salinity level.

The salinity tolerance ranges observed in the laboratory correlated well with the distribution pattern found in the field. The most tolerant species *B. pilosa*, occurred highest on the beach and *B. guilliamsoniana*, the least tolerant was chiefly sublittoral.

In reduced salinities the survival of *B. sarsi* in acid-cleaned sand, glass beads (ballotini) and at a reduced temperature was greater than that in plain sea water. However, this increased survival was not as great as, when natural sand was used. The increased survival in the presence of the correct substrate is thought to be due in part to reduced activity and part to a supply of necessary ions, via the gut, to maintain osmotic balance. The *Bathyporeia* studied seemed better adapted to a decrease in salinity than an increase.

Experiments showed *B. sarsi* adults and juveniles and *B. guilliamsoniana* chose 30 °/₀₀ sea water (normal habitat sea water = 34 °/₀₀) in preference to reduced or increased salinities.

REFERENCES

COLMAN, J.S. & F. SEGROVE, 1955. The fauna living in Stoupe Beck sands, Robin Hood's Bay, Yorkshire, North Riding. *J. Anim. Ecol.*, **24** : 426-444.

ELMHIRST, R., 1931. Studies in the Scottish marine fauna — the Crustacea of the sandy and muddy areas of the Tidal Zone. *Proc. R. Soc. Edinb.*, **51** : 169-175.

GANNING, B. & F. WULFF, 1966. A chamber for offering alternative conditions to small motile aquatic animals. *Ophelia*, **3** : 151-160.

GANNING, B., 1967. Laboratory experiments in the ecological work on rock pool animals with special notes on the Ostracod *Heretocypris salinus*. *Helgoländer wiss. Meeresunters.*, **15** : 27-40.

GRAY, J.S., 1966. Factors controlling localizations of populations of *Protodrilus symbioticus* Giard. *J. Anim. Ecol.*, **35** : 435-442.

JANSSON, B.-O., 1962. Salinity resistance and salinity preference in two Oligochaetes *Aktedrilus monospermatacus* Knöllner and *Marionina preclitellochaeta* n. sp. from the interstitial fauna of Marine Sandy Beaches. *Oikos*, **13** (2) : 293-305.

JANSSON, B.-O., 1967. The importance of tolerance and preference experiments for the interpretation of mesopsammon field distributions. *Helgoländer wiss. Meeresunters.*, **15** : 41-58.

JANSSON, B.-O., 1968. Studies on the Ecology of the Interstitial Fauna of Marine Sandy Beaches. Thesis, Univ. Stockholm.

KINNE, O., 1966. Physiological aspects of animals life in estuaries with special reference to salinity. *Neth. Jnl Sea Res.*, **3** (2) : 222-244.

MCLUSKY, D.S., 1967. Some effects of salinity on the survival, moulting and growth of *Corophium volutator* (Amphipoda). *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **47** : 607-617.

MOVAGHAR, Ch. A., 1964. Verbreitung und Okologie der Amphipoden im Elbe-Aestuar. *Arch. Hydrobiol.*, **29** : 97-179.

MÜNCH, H.D. & H.G. PETZOLD, 1956. Zur Fauna des Küstengrund wassers der Insel Hiddensee. I. Chemisch-physikalische verhältnisse und ihr Einfluss auf die Grundwasserfauna. *Wiss. Z. Ernst Moritz Arndt-Univ. Greifswald*, Math. Nat. R., **5** : 413-429.

REID, D.M., 1932. Salinity interchange between sea-water in sand and overflowing fresh water at Low Tide. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **18**: 299-306.

SALVAT, B., 1967. La macrofaune carcinologique endogée des sédiments meubles intertidaux (Tanaidacés, Isopodes et Amphipodes), Ethologie, Bionomie et Cycle Biologique. *Mem. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, sér. A, Zoologie, XLV.

SMITH, R.I., 1955. Salinity variation in interstitial water of sand at Kames Bay, Millport, with reference to the distribution of *Nereis diversicolor*. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **34**: 33-46.

STOCK, J.H. & A.P.C. DE VOSS, 1960. Einige wirbellose Tiergruppen des Dollart-Ems-Aestuarium. *Verh. K. ned. geol.-mijnb. Genoot. Geol.*, Ser. **19** : 203-22.

VADER, W.J.M., 1965. Intertidal distribution of Haustoriid Amphipods in the Netherlands. Botanica Gothenburgensia III. Proc. 5th Marine Biol. Symposium, Göteberg.

WATKIN, E.E., 1939. The pelagic phase in the life history of the amphipod *Bathyporeia. J. mar. biol. Ass. U.K.*, **23**: 467-81.

DISCUSSION

following the paper by S. McGRORTY

KINNE. — The differences in salinity tolerances in experiments without substrate and with natural sand are not very great; are they statistically significant in all cases ? If so, was the increase in survival due to a gradual reduction in salinity exactly 10 % under all conditions of lowered salinities tested ?

McGRORTY. — Survival times of the three species used, with and without natural sand present, are significantly different at the 10 % level ($p < 0.1$ — Student's t test).

Increased survival due to gradual reduction of salinity was approximately 10 %, except, as shown for *B. guilliamsoniana,* in table I, when the final salinity is near the species' tolerance limits. In this case, higher percentages are recorded but they represent only a small increase in terms of hours.

KINNE. — You point out that increased survival with substrate present is thought in part to be due to reduced locomotory activity. Did you measure rates of activity ?

McGRORTY. — No, the difference in swimming was so obviously different. When a substrate was present, *Bathyporeia* burrowed almost immediately, swimming only infrequently and for very short periods, so that only 1-5 animals could be seen swimming at any one time.

When no substrate was present, *Bathyporeia* maintained almost constant activity, with only short periods of resting on the bottom of the dish.

VADER. — Do the animals show a greater mobility, on leaving the substrate and swimming around, when they are exposed to an unfavourable salinity, than in the case of the preferred salinity ? This could be a conceivable avoidance reaction.

McGRORTY. — I have not measured rates of activity in different salinities; however, when *Bathyporeia* is placed in a reduced or increased salinity, for a short time it displays a shock reaction, consisting of rapid and very violent movements.

In a choice experiment animals swimming from N.S.W. into a reduced or increased salinity, may simply turn round and return to N.S.W.; stop swimming and sink to the bottom, remaining inactive for a short period, or show no apparent reaction.

When the salinity approached the limits of survival in tolerance experiments, many animals appeared reluctant to burrow and remained inactive for long periods on the substrate surface. This could indicate an avoidance reaction.

KINNE. — You suggest that the increased survival in the presence of the correct substrate may be due in part to reduced activity and in part to a supply of necessary ions, via the gut, to maintain osmotic balance. Do your amphipods eat the substrate ? What makes you think there are more ions accumulated on the sand grain surface than in ambient water ? Could the ion demand not be just as easily satisfied by ion uptake from the medium ?

MCGRORTY. — *Bathyporeia* is an epistrate feeder, rotating sand grains with the maxillae and gnathopods and scraping off the organic layer with the mandibles. When this organic layer was removed by acid cleaning, survival was considerably less than in natural sand. I suggested that feeding on this organic film might be one means of satisfying ion demands. My aim, however, was not to elucidate the mechanism of survival in reduced salinities, but to point out the importance of the correct substrate in determining species distribution.

FONDS. — The difference between natural sand and HCl-cleaned sand as used by the author could have been the lesser amount of Ca in the acid-cleaned sand. Since Ca can have an influence in the permeability of membranes, rate of heartbeat or even ion-exchange - diffusion effects, the difference in Ca content of the sands used could be an explanation for the effect in survival described by the author, because of its effect on osmoregulation.

MCGRORTY. — I realise there are a great many possible explanations of the mechanism of survival in reduced salinities and Ca ion levels may be important. However, I merely proposed one possible means, based on the experiments described, intended to demonstrate the importance of substrate in *Bathyporeia* distribution, where salinity fluctuations occur. This is not simply based on the granulometry of the sediment (acid-cleaned sand and ballotini experiments) but also some factor associated with the organic content of the natural sand.

KINNE. — Do you think it may be possible that organic matter and microorganisms, which are known to accumulate on sand grain surfaces, may have affected the survival of your *Bathyporeia* species ?

MCGRORTY. — Removal of the organic layer from natural sand reduced survival by approximately one third, when compared with untreated natural sand. Removal of the organic layer also renders the sand very " unattractive " in choice experiments, where natural sand and acid-cleaned sand are the alternatives.

SOME EFFECTS OF SALINITY ON THE MUD-DWELLING EURYHALINE AMPHIPOD *COROPHIUM VOLUTATOR*

by Donald S. McLusky,
Department of Biology, University of Stirling, Scotland

SOMMAIRE

Dans l'estuaire de l'Ythan, dans l'Aberdeenshire (Ecosse) nous avons étudié les effets de la salinité sur l'Amphipode *Corophium volutator*. Dans la partie centrale de l'estuaire la distribution et l'abondance de *Corophium volutator* dépendait largement de la nature du sous-sol. Dans la partie amont de l'estuaire, cependant, *C. volutator* n'était présent, dans des zones à sous-sol favorable, que quand la salinité interstitielle était supérieure à 2 p. 1000 et n'était abondant que quand la salinité était supérieure à 5 p. 1000.

Au laboratoire *C. volutator*, immergé dans de la vase, tolérait des salinités variant de 2 à 50 p. 1000; la mue fréquente et la croissance maximale avaient lieu dans des salinités comprises entre 5 et 30 p. 1000.

Nous avons trouvé que *C. volutator* est un régulateur hyperosmotique, la concentration osmotique du sang étant presque isosmotique à son milieu quand le degré de salinité est supérieur à 20 p. 1000 et hyperosmotique à son milieu quand le degré est inférieur à 20 p. 1000. Par ce processus de régulation hyperosmotique, *C. volutator* peut limiter l'étendue des salinités auxquelles les tissus intérieurs sont exposés, tout en continuant à vivre dans les gammes variées de salinités de l'habitat nutritif de l'estuaire.

Notre investigation du mécanisme de la régulation hyperosmotique a démontré que la régulation des ions de sodium, calcium, potassium et de chlore est hypertonique, et celle des ions de magnésium est hypotonique. La sommation de ces ions explique largement la régulation hyperosmotique dont nous avons parlé. Nous avons trouvé que l'urine

de *C. volutator* est hypoosmotique par rapport au sang dans des milieux où le degré de salinité est inférieur à 20 p. 1000, tandis qu'elle est isoosmotique par rapport au sang dans des milieux où le degré de salinité est supérieur à 20 p. 1000. Nous avons pu identifier les parties de la cuticule qui sont perméables. Nous n'avons pas trouvé de différences significatives dans la consommation d'oxygène en fonction du degré de salinité du milieu.

The amphipod *Corophium volutator* (Pallas) is a common inhabitant of North European estuaries, salt marshes and brackish water seas. The published record (SEGERSTRÅLE, 1959; MCLUSKY, 1967) shows that its distribution is largely governed by the nature of the substrate, being found most abundantly in mud or muddy sand, avoiding excess currents, sulphide mud, or mud overlain by weed. The estuarine mud flats which form the typical habitat of *C. volutator* are of course usually subject to large variations in salinity and the object of the present study has been to ascertain the effects of salinity on this animal, by studying the effects of salinity on its distribution, and to study the manner in which it is adapted, if at all, to a habitat with a large variation in salinity.

The present investigation has been performed on a population of *C. volutator* in the Ythan estuary, Aberdeenshire, Scotland. A survey of the estuary revealed that *C. volutator* was abundant wherever the substrate was suitable, but that at the seaward end, *C. volutator* was absent due to the presence of clean sand (MCLUSKY, 1968 a). At the inland end of the estuary, 4 study areas were chosen. These areas were selected, as having as far as possible, the same substrate at each area.

These 4 study areas were sampled at monthly intervals, over a period of 14 months. The interstitial salinity was determined, and any *C. volutator* present were examined and measured. It was found that animals overwintered at 4 mm, and then grew to approximately 7 mm, prior to reproduction in May or June. Only one breeding cycle per year was noted in this population. Animals were present at the two downstream areas in substantial numbers throughout the year. At the third area there were very few animals present during the winter, when the interstitial salinity averaged 3 °/∞. However in July as the salinity increased above 5 °/∞, so the numbers of *C. volutator* increased substantially. This increase in abundance must be due to immigration, especially of large animals. At the upstream area *C. volutator* was absent during the winter when the salinity was 1 °/∞, but when the salinity increased

above 2 °/₀₀, so *C. volutator* appeared in this area in small numbers. When the salinity fell below 2 °/₀₀, so *C. volutator* disappeared from this area. It was thus found that *C. volutator* would only inhabit suitable muds provided that the salinity was above 2 °/₀₀, and was only abundant when the salinity was above 5 °/₀₀, and as salinity changed seasonally so *C. volutator* migrated into areas with suitable salinities. Thus the effects of salinity can override the effects of the substrate, and in the upper reaches of an estuary, salinity became the " ecological master factor ".

Corophium insidiosum provides an interesting parallel with this work on *C. volutator,* in that AMANIEU (1967) also noted changes in the abundance of *C. insidiosum* correlated with salinity, and also suggested migration of *C. insidiosum* in response to salinity.

MEADOWS and REID (1966) noted that large individuals swam spontaneously more frequently than smaller individuals, and in recent experiments I have found that 90 % of immature animals (under 5 mm) formed burrows in the laboratory, and remained in them, whilst only 38 % of the mature animals (over 5 mm) built and remained in their burrows. From these findings, it may be suggested that migrations of *C. volutator* are usually undertaken by large individuals, and it was found on the Ythan estuary that the first animals found at the upstream areas due to migration were large.

A laboratory investigation of the effects of salinity on *C. volutator* has shown that individuals which were supplied with mud, survived salinities in the range 2 - 50 °/₀₀ for more than 500 hours (MCLUSKY, 1967). Animals which were not supplied with mud, the normal food of *C. volutator,* only survived salinities in the range of 7.5 - 47.5 °/₀₀. Frequent moulting and maximal growth rate, occured in the salinity range 5 - 30 °/₀₀. It may be noted that the minimum salinity of 20 °/₀₀ is coincident with limiting salinity found on the Ythan estuary. The maximum salinity ever noted on the Ythan was 36 °/₀₀, and *C. volutator* were present.

In an attempt to understand the effects of salinity on the internal environment of *C. volutator* an analysis of the osmotic pressure of the blood has been made, and shown that this animal is a hyperosmotic regulator (MCLUSKY, 1967). In salinities above 20 °/₀₀, the blood was almost isosmotic with the medium, however below 20 °/₀₀ the blood became increasingly hyperosmotic to the medium, so that at 10 °/₀₀ the blood was equivalent to 17 °/₀₀, and at 2 °/₀₀ the blood was equivalent to 13 °/₀₀. It was thus found that the process of hyperosmotic regulation limits the range of salinities to which the internal tissues are exposed. *C. volutator* lived in conditions of 2 - 50 °/₀₀, whilst the internal tissues only experienced the salinity range 13 - 50 °/₀₀. It may be suggested

that the animal will not survive below 2 °/₀₀, because the osmotic gradient is too great, or because the tissues will not tolerate below 13 °/₀₀. No significant differences in the freezing point of the blood between animals of different sizes, or between males and females have been found.

Various approaches have been made in an attempt to find out how these hyperosmotic conditions are maintained in the blood (McLusky, 1968 b). By a silver staining technique, the permeability of the surface of *C. volutator* has been investigated. This technique stains black those areas which are permeable to (amongst other things) halide ions. It has been found that intensive blackening occured of the 4 pairs of gills attached to the bases of the walkings legs (pereiopods), and this staining also revealed 5 T-shaped patches on the ventral sterna. It may be that these are sites of permeability, all located ventrally permitting interchange of gases and solutes for respiration, and osmotic and ionic regulation, from the ventral current which is brought to these areas by the continuously beating pleopods. The lateral and dorsal areas were never stained by this technique, which suggests that they are areas of reduced permeability. No significant difference was found in the staining pattern, in animals from different salinities.

A study of the osmotic concentration of urine which is produced at a small papilla at the base of the second antenna, has shown that at salinities above 20 °/₀₀, the urine was effectively isosmotic with the blood, but below 20 °/₀₀, the urine produced was found to be hypoosmotic to the blood. The degree of hypoosmoticity increased as the blood concentration decreased. The degree of hypoosmoticity of the urine did not entirely account for the hyperosmoticity of the blood, but the production of urine hypoosmotic to the blood at salinities below 20 °/₀₀ must substantially assist in the retention of salt in the blood, whilst allowing the excretion of waste matter.

Lockwood (1965) and Smith (1967) have suggested that the production of hypoosmotic urine, and the reduction of the salt permeability of the body surface are likely to be common features of small brackish water crustaceans. The present findings lend support to this suggestion.

The regulation of cations and chloride has been studied in *C. volutator* acclimatized to a wide range of salinities. The principal ions in the blood, sodium and chloride, have been found to be maintained in slightly greater concentrations than in the medium, in animals which were acclimatized to high salinities; and increasingly more concentrated than the medium when living in sea water below 20 °/₀₀. A similar pattern has been noted for calcium ions.

Potassium ions were found to be strongly concentrated in the blood at all salinities, but most markedly concentrated at low salinities. Magnesium ions were found to be considerably less concentrated in the blood than in the medium, especially at high salinities. This pattern of ionic regulation : — a slight increase in the concentration of sodium, calcium, and chloride ions, a marked decrease in the concentration of magnesium ion, and a marked increase in the concentration of potassium ion relative to the medium, has been frequently reported for marine Crustacea (Robertson, 1969; Nicol, 1967) but has only occasionally been described in a brackish water animal, over a wide range of salinities.

When summation is made of the concentration of the ions found in this analysis (fig. 1) it is found that at salinities above 20 °/₀₀, that the concentration of ions adequately accounts for the osmotic concentration of the blood (the slight excess may be due to a consideration of osmotic coefficients). However, at 10 °/₀₀ it

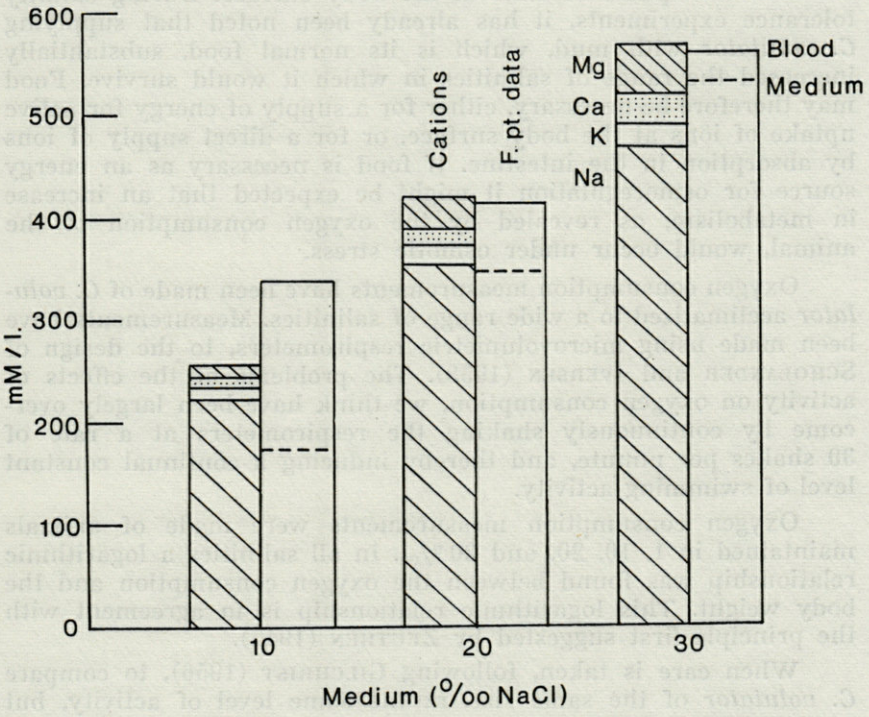


Fig. 1. — The concentration (mM/1) of sodium, potassium, calcium and magnesium ions in the blood of *C. volutator* maintained in media of 10, 20 and 30 °/₀₀. The osmotic concentration of the blood, and the concentration of the medium, obtained by the freezing point method, are shown for comparison.

may be seen that whilst the concentration of ions increased to largely account for the hyperosmoticity already noted, a discrepancy of 60 mM/1 NaCl was found, which may be due to amino acids. It is already well known that aquatic insects osmoregulate by controlling the aminoacidaemia (FLORKIN, 1966) and in *Carcinus*, it has been suggested (GILBERT, 1959) that the concentration of protein or amino acid may be adjusted to control the osmotic concentration of the blood. Nevertheless, the results of this inorganic ion analysis do show that most of the hyperosmotic regulation is due to the regulation of the concentration of inorganic ions in the blood.

It would appear that two principal alternatives are available for the uptake of inorganic ions by Crustacea. They may be actively taken up at the body surface, or they may be taken up via the gut; and it is of interest to note the strong reduction in the permeable areas of the cuticle of *C. volutator*, which would reduce the area for uptake of salts at the body surface. During salinity tolerance experiments, it has already been noted that supplying *C. volutator* with mud, which is its normal food, substantially increased the range of salinities in which it would survive. Food may therefore be necessary, either for a supply of energy for active uptake of ions at the body surface, or for a direct supply of ions by absorption in the intestine. If food is necessary as an energy source for osmoregulation it might be expected that an increase in metabolism, as revealed by the oxygen consumption of the animal, would occur under osmotic stress.

Oxygen consumption measurements have been made of *C. volutator* acclimatized to a wide range of salinities. Measurements have been made using microvolumetric respirometers, to the design of SCHOLANDER and IVERSEN (1958). The problems of the effects of activity on oxygen consumption, we think have been largely overcome by continuously shaking the respirometers at a rate of 30 shakes per minute, and thereby inducing a continual constant level of swimming activity.

Oxygen consumption measurements were made of animals maintained in 1, 10, 20, and 30 $^0/_{00}$. In all salinities a logarithmic relationship was found between the oxygen consumption and the body weight. This logarithmic relationship is in agreement with the principle first suggested by ZEUTHEN (1947).

When care is taken, following GILCHRIST (1956), to compare *C. volutator* of the same size, at the same level of activity, but acclimatized to different salinities, then no significant differences were found in oxygen consumption (MCLUSKY, 1969). This result indicating no significant change in oxygen consumption in relation to salinity, suggests that the metabolic cost of osmo-

regulation is effectively nil, or in conjunction with the demonstration of the importance of food, that the main source of ions for osmoregulation is by absorption from the food in the intestine, POTTS (1954) has shown that the production of urine hypoosmotic to the blood may result in a considerable saving in the energy needed for osmoregulation, and the finding of urine hypoosmotic to the blood in *C. volutator* living in dilute salinities, coupled with the suggestion that *C. volutator* obtains at least some of the inorganic salts for the blood via food in the intestine, suggests an explanation for the lack of any change in oxygen consumption in animals under osmotic stress.

SUMMARY

On the Ythan estuary, Aberdeenshire, Scotland a study has been made of the effects of salinity on the amphipod *Corophium volutator*. Within the central part of the estuary the distribution and abundance of *C. volutator* was largely governed by the nature of the substrate, however at the inland end of the estuary *C. volutator* was only present, in areas with a suitable substrate, when the interstitial salinity was greater than 2 °/₀₀, and only abundant when the salinity was greater than 5 °/₀₀.

In the laboratory, it has been found that *C. volutator*, supplied with mud, tolerated salinities in the range 2-50 °/₀₀, and frequent moulting and maximal growth occurred the range 5-30 °/₀₀.

It has been found that *C. volutator* is a hyperosmotic regulator, the osmotic concentration of the blood being almost isosmotic to media above 20 °/₀₀, and hyperosmotic to media below 20 °/₀₀. By the process of hyperosmotic regulation, *C. volutator* can limit the range of salinities to which the internal tissues are exposed, whilst permitting the animal to live in a wide range of salinities in the nutritionally rich estuarine habitat.

Investigation of the mechanism of hyperosmotic regulation has shown hypertonic regulation of sodium, calcium, potassium and chloride ions, and hypotonic regulation of magnesium ion. Summation of these ions largely accounts for hyperosmotic regulation. *C. volutator* has been found to produce urine hypoosmotic to the blood, when in media below 20 °/₀₀ and urine isoosmotic to the blood when in media above 20 °/₀₀. The restricted permeable areas of the cuticle have been identified. No significant differences in oxygen consumption in relation to salinity have been found.

REFERENCES

AMANIEU, M., 1967. Introduction à l'étude écologique des réservoirs à Poissons de la région d'Arcachon. *Vie Milieu*, **18** (2 B) : 381-446.

FLORKIN, M., 1966. A molecular approach to phylogeny, 176 pp. Elsevier Publ., Amsterdam.

GILBERT, A.B., 1959. The composition of the blood of the shore crab, *Carcinus moenas* Pennant, in relation to sex and body size. III. Blood non-protein nitrogen. *J. exp. Biol.*, **36** : 495-500.

GILCHRIST, B.M., 1956. The oxygen consumption of *Artemia salina* (L.) in different salinities. *Hydrobiologia*, **8** : 54-65.

LOCWOOD, A.P.M., 1965. The relative losses of sodium in the urine, and across the body surface in the amphipod, *Gammarus duebeni*. *J. exp. Biol.*, **42** : 59-70.

MCLUSKY, D.S., 1967. Some effects of salinity on the survival, moulting and growth of *Corophium volutator* (Amphipoda). *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **47** : 607-17.

MCLUSKY, D.S., 1968*a*. Some effects of salinity on the distribution and abundance of *Corophium volutator* in the Ythan estuary. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **48** : 443-54.

MCLUSKY, D.S., 1968*b*. Aspects of osmotic and ionic regulation in *Corophium volutator* (Pallas). *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **48** : 769-81.

MCLUSKY, D.S., 1969. The oxygen consumption of *Corophium volutator* in relation to salinity. *Comp. Bioch. Physiol.*, **29** : 743-53.

MEADOWS, P.S. & A. REID, 1966. The behaviour of *Corophium volutator*. *J. Zool., Lond.*, **150** : 387-400.

NICOL, J.A.C., 1967. The Biology of Marine Animals, 699 pp., 2nd ed. Pitman, London.

POTTS, W.T.W., 1954. The energetics of osmotic regulation in brackish- and fresh-water animals. *J. exp. Biol.*, **22** : 822-9.

ROBERTSON, J.D., 1959. Osmotic and ionic regulation in Crustacea. In *Physiology of Crustacea*, **1** : 317-39. Ed. Waterman, T.H. Academic Press, London.

SCHOLANDER, P.F. & O. IVERSEN, 1958. New design of Volumetric Respirometer. *Scandinav. J. Clin. & Lab. Invest.*, **10** : 429-31.

SEGERSTRÅLE, S.G., 1959. Synopsis of data on the crustaceans *Gammarus locusta, G. oceanicus, Pontoporeia affinis* and *Corophium volutator*. *Commentat. biol.*, **20** (5) : 23 pp.

SMITH, R.I., 1967. Osmotic regulation and adaptive reduction of water permeability in a brackish water crab, *Rhithropanopeus harrisi* (Brachyura, Xanthidea). *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole*, **133** : 634-58.

ZEUTHEN, E., 1947. Body size and metabolic rate in the animal kingdom with special regard to the marine micro-fauna. *C.R. Lab. Carlsberg, Ser. Chim.*, **26** : 17-161.

DISCUSSION
following the paper by D.S. McLusky

KINNE. — The osmoregulatory capacity of many crustaceans has been shown to depend on temperature. Can you offer any evidence that the osmoconcentration curve blood versus external medium of *Corophium volutator* is affected by the temperature regime ?

MCLUSKY. — As yet, I have not performed any experiments relating the osmotic concentration of the blood to the temperature regime. All the experiments reported here, have been performed with animals maintained at 10 °C.

KINNE. — In regard to permeability of water and salts you have identified various areas of the enticle. How about gut and excretory glands ?

MCLUSKY. — I have identified antennary excretory glands at the base of the second antenna, which can produce hypo-osmotic urine. I think that it is very likely that the gut represents a major route for the uptake of ions from the food, for hyperosmotic regulation.

KINNE. — You did not find significant differences in O_2-consumption in the various salinities employed. Since you have — if I understood you correctly — measured O_2-consumption in constantly shaking manometers, your test animals may have been forced to display maximum or near-maximum locomotory activity. Don't you think that such supranormal activities could have masked any minor differences in O_2-consumption that might show up under conditions of normal activity ?

MCLUSKY. — Activity is a paramount problem when measuring the O_2-consumption of most aquatic animals. If the respirometers are not shaken at all, then equilibrium between the gas and liquid phases is not maintained, and the animals display spontaneous swimming activity, the level of which may be considerably altered by the salinity of the medium. Excessive shaking of the respirometers however, may induce severe stress which will completely dominate any O_2-consumption measurements. In this experiment I have attempted a compromise by gently shaking (30 shakes per minute) the respirometers and thereby inducing a constant level of continual swimming activity. The animals appeared to settle down to a constant rate of O_2-consumption, after a maximum period of one hour. All measurements have therefore been made after one hour's acclimatization. The constant level of swimming activity attained by all animals, permits comparison of animals of different sizes, or in these experiments in different salinities.

VIEWS OF THE COMMUNITY CONCEPT, WITH COMMENTS ON CONTINUA AND THE ROLE OF INSTABILITY IN SOME MARINE BENTHIC COMMUNITIES

by Eric L. MILLS
Institute of Oceanography, Dalhousie University, Halifax, Nova Scotia, Canada

SOMMAIRE

Le concept de communauté biotique, utilisé en écologie marine, a plusieurs significations et il est assez rare qu'il soit utilisé de façon très précise. Nous présentons un certain nombre d'observations qui indiquent que quelque animaux benthiques sont distribués de façon continue et que les maximums d'abondance de plusieurs espèces peuvent ne pas être en corrélation. La délimitation des communautés distinctes est donc très difficile ou même impossible. De plus, quelques Invertébrés (par exemple, le Crustacé Amphipode *Ampelisca abdita*) contribuent à l'instabilité de leur écosystème et peuvent être adaptés à cette instabilité. Par suite de la complexité des phénomènes biologiques, aucune définition de la communauté n'est entièrement satisfaisante. Nous proposons une définition opérationnelle de la communauté biotique; notre théorie de la communauté, à l'opposé de celles qui influencent l'interprétation des données, est basée sur les observations.

INTRODUCTION

In this paper, I intend to examine the community concept in marine benthic ecology, stressing some features not usually considered :

1) continua of distribution of benthic animals.
2) the role of instability, i.e. large scale changes of species over short periods of time.

Marine biologists, in general, have avoided extensive discussions or study of the nature of biotic communities and have seldom discussed the concept " community " in great detail. This is in marked contrast to the situation in plant ecology. As an illustration, R.H. WHITTAKER, in the Botanical Review for 1962, devotes 239 p. to discussing the history of investigation of plant communities since the time of Alexander VON HUMBOLDT. A similar study for marine benthic ecology would be much shorter, despite the fact that Edward FORBES' investigations began in the 1840's and aroused tremendous scientific and popular enthusiasm. FORBES' " Law of Representation ", indicating that, despite special creation, similar groupings of marine animals could be found in separate areas where similar habitats and climatic conditions existed (THOMSON, 1873), finds a parallel more than a century later (LINDROTH, 1935; THORSON, 1957, 1958, 1966), but was not developed in the intervening period. Similarly, Karl MÖBIUS' concept of the oyster bed as biocoenosis was never developed fully in marine biology as a theoretical approach.

USAGES OF THE COMMUNITY CONCEPT

MACFADYEN, in his book *Animal Ecology* (1963), discusses usages of the community concept in theory and practice. He lists the following usages of the word *community,* here with my comments appended.

1. Any sort of ecological unit, of distinct species composition, in a specific habitat.
2. A group of organisms occurring together — that is, a group of species, of any size, might arbitrarily be called a community.
3. The biocoenosis — a group of organisms selected under " the average conditions of life " — Möbius original concept of the oyster bed, often expanded.

4. An ecological unit showing homeostasis — the idea often derived (probably apocryphally) from Möbius; later developed in American dynamic ecology.
5. A group of organisms in a specific locality — here the emphasis is mainly on geographical location or biotope specifying the community.
6. An ecological grouping " having as a unit an ontogeny (succession) and a phylogeny " — an idea fully exploited by F.E. CLEMENTS (1916) and later by CLEMENTS and SHELFORD (1939). Emphasis here is on the idea of community as organism.
7. A self-sustaining group of organisms-further use of the analogy between community and organism.

These usages range from completely pragmatic to theoretically complex. On a *priori* grounds, one might expect that marine benthic communities would fall into one of two possible patterns.

1. discrete groupings of organisms having a dynamic structure and living in specific circumscribed habitats;
2. groups of species occurring together in particular habitats but responding to different gradients of environmental factors so that there are only seldom sharp breaks marking abrupt changes between communities. These will occur only where there are discontinuities in the physical environment (e.g. where sediment changes suddenly).

CONTINUA OF DISTRIBUTION

The most emphasis has been placed on the discreteness of communities. Continua of distribution, however, are likely to be more common for benthic animals, and both types of distributions may be found in the same area, depending on one's interpretation. For example, on an intertidal flat near Lawrencetown, Halifax Co., Nova Scotia, the benthic species have two different kinds of distributions along a 30 meter transect from LW to HW line. Large bivalves (*Mya arenaria, Macoma balthica*), the gastropod *Hydrobia* sp. and the isopod *Chiridotea caeca* reach their greatest abundance at one station, giving curves of abundance sharply peaked at the same location, while small polychaetes and oligochaetes do not peak at the same point and appear to be largely uncorrelated in abundance with each other and with the large bivalves. (Figure 1). A discrete community, based on the abundance of large bivalves, could be distinguished, but this would not reflect the distribution of the small infauna and so would be unrealistic. These results

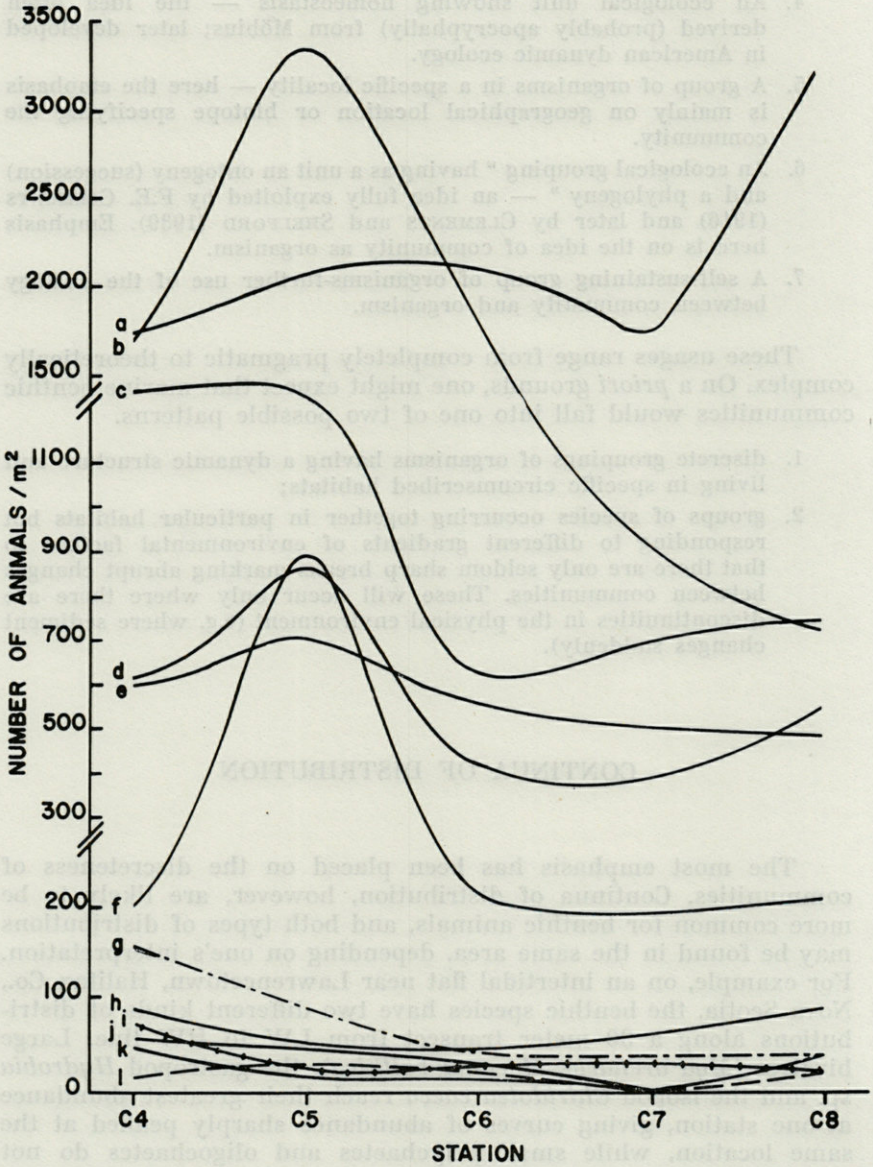


FIG. 1. — The abundance of benthic animals at five stations along a transect of an intertidal sand flat at Lawrencetown, Halifax Co., Nova Scotia, Canada. a, *Pygospio elegans;* b, *Hydrobia* sp.; c, oligochaete species A; d, *Macoma balthica;* e, *Chiridotea caeca;* f, *Mya arenaria;* g, *Eteone longa;* h, oligochaete species B; i, *Heteromastus filiformis;* j, *Polydora ligni;* k, oligochaete species C; l, *Scolecolepides viridis.*

are very similar to those in a number of studies of the distribution and community relations of forest trees and other plants (WHITTAKER, 1956, 1965, 1967).

STABILITY OF COMMUNITIES

Community theory, besides the notion of discrete, co-adapted units, has used the idea of *dynamic stability*. Stability is said to increase through succession and to be at a maximum in climax communities, characteristic of particular habitats and their climates. Stability increases with an increase in taxonomic diversity and is accompanied by the ability to counter disturbance. Both Robert MAC ARTHUR (1955) and E.G. LEIGH Jr. (1965) have considered the theory of increased stability; MAC ARTHUR, in particular, has shown that increasing the number of pathways for energy flow through a community by increasing the number of species involved or the number of trophic levels will increase stability.

In contrast to these views, which assume the selective advantage of stability to the component species, *instability* may have a positive role in community dynamics, as the following example shows (for details, see MILLS, 1967).

In the summer of 1960, the tube-building amphipod crustacean *Ampelisca abdita* appeared on an intertidal sand flat in Barnstable Harbor, Massachusetts, replacing the gastropod *Nassarius obsoletus*, which had occurred in vast aggregations over large areas earlier in the summer and which moved into deeper water for the winter. The flat, when dominated by *Nassarius*, had unusually low numbers of infauna and low biomass and chlorophyll values; all may be attributed to disturbance of the substratum and grazing by *Nassarius* (GRANT, 1965). Colonization by *Ampelisca* was probably made possible by the low density of competing infaunal animals.

With the establishment of *Ampelisca*, the dominant species changed, the number of individuals per square meter increased from about 6700 to 80,000 (all species included), the median grain size of the sediment decreased from 0.14 mm to 0.074 mm, the percentage of silt-clay in the sediment increased from 5.54 to 6.91 % and chlorophyll a at the surface increased from about 220 to almost 800 mg/m^2. Many of these changes can be attributed to the presence of *Ampelisca* tubes, which greatly increased the surface area for algal growth and increased the topographic complexity of the area.

Ampelisca abdita also modified its own physical environment as it became well established, particularly by consolidating amorphous organic material, diatoms, probably flagellates and bacteria, and very fine sand grains as fecal rods, which fell around the tubes, decreasing the mean grain size of the sediment and increasing its percentage of silt-clay. Since the sand flats of Barnstable Harbor are quite stable in summer, in dynamic equilibrium with tidal currents, the decrease of grain size associated with the aggregations of *Ampelisca* caused instability, i.e. susceptibility to erosion. By late summer, small breaks in the mat of *Ampelisca* tubes (e.g. footprints)were sufficient to cause large areas to wash out, especially when the tide was rising or falling over the flats on windy days.

At breeding, many *Ampelisca* leave their tubes and swim for a time in the plankton. Females with eggs leave the plankton and settle in previously uncolonized areas. The breeding exodus ensures that juveniles begin to grow where they will not face intense competition for space and food with adults, and it places them on areas of the flat which are initially physically stable and not liable to wash out. The old areas of colonization are then occupied by other species.

This account of the ecology of *Ampelisca abdita* helps to account for observations of the high productivity, short generation time and change of species composition of communities containing ampeliscids (see THORSON, 1957). Ampeliscids appear to be adapted in their reproductive migrations to the harmful modifications of environment resulting from their feeding activities. Being adapted to frequent changes of locale, they probably seldom come to any sort of competitive or symbiotic equilibrium with other species in the community, and are seldom eliminated by them.

DEFINING COMMUNITIES

The preceding discussion shows the difficulty of applying classical community concepts to some benthic organisms. It is possible to regard communities as discrete, bounded and homeostatic; alternatively they may be regarded as units made up of more or less randomly co-occurring species not closely bound together biologically. Stability may have increased with community evolution in some situations; in other cases, the component species may have adapted to community instability.

It is difficult to stretch the word " community " to cover such a range of phenomena, but I have no doubt we should do just this, since the dangers and difficulties of coining a new term for each situation are obvious. The most practical course is to define community operationally, as

> *an assemblage of organisms occurring in a particular environment, presumably interacting with each other and with the environment and separable from other communities by means of ecological survey.*

Further conclusions about the nature of communities, their level of homeostasis, their stability and species diversity, their succession with time and the nature of their boundaries can then be arrived at by the study of organisms in nature, rather than being implicit in the terms under which the study is begun.

SUMMARY

The concept of biotic community has been used in many ways in marine ecology. This paper presents evidence that some marine benthic animals are distributed in a continuous way and that the distributions of species of a community may not be correlated. This often makes delimitation of specific communities difficult or impossible. In addition, some invertebrates (e.g. the amphipod crustacean *Ampelisca abdita*) contribute to the instability of their environment and are adapted in their breeding biology to this instability. Because of the range of phenomena involved no single definition of community can be fully satisfactory. A definition is proposed which will lead to significant rather than tautological conclusions about the biology of marine benthic communities.

LITERATURE CITED

CLEMENTS, F.E., 1916. Plan succession : an analysis of the development of vegetation. Carnegie Institute, Washington Publ. 242.

CLEMENTS, F.E. and V.E. SHELFORD, 1939. Bio-ecology. John Wiley and Sons, New York.

GRANT, D.C., 1965. Specific diversity in the infauna of an intertidal sand community. Ph. D thesis, Yale University.

LEIGH, E.G., Jr. 1965. On the relation between the productivity, biomass, diversity and stability of a community. *Proc. natn. Acad. Sci. U.S.A.*, **53** : 777-783.

LINDROTH, A., 1935. Die Assoziationen der marinen Weichböden. *Zool. bidr. Upps.*, **15** : 331-368.

MAC ARTHUR, R.H., 1955. Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. *Ecology*, **36** : 533-536.

MACFADYEN, A., 1963. Animal ecology. Aims and methods. Sir Issac Pitman and Sons, London.

MILLS, E.L., 1967. The biology of an ampeliscid amphipod crustacean sibling species pair. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, **24** : 305-355.

THOMSON, C. Wyville, 1873. The depths of the sea. Macmillan, London.

THORSON, G., 1957. Bottom communities. Ch. 17. *In :* J.W. Hedgpeth (ed.), Treatise on marine ecology and paleoecology. Vol. 1. Ecology. Geol. Soc. America Memoir 67.

THORSON, G., 1958. Parallel level bottom communities, their temperature adaptation, and their " balance " between predators and food animals. *In*, A.A. Buzzati-Traverso (ed.). Perspectives in marine biology. Univ. Calif. Press, Berkeley.

THORSON, G., 1966. Some factors influencing the recruitment and establishment of marine benthic communities. *Neth. Jnl Sea Res.*, **3** : 267-293.

WHITTAKER, R.H., 1956. Vegetation of the Great Smoky Mountains. *Ecol. Monogr.*, **26** : 1-80.

WHITTAKER, R.H., 1962. Classification of natural communities. *Bot. Rev.*, **28** : 1-239.

WHITTAKER, R.H., 1965. Dominance and diversity in land plant communities. *Science*, **147** : 250-260.

WHITTAKER, R.H., 1967. Gradient analysis of vegetation. *Biol. Rev.*, **42** : 207-264.

DISCUSSION

following the paper by E.L. MILLS

KINNE. — You have touched upon a very complex point when you offered definitions and interpretations of the concept of communities. In regard to the abiotic environment it seems that one could envision 2 extreme models of supra-individual organismic systems : (1) An environment favourable for many species and different forms of life seems likely to contain a highly differentiated, complex and hence " well buffered ", stable system of organismic interactions. (2) A hostile environment which allows only a few euryplastic species to establish themselves appears likely to be characterized by simple, direct and " unbuffered " interactions and hence to be unstable. Recent investigations of our Sovjet Russian colleagues (GOLIKOV & SCARLATO, *Helgoländer wiss. Meeresunters.* **15**, 193-201, 1967) seem to support such a view.

MILLS. — Such a situation seems very likely. My colleague, Dr. Howard SANDERS of Woods Hole Oceanographic Institution, has explored the idea of these extremes in some detail (*Amer. Nat.*, 102 : 1968). My paper, however, was meant to emphasize the number of possible

types of communities between the two extremes. It is this range of biological phenomena, of course, which makes definition of " community " as an entity virtually impossible. The example I presented falls at neither extreme; its main point of interest is that the *organisms* have caused the instability of environment leading to their own disappearance, rather than the instability being imposed by the physical environment.

CYCLE REPRODUCTEUR D'UN ISOPOPE DES ÉTANGS SAUMÂTRES DE LA RÉGION D'ARCACHON : *IDOTEA VIRIDIS* (Slabber)

par P.-J. LABOURG
Station biologique, 33 - Arcachon, France

SUMMARY

This study has been conducted from monthly samples. The reproductive activity of that isopoda has been followed according to the monthly and seasonal variations of different types of females i.e. ovigerous females, females with empty brood pouch and females without brood pouch.

The variations in percentage between the different kinds of females have allowed the author to follow the development of the life-cycle : the period of reproduction stretches all the year round, and four generations a year have been found out. The evolution of the male element of the considered population corroborates these facts.

INTRODUCTION

Idotea viridis est un Isopode Valvifère très répandu dans les étangs saumâtres de la région d'Arcachon où il constitue des populations numériquement très importantes. Il est dominant au sein des communautés phytales de ces milieux avec un autre Péracaride, l'Amphipode constructeur *Corophium insidiosum* Crawford.

Le dimorphisme sexuel chez *Idotea viridis* permet de distinguer les mâles des femelles même en dehors de la période de reproduction.

Les caractères sexuels secondaires femelles, oostégites et cavité incubatrice ou marsupium, sont temporaires et liés à l'incubation. Après la libération des jeunes, la femelle mue et retrouve ses caractères juvéniles.

Les caractères sexuels mâles sont permanents, il s'agit des apophyses génitales, et des organes copulateurs de la seconde paire de pléopodes.

Le développement embryonnaire a lieu dans le marsupium de la femelle; les œufs passent par les différents stades décrits par HOWES (1939); le nombre d'embryons incubés peut varier de 5 à 32. A la différence de ce qu'avait observé HOWES, mais en accord avec MUUS (1967), nous avons constaté que pour des femelles incubantes de taille identique le marsupium contenait le même nombre d'embryons. Le développement embryonnaire dure de 22 à 23 jours en élevage (température 17°, salinité 21 °/₀₀). Cette durée est de 18 à 19 jours chez *Idotea balthica* (TINTURIER-HAMELIN, 1963). La femelle se nourrit pendant la gestation. Tous les jeunes naissent au même stade avec 6 paires de pléopodes, et l'observation de centaines de femelles gestantes a montré que les embryons sont toujours à un stade identique dans le même marsupium.

Les stades successifs du développement post-embryonnaire correspondent à ceux décrits par HOWES et MATSAKIS (1956), soit six stades pour la femelle et sept pour le mâle. Ils ont été établis par HOWES d'après des critères dimensionnels mais aussi d'après les variations du nombre d'articles du flagellum antennaire au cours de la croissance.

En vue d'une étude du cycle reproducteur nous avons choisi comme critère d'âge, soit le critère dimensionnel (1966), soit le nombre d'articles du flagellum antennaire (1967). Les animaux sont mesurés, dans le premier cas, à la loupe binoculaire et rangés par classes de 0,5 mm, de 3 à 13 mm.

Les variations du nombre d'articles du flagellum antennaire, permettent, dans le second cas de définir les stades suivants (HOWES, 1939).

Stade IV (4,5 articles).
Stade V (6,7 articles).
Stade VI (8 à 10 articles).
Stade VII (11 à 13 articles).

Le stade VII intéresse presque exclusivement les mâles.

Les individus qui composent les prélèvements effectués en 1966 et 1967 sont répartis en mâles et femelles.

Parmi ces dernières il convient de distinguer trois phases :
— les femelles gestantes dont le marsupium contient un, ou plusieurs œufs ou embryons.
— les femelles dites vides qui ont libéré leur portée et qui sont encore pourvues d'oostégites.
— les femelles non reproductrices, sans oostégites.

En outre nous avons tenu compte de la fraction jeune de la population (tailles comprises entre 3 et 5 mm, et stade IV).

Les pourcentages de chacune de ces catégories ont été calculés et leurs variations mensuelles sont représentées.

I. — Etude des variations du pourcentage des différentes catégories

1. *Femelles* (Fig. 1 et 2)

a) les femelles gestantes sont présentes tout au long des deux années 1966 et 1967 : la période de reproduction est donc continue. Les variations du pourcentage de cette catégorie par rapport à l'ensemble des femelles présentent un premier maximum en mars 1966 (35 %), et en avril 1967 (40 %). Un second maximum apparaît en juin 1966 (34,6 %) et en juillet 1967 (36 %). Enfin une deuxième période d'activité reproductrice a lieu en novembre 1966 (49,6 %) et septembre 1967 (47 %). C'est la plus importante au cours des deux années considérées.

b) les femelles vides qui ont libéré leur progéniture demeurent rares tant en 1966 qu'en 1967. Les pourcentages de cette catégorie par rapport à la totalité des femelles sont toujours très bas; ils ne dépassent jamais 20 %, alors que chez d'autres Isopodes, *Idotea emarginata, Eurydice pulchra, Eurydice affinis, Porcellio scaber* ils sont souvent très importants et significatifs; ce stade est-il fugace ou les femelles meurent-elles après avoir assuré leur gestation ? Ces deux hypothèses sont certainement valables; nous avons pu les vérifier en élevage, tout au moins. Howes pense que les femelles d'*Idotea viridis* ont une ou deux portées et meurent. Pour Muus (1967) il y aurait deux portées, la première en mai-juin, la seconde en septembre-novembre.

c) les variations du pourcentage des femelles non reproductrices sont importantes tout au long de l'année. Les pourcentages de cette catégorie ne descendent jamais au-dessous de 40 % de la population femelle totale : c'est en partie une conséquence du taux de reproduction faible de l'espèce considérée. Ces variations peuvent traduire deux faits bien distincts; d'une part, la présence d'un certain stock de femelles aptes à la reproduction mais à l'état de repos sexuel ou en maturation, d'autre part l'apparition de femelles juvéniles.

En effet, si l'on examine les variations du pourcentage des juvéniles mâles et femelles par rapport à la population totale (Fig. 3) on constate que les stocks des maximums de femelles non reproductrices sont essentiellement constitués de jeunes, en 1966 (avril, juillet, octobre) comme en 1967 (février, août, novembre).

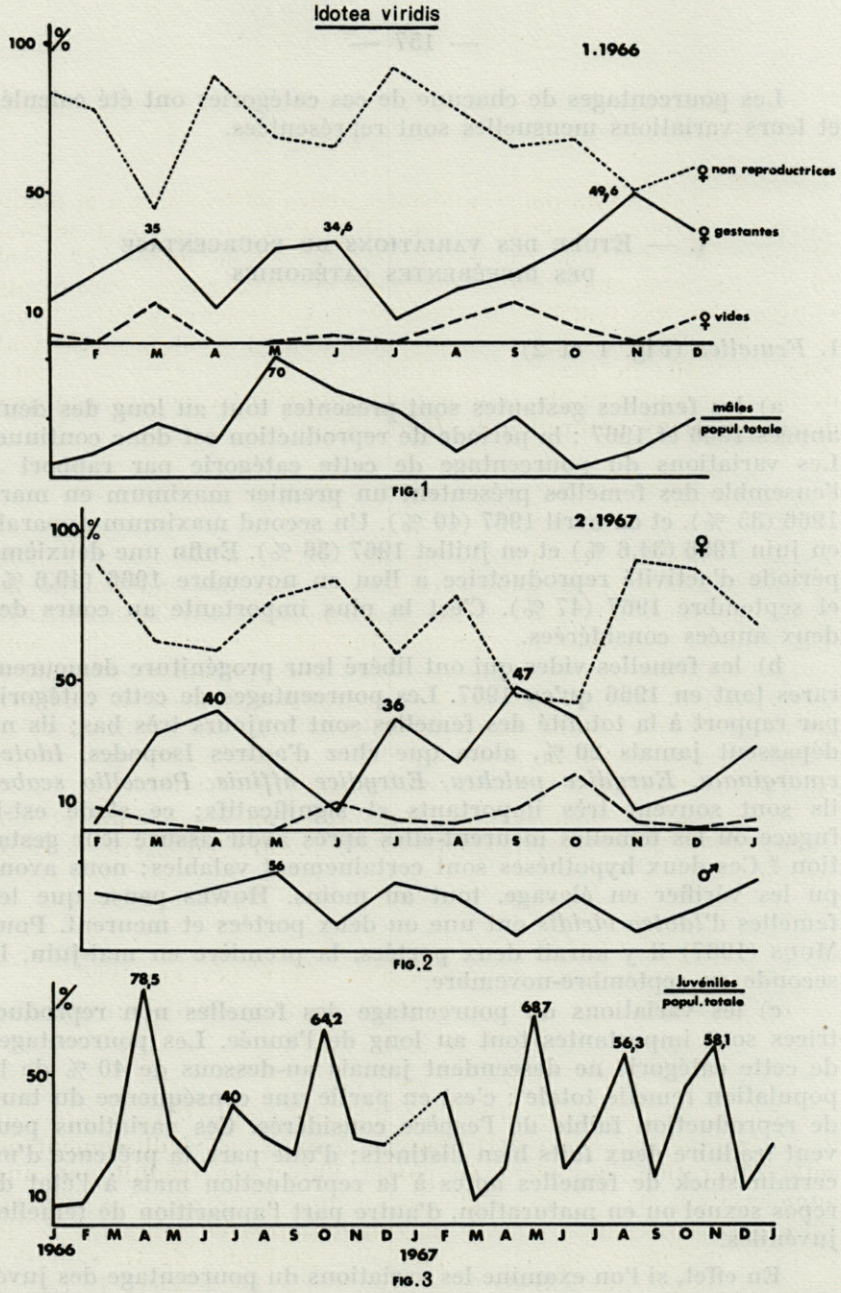


FIG. 1 et 2. — *Idotea viridis* (Slabber). Représentation graphique de l'évolution des pourcentages des différentes catégories de femelles par rapport à l'ensemble des femelles, et des mâles par rapport à l'ensemble de la population, en 1966 (1) et 1967 (2).

FIG. 3. — Représentation graphique de l'évolution du pourcentage des juvéniles par rapport à l'ensemble de la population.

2. *Les mâles*

Les variations du pourcentage des mâles par rapport à la population totale sont peu significatives (Fig. 1 et 2). Au mois de mai 1966 et 1967, on note un pourcentage élevé de mâles (70 % et 56 %). En revanche, l'été et au cours de la dernière période de reproduction des femelles, les taux restent inférieurs à 50 %. Mais le nombre de mâles dans chaque prélèvement n'est pas suffisant pour permettre de tirer des conclusions valables sur les variations de sex-ratio par exemple, comme CLERET (1966) l'a montré à propos des populations naturelles de *Jaera albifrons*.

3. *Les juvéniles*

Les variations du pourcentage de cette catégorie par rapport à la population totale sont caractérisées par des maximums de fréquence successifs situés tous les trois mois en 1966 et 1967 (Fig. 3). Seul le dernier maximum de 1966 et le premier de 1967 sont séparés par une durée de quatre mois. Ces pulsations régulières correspondent à celles que nous avons constatées chez les femelles gestantes, et l'on peut se demander s'il s'agit du résultat des portées successives de femelles gestantes de la même génération, ou de jeunes qui appartiendraient à une nouvelle génération.

L'analyse des histogrammes, de tailles en mm (1966), et par stades (1967) peut nous permettre de répondre, en partie, à cette question.

II. — VARIATIONS AU COURS D'UN CYCLE ANNUEL (1966) DE LA TAILLE DES INDIVIDUS DE LA POPULATION CONSIDÉRÉE (Fig. 4)

Au mois de janvier 1966 les différents individus composent la génération mère ou G^1. De janvier à mars, le vieillissement de cette génération, qui vient de passer l'hiver, se traduit par une augmentation de la taille; elle est composée d'individus nés en 1965. La période de gestation maximale a lieu en mars (35 % de femelles gestantes, fig. 1). Les femelles gestantes de G_1 sont des femelles âgées (mode dans la classe 8 - 8,5 en février, 7 - 7,5 en mars, fig. 4). Certaines sont encore présentes en avril. C'est au cours de ce mois qu'apparaissent les jeunes issus de leurs portées (mode à 4 - 4,5), jeunes qui vont composer la seconde génération

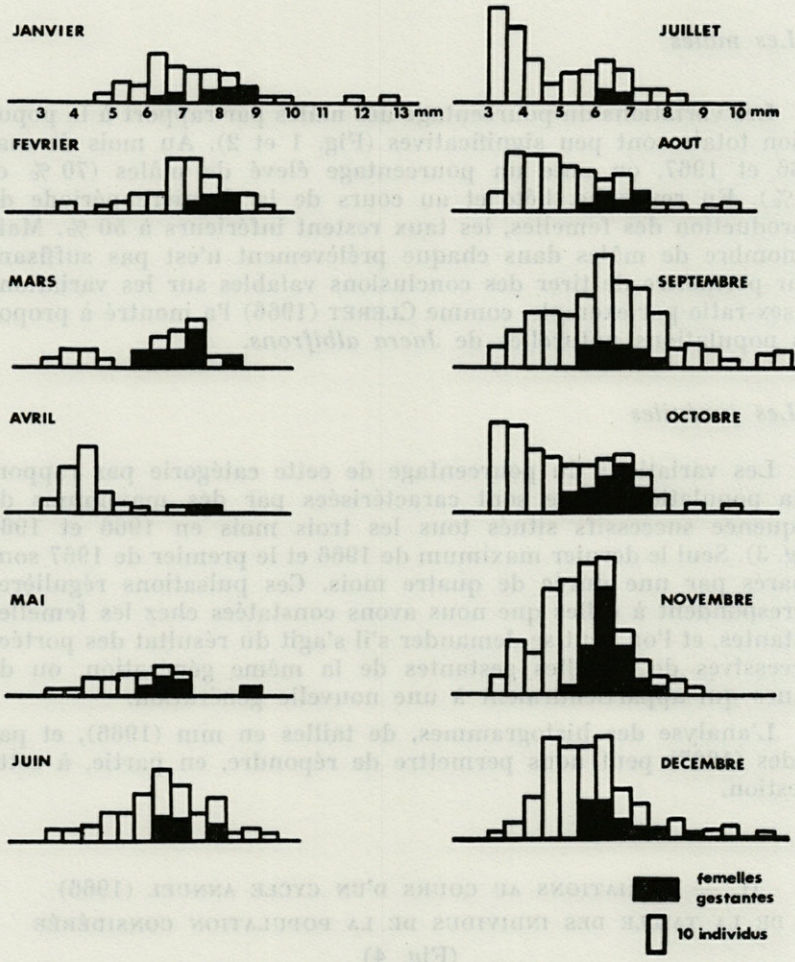


FIG. 4. — *Idotea viridis* (Slabber). Répartition mensuelle des tailles des individus de toutes les catégories (1966).

G_2. Les femelles gestantes de G_2 sont présentes en mai et surtout en juin (Fig. 4). Dès le mois de juillet les jeunes issus de ces portées et qui appartiennent à une troisième génération G_3 font leur apparition (mode dans la classe 3 - 3,5) et second maximum (40 %, fig. 3). En août certaines femelles sont encore gestantes (17,1 %); elles appartiennent certainement à G_2. Dans ce cas il s'agit soit, d'une seconde portée de ces femelles, soit de la première de femelles tardives de la même génération. En septembre, la population croît en nombre et des femelles de plus en plus nombreuses participent

à la reproduction. En octobre, une nouvelle poussée de juvéniles (64 %, fig. 1, mode à 3 - 3,5, fig. 4) apparaît : ces individus sont issus des dernières portées de femelles gestantes de G_2 en août et des premières de femelles gestantes qui appartiennent à G_3. Ces deux générations mère et fille, G_2 et G_3, sont étroitement imbriquées et il est impossible de les dissocier. Les classes les plus âgées de G_2 disparaissent en octobre et seules les femelles de G_3 sont gestantes en novembre (49,6 %, fig. 1). Les jeunes issus de cette dernière période reproductrice de l'année 1966 nous amènent à considérer les résultats obtenus en 1967.

III. — Variations au cours d'un cycle annuel (1967) du nombre d'articles du flagellum antennaire (stades) des individus de la population considérée (Fig. 5)

En février les juvéniles issus de G_3 (43,8 % de la population totale) constituent en partie la nouvelle génération G_1 de 1967. Celle-ci se compose en effet d'individus âgés qui appartiennent à la dernière génération G_3 de 1966 et de jeunes issus de G_3 (février stade 4 et 5, fig. 5). En mars et en avril, certaines femelles de G_1 sont gestantes et, une nouvelle génération G_2 apparaît en mai (maximum de juvéniles 68,7 %, fig. 3). Les femelles gestantes de cette génération donnent naissance en août à des jeunes (56 % de la population totale, stade 4) qui vont constituer la troisième génération G_3. En septembre il est impossible de distinguer les dernières femelles gestantes de G_2 des premières de G_3. Cette difficulté apparaît lors d'un relai de génération comme en 1966. Les gestations de septembre-octobre se traduisent par l'apparition en novembre de juvéniles (stade 4) dont certains appartiennent à G_3 et d'autres à G_4. La gestation des femelles de G_3 se poursuit en décembre.

IV. — CONCLUSIONS

L'étude du cycle reproducteur d'*Idotea viridis* en 1966 et 1967 permet de montrer que la période de reproduction de cet Isopode est continue; cependant il est possible de distinguer la succession annuelle de trois générations. Si les relais entre ces différentes générations sont nets pour les deux premières, il n'en est pas de même pour la seconde et la troisième. En effet, il est très difficile de suivre l'évolution des femelles gestantes car leur croissance cesse

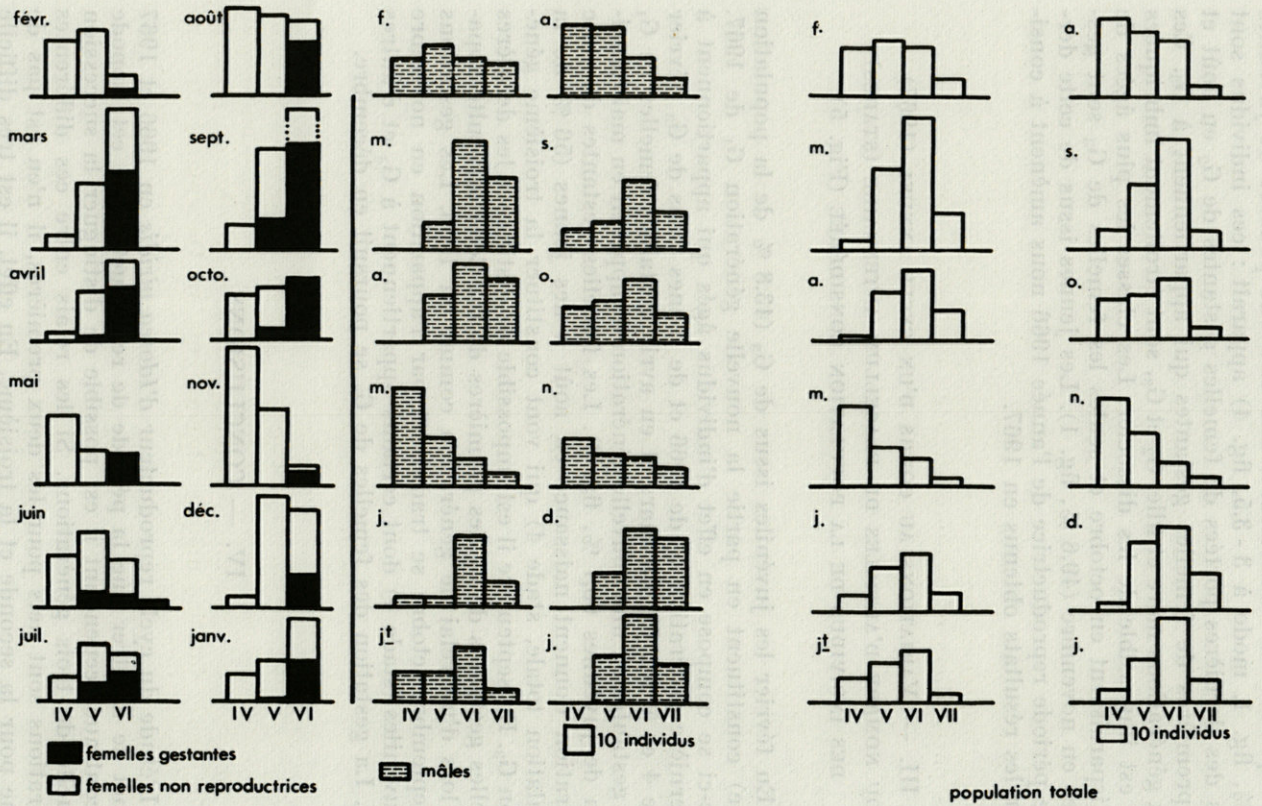


FIG. 5. — *Idotea viridis* (Slabber). Répartition mensuelle par stades (1967).

après le stade VI, et la majorité d'entre elles sont gestantes à ce stade.

Malgré ces difficultés nous avons pu mettre en évidence les modalités générales du cycle reproducteur de cette Idotée de notre région.

Les animaux des différentes générations ont une durée de vie assez brève, 4 à 5 mois, et la fraction reproductrice de la population est toujours faiblement représentée, peut être en raison de la période de reproduction continue. C'est à la fin de l'automne que la population est quantitativement la plus abondante : il reste cependant délicat d'apprécier la biomasse constituée par cet Isopode. Ces caractères particuliers et la diminution de la longévité de l'espèce sont les différences essentielles qui existent avec les espèces atlantiques plus nordiques.

Selon HOWES dans l'Essex et MUUS au Danemark, la reproduction d'*Idotea viridis* cesse en hiver. HOWES note l'apparition des premiers jeunes et MUUS celle des premières femelles gestantes en mai. Ce dernier pense que l'espèce " has presumably only two generations " et que les femelles de la première génération ont deux portées.

Quant aux autres Isopodes dont le cycle reproducteur a été étudié à Arcachon par AMANIEU (*Porcellio scaber*, 1965) et par SALVAT (*Eurydice affinis* et *Eurydice pulchra*, 1966), ils présentent tous une ou deux générations, et un repos sexuel hivernal. Celui-ci est provoqué par une chute de la température du milieu où ils vivent. La reprise de l'activité reproductrice correspond à un réchauffement du milieu entre février et mars.

Les conditions de température qui règnent dans les bassins saumâtres de notre région ne permettent pas de savoir si ce facteur a une influence directe sur le maintien annuel de la reproduction d'*Idotea viridis*. En revanche le problème des rapports trophiques de cet Isopode avec d'autres organismes peut avoir plus d'importance.

HOWES (1939) étudiant la population d'Idotées de New-England Creek, dans l'Essex, avait remarqué que cette espèce se nourrissait des zoïdes d'un Bryozoaire, *Membranipora crustulenta* var. *fossaria*. MUUS (1967) fait les mêmes observations au Danemark. Or, une autre espèce, *Conopeum seurati*, vit dans les étangs saumâtres de notre région, où elle est très abondante. *Idotea viridis* se nourrit des zoïdes de ce Bryozoaire quand les colonies atteignent leur développement maximum, au printemps et en automne. (SACCHI (1967) parle, au sujet de ce Chilostome, d'une véritable explosion automnale). Ces colonies se maintiennent en hiver dans certaines stations. Les périodes maximales de reproduction d'*Idotea viridis*, en novem-

bre 1966 et septembre 1967, correspondent aux mois où le développement des colonies de *Conopeum seurati* est le plus important. En outre nous avons pu observer en élevage que l'Isopode étudié avait un régime préférentiel carnivore; il s'attaquait aux Algues *(Ulva)* ou aux Monocotylédones *(Ruppia)* quand il était privé de toute nourriture animale.

Il ne fait aucun doute, comme l'avait déjà souligné HOWES, que ces rapports trophiques maintiennent une reproduction continuelle dont la conséquence est d'entretenir au sein de ces milieux particuliers, une production élevée.

Ainsi PÉRÈS écrivait-il en 1961 « lorsque le peuplement est dominé par des espèces à cycle biologique bref, mais de petite taille (Amphipodes ou Isopodes par exemple), la biomasse peut être faible et impliquer cependant une production assez élevée en raison de la succession rapide de plusieurs générations pendant la saison favorable ».

RÉSUMÉ

L'étude du cycle reproducteur d'*Idotea viridis* (Slabber) des étangs saumâtres de la région d'Arcachon est réalisée à partir de prélèvements mensuels effectués dans ces milieux. L'activité reproductrice de cet Isopode est suivie d'après les variations mensuelles et saisonnières des différentes catégories de femelles, à savoir : femelles gestantes dont le marsupium contient un ou plusieurs œufs ou embryons, femelles dites vides qui ont libéré leur portée et qui sont encore pourvues d'oostégites, et enfin des femelles non reproductrices sans oostégites.

Les variations des pourcentages des différentes catégories de femelles permettent de suivre le déroulement du cycle reproducteur : la période reproductrice s'étale ainsi tout au long de l'année et les générations successives s'imbriquent plus ou moins entre elles; cependant, quatre générations annuelles ont pu être distinguées. L'évolution de la fraction mâle de la population considérée vient confirmer ces faits.

BIBLIOGRAPHIE

AMANIEU, M., 1965. Cycle reproducteur annuel à Arcachon d'une population maritime de *Porcellio scaber scaber* Latreille, 1804 (Isopode terrestre). *C.R. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris,* **260** : 5907-5910.

CLERET, J.J., 1966. Le rapport numérique des sexes dans quelques populations naturelles de *Jaera albifrons* Leach. *Bull. Soc. linn. Normandie,* **10** (7) : 155-161.

HOWES, N.H., 1939. — Observations on the biology and post embryonic development of *Idotea viridis* (Slabber) (Isopode, Valvifera) from New England Creek, South-east Essex. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **23**: 279-310.

JANSSON, A.M., 1967. Diatoms and microfauna, produces and consumers in the *Cladophora belt. Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh. (Sonderbd)*, **2**: 281-288.

MATSAKIS, J., 1956. Développement post-embryonnaire d'*Idotea viridis* (Slabber) provenant de l'étang de Leucate (comparaison avec *Idotea viridis* de New England Creek, étudiée par HOWES). *Vie Milieu*, **7** (2) : 287-300.

MUUS, B.J., 1967. The fauna of Danish Estuaries and Lagoons. Distribution and Ecology of Dominating species in the Mesohaline zone. *Medd. Danm. Fisk. Havunders*, N.S., 5 (1) : 3-316.

NAYLOR, E., 1955 a. The diet and feeding mechanism of *Idothea. J. mar. biol. Ass. U.K.*, **34**: 347-355.

NAYLOR, E., 1955 b. The life cycle of the Isopod *Idotea emarginata* (Fabricius). *J. Anim. Ecol.*, **24**: 270-281.

PÉRÈS, J.M., 1961. Océanographie biologique et biologie marine. Tome I : La vie benthique. Paris, P.U.F., 541 p.

SACCHI, C.F., 1967. Rythmes des facteurs physico-chimiques du milieu saumâtre et leur emploi comme indice de production. *Problèmes de Productivité Biologique*. Masson et Cie éd., 131-181.

SALVAT, B., 1966. *Eurydice pulchra* Leach, 1815, *Eurydice affinis* H.J. Hansen, 1905 (Isopodes Cirolanidae). Taxonomie, Ethologie, Ecologie, Répartition verticale et Cycle reproducteur. *P.V. Soc. linn. Bordeaux*, **103**: 3-77.

TINTURIER-HAMELIN, E., 1963. Polychromatisme et détermination génétique du sexe chez l'espèce polytypique *Idotea balthica* (Pallas). *Cah. Biol. mar.*, **4** (5) : 479-591.

DISCUSSION

de la communication de P.-J. LABOURG

PANOUSE. — Si de telles études sont indispensables à la compréhension des biocenoses, leur utilité dépend étroitement de la précision des déterminations spécifiques. A cet égard, le choix d'*Idotea viridis* est heureux car c'est une des rares espèces d'Idotées européennes dont la définition ne prête pas à confusion, la taxonomie du genre *Idotea* semblant entièrement à revoir.

LABOURG. — A ce sujet je tiens à remercier Mme DAGUERRE DE HUREAUX qui s'intéresse à cette taxonomie du genre *Idotea* et qui a bien voulu examiner les échantillons d'*Idotea viridis* de la région d'Arcachon.

DEN HARTOG. — Does *Idotea viridis* eat only bryozoans, or does it digest also plant materials ? I myself found this species mainly on *Ruppia* and *Zostera*. *Idotea granulosa* eats small Rhodophyceae, and brown and green algae; its colour seems dependent on the food. It is known about *Idotea baltica* that this species consumes mainly diatoms and *Cladophora*. Therefore I should be surprised when *Idotea viridis* is an obligate carnivorous species.

LABOURG. — Dans les étangs saumâtres de la région d'Arcachon, *Idotea viridis* se nourrit de Bryozoaires, d'Oligochètes et d'Amphipodes (*Corophium insidiosum*). Cet Isopode est aussi nécrophage. Ces faits ont été soulignés par HOWES, NAYLOR et SYWULA. Quand la nourriture animale fait défaut, *Idotea viridis* peut devenir herbivore.

AMANIEU. — Peut-on définir une technique d'échantillonnage suffisamment précise pour permettre des comparaisons géographiques à partir de récoltes effectuées par divers auteurs ?

LABOURG. — Une technique d'échantillonnage en milieu saumâtre est particulièrement difficile à établir. Nous avons choisi comme dimension de référence un poids du support habituel de la phase semi-sédentaire de ces milieux, ce qui nous a permis d'envisager une étude des variations quantitatives de certaines populations de Péracarides et d'*Idotea viridis* en particulier. En outre pour le support *Cladophora* par exemple, des comparaisons pourront être établies avec les résultats obtenus par JANSSON (1967).

QUELQUES ASPECTS DE L'ÉTHOLOGIE DU CRABE TERRESTRE *GECARCINUS PLANATUS* STIMPSON, DE L'ATOLL DE CLIPPERTON

par P. NIAUSSAT et J.P. EHRHARDT

Division de Biologie générale et Ecologie du Centre de Recherche du Service de Santé des Armées, Muséum national d'Histoire naturelle, C.N.R.S. Zones arides Paris

SUMMARY

Some aspects of the ethology of the terrestrial crab *Gecarcinus planatus* Stimpson have been observed in the atoll of Clipperton, one of its elective territory (109°13′ long. West and 10°18′ lat. North).

In this atoll, this brachyuran burrows in the detritic coral sands, in which its habitat is established. This typical coral habitat is described and the ones it organizes in the humus of the coconut palm plantations, or in the earth artificially brought by man for gardens.

Water needs : brackish water of the lagoon, or sea water of the ocean. Sex ratio. Sexual behaviour. Food habits. Resistance to fasting, to dry heat, to organic phosphates. Eventual toxicity to man by ingestion.

Le Décapode Brachyoure *Gecarcinus planatus* Stimpson est un Gécarcinidé dont l'aire de dispersion actuellement connue est localisée à la zone est du Pacifique, plus particulièrement à la province panaméenne.

Selon GARTH (1965), on le trouve sur les rivages continentaux nord-américains, depuis la basse Californie jusqu'à Acapulco. Insulairement,

il a été signalé aux Revilla Gigedo, à Clipperton, et à l'île Malpelo, en face des côtes colombiennes. Il semble donc assez étroitement localisé. Pour ce même auteur, auquel nous nous référons entièrement en ce qui concerne la systématique de ce Brachyoure, il entrerait en synonymie avec *Gecarcinus malpelensis* Faxon, 1893, et avec *Gecarcoïdea lalandeï* Lenz 1901, à ne pas confondre avec *Gecarcinus lalandi* Milne Edwards 1837 (Garth, 1965).

Nous voudrions rapporter ici quelques observations éthologiques que nous avons pu faire à son sujet, au cours d'une mission de trois mois et demi à l'Atoll de Clipperton, en 1967.

Après avoir rappelé rapidement quelques caractéristiques morphologiques du Crabe, nous évoquerons les particularités physiques de Clipperton, puis noterons quelques-unes des adaptations éthologiques et physiologiques de ce Brachyoure à ce biotope assez particulier. Nous soulignerons surtout les caractères de son habitat, et ses facultés de résistance aux différences de salinité. En conclusion, ces observations nous suggèreront quelques réflexions sur certains aspects possibles de la biologie de ce Gécarcinidé.

A. — RAPPEL MORPHOLOGIQUE

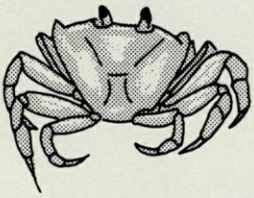
Gecarcinus planatus Stimpson est un Décapode Brachyoure Brachyrhynque dont les formes larvaires et le développement sont encore peu connus. Sa description morphologique a été faite par Stimpson (1860), Rathbun (1918), Schmitt (1939), Hertlein et Emerson (1957), Garth (1948), ainsi que, synonymement, par Faxon (1893) et Lenz (1901).

Adulte, il se présente comme un Crabe de taille moyenne, de coloration rouge-orangée, la face dorsale légèrement plus sombre que la face ventrale; ce Brachyoure marcheur n'est pas très agile, mais se promène néanmoins en tous endroits sur l'atoll. Il escalade les stipes de Cocotiers, les tas de rochers coralliens, et se glisse adroitement sous les lianes d'*Ipomea pes caproe* (L.). On le trouve, sur cet atoll, absolument partout. Il se déplace aussi aisément de face qu'en arrière ou sur les côtés.

En mai 1967, nous avons relevé les dimensions suivantes sur un exemplaire adulte mâle :

— largeur : 50 millimètres,
— longueur : 47 millimètres,
— épaisseur : 25 millimètres,
— longueur de la main : 35 millimètres (voir figure n° 1 et photo n° 2).

GECARCINUS PLANATUS STIMPSON 1860		
CLIPPERTON - Juin 1968		
Exemplaire ♂	MENSURATIONS	
LARGEUR	A-B	60
LONGUEUR	C-D	47
EPAISSEUR	E-F	25
LONGUEUR DE LA MAIN	G-H	35



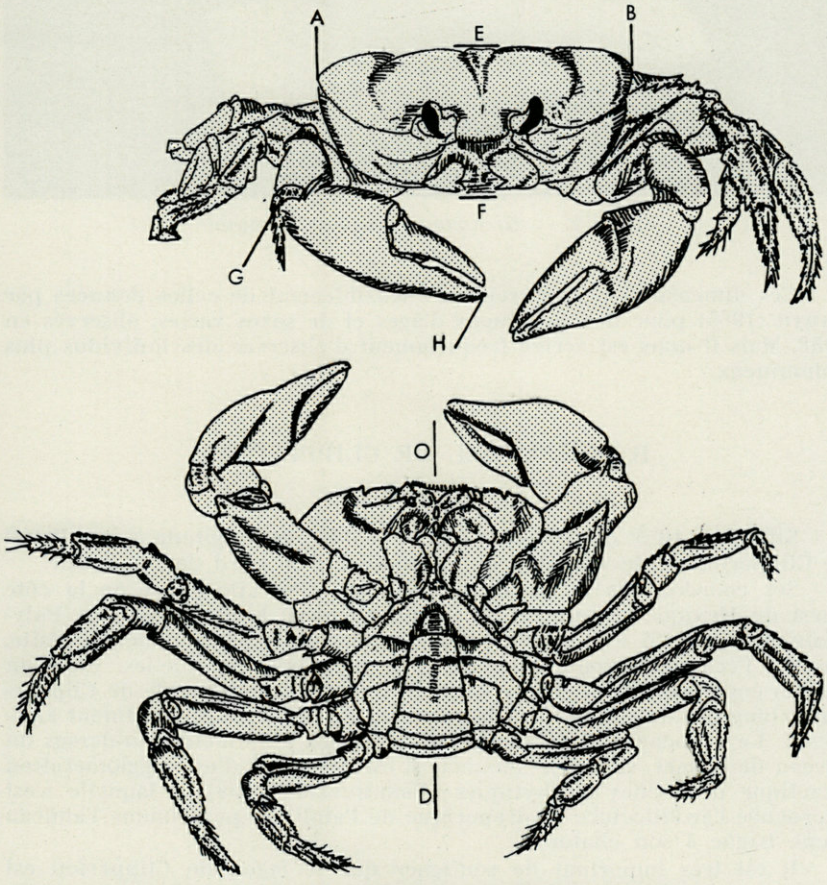


FIG. 1. — Dimensions d'un exemplaire ♂ adulte.

PHOTO 2. — *Gecarcinus planatus* Stimpson.

Ces dimensions ne diffèrent pas sensiblement de celles données par GARTH (1965) pour des spécimens d'âges et de sexes variés, observés en 1958. Mais il nous est arrivé fréquemment d'observer des individus plus volumineux.

B. — L'ATOLL DE CLIPPERTON

Situé par 10°9′ de latitude nord et 109°18′ de longitude ouest, l'atoll de Clipperton est le seul atoll du Pacifique est au nord de l'Equateur.

Ses coordonnées le placent à environ 1 300 kilomètres de la côte ouest du Mexique (Acapulco) et à environ 4 000 kilomètres de la Polynésie française. Il est inhabité et ne reçoit pratiquement aucune visite, étant à l'écart des routes maritimes et aériennes habituelles. C'est un témoin émergeant de la chaîne sous-marine appelée « Dorsale de Clipperton », longeant du sud-est au nord-ouest le rivage ouest du continent américain. Le « Rocher » de Clipperton, culminant à 29 mètres au-dessus du niveau de la mer, en est le sommet. Il est constitué d'une agglomération chaotique de roches trachytiques (OBERMULLER, 1959), à laquelle s'est accrochée l'architecture madréporique de l'atoll, un peu comme l'anneau d'une bague à son chaton.

Il est très important de souligner que le lagon de Clipperton est un lagon *entièrement fermé* depuis environ cent ans (BELCHER, 1843;

NIAUSSAT, EHRHARDT, PIOZIN, 1968). Cela lui confère une physionomie biologique particulière.

Les dimensions approximatives de l'atoll sont les suivantes :

Diamètre : 3 km 500.

Circonférence : 10 à 12 km.

La couronne de corail mort qui entoure le lagon fermé a approximativement une largeur de 400 mètres en son point le plus large et de 30 mètres au point le plus étroit. La crête de l'atoll culmine, au-dessus du niveau de la mer, à 4 mètres.

Le sol lui-même de l'atoll est constitué de rocher corallien très érodé, crevassé, noirci par des microorganismes, coupant et acéré. En de multiples endroits, il est recouvert par la végétation d'une liane rampante succulente, *Ipomea pes caproe,* qui s'est développée depuis environ une cinquantaine d'années (SACHET, 1963).

En plus d'*Ipomea,* il existe sur l'atoll deux ou trois boqueteaux de *Cocos nucifera,* apparus eux aussi depuis peu de temps (SACHET, 1963). Mais en de nombreuses zones, le terrain d'origine coralliaire est absolument dénudé, et l'érosion a transformé le rocher madréporique en une sorte de sable grossier, détritique, de granulométrie variable, mais fréquemment assez fin. On peut fouir aisément ce sable coralliaire.

Du côté de l'Océan, la crête de l'atoll descend très rapidement, suivant une pente accusée, vers une bordure récifale battue par les vagues, où la marée se fait sentir. C'est un récif bordant d'une largeur de 50 à 100 mètres, constellé de gros rochers erratiques, type « Têtes de nègre ». Il se termine brusquement par une chute accore vers des fonds plus marqués : à ce niveau, la houle déferle et provoque fréquemment une barre parfois difficile à franchir avec des embarcations légères.

Du côté du lagon, la couronne corallienne s'enfonce assez lentement sous les eaux lagunaires, en formant des sortes de « marches d'escalier » de faible hauteur chacune; ces « micro-falaises » coralliaires sont creusées et « taraudées » d'une infinité de cavités plus ou moins profondes; tortueuses irrégulières, recouvertes par l'auvent que forme au-dessus d'elles la table coralliaire. Le pourtour du lagon est de faible profondeur (0 m, 30 à 2 m ou 3 m). Sur cette sorte de plate-forme lagunaire pousse toute une végétation de Phanérogames d'eau saumâtre, où se localise l'essentiel de la faune, pauvre d'ailleurs, du lagon (Isopodes Ligiidés) (NIAUSSAT, EHRHARDT, PIOZIN, 1968; SACHET, 1962), et d'Algues (Characées surtout).

— *Tel est le biotope clippertonien de Gecarcinus planatus* Stimpson : ce sont ces différentes structures, coralliaires ou trachytiques, ces différentes zones de végétation (Ipomea, Cocos, Phanérogames aquatiques) et enfin ces deux milieux aquatiques (océanique, à l'extérieur, et lagunaire, plus ou moins saumâtre, à l'intérieur de l'atoll) qui sont offerts à *Gecarcinus planatus* pour s'y adapter, s'y développer, y vivre, s'y reproduire.

Avant d'exposer la manière dont ce Gécarcinidé semble se tirer de ce problème, nous allons rapidement indiquer quelques caractéristiques

climatologiques de l'atoll :

Les températures diurnes et nocturnes varient peu :
ainsi : pour le mois de juin 1967 :
Maxima : 28°,3 ± 1,24 C — Minima : 24° ± 1,02 C;
pour le mois de juillet 1967 :
Maxima : 28°,3 ± 0,81 C — Minima : 24°,1 ± 0,97 C

Les vents dominants sont l'alizé du nord-est, amenant le beau temps (surtout automne, hiver, début du printemps) et les vents du sud-ouest, amenant généralement la pluie (surtout printemps et été).

Ces pluies, abondantes, provoquent une rapide et importante variation du niveau de l'eau du lagon (niveau mesuré à l'aide d'une échelle de marée géodésiquement nivellée), variation qui n'est pas en rapport avec le niveau de l'Océan (Obermuller, 1959). Cela laisse supposer qu'il n'y a pas — *ou très peu* — de communications souterraines entre la cuvette lagunaire et l'Océan. Par ailleurs, ces chutes massives d'eau de pluie sont probablement à l'origine de l'abaissement important de la salinité de l'eau du lagon : celle-ci, en effet, est pratiquement douce en surface, 3 à 4 gr °/₀₀ (ClNa) jusqu'à une profondeur de 8 à 10 mètres. Au-delà, elle présente une salinité (ClNa °/₀₀) de plus en plus forte, bien que répartie d'une manière hétérogène, au fur et à mesure que l'on descend vers le fond du lagon (que nous avons sondé à 34 mètres en 1967). En plusieurs endroits du fond, nous avons trouvé une teneur en ClNa comparable à celle de l'Océan (32 °/₀₀).

Toutes ces observations, que nous ne pouvons exposer en détail ici, sont rapportées dans un précédent travail (Obermuller, 1959) et fournissent des arguments non négligeables en faveur d'une absence de communications — ou de communications à très faible débit — entre ce lagon, devenu ainsi un milieu biologiquement isolé du biotope océanique, et le large.

Il était nécessaire d'insister un peu longuement sur la description de cet atoll, car *Gecarcinus planatus* s'y est heureusement adapté et y a conformé sa biologie, puisqu'il l'a parfaitement colonisé : il s'y est multiplié à un point tel que les visiteurs successifs de Clipperton ont toujours été frappés par la densité extrêmement élevée de sa population (Sachet, 1963).

Le grand nombre de ces « Crabes rouges » est en effet impressionnant. A certains moments de l'histoire de Clipperton, on a pu les considérer comme un véritable fléau (Schmidt, 1939). Les photographies n^{os} 3 et 4 permettent de se faire une idée de cette densité de Gécarcinidés sur l'atoll : le cadre de bois posé sur le sol représente une surface d'un mètre carré. Ces photographies, bien entendu, ne peuvent prétendre à rien d'autre qu'à fournir une idée de l'abondance de ce Crabe à Clipperton. Leur densité n'est pas la même en tous endroits de l'îlot. Cependant, en multipliant les comptages en différents endroits de l'île, en comparant les moyennes, en

PHOTO 3. — Abondance de *Gecarcinus planatus* Stimpson à Clipperton.

PHOTO 4. — Abondance de *Gecarcinus planatus* Stimpson à Clipperton.

les pondérant, et en extrapolant les résultats à la surface entière de l'îlot, nous sommes arrivés (au cours de la mission 1968), à l'appréciation quantitative suivante : la population actuelle d'adultes, de *Gecarcinus planatus* Stimpson, sur l'atoll de Clipperton, s'élèverait à plus de 10 millions d'individus.

C. — LES HABITATS DE *GECARCINUS PLANATUS* STIMPSON

Hôte de l'atoll exondé, *Gecarcinus planatus* a une activité permanente : si l'on peut considérer, en effet, que cette activité est principalement nocturne (GARTH, 1965), il n'en reste pas moins que, dans la journée, on peut en observer des centaines en déplacement. Les photographies jointes en font foi. Néanmoins, ce Crabe fuit, dans la mesure du possible, l'exposition directe aux rayons solaires et évite la lumière éclatante des plages de sable détritique coralliaire, dans les jours de beau temps. Il regagne alors ses repaires, s'abritant dans les trous du sol coralliaire qu'il peut trouver, dans tous les interstices des micro-falaises de la rive lagunaire, dans toutes les anfractuosités qu'il rencontre : il y stationne, mais il est difficile de savoir s'il s'agit là de simples refuges provisoires ou d'habitats permanents possédant les caractéristiques écologiques d'un terrier plus ou moins définitif.

Pour apporter une solution à ce problème, nous avons observé et décrit systématiquement les différents habitats de ce Brachyoure. Nous nous sommes alors aperçu que *Gecarcinus planatus* peut élire son domicile dans des micro-biotopes très divers, parfois élémentaires et, dirions-nous, « de fortune », adoptant pour son usage soit un abri occasionnel dont il semble se contenter, soit au contraire des abris beaucoup plus élaborés, aménagés jusqu'à un certain point par lui-même, par fouissement. Il y a ainsi, à première vue, une sorte de « gradation » dans la technique d'élection des territoires et des habitats de ce Gecarcinidé. Il ne nous est pas encore possible de dire si ces différences de choix d'habitat correspondent ou non à des différences d'état physio-biologique.

Nous avons observé les habitats suivants :

C 1. Sous les lianes d'*Ipomea pes caproe*, qui forment de très grands tapis vert cru, au ras du sol coralliaire de l'atoll (voir photo n° 5). Les carapaces colorées de *Gecarcinus planatus* y piquent des points d'un rouge éclatant. Sous ces lianes, il semble que *Gecarcinus* ne cherche qu'un abri temporaire.

PHOTO 5. — *Gecarcinus planatus* Stimpson sous les lianes d'*Ipomea pes caproe*.

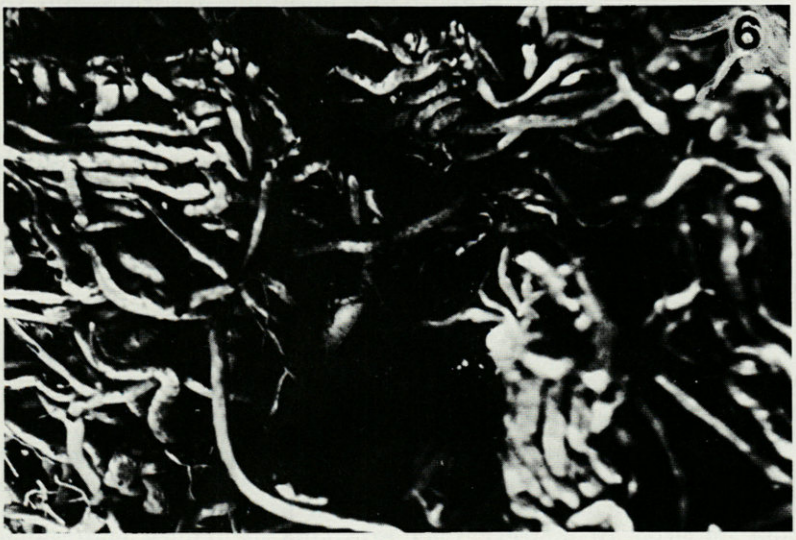


PHOTO 6. — *Gecarcinus planatus* Stimpson dans les racines de *Cocos nucifera* L.

C 2. Sur les stipes de *Cocos nucifera*, à la base des feuilles de Cocotier, dans l'interstice plus ou moins virtuel qui sépare, à leur naissance, les rachis des feuilles les uns des autres, dans la gaine fibreuse du tronc du Cocotier. Il cohabite là avec toute une population d'Arthropodes (Myriapodes, Forficules, Blattes, etc.) (Richard, Duval, Deloince, Gaillot, Niaussat, 1968). Il en est de même dans les racines mises à nu, de *Cocos nucifera* (Photo n° 6).

C 3. Sous tous les cailloux ou rochers de petite taille, détachés par l'érosion de la table coralliaire, qui parsèment le sol nu de l'atoll.

C 4. Sous les rebords coralliens « en auvent » qui forment la rive exondée du lagon : une population véritablement « grouillante » de *Gecarcinus planatus* s'abrite là, que ces trous soient à sec, ou qu'ils soient, en période de hautes eaux du lagon, recouverts par l'eau à peine saumâtre de celui-ci... (voir photo n° 7).

C 5. Sur les grandes étendues dénudées de sable coralliaire détritique de l'atoll exondé lui-même :

— malgré l'aridité et l'absence apparente, en dehors des périodes de pluie, d'eau sur ces grandes surfaces coralliaires arides, *Gecarcinus planatus* ne manque pas de coloniser aussi ce biotope :

— le sol est alors criblé d'une multitude de trous, qui sont des entrées de « terrier » à Gécarcinidés.
Ces trous sont aisément reconnaissables sur les photographies jointes et sur le film que nous avons pu prendre.

Ces zones sont absolument « minées », « sapées » par les terriers à Crabes. Très fréquemment, la pellicule de sable coralliaire, plus ou moins durcie et concrétée par les vents et les pluies, en surface, ne résiste pas au poids d'un homme et s'effondre sous les pas d'un marcheur, qui s'enfonce jusqu'à la cheville dans le sable plus sec sous-jacent, où les Gécarcinidés ont creusé leurs galeries (Photo n° 8).

Il est un autre aspect d'habitat de ces Crabes terrestres dans le sable détritique de l'atoll. Ce sont des sortes de monticules ressemblant vaguement à des petits tumulus, formés par l'accumulation de sable détritique meuble.

Ces monticules parsèment, de place en place, les grandes plateformes coralliaires rocheuses nues de l'atoll : leur hauteur est modeste, environ cinquante centimètres, mais leur diamètre assez grand (environ 10 mètres). Cela provoque de faibles mouvements de terrain : ces sortes de « termitières » (nous les avions baptisés « crabières ») semblent formées par le remaniement, au cours des

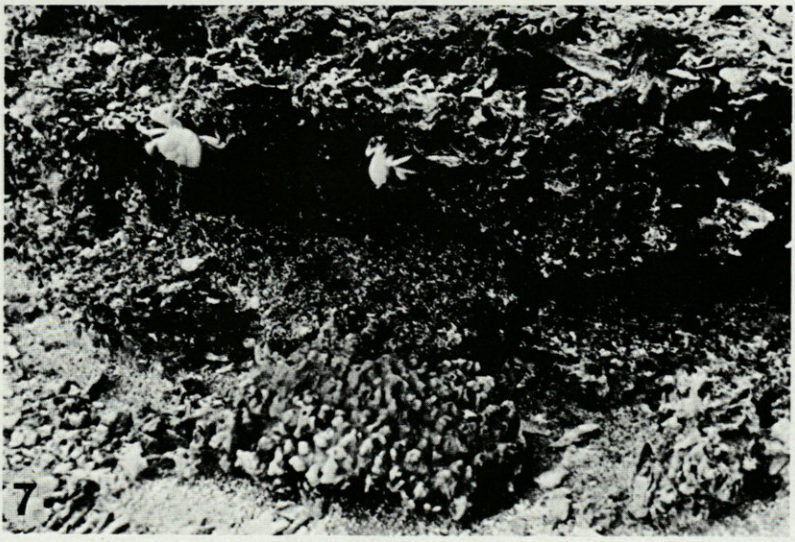


PHOTO 7. — *Gecarcinus planatus* Stimpson dans les microfalaises coralliennes du lagon.

PHOTO 8. — Zone de sables coralliaires minée par *Gecarcinus planatus* Stimpson.

ans, du sable détritique coralliaire par les Crabes Gécarcinidés eux-mêmes : à force d'y creuser des terriers, de les fouir, d'y cheminer, ils finissent par l'ameublir d'une manière telle que ce sable détritique s'affine, se pulvérise, devient plus léger, se laisse déformer et déplacer par les hôtes animaux, et finit par former ces petites montagnettes très basses, couvertes de « trous à Crabes », sur lesquelles on voit grouiller, au moment des périodes pluvieuses, des milliers de petits Gécarcinidés, de très petites tailles, comme si les formes adultes jeunes affectionnaient cet habitat certainement très humide. Il n'y a pas d'ailleurs, dans ces « crabières », que des jeunes *Gecarcinus planatus*. Nous les avons bien souvent explorées, et dans la terre de leur monticule nous avons également noté de nombreux petits Scolopendres, des larves de Chélicerates non identifiés, des larves de Drosophiles (Haeze, Wissocq, Barloy, Niaussat, 1967) que nous avons d'ailleurs pu, « in vitro », amener jusqu'au stade adulte, etc... Enfin il faut souligner que c'est surtout au moment des grandes pluies (qui, en 1967 ont commencé le 16 mai) que cette apparition des Crabes Gécarcinidés sur ces petits tumulus de sable détritique se place, comme si une très grande humidité favorisait la sortie des formes jeunes. Faut-il voir là quelque chose d'analogue à ce que Herreid et Gifford (1963) ont décrit pour un autre Crabe terrestre du continent américain (Amérique Centrale) : *Cardisoma quanhumi* Latreille ? Les terriers de ces derniers, profondément enfouis en terre humide, deviennent des micro-réserves d'eau adaptés à la biologie de ce Crabe, quelle que soit la salinité initiale de l'eau extérieure, eau douce, eau atmosphérique ou eau de mer. Dans ces micro-réserves d'eau des terriers, il y a, par le seul fait que le Crabe y séjourne, modification de la composition ionique de l'eau en question : mise en « balance métabolique » des ions de l'eau contenue dans les terriers avec l'eau de l'organisme du Crustacé lui-même.

Il est possible qu'il en soit de même pour notre *Gecarcinus planatus*. Cette multiplication brusque de formes jeunes évoque d'ailleurs, également, certains développements larvaires un peu particuliers, notés pour d'autres espèces de Crabes terrestres : développement « télescopé », partant d'un stade larvaire déjà assez avancé permettant à l'animal d'arriver plus rapidement à la forme adulte que chez les espèces océaniques (Willemoes-Suhm, 1875; Moreira, 1912). En serait-il de même pour le *Gecarcinus planatus* de Clipperton ?

Structure de cet habitat souterrain : les terriers d'enfouissement.

Il devenait intéressant d'explorer avec plus de précision la texture de ces « terriers à crabes », et de voir comment ce Gécar-

cinidé creuse, dans le sable meuble, ses galeries, jusqu'à quelle profondeur, et comment il y habite. Il convenait donc, pour ce faire, de pratiquer, dans ces terrains meubles ainsi habités, des sortes de « coupes » un peu analogues à des coupes stratigraphiques, ou à des « ruches ouvertes » en apiculture, pour chercher à mettre en évidence le cheminement sous terre de ces Brachyoures, et l'échantillonnage de leur population.

Nous avons profité de la colonisation intensive, par ces Gécarcinidés, de plate-bandes de terre arable (terre de jardin) apportée antérieurement par l'Homme et placée le long des plates-formes bétonnées d'une construction d'habitation, pour faire cette étude.

En effet, au cours de missions antérieures (1966), cette terre de jardin, bien meuble, avait été disposée, d'une manière fort commode pour nous, sur un dièdre de béton, dont l'arête horizontale correspondait à la racine des murs d'une maison d'habitation. Ainsi placée entre les deux flancs cimentés de ce dièdre, cette terre de jardin, prévue initialement pour faire des plantations de fleurs et de légumes, avait été immédiatement adoptée par un grand nombre de Crabes : ceux-ci y avaient tout d'abord creusé leurs terriers, et ensuite dévoré toutes les plantations...

Dans cette terre arable, dont le ciment fixait commodément les limites postérieures et inférieures, il était commode de pratiquer des coupes, d'y placer éventuellement des vitres pour protéger les galeries mises à jour et enfin d'y faire des photographies.

Nous avons ainsi exploré une aire totale d'environ 4 m² (1 mètre de largeur $\times$ 4 mètres de longueur) sur une profondeur de 80 cm en y pratiquant successivement une dizaine de coupes verticales et autant d'horizontales.

On peut résumer les constatations faites grâce à ce procédé de la manière suivante :

la terre de la surface choisie pour une première observation, d'une aire approximative de 1 m 50 $\times$ 0 m 87 (environ 1 m², 30) apparaît comme gonflée, comme soulevée de la profondeur, par les Crabes fouisseurs. On y note quatre orifices assez larges (5 cm environ) s'enfonçant en pente douce vers la profondeur, et deux autres orifices plus petits, collés au ras du mur vertical de ciment. Ces différents orifices sont situés, approximativement, à 20 cm les uns des autres. Leur orientation est à peu près opposée deux à deux, soit au N.-E. et au N.-O.

A l'aide de grands verres à vitre, on pratique des coupes horizontales successives dans la terre meuble, en partant du sommet du tumulus. Ces coupes permettent de mettre en évidence des galeries d'environ 7 centimètres de hauteur au plafond, s'enfonçant suivant une pente de 30 % approximativement, en faisant des coudes à angle droit, jusqu'à une profondeur de 12 à 15 cm. La longueur

totale de la galerie est de 33 cm. En bout de la galerie, la hauteur de voûte est de 5 cm. A cette profondeur, on constate la présence d'un *Gecarcinus* mâle. Plus profondément, on constate un branchement, vers l'est, sur cette première galerie, branchement qui remonte vers la surface et rejoint un des orifices de surface précédemment décrits. Cela forme comme un pont, où l'on observe un nouveau mâle de *Gecarcinus,* de taille moyenne. Une coupe horizontale plus profonde (17 à 18 cm) permet de mettre en évidence un diverticule orienté vers le nord-ouest, où l'on trouve successivement un tout petit *Gecarcinus planatus* mâle, pas plus large qu'une pièce d'un 1/2 franc, un autre *Gecarcinus* mâle, de taille moyenne, puis, un peu plus profondément, un nouveau mâle de *Gecarcinus,* ainsi qu'un minuscule Grapsidé (*Grapsus grapsus* ?) : c'est le seul Brachyoure non Gécarcinidé que nous avons observé ici, hôte sans doute très occasionnel d'un terrier de Gécarcinidé. Vers la partie moyenne de cette galerie, on observe la présence d'un petit orifice donnant accès vers une nouvelle galerie, étroite, orientée au N.E., on y met en évidence deux Crabes mâles, de taille moyenne. Enfin une cinquième coupe horizontale, intéressant les orifices les plus nord du tumulus, et passant à la profondeur de 10 cm environ, permet de mettre en évidence un nouvel exemplaire de Gécarcinidé mâle (galerie orientée vers l'ouest). Dans une autre galerie orientée vers le S.E., un autre mâle est encore trouvé. En poussant jusqu'à 20 cm de profondeur l'exploration de cette coupe, on trouve enfin un autre mâle de *Gecarcinus,* de taille moyenne.

Soulignons que, jusqu'à présent, au cours de cette exploration, et dans aucune des galeries mises en évidence, nous n'avons découvert de *Gecarcinus planatus* femelle.

C'est alors que, en réexaminant les galeries de ce terrier, ainsi mises à jour, nous avons pu constater un diverticule très profond branché sur une des galeries située vers la partie centrale du tumulus. Dans ce diverticule, une *seule femelle* de bonne taille résidait.

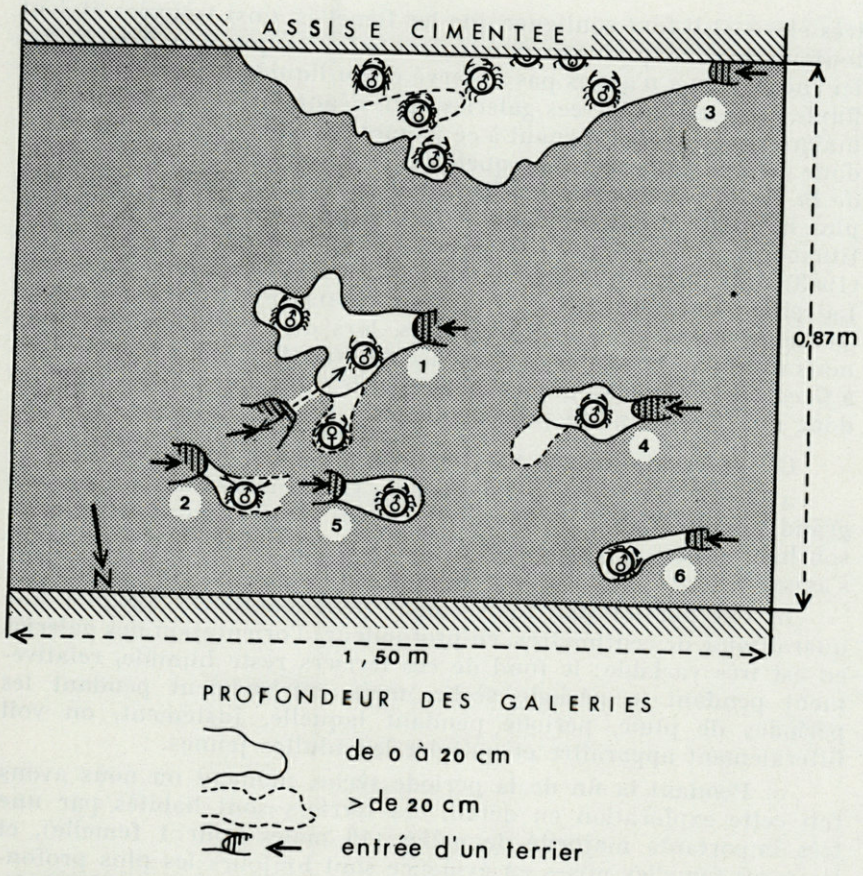
Il semble donc légitime de considérer qu'à cette période de l'année, et au moins pour ce tumulus, il existe une grande prédominance des mâles par rapport aux femelles. Dans le cas de ce terrier, le rapport des sexes est de 10 mâles pour 1 femelle.

On peut schématiser, sur la figure suivante, la position respective de ces différents individus mâles et femelles de Gécarcinidés dans leurs galeries souterraines respectives.

Les plus grandes profondeurs observées, ont été les suivantes :

en (1) = 20 centimètres,
en (3) = 23 centimètres et 21 centimètres,
en (4) = 24 centimètres.

Toutes ces galeries communiquent entre elles.



Positions respectives des mâles et des femelles de *Gecarcinus planatus* Stimpson dans un terrier (Atoll de Clipperton).

Enfin, il faut ajouter que nous n'avons trouvé d'eau liquide au fond d'aucune de ces galeries, ni même de boue humide et fluide, même dans le diverticule où nichait la femelle. Cette observation a été faite le 28 avril 1967, donc avant les importantes chutes de pluie des mois de mai et juin.

Une observation, conduite quelques jours plus tard, sur un deuxième tumulus, a permis de faire des constatations absolument analogues. Plus particulièrement, on a pu observer des galeries allant jusqu'à 35 cm de profondeur, habitées par une population totale de *Gecarcinus planatus* Stimpson de 13 individus, dont onze mâles pour deux femelles. Le rapport des sexes est donc là encore

très élevé, et il faut souligner que les femelles ainsi trouvées étaient toujours beaucoup plus profondément enfouies que les mâles. Enfin, ici encore, nous n'avons pas observé d'eau liquide ni même de boue fluide dans le fond de ces galeries, qui, néanmoins, étaient humides malgré la sécheresse régnant à ce moment en surface de l'atoll. Il est donc logique de penser que, quelques jours plus tard, *après le début de la période des grandes pluies*, ces terriers ont dû être beaucoup plus humides et ont dû contenir une certaine quantité d'eau, constituant ainsi ces « micro-réserves » d'eau qu'HERREID et GIFFORD (1963) ont mises en évidence dans le cas de *Cardisoma guanhumi* Latreille (RICHARD, DUVAL, DELOINCE, GAILLOT et NIAUSSAT, 1968). Quelques jours plus tard, d'ailleurs, lors de la période pluvieuse, nous avons pu constater la présence de boue fluide dans les terriers à *Gecarcinus planatus* des « crabières » de sable détritique coralliaire dont nous avons parlé précédemment.

Ces observations peuvent être résumées de la manière suivante :

a) *Gecarcinus planatus* Stimpson, Gécarcinidé habitant en très grand nombre l'atoll de Clipperton, peut établir, par fouissement, son habitat dans n'importe quel matériau meuble de cet atoll, qu'il s'agisse de sable détritique coralliaire ou de terre arable importée.

b) Cet habitat par fouissement peut s'enfoncer jusqu'à une quarantaine de centimètres, en profondeur; l'orientation des galeries en est très variable; le fond de ces terriers reste humide, relativement pendant la période sèche, mais extrêmement pendant les périodes de pluie, période pendant laquelle, justement, on voit littéralement apparaître et pulluler les adultes jeunes.

c) Pendant la fin de la période sèche, moment où nous avons fait cette exploration en détail, ces terriers sont habités par une très importante majorité de mâles (10 mâles pour 1 femelle), et les rares femelles mises en évidence sont toujours les plus profondément enfouies au fond des « tumulus à Crabes ». A cette période, les femelles ainsi observées n'étaient pas ovigères. Mais plus tardivement, pendant la période pluvieuse (mai et juin) nous avons pu constater au fond du terrier des femelles ovigères profondément enfouies (tant, d'ailleurs, dans les « crabières » naturelles de sable coralliaire détritique que dans un « terrarium » artificiel, expérimental, fait par nous).

A la lumière de ces observations, il devenait intéressant de chercher à contrôler plus particulièrement, pendant la saison pluvieuse, les mouvements et le comportement sexuel des femelles de *Gecarcinus planatus* Stimpson.

C 6. *Gecarcinus planatus* Stimpson et les eaux du lagon.

Nous touchons là à une question intéressante, car d'une part le grand nombre de *Gecarcinus planatus* observés dans ces eaux, à certains moments (voir photo n° 9), l'impossibilité où nous sommes pour le moment de préciser jusqu'à quelle profondeur ils y séjournent, et la période de l'année où nous les y avons observés en abondance, d'autre part, laissent penser qu'il puisse s'agir là d'un comportement en relation avec leur reproduction et leur développement larvaire.

Au mois de mai et juin 1967, nous avons observé des milliers de Gécarcinidés de taille moyenne vivant dans les herbiers immergés de Phanérogames des bords du lagon (*Najas* sp., *Rupia*, etc...). Nous y avons d'ailleurs constaté une majorité de femelles (dans le rapport de 2 femelles pour 1 mâle), dont un certain nombre ovigères, et cela suggère qu'une partie du développement larvaire de ce Crabe pourrait bien se faire en milieu saumâtre. D'ailleurs, dans les eaux du lagon, ce sont surtout des adultes de petite taille (donc encore très jeunes) que l'on observe, du moins sur les rives lagunaires elles-mêmes, à proximité immédiate des bords. Mais il n'est pas exclu que ce Crabe puisse vivre plus profondément dans ces

Photo 9. — *Gecarcinus planatus* Stimpson dans l'eau saumâtre du lagon du Clipperton.

eaux, et par conséquent puisse s'accommoder d'une part d'une salinité plus élevée, d'autre part d'une concentration en O^2 sans doute assez faible (NIAUSSAT, EHRHARDT, PIOZIN, 1968). L'observation suivante semble confirmer la possibilité, pour ces Brachyoures Gécarcinidés, de descendre à une assez grande profondeur : bien que la macrofaune de ce lagon soit très pauvre, il nous a cependant été possible de mettre en évidence, par environ 15 mètres de fond, quelques exemplaires de Carangidés. Il s'agit de *Caranx lugubris* Poey (NIAUSSAT, EHRHARDT, PIOZIN, 1968). L'étude du contenu intestinal de ces Poissons a montré, outre des fragments de *Najas* et d'autres plantes aquatiques, des quantités importantes de fragments de carapaces et d'appendices bien identifiables de *Gecarcinus planatus* Stimpson. L'euryhalinité de ces Carangues étant connue, cette observation n'implique pas « ipso facto » que les Gécarcinidés ainsi ingérés par elles aient réellement vécu dans les profondeurs salées du lagon : les Poissons ont pu remonter suffisamment vers la surface pour être prédateurs de Gécarcinidés inféodés, peut-être temporairement, aux bords peu profonds du lagon. Mais l'inverse est également possible. Quoi qu'il en soit, ce fait ne peut que confirmer la grande abondance de *Gecarcinus planatus* Stimpson dans les eaux, surtout superficielles et riveraines, du lagon de Clipperton. Or, ce fait s'oppose nettement à ce que l'on peut constater habituellement dans les eaux océaniques du récif : au cours de nos trois mois de séjour à Clipperton, au long de nos observations quotidiennes, nous n'avons pratiquement jamais observé de *Gecarcinus planatus* dans les eaux vives océaniques des récifs entourant l'atoll. Nous en avons pourtant très soigneusement étudié et récolté la faune. Tout à fait exceptionnellement (2 fois au total) il nous est arrivé d'observer un Crabe rouge immergé sous environ 20 cm d'eau de mer, cherchant d'ailleurs à en sortir le plus rapidement possible en se dirigeant vers la plage; il est alors facile d'observer le sort réservé à ces Gécarcinidés ainsi immergés dans les eaux du récif : peu d'instants se passent avant qu'une des innombrables Murènes qui nichent dans les anfractuosités rocheuses du récif ne dévorent brutalement les Crabes rouges ainsi aventurés dans les eaux récifales. Mais cet incident tragique reste rare : en effet, on peut assurer que *Gecarcinus planatus* est pratiquement absent des eaux marines du récif.

Par contre, il est assez fréquent d'observer des *Gecarcinus planatus* marchant tout *au long* de la frange d'écume de la laisse de mer, surtout à marée haute. Mais il faut bien souligner que ces Crabes terrestres fréquentant ainsi la bordure de l'eau marine, ne rentrent vraiment *jamais* dans l'eau de mer. Ils se contentent de se faire recouvrir temporairement par l'extrémité déferlante de la vaguelette terminale, à la limite du flot et du sable, comme s'ils recherchaient occasionnellement une eau de mer particulièrement

aérée. Il est possible que la teneur élevée en O^2 de cette eau déferlante leur soit nécessaire à certains moments de leur évolution. A certaine période, il semble que cette fréquentation de la laisse de haute mer par les Gécarcinidés adultes soit plus fréquente :

Ainsi, nous avons été particulièrement frappés par cette « marche vers la mer » des Gécarcinidés de Clipperton pendant une courte période du printemps 1967; à la fin du mois de mai, au moment de l'établissement des pluies de printemps, nous avons constaté brusquement deux faits; tout d'abord une multiplication extraordinaire, sur le sol corallien de l'atoll exondé, de petits Crabes rouges : des milliers, pour ne pas dire des millions, de minuscules adultes de *Gecarcinus planatus* Stimpson apparurent soudainement. Cette pullulation de formes jeunes était tellement manifeste, par rapport aux semaines et aux jours précédents, que nous en avons tous été frappés. En outre, à la même période, nous avons noté chaque soir, en fin de journée, deux à trois heures avant le coucher du soleil, qu'un nombre assez élevé de Gécarcinidés adultes, venant de l'intérieur de l'atoll, se dirigeaient vers la laisse de haute mer : ils se laissaient mouiller, mais ne rentraient pas dans l'eau. On a noté un plus grand nombre de mâles que de femelles faisant cela. Il est à souligner que c'est au même moment (pleine lune de la fin du mois de mai 1968) que nous avons observé, à l'extérieur, sur le sol même de l'atoll, un grand nombre de copulations (le mâle est toujours par dessous la femelle, et le couple se balance lentement, d'un mouvement régulier, pendant plusieurs minutes d'accouplement) (voir film).

En « marquant » avec de la peinture des Gécarcinidés dont les terriers étaient situés sur la partie moyenne de l'atoll, à peu près à égale distance du lagon ou de l'océan, nous avons cherché à vérifier la fréquence avec laquelle ces animaux se dirigeaient vers la bordure des eaux océaniques. Une centaine d'individus ont ainsi été marqués : en trois soirées d'observation, nous avons pu constater que la moitié environ de ces individus se sont rendus à la laisse de haute mer, à peu près autant de mâles que de femelles, avec, cependant une légère prédominance de mâles. Mais ce qui nous a également frappés, à l'observation de femelles *marquées* que nous avons surprises au cours d'un coït, c'est *qu'après la copulation,* alors que les mâles s'en vont indifféremment vers leurs terriers ou vers n'importe quel endroit du sol de l'atoll, les femelles, elles, se dirigent vers la frange de la mer, et cela même si des obstacles ou des incidents (chute brutale de pluie pendant leur cheminement, par exemple) les arrête momentanément. Il semble donc bien qu'à ce moment de l'année (fin de printemps, période pluvieuse, pleine lune (?)) le comportement habituel de ces Gécarcinidés change; alors qu'en dehors de ce moment-là on ne les voie pratiquement *jamais* sur les bords des eaux océaniques, et qu'on les voit par

contre en nombre immense sur les bords des eaux lagunaires saumâtres, à cette période, par contre, on constate simultanément :

a. la grande fréquence des copulations,
b. la fréquence des visites à la laisse de haute mer (mais *sans entrer* dans l'océan),
c. l'apparition d'un nombre immense, sur le plateau coralliaire lui-même, de tous petits imagos.

Il est logique de tirer de ces observations l'impression qu'à cette époque de l'année et à ces caractéristiques climatologiques doit correspondre une activité biologique particulière de *Gecarcinus planatus* Stimpson, peut-être en relation avec sa reproduction.

Aux précédentes observations, nous avons pu, dès 1967, joindre la suivante : au cours de ces essais de marquage, nous avons eu l'occasion de capturer une femelle ovigère, sur le plateau coralliaire, également éloignée de la mer et du lagon. Nous l'avons mise au laboratoire, et, après avoir prélevé une petite quantité des œufs de son abdomen (œufs groupés par petites grappes de 5 à 12 autour d'un filament gluant) nous avons pu constater, au microscope stéréoscopique, que ces œufs étaient parfaitement vivants, présentant des pulsations bien rythmées (voir film). Nous avons pu constater que ces œufs ainsi conservés dans l'eau saumâtre du lagon, restaient vivants pendant 48 h. Mais à ce moment-là nous n'avons pas été capables de mener plus loin le développement larvaire de ce Crabe (voir travaux de la mission 1968).

En résumé, à l'issue de ces observations, nous avons eu l'impression, sur le terrain, que *Gecarcinus planatus* Stimpson fréquentait très fréquemment et *surtout* les eaux superficielles pratiquement douces du lagon, mais qu'il n'était pas impossible qu'il puisse vivre dans les eaux à salinité plus élevée des fonds du lagon. D'autre part, qu'à certains moments de l'année, correspondant peut-être à une période d'activité biologique particulière, ce Crabe venait « prendre contact » avec l'eau de mer océanique, mais sans jamais y pénétrer réellement. Enfin que c'était surtout les femelles après un coït qui venaient ainsi à l'océan.

Nous avons cherché à confirmer ou à infirmer d'une manière plus objective ces quelques observations faites sur le terrain, et pour cela nous avons pratiqué, en laboratoire, les deux manipulations suivantes :

— test de résistance à l'immersion de *Gecarcinus planatus* dans l'eau de mer d'une part, dans l'eau douce d'autre part;
— test du choix préférentiel d'une eau de mer artificielle à 34 °/₀₀ de ClNa ou d'une eau légèrement saumâtre, à 3 °/₀₀ de ClNa, par une population de *Gecarcinus planatus* Stimpson maintenus, en terrarium, au laboratoire.

D. — RÉSISTANCE DE *GECARCINUS PLANATUS* STIMPSON À L'IMMERSION

1. *Immersion en eau saumâtre lagunaire*

Dans cette eau presque douce (eau de surface du lagon 4 gr $^0/_{00}$ CLNa), et à condition de veiller soigneusement à ce que le spécimen testé ne puisse sortir hors de l'eau ses appendices, il ne semble pas que *Gecarcinus* puisse survivre très longuement : qu'il s'agisse de mâle ou de femelle, au bout de 4 à 5 heures d'immersion totale, le retour à l'activité n'a jamais été constaté (observation pratiquée sur 4 mâles et 5 femelles adultes).

2. *En ce qui concerne les essais d'immersion en eau de mer du récif*

L'observation est difficile. Il nous a semblé, sur une dizaine d'essais concernant tant des mâles que des femelles, que les Gécarcinidés en question survivaient très bien à une durée d'immersion de 4 heures, mais qu'en aucun cas ils ne pouvaient survivre à une immersion de 6 h. Mais cette différence de la durée de résistance est peut-être due à la meilleure oxygénation des eaux du récif, très agitées par la houle, par rapport à l'oxygénation des eaux du lagon.

Sur ces données, il était difficile de se faire une idée impartiale de la fréquence avec laquelle *Gecarcinus planatus* Stimpson choisit préférentiellement, au moins en l'absence d'éventuels stimulis physiologiques liés à certaines activités particulières (comme la reproduction, par exemple), d'aller s'immerger en eau saumâtre ou en eau à salinité océanique.

E. — FRÉQUENCE RELATIVE DES SÉJOURS EN EAU SAUMÂTRE ET EN EAU OCÉANIQUE

Pour résoudre plus nettement cette question, nous avons transporté de Clipperton à Paris (Muséum national d'Histoire naturelle) huit exemplaires vivants adultes, dont 3 mâles et 5 femelles, de *Gecarcinus planatus* Stimpson, et nous les avons installés en terrarium, formé de sable coralliaire détritique. Dans

ce terrarium, ces Crabes avaient accès à volonté à deux aquariums, placés très exactement à chaque coin du terrarium, et aussi faciles d'accès l'un que l'autre : chacun de ces aquariums contenait de l'eau également aérée par un bulleur, mais dans l'un d'entre eux l'eau était saumâtre, à la salinité moyenne des eaux de surface du lagon (4 gr $^0/_{00}$ ClNa) (aquarium « L ») alors que dans l'autre l'eau était à la salinité normale d'une eau océanique (34 $^0/_{00}$ ClNa) (aquarium « M »). Pendant 10 mois d'observation, il fut loisible de noter chaque jour la fréquence relative des visites de ces Crabes soit à l'eau saumâtre « L », soit à l'eau océanique « M », ainsi d'ailleurs que la durée moyenne de stationnement dans ces 2 sortes d'eau de ces animaux.

Les résultats observés sont intéressants à rapporter et doivent être distingués selon les périodes.

a) *Du mois de novembre 1967, au mois de mai 1968* (soit pendant six mois), d'une manière évidente, la très grande majorité des séjours dans l'eau de ces Crabes se fit dans l'eau *saumâtre* type lagon (aquarium « L »), et celà d'une manière absolument significative; par exemple :

En novembre et décembre 1967 : 93,5 % d'allées à l'eau du lagon L pour 6,5 % seulement d'allées à l'eau de mer M.

En janvier-février 1968 : 96 % « L » pour 4 % « M ».

Il faut ajouter d'ailleurs que les rares séjours en eau de mer observés alors sont le plus souvent le fait des familles et durent très peu de temps (de 5 à 10 minutes au maximum) alors que les séjour en eau « L » type lagon sont extrêmement longs : 10 h, 12 heures de suite, parfois ! Il est fréquent d'observer dans cet aquarium « L » jusqu'à quatre à cinq crabes à la fois, immobiles pendant des heures, chose absolument jamais constatés du côté de l'aquarium « M ».

b) *Puis, brusquement, à la fin du mois de mai 1968* (entre le 20 mai et le 10 juin), on constate qu'assez fréquemment des *Gecarcinus*, surtout femelles d'ailleurs, vont préférentiellement à l'eau océanique « M » (34 gr $^0/_{00}$ ClNa). Ce manège, très évident et remarqué par tous au laboratoire, ne dure que quelques jours. La durée de stationnement dans l'eau océanique pouvant aller jusqu'à une heure, et se répéter plusieurs fois par jour.

c) *Enfin, de nouveau, depuis juin 1968,* la majorité des mouvements vers l'eau se fait de nouveau vers l'eau saumâtre « L ». Mais il faut signaler alors (juin et juillet 1968), chez deux femelles successivement, l'apparition de sacs péricardiques postérieurs très

nets (voir photo n° 10). L'une d'entre elles s'installe à ce moment, pendant 36 h de suite, dans l'eau saumâtre du lagon « L ». Comme il s'agit d'animaux marqués, il est possible de savoir avec certitude que cette femelle, quinze jours auparavant, avait été de ceux des animaux allant préférentiellement à l'eau océanique « M » où elle avait été observée chaque jour pendant 6 jours.

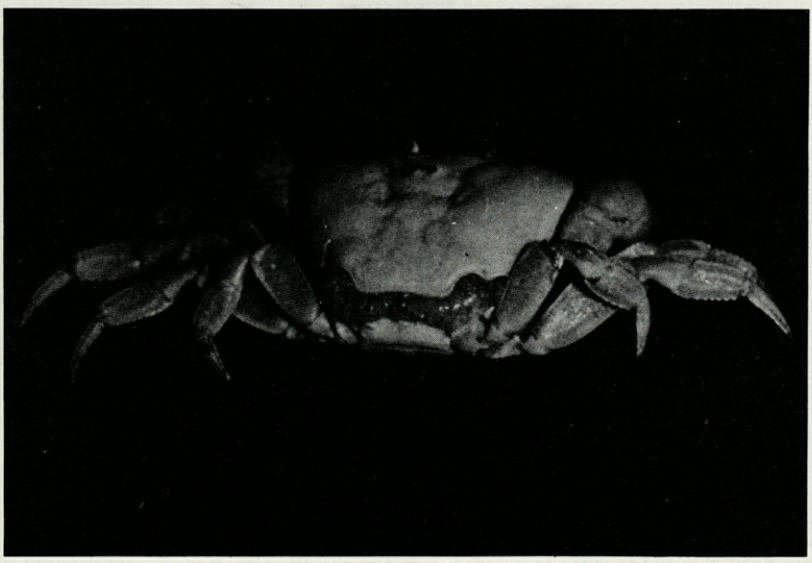


PHOTO 10. — *Gecarcinus planatus* ♀ Stimpson extériorisant ses sacs péricardiques, en captivité.

Nous avons pensé que l'apparition de ces sacs péricardiques annonçait peut-être une mue. Malheureusement, trois jours après, l'animal mourut. L'autre femelle a extériorisé également de magnifiques sacs péricardiques postérieurs, mais n'a pas mué. Elle est toujours vivante, après plus de 10 mois de captivité en laboratoire.

Ces constatations faites en laboratoire permettent d'assurer que *Gecarcinus planatus* est adapté à l'eau saumâtre et qu'il ne fréquente l'eau océanique qu'occasionnellement, comme nous avions pu l'observer sur le terrain.

En résumé, tant sur le terrain qu'au laboratoire, il a été constaté que le Gécarcinidé *Gecarcinus planatus* Stimpson, inféodé à l'atoll de Clipperton et dont l'aire restreinte de dispersion dans la région panaméenne est remarquable, est bien adapté à *l'enfouisse-*

ment dans les sédiments détritiques coralliaires d'une part, et à l'eau *saumâtre* de faible salinité, d'autre part. En conséquence, certains caractères de la biologie de son développement larvaire sont peut-être corollaires de cette adaptation écologique.

RÉSUMÉ

Certains aspects de l'éthologie du Crabe terrestre *Gecarcinus planatus* Stimpson ont pu être observés sur un de ses territoires d'élection, l'atoll de Clipperton (190°13′ de long. ouest et 10°18′ de lat. nord).

Sur cet atoll, ce Brachyoure fouit les sables détritiques coralliaires, dans lesquels il établit, la plupart du temps, son habitat. Description de cet habitat coralliaire typique, et de ceux qu'il organise plus occasionnellement dans l'humus des cocoteraies ou dans la terre de jardin artificiellement apportée par l'Homme.

Besoins en eau, tant du lagon saumâtre que de l'Océan. Rapport des sexes. Comportement sexuel. Habitudes alimentaires. Résistance au jeûne, à la chaleur sèche, aux organo-phosphorés. Toxicité éventuelle pour l'Homme, par ingestion.

BIBLIOGRAPHIE

Belcher, E., 1843. Narrative of a voyage round the world, performed in her Majesty's ship " Sulphur " during the years 1836-1842. Londres. Clipperton. **1**: 255-257.

Faxon, W., 1893. Reports on the dredging operation off the West Coast of Central America to the Galapagos, to the West Coast of Mexico, and in the Gulf of California, by the U.S. fish Commission steamer " Albatros " during 1891. VI. Preliminary description of new species of Crustacea. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harv.*, **24** : 149-220.

Garth, J.S., 1948. The brachyura of the " Asloy " Expedition with remarks on carcinological collecting in Panama Bight. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, **92** : 1-66.

Garth, J.S., 1965. The brachyuran decapod crustaceans of Clipperton Island. *Proc. Calif. Acad. Sciences*, 4e série, **33** (1) : 1-46.

Haeze, G., J.C. Wissocq, J.J. Barloy, P.M. Niaussat, 1967. Etude zoologique des espèces rapportées de la mission Bougainville, 1966. Rapport particulier n° 25/CRSSA/BIO-ECO. Paris.

Herreid, C.F. and C.A. Gifford, 1963. The burrow habitat of the land Crab *Cardisoma guanhumi* Latreille. *Ecology*, **44** (4) : 773-775.

Hertlein, L.G. and W.K. Emerson, 1957. Additional notes on the invertebrate fauna of Clipperton Island 1957. *Am. Mus. Novit.*, **1859** : 1-9.

LENZ, H., 1901. Ergebnisse einer Reise nach den Pacific (Schavinsland 1896-97) Crustaceen. *Zool. Jb. Systematic,* **14** : 429-482.

MOREIRA, C., 1912. Embryologie du *Cardisoma guanhumi* Latreille. *Mém. Soc. zool. Fr.,* **25**: 155-161.

NIAUSSAT, J., J.P. EHRHARDT, J.F. PIOZIN, 1968. Etude hydrologique et hydrobiologique du lagon de Clipperton. Rapport particulier n° 33/CRSSA/BIO-ECO. Paris.

OBERMULLER, A.G., 1959. Contribution à l'étude géologique et minérale de l'île de Clipperton. Recherches géologiques et minérales en Polynésie française : 45-60. Inspection générale des mines et de la biologie.

RATHBUN, M., 1918. The grapsoid crabs of America. *Bull. U.S. Natn. Mus.,* **97** : 1-461.

RICHARD, M., J.L. DUVAL, R. DELOINCE, Ph. GAILLOT et P. NIAUSSAT, 1968. Etude zoologique préliminaire des Arthropodes récoltés au cours de la mission Bougainville 1967. Rapport particulier n° 38/CRSSA/BIO-ECO. Paris.

SACHET, M.H., 1962. Monographie physique et biologique de l'île de Clipperton. *Ann. Inst. océanogr., Monaco,* **40** (1) : 1-107.

SACHET, M.H., 1963. History of changes in the biota of Clipperton Island. Symposium ed. Linsley Gressitt. Bishop Museum Press, Honolulu : 525-534.

SCHMITT, W.L., 1939. Decapod and other Crustacea collected by the Presidential Cruise of 1938 (with introduction and station data). *Smithson. misc. Collns,* **98** (6) : 1-28.

SIMPSON, W., 1860. Notes on North American crustacea in the Museum of the Smithsonian Institution No. 2.

WILLEMOES-SUHM, R. von, 1875. On the development of a land-crab. *Trans. Linn. Soc. Lon.,* 2e série, **1** : 46-48.

RECHERCHES SUR L'ÉCOLOGIE DES ALGUES PEUPLANT LES COLLECTIONS D'EAU TEMPORAIRE A SALINITÉ VARIABLE DU LITTORAL MÉDITERRANÉEN LANGUEDOCIEN

par Alain DUBOIS
Faculté des Sciences, 34-Montpellier, France

SUMMARY

The collections of salt marsh with variable salinity at the Languedoc mediterranean coast are classed into several categories in which different ecological studies of Cyanophyceae, Xanthophyceae and Chlorophyceae are advanced.

From a biological point of view, the aspect and dynamism of the vegetation are described, the originality and diversity of which come from the quick development of population, corresponding to the seasons. The fundamental factors are : winter coldness and summer dryness which, as experimentation shows, influence the annual vegetative cycles.

Les collections d'eau temporaire à salinité variable apparaissent sur la côte languedocienne au cours du maximum pluviométrique automnal. Leur durée est variable. Au nord du Bassin de Thau, vers la Camargue, elles persistent jusqu'au début de l'été. Au sud de cette région, une interruption hivernale est souvent constatée. Elle sépare deux périodes de submersion : automnale et printanière. De juin à fin juillet l'assèchement se généralise. Il est provoqué simultanément par l'infiltration et l'évaporation de l'eau.

I. — LES PRINCIPALES CATÉGORIES DE MILIEUX SAUMÂTRES TEMPORAIRES

Nous distinguons les zones marécageuses des mares, car le recouvrement est un facteur important; il détermine par sa présence l'existence de nombreuses conditions particulières (tableau 1). Il en résulte d'abord

TABLEAU 1
Caractères liés au recouvrement

Recouvrement nul — Collections d'eau du premier groupe	Recouvrement total — Collections d'eau du second groupe
Insolation totale jusqu'au fond. Elle s'atténue au fur et à mesure du développement de la végétation aquatique.	L'insolation est réduite. Son maximum a lieu au cours de la période de repos des Phanérogames.
— Variations journalières de la température.	— Température relativement stable.
— Forte influence du vent.	— Influence du vent très atténuée.
— Evaporation élevée.	— Evaporation limitée.
— Production organique d'origine animale et végétale.	— Production organique essentiellement végétale.
— Au cours de l'assèchement : destruction rapide et minéralisation de la matière organique. Oxydation en profondeur du sédiment.	— Cette destruction est souvent incomplète. L'oxydation est lente ; le sédiment présente toujours, près de la surface des horizons réduits de teinte noirâtre.

une physionomie différente des peuplements algaux (tableau 2). A égalité de recouvrement, la salinité est un facteur de différenciation floristique. La salinité initiale des milieux saumâtres temporaires est très inégale selon l'origine des eaux (météoriques, de ruissellement, saumâtres ou marines). D'autre part, elle varie sous l'influence de l'évaporation ou des précipitations. Cette variabilité des eaux saumâtres méditerranéennes est bien connue (AGUESSE, 1957). Ici, dans les milieux étudiés, elle dépasse rarement deux classes de salinité; il s'agit donc, selon DUSSART, d'eaux ditypiques.

TABLEAU 2
Aspects de la végétation

— Collections d'eau du premier groupe	— Collections d'eau du second groupe
— Présence d'Algues tapissant le fond.	— *Biotecton* d'importance très inégale, parfois absent.
— Présence d'Algues flottantes. Populations souvent pauci-spécifiques, très étendues.	— *Métaphyton* présent. Souvent composé de nombreuses espèces.
— Algues fixées saisonnièrement abondantes (Characées). Invasion printannière par des *Ruppia, Althenia, Zannichellia.*	— *Rhizomenon* généralement absent.
— Cyanophycées revivescentes peu nombreuses.	— Abondance des formes revivescentes.

Une représentation schématique (fig. 1) montre dans les collections d'eau du premier groupe que toutes les classes de salinité sont représentées. Dans le second groupe, deux catégories principales ont été reconnues. L'une (2A), dont les eaux sont oligo-mésohalines, correspond aux prairies inondables à *Joncus* et *Scirpus*. L'autre, (2B), poly-métahaline, se rencontre parmi les Salicornes. Ce parallélisme entre les halophytes et la salinité des eaux de submersion n'est pas absolu, les végétaux étant, comme il en ressort des observations de J.C. CORRE, sensibles à la concentration en sels de la nappe phréatique et non à celle de l'eau superficielle. Entre les

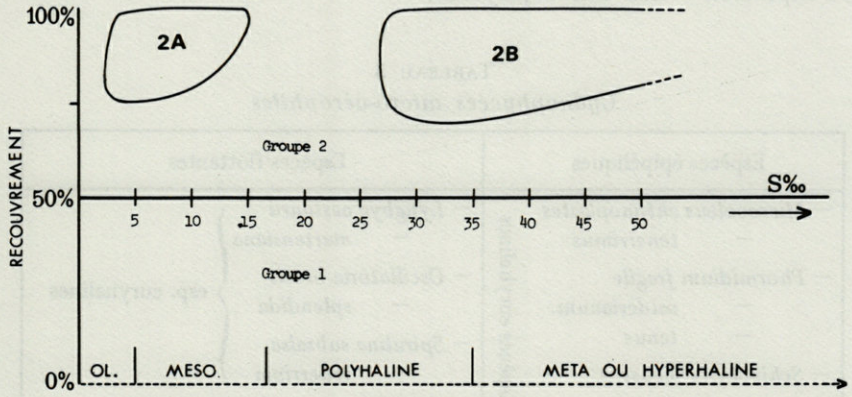


FIG. 1. — Répartition schématique des différentes collections d'eau temporaire en fonction de la salinité et du recouvrement.

mares et les zones marécageuses il n'existe pratiquement pas d'intermédiaires. Dès que le recouvrement est inférieur à 75 % il y a intrication des deux types de milieux.

II. — LES ALGUES ET LEUR COMPORTEMENT

L'étude floristique encore incomplète permet de dénombrer la présence de plusieurs espèces. La liste jointe, limitée aux espèces pluricellulaires, enrichie des observations de CORILLON et de VAN DEN HOEK montre l'abondance des Cyanophycées, Xanthophycées (*Vaucheria* seulement) et Chlorophycées. L'absence des Algues rouges et brunes est à noter — leur comportement sera ici, successivement décrit chez les Algues bleues puis chez les *Vaucheria* et les Algues vertes.

Comportement des Cyanophycées

Les Cyanophycées rencontrées sont revivescentes ou possèdent des hypnocytes leur permettant de survivre à l'assèchement. Parmi elles, les unes sont fréquentes et surtout abondantes dans les milieux pauvres en oxygène. Elles se divisent en formes épipéliques et formes flottantes (tableau 3). Les autres demandent des milieux plus aérés. Ces dernières appartiennent à des genres ou espèces capables de fixer l'azote. Cela peut expliquer leur développement après « l'explosion » des Chlorophycées.

TABLEAU 3

Cyanophycées micro-aérophiles

Espèces épipéliques		Espèces flottantes	
— *Microcoleus chtonoplastes* — *tenerrimus* — *Phormidium fragile* — *valderianum* — *tenue* — *Schizothrix lacustris* — *Plectonema battersii*	Espèces euryhalines	— *Lyngbya aestuarii* — *martensiana* — *Oscillatoria brevis* — *splendida* — *Spirulina subsalsa* — *tenerrima*	esp. euryhalines
		— *Tolypothrix tenuis* : Oligohalines.	

Les Cyanophycées tolèrent de larges variations de salinité. A part *Tolypothrix tenuis* toutes les formes micro-aérophiles sont euryhalines. Les espèces aérophiles par contre sont moins tolérantes (tableau 4). L'extension de ces Algues dans les milieux de plus en plus salés est favorisée par une augmentation de la température.

TABLEAU 4

Répartition des Cyanophycées aérophiles

	Oligo-halines	méso-halines	poly-halines	hyper-halines
Nostoc ellipsosporum	———	———		
— *sphaericum*	———	———	———	
— *commune*	———	———		
Nodularia Harveyana	———	———	———	———
— *spumigera*	———	———		
Anabaena torulosa	———	———	———	———

Comportement des Xanthophycées et des Chlorophycées

Ces Algues sont, soit indigènes et proviennent alors de la germination d'éléments reproducteurs quiescents contenus dans le sédiment, soit d'origine étrangère. Dans ce dernier cas, elles sont entièrement détruites par l'assèchement; elles doivent donc être réintroduites au cours de chaque submersion. Ce sont les premières qui nous intéresseront particulièrement.

Les Algues indigènes sont donc celles qui peuvent fructifier dans les conditions écologiques offertes dans les milieux temporaires. Ces fructifications, généralement des hypnozygotes, tombent à la surface du sédiment, passent l'été exposées à l'air et à la lumière en attendant le retour de la période de submersion.

Dès le retour de celle-ci, quelles que soient les conditions de salinité ou de température présentes, les zygotes formés l'année précédente sont incapables de germer. Leur post-maturation est donc inachevée. Expérimentalement, il est possible par un traitement au froid sec d'activer la germination. Le séjour dans ces conditions varie selon les espèces. Deux mois environ pour les zygotes de *Vaucheria dichotoma* et de *Spirogyra subsalina* tandis que ceux de Characées demandent un temps plus long, surtout les *Tolypella*.

Lorsque la post-maturation est achevée, la germination s'effectue entre 4 jours (*Spirogyra*) et 10 jours (*Lamprothamnium* et *Tolypella*). A condition tout de même que la température et la

salinité soient favorables. Les limites supérieures de salinité que nous avons observées sont proches des valeurs suivantes : *Oedogonium automnale*, 7 °/₀₀, *Tolypella sp.*, 14 °/₀₀, *Spirogyra subsalina* et *Vaucheria dichotoma*, 21 °/₀₀, *Lamprothamnium*, 35 °/₀₀. Dans ces salinités extrêmes, les germinations sont peu nombreuses. Par exemple, chez *Sp. subsalina* les pourcentages obtenus sont les suivants : eau douce (48,3 % - 59 %), milieu à 3,5 °/₀₀ (33,5 - 31 %), à 14 °/₀₀ (16,4 % - 10 %), à 21 % (1,8 % - 0). Dans certains cas, comme chez *Lamprothamnium papulosum* (Dubois, 1968), la salinité peut influer sur le développement des plantules.

En ce qui concerne la température, nos résultats montrent une bonne germination des *Vaucheria* à 10° tandis que *Lamprothamnium* et *Sp. subsalina* sont peu nombreux. Par contre, à 25° ce sont ces derniers qui se manifestent particulièrement. L'influence des températures intermédiaires n'a pas été étudiée.

Le pouvoir germinatif des zygotes est peu altéré par leur séjour dans des conditions défavorables. Ils peuvent même fran-

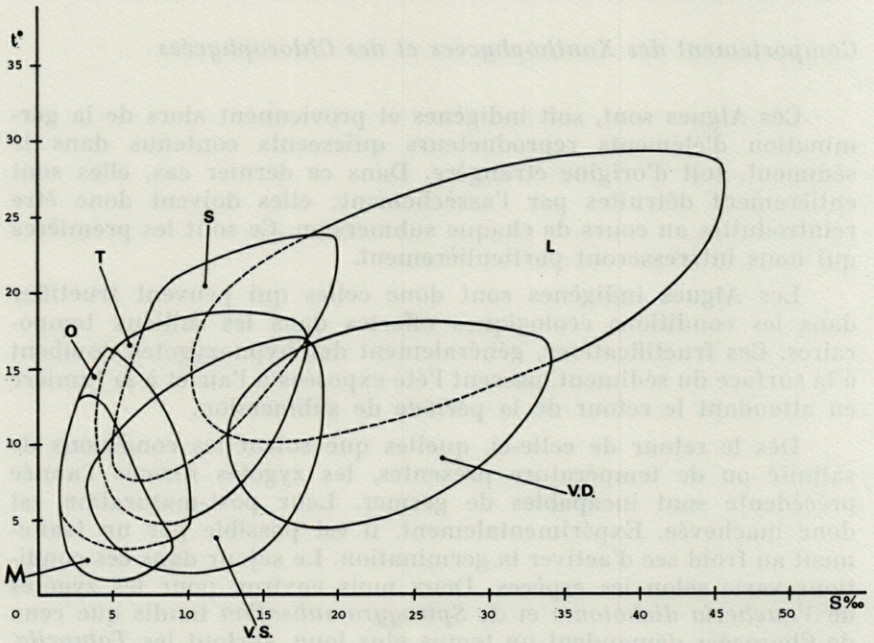


FIG. 2. — Aires thermo-halines de quelques espèces indigènes : L. : *Lamprothamnium papulosum*; M. : *Microspora stagnorum*; O. : *Oedogonium autumnale*; S. : *Spirogyra subsalina*; T. : *Tolypella hispanica*; V.D. : *Vaucheria dichotoma*; V.S. : *Vaucheria sessilis*.

chir sans germer plusieurs périodes d'assèchement. Il en résulte que la flore potentielle d'une quelconque collection d'eau est souvent plus riche que celle qui se manifeste réellement.

Les plantes adultes, à la suite de l'évolution du milieu, se trouvent dans des conditions nettement différentes de celles qu'elles connurent étant jeunes. Leur répartition à partir des données de salinité et de température relevées dans les stations naturelles est schématisée dans les figures 2 et 3. Pour les espèces indigènes,

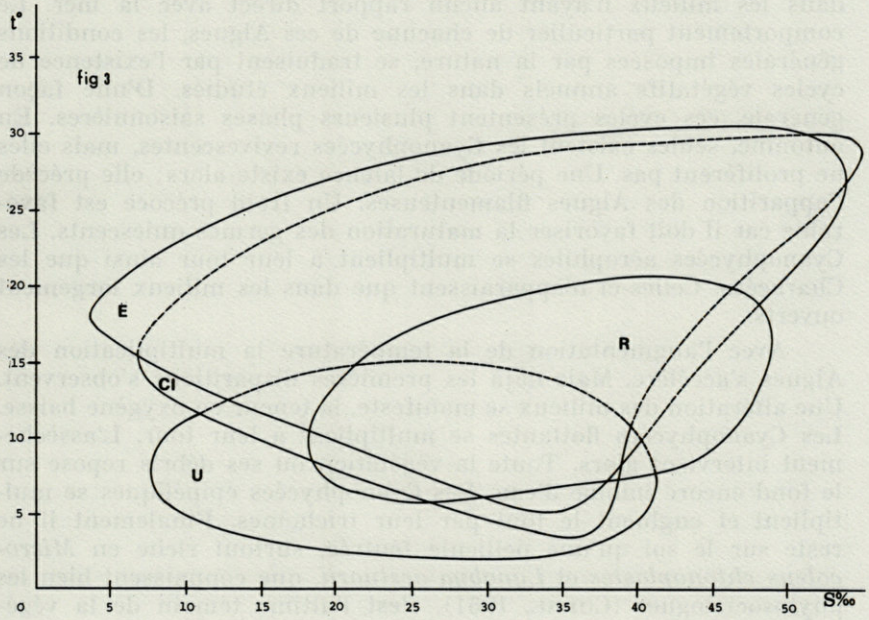


Fig. 3. — Aires thermo-halines des Chlorophycées marines fréquentes dans les milieux temporaires :

Cl. : *Cladophora vagabunda*; E. : *Enteromorpha flexuosa*; R. : *Rhizoclonium riparium*; U. : *Ulothrix pseudoflacca.*

les aires thermo-halines (figure 2) sont généralement de faible superficie. Elles se chevauchent partiellement les unes les autres. Ces zones traduisent l'existence de conditions favorables à plusieurs espèces. Il convient également de noter le comportement particulier des deux espèces de *Vaucheria*. Leur préférence pour les eaux froides est nettement manifeste par le décalage de leurs aires thermo-halines vers l'axe des abcisses.

Les Algues d'origine étrangère

Dans les milieux oligo-halins existent de nombreuses Algues, souvent stériles, originaires des eaux douces. Leur extension est très limitée. Dans tous les autres milieux apparaissent des formes marines. Elles sont généralement très eurybiontes comme l'indiquent leurs aires thermo-halines (fig. 3). Certaines d'entre elles préfèrent cependant des conditions hivernales : *Ulothrix* et *Rhizoclonium* par exemple. Ces formes marines peuvent s'observer même dans les milieux n'ayant aucun rapport direct avec la mer. Le comportement particulier de chacune de ces Algues, les conditions générales imposées par la nature, se traduisent par l'existence de cycles végétatifs annuels dans les milieux étudiés. D'une façon générale, ces cycles présentent plusieurs phases saisonnières. En automne, seules existent les Cyanophycées revivescentes, mais elles ne prolifèrent pas. Une période de latence existe alors; elle précède l'apparition des Algues filamenteuses. Un froid précoce est favorable car il doit favoriser la maturation des germes quiescents. Les Cyanophycées aérophiles se multiplient à leur tour ainsi que les Characées. Celles-ci n'apparaissent que dans les milieux largement ouverts.

Avec l'augmentation de la température la multiplication des Algues s'accélère. Mais déjà les premières disparitions s'observent. Une altération des milieux se manifeste, la teneur en oxygène baisse. Les Cyanophycées flottantes se multiplient à leur tour. L'assèchement intervient alors. Toute la végétation ou ses débris repose sur le fond encore imbibé d'eau. Les Cyanophycées épipéliques se multiplient et engluent le tout par leur trichomes. Finalement il ne reste sur le sol qu'une pellicule feutrée, surtout riche en *Microcoleus chtonoplastes* et *Lyngbya aestuarii,* que connaissent bien les phytosociologues (Corre, 1961), c'est l'ultime témoin de la végétation algale.

RÉSUMÉ

Les collections d'eau temporaire à salinité variable du littoral méditerranéen languedocien, sont classées en plusieurs catégories écologiquement différentes. L'étude des Cyanophycées, Xanthophycées et Chlorophycées a été entreprise.

Au point de vue biologique, sont décrits l'aspect et le dynamisme de la végétation dont l'originalité et la diversité proviennent de la rapide évolution des peuplements en fonction des caractéristiques saisonnières.

Les facteurs fondamentaux sont le froid hivernal et l'assèchement estival qui, comme le montre l'expérimentation, influencent les cycles végétatifs annuels.

BIBLIOGRAPHIE

AGUESSE, P., 1957. La classification des eaux poïkilohalines, sa difficulté en Camargue, nouvelle tentative de classification. *Vie Milieu*, **8** (4) : 341-365.

CORILLON, R., 1957. Les Charaphycées de France et d'Europe occidentale. *Thèse*, 500 p., *Imprimerie Bretonne, Rennes.*

CORRE, J.J. Une zone de terrains salés en bordure de l'étang de Mauguio. 1re partie : 1961. *Bull. Serv. Carte Phytogéo.*, série B, **6** (2) : 105-151. 2e part. 1962 : *Ibid.*, (1) : 9-47. 3 tableaux H.T.

DUBOIS, A., 1968. Observations sur la morphologie et la biologie des formes marines de *Lamprothamnium papulosum* J. Groves (Characées). *Naturalia monspeliensia*, série Botanique, **19** : 37-41.

DUSSART, B., 1966. L'étude des eaux continentales. Gauthier-Villars Imp. 677 p.

HOEK, C. VAN DEN, 1960. Groupements d'algues des étangs saumâtres méditerranéens de la côte française. *Vie Milieu*, **9** (3) : 390-412.

DISCUSSION

de la commission de A. DUBOIS

PERSOONE. — 1° Est-ce que vous avez utilisé le terme biotecton dans le sens général ou en considérant uniquement le périphyton des Algues ?

2° Les termes biotecton, métaphyton et rhizoménon sont-ils ceux que DUSSART préconise pour l'eau douce ?

DUBOIS. — 1° Biotecton a été utilisé dans le sens général.

2° C'est la terminologie de DUSSART que nous avons employée.

ANNEXE

Algues pluricellulaires des eaux saumâtres temporaires

CYANOPHYCÉES :

— *Microcoleus chtonoplastes* Thur.
— *Microcoleus tenerrimus* Gom.
— *Schizothrix lacustris* A. Braun.
— *Symploca hydnoides* Kütz.
— *Phormidium fragile* Gom.
— *Phormidium valderianum* (Delp.) Gom.
— *Phormidium tenue* (Mennegh) Gom.
— *Phormidium corium* (Ag.) Gom.*
— *Plectonema nostocorum* Born. *
— *Plectonema battersii* Gom.
— *Lyngbya aestuarii* Liebm.
— *Lyngbya martensiana* Menegh.
— *Lyngbya semiplena* J. A. *
— *Lyngbya majuscula* Harvey *
— *Oscillatoria splendida* Grev.
— *Oscillatoria brevis* Kütz.
— *Oscillatoria nigro-viridis* Twaites *
— *Spirulina tenerrima* Kütz.
— *Spirulina subsalsa* Oersted.
— *Calothrix scopulorum* Ag. *
— *Calothrix parietina* Thuret
— *Calothrix crustacea* Thuret
— *Tolypothrix tenuis* Kütz
— *Nostoc ellipsosporum* (Desm.) Rabenh.
— *Nostoc sphaericum* Vauch.
— *Nostoc commune* Vauch.
— *Nodularia harveyana* Thur.
— *Nodularia spumigera* Martens var. *major* Born. et Flah.
— *Anabaena variabilis* Kütz. *
— *Anabaena torulosa* (Carm) Lagerth.

XANTHOPHYCÉES :

— *Vaucheria dichotoma* Agardh.
— *Vaucheria sessilis* (Vauch.) De Candolle.
— *Vaucheria geminata* (Vauch.) De Candolle.
— *Vaucheria sp.*

CHLOROPHYCÉES :

— *Ulothrix variabilis* (K.) Kützing
— *Ulothrix pseudoflacca* Wille
— *Microspora stagnosum* (Kütz.) Lagerheim
— *Percursaria percursa* (C. Agard.) Bory
— *Ulva lactuca* L.
— *Enteromorpha compressa* (L.) Grev.
— *Enteromorpha intestinalis* (L.) Link.
— *Enteromorpha prolifera*
— *Enteromorpha flexuosa* (Wulf. ex Roth) J. Ag.
— *Ulvopsis grevillei* (Thuret) P. Gayral
— *Rhizoclonium riparium* (Roth.) Harvey
— *Chaetomorpha linum* (Muell.) Kütz.
— *Cladophora vagabunda* (L.) Van Den Hoek.
— *Oedogonium autumnale* Wittr.
— *Oedogonium sp.*
— *Spirogyra subsalina* Ceudercreutz
— *Spirogyra inflata* (Vaucher) Kützing
— *Spirogyra* sp.
— *Mougeotia* sp.
— *Tolypella hispanica* Nordstedt
— *Tolypella glomerata* V. Leonhardi
— *Tolypella nidifica* V. Leonhardi
— *Lamprothamnium papulosum* J. Groves
— *Chara canescens* Loiseleur *
— *Chara baltica* Bruzelius
— *Chara aculeolata* Kütz. *
— *Chara vulgaris* L.
— *Chara hispida* L.
— *Chara galioides* De Candolle.

* Les espèces marquées d'une croix n'ont pas été récoltées par l'auteur.

COMPORTEMENT IN VITRO DE LA CHLOROPHYCÉE *DUNALIELLA SALINA* DUNAL DANS LES MILIEUX A SALINITÉ DIFFÉRENTE DÉTERMINATION D'UN OPTIMUM DE SALINITÉ

par J.P. EHRHARDT, R. MONCOULON et P. NIAUSSAT
Division de Bio-Ecologie et Section de Radio-Ecologie marine du Centre de Recherches du Service de Santé des Armées, Paris

SUMMARY

Starting from a *Dunaliella salina* culture in an enriched seawater medium with 64 °/₀₀ of NaCl, we have studied the behaviour of such chlorophyceae in media of various salinities (from 16 to 400 °/₀₀ of NaCl)

First we showed that the adaptibility to the strongest saline medium is imperfect. We had to make another culture from a clone cultivated in a medium with 150 °/₀₀ of NaCl. Then we researched the optimum salinity from which a culture of *Dunaliella salina* was able to grow as well directly in media with the strongest salinities as in media with the lowest salinities. The optimum concentration in NaCl seems to be 150 °/₀₀.

In an other way, experiments of turgescence and plasmolysis showed the greatest resistance of *Dunaliella salina* chlorospores growing in medium with 150 °/₀₀ of NaCl compared to others growing in media of various salinities.

Third, we never have observed " in vitro " the occurence of " red forms " in the strongest salinities (like 250, 360 and 400 °/₀₀ of NaCl). Probably because the composition of the medium we used is more suitable to the " green forms ".

INTRODUCTION

La prédilection bien particulière de *Dunaliella salina* Dunal — appartenant à l'ordre des Volvocales, au sous-ordre des Volvosinées et à la famille des Polyblepharidaceae selon la classification adoptée par FELDMANN (1963) — pour les milieux saturés en NaCl est connue depuis un demi siècle.

Cultivant cette espèce *in vitro* depuis plus de 2 ans, nous avons étudié son comportement dans toute une gamme de salinités (de 16 à 400 $^0/_{00}$) et nous avons tenté de déterminer la concentration optimum en NaCl du milieu pour sa croissance.

Dans un premier temps, nous rappellerons brièvement le cycle évolutif de ce Flagellé. Nous exposerons ensuite les résultats obtenus par nous ainsi que les modifications apparues au cours de son développement. La détermination d'un optimum de salinité sera déduite à la fois des observations précédentes et des résultats d'expériences de turgescence et de plasmolyse effectuées sur des individus développés sur chacune des concentrations salines utilisées.

RAPPEL SUR LE CYCLE ÉVOLUTIF DE *DUNALIELLA SALINA*

Le cycle évolutif de ce curieux Flagellé comporte 2 stades très distincts de zoospores qui ont incité THEODORESCO (1906) à distinguer 2 espèces : les zoospores rouges, comportant du pigment rouge, l'hématochrome, en grande abondance relèveraient de l'espèce *Dunaliella salina* proprement dite tandis que les zoospores vertes, comportant seulement un stigma rouge, relèveraient de l'espèce *Dunaliella viridis*. THEODORESCO n'a pas été suivi dans cette voie et l'on admet maintenant que les zoospores vertes ou « chlorospores » représentent la forme normale alors que les zoospores rouges ou « érythrospores » ne sont qu'une forme adaptative, liée aux milieux de concentration saline élevée, sans retour possible en arrière (LABBE, 1921).

En milieu dilué, les érythrospores disparaissent presque toutes, sauf quelques-unes susceptibles de donner des kystes de repos (hypnocystes rouges ou « érythrocystes »). Par contre, dans ce milieu dilué, les chlorospores se développent rapidement et se multiplient par bipartition (reproduction asexuée). Certains sont susceptibles de se conjuguer (reproduction sexuelle) et forment de gros zygotes verts, les « chlorocystes », immobiles, qui se diviseront d'autant plus activement que l'eau est plus diluée.

Dans l'eau sursalée, les chlorospores coexistent toujours avec les érythrospores. Les premières représentent la forme normale de propagation s'adaptant à tous les milieux. Très grandes dans l'eau douce, elles deviennent très petites en eau sursalée. La dominance de l'une ou l'autre forme est fonction de la concentration saline, les secondes ou formes rouges étant liées, nous le rappelons, aux milieux sursalés. Si dans de tels milieux, les chlorospores peuvent se transformer en érythrospores, l'inverse n'a jamais pu être observé : la chlorophylle, une fois disparue, ne régénère pas l'hématochrome.

Le déclenchement de la transformation des formes vertes en formes rouges serait toujours le même : une plasmolyse partielle avec disparition de l'amidon, formation de glycogène et apparition de cet hématochrome qui serait selon LABBE (1921) une anthocyanine. La cause de ce déclenchement n'a pu encore être précisée. S'agirait-il d'une influence de l'amphimixie, comme chez les Volvox où l'œuf fécondé perd sa chlorophylle et se colore par un hématochrome ? Ou faut-il invoquer des facteurs physiques tels que l'augmentation de la pression osmotique avec comme corollaire, une modification des échanges ioniques entre la cellule et le milieu ambiant et, de ce fait, des facteurs d'ordre chimique qui ne seront élucidés que lorsque la nature exacte de l'hématochrome sera connue ?

MILIEU ET MÉTHODE DE CULTURE

A) *Milieu de culture usuel*

La souche initiale de *Dunaliella salina* nous fut procurée par la Station Zoologique de Villefranche-sur-Mer. Elle fut ensemencée dans un milieu enrichi, composé comme suit :

Eau de mer salée à 64 ‰	900 ml
Extrait de terre	100 ml
$MgSO_4$, 7 H_2O	0,02 g
K_2HPO_4	0,02 g
KNO_3	0,2 g

B) *Mise en culture*

La culture est placée dans une enceinte climatique (type S.E.C.A.S.I., modèle BL 50) qui maintient une température voisine de 18 °C. Cette enceinte est éclairée par une rampe lumineuse dont les pics d'émission (à 4 500 et 6 600 angstrœms) coïncident avec les maxima des courbes de la sensibilité photochimique de l'assimilation chlorophyllienne et de la synthèse de la chlorophylle.

C) *Les différentes concentrations salines utilisées*

En plus du milieu à 64 p. 1 000 et d'un milieu à l'eau de mer naturelle (à 32 p. 1 000), nous avons préparé 6 autres milieux de même composition mais de concentration différente :

Teneur en NaCl (en g ‰)	Milieu figuré
16	Saumâtre mixomésohalin
32	Isohalin
64	Hyperhalin
100	»
150	»
250	»
360	Saturé
400	Sursaturé

Un décilitre de chacun de ces milieux fut ensemencé avec 4 ml de la souche établie dans le milieu à 64 p. 1 000 de NaCl. Le nombre de cellules/mm³ de la suspension mère atteignant alors $1{,}3.10^3$, la densité initiale de ces cultures était d'environ 50 cellules au mm³.

D) *Le comptage* des cellules a été réalisé à l'aide de l'hématimètre de Malassez.

RÉSULTATS OBTENUS

A) *Vingt-quatre heures après*

Le 24 janvier 1967, nous avons ensemencé les milieux à salinité différente précédemment cités. Dès le lendemain, nous nous sommes livrés à un contrôle des cultures. Nous avons pu constater que dans les milieux de 16, 32, 64, 100 et 150 p. 1 000 de NaCl les zoospores de *Dunaliella salina* avaient parfaitement supporté la transplantation. Il n'en était pas de même pour les milieux à 250, 360 et 400 p. 1 000 qui, macroscopiquement, ne présentaient aucune coloration. L'examen microscopique permettait de révéler :

— la perte de mobilité des chlorospores,

— leur faible coloration,

— le contour très irrégulier et sinueux de ces zoospores, caractéristique d'un état marqué de plasmolyse.

B) *Une semaine après*

L'analyse quantitative des cultures confirmait le développement dans les cinq premiers milieux :

Taux de NaCl (en g ‰)	Nombre de zoospores/mm³
16	420
32	610
64	640
100	440
150	360

Le même comptage appliqué aux cultures en milieux à 250, 360 et 400 p. 1 000 devait révéler l'absence quasi totale de zoospores et de toute autre cellule. Nous nous sommes livrés le 8 février 1967 à un réensemencement de ces milieux, mais cette fois à partir de la culture à 150 p. 1 000 de NaCl (contenant alors 760 zoospores au mm³). La pousse des zoospores, dès le lendemain de ce repiquage sur ces milieux, a pu être constatée ainsi que la conservation de leur mobilité, de leur coloration et de leur morphologie habituelles.

C) *Trois semaines après*

Trois semaines après l'ensemencement, les cultures dans les cinq premiers milieux étaient en pleine phase de croissance comme le montre le relevé des comptages pratiqués le 15 février :

Taux de NaCl (en g ‰)	Nombre de zoospores/mm³
16	720
32	1450
64	980
100	1550
150	1150

Des modifications morphologiques sont apparues dans la colonie sur milieu à 16 p. 1 000. Les zoospores habituelles ont fait place à des chlorospores plus petites, ovoïdes et de coloration vert foncé. De gros zygotes verts (3 à 4 fois plus gros que les zoospores originelles), de forme arrondie, de coloration vert-jaune et de mobilité nulle ont pu, par ailleurs, être distingués.

Dans les autres milieux (à 32, 64, 100 et 150 p. 1 000), les chlorospores ont conservé leur forme, taille, pigmentation et mobilité. Aucune forme de repos n'a pu être décelée.

Dans les milieux fortement hyperhalins, repiqués une semaine plus tôt, le comptage met en évidence un début de multiplication dans le milieu à 250 p. 1 000 tandis que l'état des cultures à 360 et 400 p. 1 000 de NaCl est encore stationnaire.

Taux de NaCl (en g ‰)	Nombre de zoospores/mm³
250	430
360	56
400	42

D) *Etat des cultures au 9e mois*

Les comptages effectués une fois par mois ont permis l'établissement de courbes montrant l'évolution des cultures (cf. fig. nos 1, 2 et 3).

Il nous a paru logique de séparer les résultats obtenus à partir des cinq premières cultures de ceux enregistrés pour les cultures à très forte concentration saline qui avaient nécessité un repiquage, 15 jours après, à partir d'un milieu à concentration saline plus élevée que celle de la suspension mère, donc à partir de cellules plus adaptées aux hautes teneurs en NaCl.

Les densités maximales et leur date d'apparition ont été consignées dans les deux tableaux suivants (nos 1 et 2) :

La culture dans le milieu à 16 ‰ (cf. courbe n° 1) : après avoir connu un maximum de développement peu avant le 4e mois (au 110e jour), avec une densité de 6 100 zoospores/mm³, a présenté une phase de déclin. Le nombre de zoospores n'a cessé de décroître depuis le 140e jour et le 30 août (218 jours après l'ensemencement), on constatait l'absence de zoospores.

La culture dans le milieu à 32 ‰ (cf. courbe n° 2) : après avoir montré un premier pic de développement, a régressé, puis

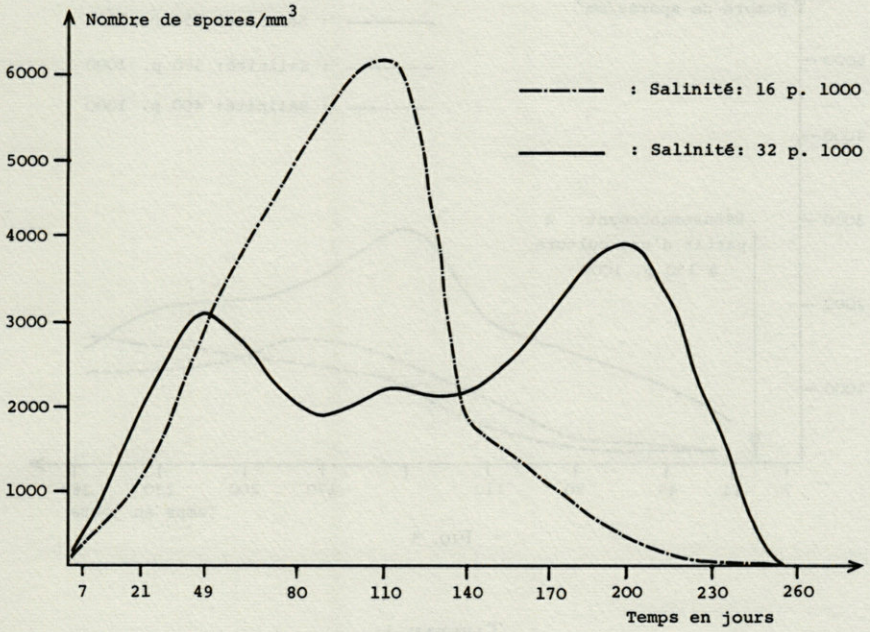

Nombre de spores/mm3
6000
5000
4000
3000
2000
1000
: Salinité: 16 p. 1000
: Salinité: 32 p. 1000
7
21
49
80
110
140
170
200
230
260
Temps en jours

FIG. 1

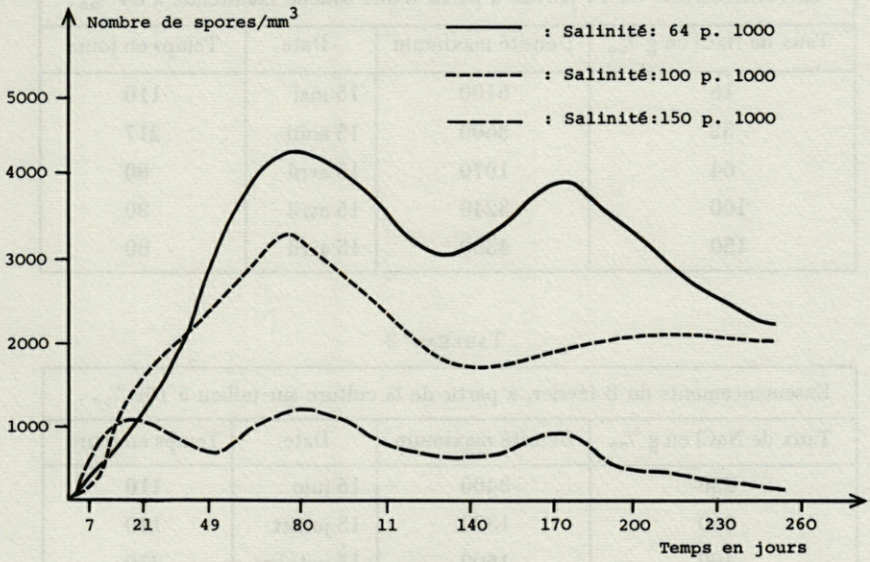

Nombre de spores/mm3
5000
4000
3000
2000
1000
: Salinité: 64 p. 1000
: Salinité:100 p. 1000
: Salinité:150 p. 1000
7
21
49
80
11
140
170
200
230
260
Temps en jours

FIG. 2

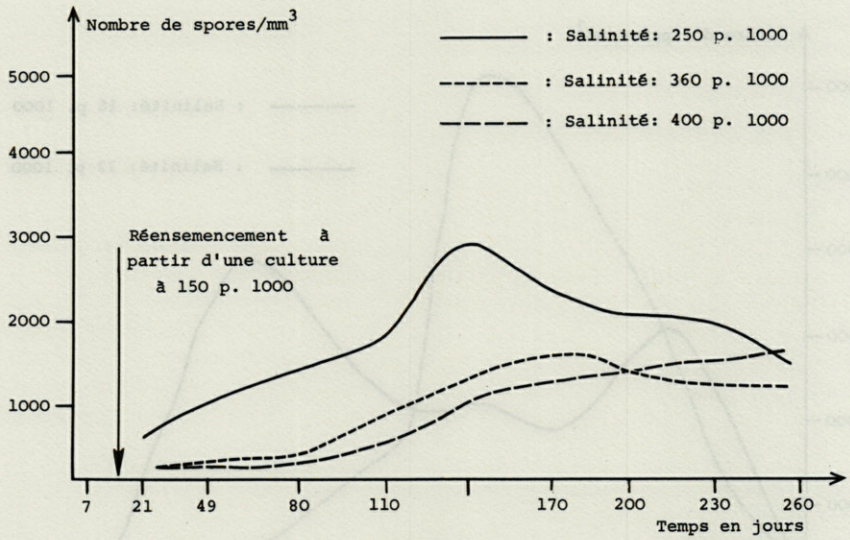


FIG. 3

TABLEAU 1

Ensemencements du 24 janvier à partir d'une souche maintenue à 64 ‰.			
Taux de NaCl en g ‰	Densité maximum	Date	Temps en jours
16	6100	15 mai	110
32	3600	15 août	217
64	1070	15 avril	80
100	3240	15 avril	80
150	4360	15 avril	80

TABLEAU 2

Ensemencements du 8 février, à partir de la culture sur milieu à 150 ‰.			
Taux de NaCl en g ‰	Densité maximum	Date	Temps en jours
250	3400	15 juin	110
360	1320	15 juillet	140
400	1500	15 octobre	230

s'est remise à croître pour présenter le 15 août un second pic à 3 600 zoospores/mm³. Le 15 octobre, le nombre de spores recensées était inférieur à 40 mm³.

Les cultures dans les milieux à 64, 100 et 150 ‰ (cf. courbe n° 2) ont présenté simultanément le 15 avril (80 jours après l'ensemencement) leur maximum de développement qui atteignait respectivement 1 070, 3 240 et 4 360 zoospores/mm³. Si leur courbe d'évolution adopte une allure grossièrement sinusoïdale, la densité moyenne la plus élevée appartient cependant à la culture sur le milieu à 150 ‰. Cette observation incite à penser que *Dunaliella salina* est plus apte à pousser sur ce milieu que sur les 4 précédents. Cette hypothèse est d'ailleurs confirmée par le comptage, fait le 30 août (7 mois après l'ensemencement), des zygotes dont le nombre est d'autant plus élevé que les conditions écologiques sont sévères :

Taux de NaCl en g ‰	Pourcentage des zygotes (sur l'ensemble des cellules comptées : zoospores + zygotes)
32	60 ‰
64	50 — 60 ‰
100	35 — 40 ‰
150	30 ‰

La culture dans un milieu à 250 ‰ (cf. fig. n° 3) a son maximum de développement (3 100 zoospores/mm³) le 15 juin, soit 110 jours après le repiquage.

Celles effectuées sur les milieux saturés à 360 et 400 ‰ (cf. fig. n° 3) n'ont atteint leur acmé que vers le 15 juillet (140 jours après le repiquage) pour la première et le 15 octobre pour la seconde (170 jours) : les densités étaient respectivement de 1 320 et 1 500 zoospores/mm³.

DÉTERMINATION D'UN OPTIMUM DE SALINITÉ

L'appréciation d'une salinité optimum pour le développement de *Dunaliella salina* a reposé sur deux critères :

— une longévité particulièrement importante de la culture jointe à une densité suffisamment élevée de zoospores au mm³;

— la possibilité pour les cultures établies dans cette salinité optimale de s'adapter ultérieurement aux concentrations limites telles que 16 ou 400 $^0/_{00}$.

A) Le critère de longévité

Il peut déjà au 9e mois (15 octobre 1967) être apprécié :

Taux de NaCl en g $^0/_{00}$	Nombre de chlorospores	Remarques
16	inférieur à 10	culture morte
32	inférieur à 40	" "
64	140	déclin
100	1800	maintien (acmé le 15 avril)
150	2000	" " "
250	1400	maintien (acmé le 15 juin)
360	1000	" (acmé le 15 juillet)
400	1500	densité maximale

On remarque également que le taux le plus élevé de zoospores se trouve dans la culture établie à 150 p. 1 000.

B) Le critère d'adaptation

a) *A longue échéance*

Nous avons déjà montré que la souche établie sur un milieu à 64 p. 1 000 était incapable de se développer directement sur les milieux à très forte salinité (de 250 à 400 p. 1 000). Par contre, une souche cultivée sur le milieu à 150 p. 1 000 y parvenait.

Il était alors nécessaire de vérifier l'adaptation de cette dernière aux milieux à faible salinité (16 et 32 $^0/_{00}$). Le 28 août, nous nous sommes livrés à un repiquage de ces milieux à partir de la souche cultivée sur le milieu à 150 $^0/_{00}$. Deux jours après l'ensemencement, nous avons pu vérifier la bonne pousse de ces deux nouvelles cultures. Trois semaines après, nous avons compté les chlorospores : leur nombre était de : 65 par mm^3 dans le milieu à 16 p. 1 000; 300 par mm^3 dans le milieu à 32 p. 1 000. Ces nombres sont inférieurs à ceux observés avec la souche établie à 64 p. 1 000 — comme il fallait s'y attendre — mais ils confirment la réalité du

développement direct sur ces milieux à faible salinité à partir d'une autre souche cultivée dans une salinité à 150 p. 1 000.

b) *A brève échéance*

Nous avons tenu également à vérifier les possibilités d'adaptation des individus cultivés sur le milieu à 150 p. 1 000 par des expériences de turgescence et de plasmolyse.

1) *Résistance à la turgescence*

Nous avons placé dans une solution à 16 p. 1 000 de NaCl une fraction de chacune des cultures en milieux de 64 à 400 p. 1 000 de NaCl et nous avons mesuré le temps de turgescence pour les cellules de chacune de ces cultures ainsi que le temps d'éclatement de ces cellules.

Cultures	Temps de turgescence en secondes	Degré de turgescence	Temps d'éclatement en secondes	% de spores éclatées	% de spores survivantes après 4 h
à 64 ‰	120	1	—	—	100 %
à 100 ‰	45	2 à 2,5	140 à 150	5	90 à 95
à 150 ‰	< 20	3	20 à 25	5 à 10	70 à 80
à 250 ‰	< 20	3	< 20	10 à 20	60
à 360 ‰	< 20	4	< 20	20 à 40	10 à 15
à 400 ‰	< 20	4	< 20	40 à 60	5 à 10

Pour apprécier le degré de turgescence, nous avons pris comme référence la turgescence observée sur une cellule cultivée sur un milieu à 64 p. 1 000 de NaCl et placée brutalement dans une solution à 16 p. 1 000.

Le temps de turgescence est celui mis par les premières spores à manifester ce phénomène. La même remarque s'applique au temps d'éclatement.

La précision des temps de turgescence et d'éclatement n'a pu être apportée lorsque ceux-ci étaient inférieurs à 20 secondes, temps minimum pour l'examen à la cellule de Malassez (pipettage, remplissage de la cellule et mise au point).

2) *Résistance à la plasmolyse*

Nous avons procédé de la même façon : en déposant dans une série de tubes à essai contenant une même quantité (5 ml) de

solution à 400 p. 1 000 de NaCl, une même fraction (0,4 ml) des cultures sur les milieux de 32 à 360 °/₀₀.

Cultures	Temps de plasmolyse	Phénomènes de plasmolyse observés chez les spores
à 32 °/₀₀	50 sec.	Immobilité absolue, flagelles invisibles.
à 64 °/₀₀	60 »	» » »
à 100 °/₀₀	60 »	Cellules piriformes et mobiles, flagelles visibles.
à 150 °/₀₀	de 60 à 100 sec.	Cellules piriformes et mobiles, flagelles visibles.
à 250 °/₀₀		Aucun effet.
à 360 °/₀₀		Aucun effet.

3) *Interprétation de ces deux séries d'expériences*

La survie de 70 à 80 % des zoospores de la culture à 150 p. 1 000 lorsqu'elles sont plongées brutalement dans un milieu à 16 p. 1 000 de NaCl et la conservation de leur mobilité en milieu sursaturé semblent à notre avis la meilleure preuve de leur faculté d'adaptation.

CONCLUSIONS

Si bien des auteurs ont étudié le passage de l'eau sursalée à l'eau douce et celui de l'eau douce à l'eau sursalée de la Volvocinée *Dunaliella salina* Dunal, aucun d'entre eux ne semble avoir jusqu'à présent dosé de façon précise la salinité des solutions utilisées. Pour notre part, nous nous sommes livrés à une troisième série d'expériences, partant d'une culture établie sur un milieu à salinité intermédiaire, de 64 °/₀₀ en l'occurrence, et nous avons étudié le comportement de cette Algue lors de son passage sur des milieux soit plus concentrés, soit plus dilués.

Nous avons constaté, en premier lieu, que l'adaptation aux milieux sursaturés était imparfaite et nécessitait, pour se faire, un second repiquage à partir d'une culture sur un milieu à 150 p. 1 000 de NaCl. Cela nous a mené naturellement à rechercher la concentration saline à partir de laquelle une culture de *Dunaliella salina* pouvait être repiquée impunément et se développer directement sur des milieux soit sursalés soit dilués. Il semble qu'à l'intérieur d'une gamme de salinités comprise entre 16 et 400 °/₀₀, le taux de 150 grammes de NaCl par litre réalise cette exigence.

Cette observation à longue échéance (après 9 mois de culture) a été confirmée par des tests de turgescence et de plasmolyse qui

ont mis en évidence la très grande résistance des chlorospores cultivés sur un milieu à 150 p. 1 000, toujours par comparaison avec celles d'une gamme de 7 autres cultures en salinité différente, échelonnée de 16 à 400 p. 1 000.

En troisième lieu, nous n'avons jamais observé « in vitro » dans les milieux très fortement salés — comme ceux à 250, 360 et 400 p. 1 000 de NaCl — l'apparition d'érythrocystes, ni même d'érythrospores. Après 9 mois, les cultures sur de tels milieux ont gardé une coloration verte foncée et l'analyse microscopique a confirmé la seule présence de chlorospores et de chlorocystes. Il est probable que la composition du milieu adoptée par nous — comportant outre le chlorure de sodium, de l'extrait de terre, du sulfate de magnésie, du phosphate bipotassique et du nitrate de potassium — soit éminemment favorable « aux formes vertes », leur permettant de conserver leur chlorophylle malgré la teneur élevée en NaCl. A moins que l'absence d'un quelconque facteur n'empêche la formation de glycogène et d'hématochrome qui sont le propre des « formes rouges », lesquelles dominent normalement en eau sursalée.

Cette étude ne saurait se limiter à la seule observation du développement des cultures et mériterait d'être complétée par la recherche de modifications éventuelles dans le métabolisme de *Dunaliella salina,* au cours de son adaptation à des milieux de salinité différente. Ces modifications du métabolisme seraient susceptibles d'entraîner des variations dans la respiration et la photosynthèse qui peuvent être mesurées par la méthode manométrique de WARBURG.

RÉSUMÉ

Les auteurs étudient, à partir de cultures de *Dunaliella salina* dans un milieu enrichi, ayant une teneur en NaCl de 64 °/₀₀, le comportement de cette Chlorophycée dans des milieux de salinité variable (16 à 400 °/₀₀).

Dans un premier temps ils montrent que l'adaptation aux fortes salinités est imparfaite. Celle-ci paraît maximale aux faibles ou aux fortes salinités, lorsque la couche est cultivée dans un milieu dont la concentration en ClNa est de 150 °/₀₀.

De même, les expériences sur la turgescence ou la plasmolyse montrent la plus grande résistance des chlorospores de *Dunaliella salina* obtenue dans le milieu à teneur en ClNa de 150 °/₀₀.

Enfin, les auteurs n'observent pas « in vitro » l'apparition des « formes rouges » aux plus fortes salinités (250, 360, 400 °/₀₀ de ClNa). Vraisemblablement, la composition du milieu est plus favorable aux « formes vertes ».

BIBLIOGRAPHIE

FELDMANN, J., 1963. Les Algues. *In* Précis de botanique. Masson ed., p. 207.

LABBE, A., 1921. Le cycle évolutif de *Dunaliella salina*. *C.R. hebd. séanc. Acad. Sci. Paris*, **172** (1) : 1689-1890.

THEODORESCO, E.C., 1906. Observations morphologiques et biologiques sur le genre *Dunaliella*. *Revue gén. Bot.*, **18** : 410.

DISCUSSION

de la communication de MM. EHRHARDT, MONCOULON et NIAUSSAT

KESSELER. — Avez-vous fait des observations ou des études chimiques indiquant que les Dunalielles ont la possibilité d'accumuler des sels ou des ions de l'eau de mer pour réguler leur pression osmotique.

EHRHARDT. — J'ai fait seulement des observations physiologiques et non des études chimiques.

LEWIN. — Est-ce que vos cultures sont clonales ?

Avez-vous des observations sur l'influence de la carence d'azote sur la coloration des cellules ?

Quelle évidence avez-vous pour la présence d'anthocyanine, pigment généralement inconnu chez les Algues ?

EHRHARDT. — Les cultures en question sont toutes des clones de la souche établie à 64 °/₀₀.

Aucune observation sur l'influence de la carence d'azote. Nous avons cherché les conditions optimales.

Aucune évidence de la présence d'anthocyanine (LABBE, 1921). A mon avis, la coloration rouge des érythrospores est redevable aux pigments caroténoïdes inclus dans les vacuoles lipidiques.

MAESTRINI. — La souche utilisée provenant de Villefranche, a-t-elle été isolée en Méditerranée ?

EHRHARDT. — Cette souche provenant de Villefranche provenait en fait de l'Université de Hambourg. Les *Dunaliella* avaient été isolées par l'un des chercheurs de cette Université en stage en Angleterre.

LANCELOT. — 1°) La salinité indiquée dans les différents milieux de culture concerne-t-elle uniquement une salinité sodique ou une salinité totale correspondant à un accroissement ou une diminution de la concentration de la solution initialement utilisée ?

2°) Les milieux synthétiques utilisés par les auteurs sont enrichis en éléments magnésiques et potassiques. Les auteurs ont-ils fait des essais en milieux non enrichis et dans l'affirmative les résultats sont-ils comparables à ceux décrits présentement ?

EHRHARDT. — 1°) La salinité concerne uniquement une salinité sodique (addition du complément de ClNa nécessaire pour obtenir la salinité désirée).

2°) Pas d'essai en milieux non enrichis. On recherchait les conditions optimales.

MAESTRINI. — Comment avez-vous préparé vos milieux hyperhalins ?

EHRHARDT. — Les milieux hyperhalins ont été constitués par addition de ClNa à l'eau de mer jusqu'à l'obtention de la densité correspondante à l'eau contenant la salinité recherchée.

MARINE ALGAL REPRODUCTION IN TWO BRITISH ESTUARIES

by G. RUSSELL
Hartley Botanical Laboratories, The University of Liverpool, G.-B.

SOMMAIRE

La présente étude est fondée sur l'observation d'Algues marines benthiques sur les roches et enrochements dans les estuaires des rivières Mersey et Dee.

L'environnement et la composition faunistique des quatre aires sont décrits : trois se situant dans la Mersey, la dernière dans la Dee.

La reproduction des Algues les plus abondantes est décrite; l'importance de la reproduction asexuée est mise en évidence. Ce dernier phénomène s'explique partiellement soit par la prédominance d'espèces chez lesquelles seul ce mode de reproduction est connu (*Blidingia* ssp.), soit encore par la suppression de l'activité sexuelle chez certaines formes qui peuvent présenter un mode de reproduction sexuée, cf. *Ectocarpus siliculosus, Prasiola stipitata,* ou enfin à un arrêt de la méiose dans les sporanges tetra ou uniloculaires, cf. *Dumontia incrassata, Pilayella littoralis.* De nouvelles données cytologiques sur la vie asexuée de *Elachista fuciola* et *Porphyra* ssp. sont apportées.

La signification de ces observations, les facteurs qui peuvent les déterminer sont discutés.

INTRODUCTION

The estuaries under study are those of the rivers Mersey and Dee which flow in a north-westerly direction about 7 miles apart and discharge into the Irish Sea. The vegetation and environmental conditions have been studied mainly at the 4 sites indicated on Text - fig. 1.

THE PHYSICO-CHEMICAL ENVIRONMENT

The beds of both estuaries consist of soft triassic (BUNTER) sandstone which here and there emerges as low-lying reefs and islands from the banks of sand and mud which together constitute most of the surface area. The mud, derived mainly from the glacial drift of the Lancashire plain, is rich in both carbonates and organic matter (combined totals : 12.3 % w/w, River Dee (4); 12.9 % w/w River Mersey (1)). It is also readily dispersed in the gentlest of water movement and thus causes extreme turbidity; mean percentage fluorescent light absorption (" warm white " of 1000 - 1100 lux) by 10 cm depths of 14 High Water samples taken from sampling sites 1 - 4 between February and July, 1968, was 15.7 %, the range being 0.0 - 36.4 %. The amount of suspended particulate matter in the same samples was 0.4 (0.1 - 0.6) % w/v.

At and near High Water, there is little evident salinity stratification in either estuary. Total salinity (S) of surface water samples taken at or near High Water (except for the lowest recorded) from the four sampling sites are given below :

Site	Date	S ‰	Site	Date	S ‰
4	19.6.68	30.0	2	11.3.68	25.1
3	10.7.68	30.0	1	2.7.68	24.4
4	21.5.68	29.5	2	29.2.68	24.3
4	11.7.68	28.6	2	24.7.68	24.2
2	29.2.68	28.2	1	19.6.68	23.2
2	11.3.68	26.4	1	2.7.68	22.7
2	20.6.68	25.8	2	3.7.68	16.6

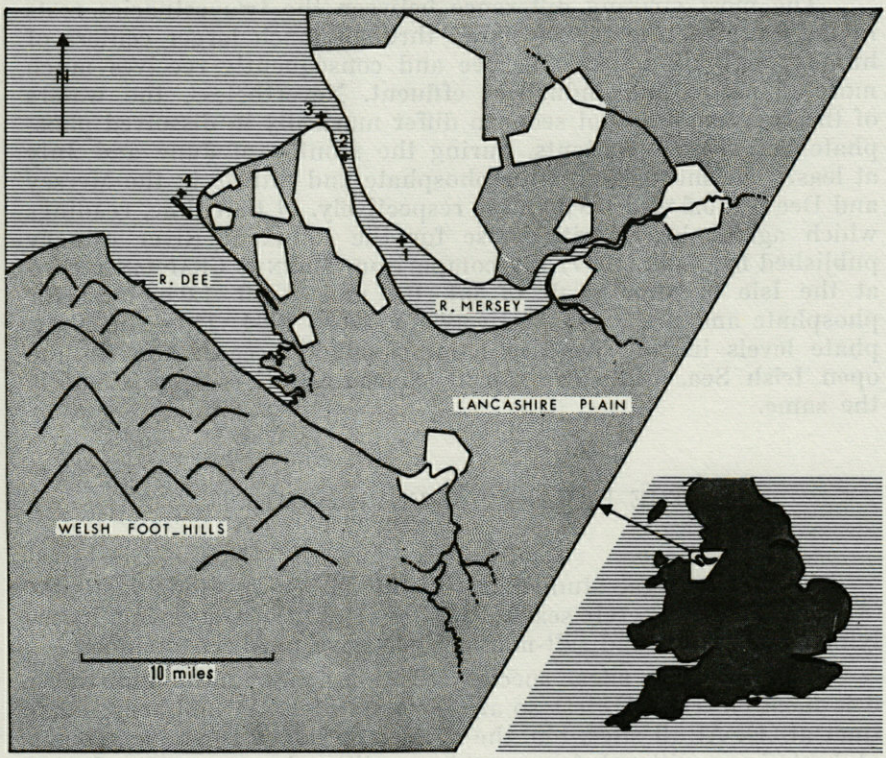


FIG. 1. — Sketch map of estuaries of rivers Mersey and Dee. Sites at which algae were collected and environmental conditions assessed are as follows : (1) Sea-walls at Otterspool Promenade, (2) Sea-walls at Seacombe Ferry and at the Pier Head on the opposite bank, (3) Rocks at New Brigton, (4) Hilbre Island and Hoylake shore on mainland opposite.

The lowest recorded salinity in these water samples was 16.6 °/₀₀ taken on a falling tide at two hours before Low Water during a period of heavy rainfall. That this low figure is due to the state of tide rather than a spate effect can be inferred from the fact that on the previous day at site (1) and under identical conditions, the High Water salinity was 22.7 °/₀₀. For comparison, the annual mean salinities of surface water at the Isle of Man from 1961 - 64 were 34.36, 34.14, 34.45, 34.69 °/₀₀, (SLINN & CHAPMAN, 1961-64). From these data it is evident that the two estuaries come into the category A3 in the classification of den HARTOG (1967).

Summer pH levels of surface water at High Water range from 7.5 at (1) to 8.0 at (2), (3) and (4) although in rock pools containing algae much higher figures may be obtained and 9.5 has been attained in three *Enteromorpha* pools at site (4).

The most striking difference between the two estuaries rests in the fact that the Mersey flows through much larger centers of human population than the Dee and consequently receives much more domestic and industrial effluent. Nevertheless, the waters of the two rivers do not seem to differ markedly in dissolved phosphate and nitrate contents, during the months of June and July at least. The mean figures for phosphate and nitrate in the Mersey and Dee are 0.6 and 0.8 µg-at./l respectively, at that time, readings which agree closely with those for the Patuxent River estuary published by NASH (1947). By comparison, SLINN & CHAPMAN record at the Isle of Man levels of 0.1 - 0.2 and < 1.0 - 1.0 µg-at./l for phosphate and nitrate respectively for 1961 - 1964. Thus the phosphate levels in the rivers in summer much exceeds that in the open Irish Sea, while the nitrate concentration is approximately the same.

THE BIOLOGICAL ENVIRONMENT

All marine algae studied are benthic either on sandstone (sites (3) & (4)) or on concrete sea-walls (sites (1) & (2)); free-living, loose-lying, fresh-water and salt-marsh algae have not been included.

Over all four sites, species zonation tends to be indistinct; it is most clear at (4), less so at (3), less still at (2) and very indistinct at (1). At all sites, too, the species fit into a two-zone scheme at best, i.e. a littoral fringe and a eulittoral zone, *sensu* LEWIS (1961). There is no macroscopic vegetational sublittoral zone in either estuary.

The littoral fringe in all sites is dominated by *Prasiola stipitata* and two species of *Blidingia, B. marginata* and *B. minima. Ulothrix* sp. and *Bangia fuscopurpurea* are frequent in all sites in winter and spring and at this time in site (2), (3) and (4) *Porphyra* sp. is also fairly abundant. At Hilbre Island (4) there is a small amount of *Pelvetia canaliculata* at the junction of the littoral fringe and eulittoral zone, but this species is absent from all the Mersey sites.

The eulittoral zone at Otterspool (1) is dominated by *Blidingia* spp. and *Enteromorpha* spp. (most *Enteromorpha* in the Mersey and Dee seems to belong to the *compressa- intestinalis* and *prolifera* complexes), but there is a small population of *Fucus vesiculosus* at the lower limit of the zone. *Balanus balanoides,* though rather scarce, is present in sufficient quantity to demarcate the two zones.

At Seacombe (2), with the addition of *Cladophora rupestris,* a similar eulittoral zone structure is found, although it is complicated

seasonally by the presence of stunted *Ceramium rubrum* and *Polysiphonia urceolata* from autumn to spring and *Pilayella littoralis* from spring to autumn. *Balanus* is slightly more abundant than at (1) and is accompanied by *Littorina saxatilis*. At New Brighton (3) the *Ceramium - Polysiphonia* development is not found but otherwise the eulittoral zone agrees with that of Seacombe.

At Hilbre Island (4) the eulittoral zone is dominated by fucoids, chiefly *Ascophyllum* and *Fucus serratus, F. spiralis* and *F. vesiculosus,* but a little *Pelvetia* is also to be found. *Enteromorpha* remains very abundant and is dominant on the sandstone reefs surrounding the island. The subdominant algal flora is much richer than at any Mersey site, however, and consists mainly of the following species :

RHODOPHYCEAE : *Porphyra* sp., *Acrochaetium* sp., *Rhodochorton purpureum, Furcellaria fastigiata, Catenella repens, Chondrus crispus, Hildenbrandia prototypus, Dumontia incrassata, Callithamnion roseum, Ceramium rubrum, Polysiphonia nigrescens, P. urceolata.*

PHAEOPHYCEAE : *Ectocarpus siliculosus, Pilayella littoralis, Spongonema tomentosum, Waerniella lucifuga, Ralfsia verrucosa, Elachista fucicola, Petalonia fascia, Scytosiphon lomentarius, Sphacelaria radicans, Cladostephus spongiosus.*

CHLOROPHYCEAE : *Gomontia polyrhiza, Prasiola stipitata, Ulothrix* sp., *Blidingia marginata, B. minima, Enteromorpha* spp., *Percursaria percursa, Ulva lactuca, Chaetomorpha crassa, Cladophora rupestris.*

The fauna of Hilbre is likewise richer than at any point in the Mersey and, in addition to *Balanus,* the shore commonly carries *Dynamena pumila, Actinia equina, Leander squilla, Carcinus maenas, Cancer pagurus, Lipura maritima, Littorina littorea, L. saxatilis, Thais lapillus, Mytilus edulis.*

ALGAL REPRODUCTION

Notes on the reproduction of certain algal species in these estuarine habitats are given below :

RHODOPHYCEAE

Bangia fuscopurpurea : this species reproduces here, as elsewhere in Britain, entirely asexually by means of monospores.

Porphyra sp. : the estuarine *Porphyra* cannot be clearly identified. Early in growth it resembles *Porphyra linearis*, but when mature appears to combine some of the morphological features of *Porphyra purpurea* and others of *Porphyra umbilicalis*.

Currently there are two schools of thought on the reproduction of *Porphyra*, the asexual view as expounded by DREW (1953), CONWAY (1964) and others and the sexual view proposed by DANGEARD (1927). Each school has its cytological adherents, the asexual view being supported by KRISHNAMURTHY (1959) who observed a chromosome number of 5 in reproductive and vegetative cells in several forms of *Porphyra*. The sexual view, on the other hand, is upheld by MAGNE (1964 a & b) who detected a haploid number of 4 in male and somatic cells of *Porphyra linearis* and a diploid number of 8 in carpospores.

In this estuarine population no trace of sexual reproduction could be observed. For confirmatory evidence, authentic populations of *Porphyra linearis* (from the Isle of Man) and *Porphyra purpurea* and *Porphyra umbilicalis* (from Anglesey, North Wales) were examined. All these yielded basic chromosome numbers of 4 in both somatic cells and carpospores, the latter being examined at all stages of development until the point of release from the parent thallus (Plate I, Figs. 1-3). The lower counts visible in some cells (Plate 1, Fig. 1) are probably due to close juxtaposition of chromosomes. The larger numbers (up to 8) are less easy to interpret, but two facts tend to indicate that they are not chromosomes. First, in all populations examined the numbers of chromosomes counted followed a more or less normal distribution with 4 forming a clear peak and there was never any trace of the bimodal distribution one might expect with a haploid - diploid situation. Second, the simultaneous occurrence of large and small numbers in single

clumps of dividing carpospores (Plate I, Fig. 1) is not consistent with the view that these structures are a post-fertilisation development. KRISHNAMURTHY may well be correct when he attributes larger chromosome counts in *Porphyra* to the presence of heterochromatin, but, in any event, both estuarine and open coast *Porphyra* in the Irish Sea area seem to reproduce asexually by carpospores or monospores.

Dumontia incrassata : this species is found only at Hilbre (4) and so far tetrasporic plants alone have been found although one solitary plant collected in April 1968, seemed to bear young carposporophytes. MAGNE (1964 b) has examined this species cytologically and on one sterile individual found a chromosome number of 22 - 24. From counts made on this estuarine population, the mean chromosome number in somatic cells was 24.3 and in the tetrasporangia at the first and second divisions 24.5. The chromosomes are extremely small and MAGNE's difficulty in making a clear decision on their number is readily understandable, but from this observation 24 would seem to be the more probable diploid number. It would also seem that in this estuarine population meiotic failure occurs in the tetraspore formation and results in asexual repetition of the tetrasporic generation, although the observation of a possible carposporic individual may indicate the coexistence of a sexual diplo-biontic series.

Furcellaria fastigiata : so far only tetrasporic plants have been observed and so far there is no cytological information.

Chondrus crispus : only tetrasporic plants found; no cytological information.

Polysiphonia urceolata : only tetrasporic plants found; no cytological information. At Seacombe (2) most plants are sterile and species proliferation seems to occur mainly by unrestricted growth of a protrate system attached to the substrate by colourless rhizoids.

Ceramium rubrum : Hilbre (4) tetrasporic plants outnumber sterile and cystocarpic plants but as both fruiting types occur in considerable abundance the life history is probably diplobiontic. At Seacombe (2), on the other hand, only sterile or tetrasporic plants are found and much of the species spread is by vegetative means similar to that of *Polysiphonia urceolata*. So far no cytological information.

Hildenbrandia prototypus : in the estuarine habitats, as elsewhere, this species reproduces exclusively asexually and by means of bispores or tetraspores.

PHAEOPHYCEAE

Ectocarpus siliculosus : this species in the estuarine habitats has so far been observed to reproduce entirely asexually by zoospores from plurilocular sporangia.

Spongonema tomentosum : this species in the estuarine habitats has been so far observed to reproduce entirely asexually by zoospores from plurilocular sporangia.

Pilayella littoralis : this species forms here unilocular and plurilocular sporangia, but from cytological study it is clear that the chromosome number in somatic cells and both types of sporangia is the same, i.e. 24 (Plate II, Figs. 5-7). Thus meiosis does not occur in unilocular sporangia formation in these estuarine populations and the species is represented only by asexually reproducing diploid individuals. This chromosome number agrees with that of DAMMAN (1930), who also found some evidence of meiotic failure, and not with that of KNIGHT (1923) quoted in RUSSELL (1961).

The occurrence of meiotic failure in *Pilayella littoralis* goes a long way towards explaining the conflicting reports on the life history of this species and of *Pilayella rupincola* in which swarmers from unilocular sporangia reproduce plants again bearing unilocular sporangia. The latter has recently been resurrected as a form of *Pilayella littoralis* by WEST (1967), who admirably reviews the literature dealing with this problem.

Elachista fucicola : this species has so far been observed here only with unilocular sporangia and its entirely asexual life history has been well described by BLACKLER and KATPITIA (1963). However, the chromosome number of 9 or 10 found by them in both somatic and sporangial cells does not agree with that observed in this population. Here 24 would seem to be the correct total (Plate II, Fig. 4).

Petalonia fascia : this species reproduces only asexually and by means of swarmers from plurilocular sporangia.

Scytosiphon lomentarius : plurilocular sporangia are formed by the estuarine plants, but the behaviour of their swarmers has not yet been observed. In agreement with the other published accounts, it is presumably asexual, at least in part.

Fucoids : Ascophyllum, Fucus and *Pelvetia* all reproduce sexually in the normal way although the widespread occurrence of *Fucus* hybrids in both estuaries (already reported for the Mersey

by BURROWS and LODGE (1951)), results in larger numbers of hermaphrodite individuals than found on most rocky shores.

CHLOROPHYCEAE

Enteromorpha spp. : sexual and asexual plants seem to occur in approximately equal numbers thereby indicating the customary life history for the local species.

Blidingia spp. : only asexual reproduction is known in this genus.

Prasiola stipitata : in both estuaries this species reproduces only asexually by means of akinetes throughout the year. By comparison, a population at Port Erin, Isle of Man, contained from February to May 1968, 66 %, 41 %, 21 % and 1 % respectively of sexual individuals.

Gomontia polyrhiza : this species probably reproduces only asexually.

So far no other estuarine Chlorophyceae have been studied in this survey.

DISCUSSION AND CONCLUSIONS

In both estuaries and among the subdominant marine algae there is a high incidence of asexual reproduction. This is explicable partly by the prevalence of species in which only asexual reproduction is known, e.g. *Blidingia* spp., *Elachista fucicola* and perhaps also *Porphyra* spp. However, it may also be due either to suppression of sexual activity in some species of known sexuality, e.g. *Ectocarpus siliculosus, Prasiola stipitata,* or to meiotic failure in tetra- and in unilocular sporangia, e.g. *Dumontia incrassata, Pilayella littoralis.*

The possible causes of this phenomenon are difficult to discern. SAGER and GRANICK (1954) have observed inhibition of sexual activity in *Chlamydomonas reinhardii* in the presence of high concentration of nitrogen. In the estuaries under study nitrate level has not so far been found in any great concentrations, however it may well be that nitrogen is abundant here but in other chemical forms, e.g. organic matter or ammonia, and thus have an asexual

effect, e.g. on *Prasiola*. If so, it is interesting behaviour by an allegedly nitrophilous species.

LEVRING *in* DIXON (1965) explains to occurrence of only tetrasporic plants of *Polysiphonia nigrescens* and *Rhodomela subfusca* in the Baltic at Blekinge as being due to disturbance of meiosis. This he attributes directly to the low salinity (6 - 7 $^{0}/_{00}$) of the sea water in the region. However, the Mersey and Dee algae in which meiosis has been disturbed live in water of salinity comparable with that of the West coast of Sweden where, as LEVRING points out, sexual and asexual *Polysiphonia nigrescens* and *Rhodomela subfusca* occur in equal quantities.

The causes are unlikely to be so simple and it would seem more reasonable to infer that such asexual forms may arise spontaneously within the species concerned and that under estuarine conditions, they have greater adaptive value than their sexual relatives. As HEDGPETH (1957) says : " Euryhalinity, then, may be a physiological characteristic not of a species or genus alone, but of a phyletic stock ", but this observation must surely be extended from euryhalinity to cover the sum of all estuarine conditions. Whatever their origins, the fact that these asexual forms exist at all indicates the need for further caution in applying the concept of " life history " to any marine algal species.

ACKNOWLEDGEMENTS

I am indebted to Miss Judith M. Owens for her work on *Porphyra* and to Miss Margaret McLaurin for her hydrological observations.

SUMMARY

This study is based on observations of benthic marine algae on rock and retaining walls in the estuarines of the rivers Mersey and Dee. Environmental conditions at and floristic compositions of three sampling areas in the Mersey and one in the Dee will be described.

The reproductive methods of the most abundant algae will be described and the high incidence of asexual reproduction pointed out. The latter phenomenon is explicable partly by the prevalence of species in which only asexual reproduction is known, e.g. *Blidingia* spp. but may also be due either to suppression of sexual activity in certain species of known sexuality, e.g. *Ectocarpus siliculosus, Prasiola stipitata,* or to meiotic failure in tetra- and unilocular sporangia e.g. *Dumontia incrassata, Pilayella littoralis.* Additional cytological information on the asexual life-histories of *Elachista fucicola* and *Porphyra* spp. will be given.

The significance of the observations and the possible causative factors will be discussed.

REFERENCES

BLACKLER, H. and A. KATPITIA, 1963. Observations on the life history and cytology of *Elachista fucicola*. *Trans. R. Soc. Edinb.*, **39** : 392-395.

BURROWS, E.M. and S. LODGE, 1951. Autecology and the species problem in *Fucus*. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **30** : 161-176.

CONWAY, E., 1964. Autecological studies of the genus *Porphyra* : 1. The species found in Britain. *Br. phycol. Bull.*, **2** (5) : 342-346.

DAMMAN, H., 1930. Entwicklungsgeschichtliche und zytologische Untersuchungen an Helgoländer Meeresalgen. *Wiss. Meeresunters. Helgoländ.*, **18** (4) : 7-10.

DANGEARD, P., 1927. Recherches sur les *Bangia* et les *Porphyra*. *Botaniste*, **18** : 183-244.

DIXON, P.S., 1965. Perennation, vegetative propagation and algal life histories, with special reference to *Asparagopsis* and other Rhodophyta. *Bot. Gothoburg.*, **3** : 67-74.

DREW, K.M., 1954. Studies in the Bangioideae. III. The life history of *Porphyra umbilicalis* (L.) Kütz. var. *laciniata* (Lightf.) J. Ag. *Ann. Bot. N.S.*, **18** (70) : 183-211.

den HARTOG, C., 1967. Brackish water as an environment for algae. *Blumea*, **15** (1) : 31-43.

HEDGPETH, J.W., 1957. Biological aspects. In Chapter 23, Estuaries and lagoons. *Mem. geol. Soc. Am.*, Mem. 67, **1** : 693-749.

KNIGHT, M., 1923. Studies in the Ectocarpaceae. I. The life history and cytology of *Pylaiella littoralis* Kjellm. *Trans. R. Soc. Edinb.*, **53** : 343-361.

KRISHNAMURTHY, V., 1959. Cytological investigations on *Porphyra umbilicalis* (L.) Kütz. var. *laciniata* (Lightf.) J. Ag. *Ann. Bot. N.S.*, **23** (89) : 147-176.

LEWIS, J.R., 1961. The littoral zone on rocky shores - a biological or physical entity ? *Oikos*, **12** (2) : 280-301.

MAGNE, F., 1964a. Les Rhodophycées à cycle haplophasique existent-elles ? *Proc. 4th Int. Seaweed Symposium*, pp. 112-116.

MAGNE, F., 1964b. Recherches caryologiques chez les Floridées (Rhodophycées). *Cah. Biol. mar.*, **5** : 461-671.

NASH, C.B., 1947. Environmental characteristics of a river estuary. *J. mar. Res.*, **6** (3) : 147-174.

RUSSELL, G., 1961. The autecology and life history of *Pylaiella littoralis* (L.) Kjellm. *Rep. Challenger Soc.*, **3** (13) : 30-31.

SAGER, R. and S. GRANICK, 1954. Nutritional control of sexuality in *Chlamydomonas reinhardi*. *J. gen. Physiol.*, **37** (6) : 729-742.

SLINN, D.J. and W. CHAPMAN, 1961 et seq. Chemical constituents in sea water off Port Erin. *Rep. mar. biol. Stn. Port Erin*, Nos. 74-77.

WEST, J.A., 1967. *Pilayella littoralis* f. *rupincola* from Washington : The life history in culture. *Jnl Phycol.*, **3** (3) : 150-153.

DISCUSSION

following the paper by G. Russell

Austin. — Did you collect your material of *Porphyra* at only one period during the day ? Your *Porphyra* " chromosomes " appear very like granular bodies found in the pyrenoid which vary in appearance throughout the diurnal period. Furthermore I have recently been working on the chromosomes of *Porphyra* and *Bangia* and they do not appear to vary in number of appearance as do the structures in your photographs.

Russell. — The *Porphyra* was collected at different times of day but mainly in the afternoon and mainly at M.S.L. The variable " chromosome " numbers have been attributed to the presence of heterochromatin by Krishnamurthy but I have considerable misgivings about this explanation. I also find the high numbers reported in the literature rather suspect.

Austin. — Did you collect your material of *Porphyra* and *Bangia* at only one time of year ? We have found that these species produce a variety of reproductive bodies depending upon a variety of environmental conditions and also clearly upon the season.

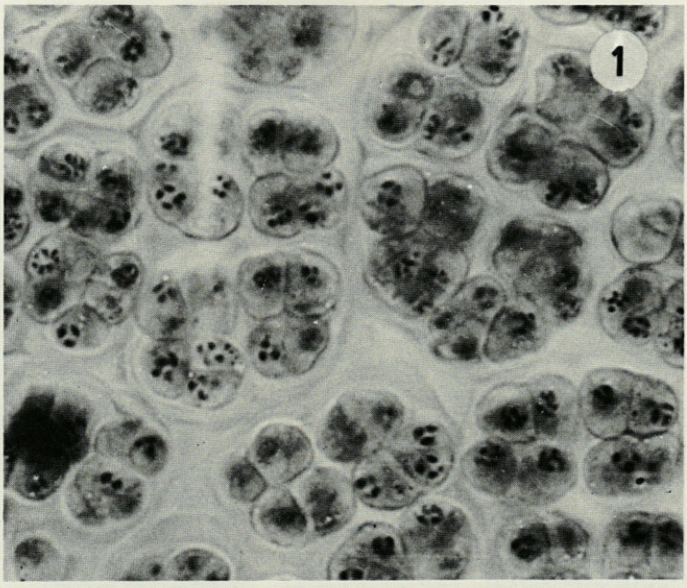
Russell. — Most *Porphyra* was collected between September and November but collections were also made at different times of year.

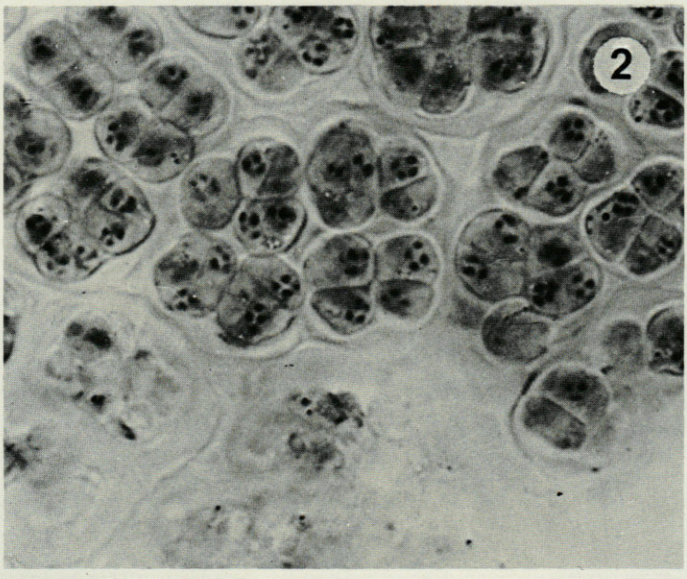
Plate 1

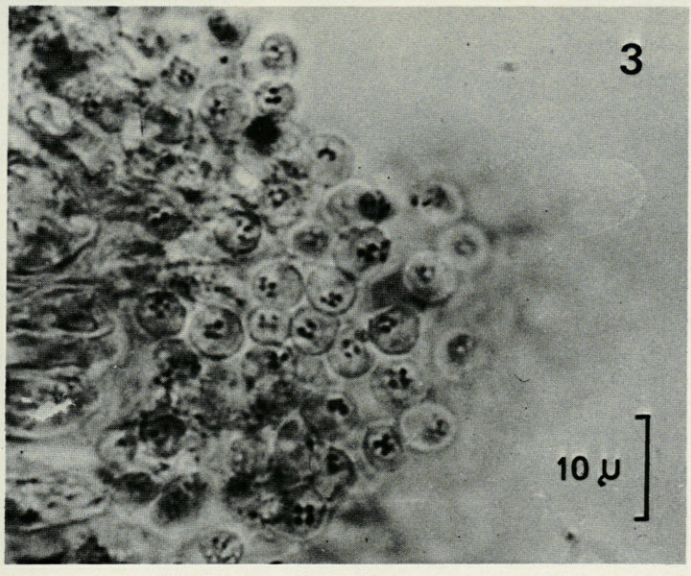
Fig. 1. — Developing carpospores in *Porphyra purpurea*. Note wide range of possible chromosome counts. Material colchicine-treated.

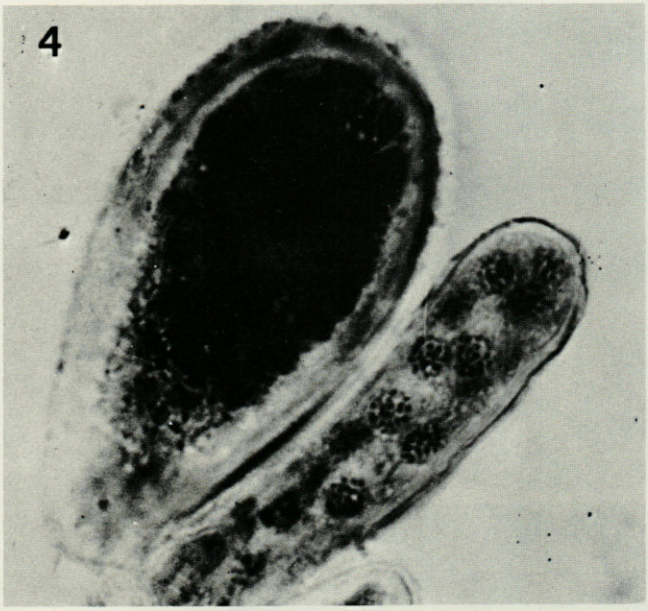
Fig. 2. — Carpospores in *P. purpurea* at edge of thallus and just prior to release. Note basic chromosome number of 4. Material colchicine-treated.

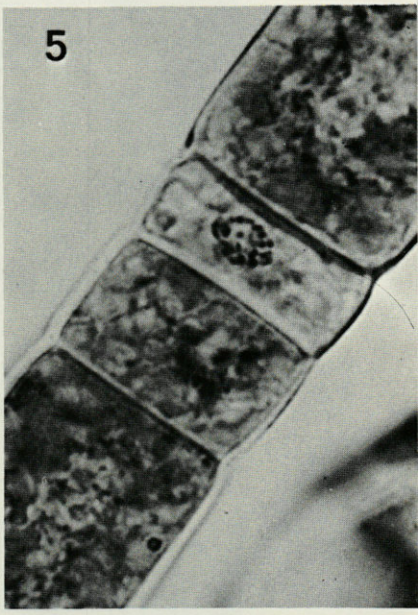
Fig. 3. — Carpospores in *P. umbilicalis* at time of release. Note basic number of 4 chromosomes.


1


2


3
10 µ





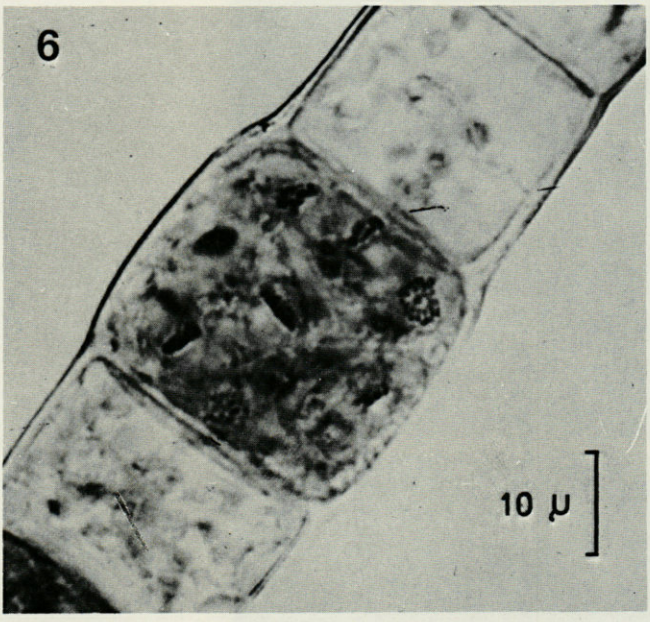


PLATE 2

FIG. 4. — Synchronous mitotic divisions at early metaphase in young unilocular sporangium of *Elachista fucicola*. Chromosome number = c. 24.

FIG. 5. — Early mitotic metaphase in somatic cell of estuarine *Pilayella littoralis*. Chromosome number = 24.

FIG. 6. — Synchronous mitotic metaphase in unilocular sporangium of estuarine *P. littoralis*. Chromosome sets visible in polar and equatorial view; number = 24.

FIG. 7. — As Fig. 6.

CONTRIBUTION
A L'ÉTUDE DE LA VÉGÉTATION ALGALE DANS L'ESTUAIRE DE L'ORNE (FRANCE)*

par H. LEPAILLEUR
I.R.C.H.A., Centre de Recherche, 91 - Vert-le-Petit

SUMMARY

The investigated area is the estuary of the Orne River.

Algologic explorations were made in the brackish water pools from systematic, ecologic and biologic points of view.

The algal flora is rich and contains a great number of species.

The most remarkable species were isolated and obtained from several inoculated cultures with :

— algal macroscopic vegetation,
— drops of water,
— samples of soil and mud,
— various bearers, etc...

This valuable method has been recommended and used for a study in the mouth of the Bou Regreg (Maroc) by P. GAYRAL and J. SEIZILLES DE MAZANCOURT (1958).

It allows us to follow the algal growth and the search for either common brackish species, or the more scarce, unknown species.

Aucune étude écologique et biologique sur la microflore algale dans les zones des estuaires de Normandie n'a été effectuée depuis les travaux de M. Th. MONOD (2e thèse, 1926) : « La région de la Basse-Seulle, Etude bionomique), et la thèse de M. J. JACQUET (Recherches écologiques sur le littoral de la Manche, 1949).

* Cette étude a été effectuée sous la direction de Madame Le Professeur GAYRAL au Laboratoire d'Algologie de la Faculté des Sciences de Caen.

Nous nous sommes limités dans l'espace à une seule région marécageuse de l'estuaire de l'Orne et plus précisément celle des mares à gabions du schorre de la baie s'étendant sur les communes de Sallenelles - Merville - Franceville.

L'étude a porté sur l'écologie et la biologie des Algues.

I. — L'estuaire de l'Orne

L'estuaire de l'Orne, dépression comblée, sauf près de la mer par des alluvions, ayant des rives bien abritées, peut-être assimilé à une véritable petite baie.

La slikke descend en pente douce vers le chenal, et le schorre est fréquemment envahi aux grandes marées par les eaux du flux, lesquelles remontent les chenaux.

Ce schorre peuplé d'une végétation halophile est utilisé par les chasseurs qui y ont creusé des mares, édifié leur gabion pour la chasse au gibier d'eau.

Les investigations ont été faites dans quelques-unes de ces pièces d'eaux s'étendant de la Pointe de la Roque à la Redoute de Franceville (fig. 1).

II. — Résultats écologiques

1) *Les sédiments*

L'analyse des constituants du substratum des mares, par la méthode de granulométrie élémentaire en trois fractions (sables-argiles-limons) à l'aide d'une pipette de Robinson, par l'examen morphoscopique des sables au binoculaire, par le dosage du calcaire à l'aide du calcimètre de Bernard, révèle que ces sédiments sont du type vase calcaire, fluvio-marine avec passage du faciès sablo-vaseux à la tangue.

Les mesures de potentiel d'oxydo-réduction du sédiment des mares faites à l'aide d'un potentiomètre Beckman donnent des valeurs de Eh$^-$ de 73 à 100 millivolts, lesquelles correspondent à un milieu SO_4^{--} à S^{--} avec présence de substances réductrices, de Bactéries et d'organismes anaérobies.

Le pH des sols exondés la plupart du temps avec des valeurs comprises entre 7,2 et 8,1, est inférieur au pH des eaux. Il est tributaire des conditions atmosphériques.

La chlorinité des sols est conditionnée par leur composition physico-chimique, par l'intensité et la durée de l'insolation, par la pluviosité.

Les sédiments vaseux ont une chlorinité comprise entre les valeurs extrêmes de 4,30 à 16 °/₀₀. Ces sédiments semblent accumuler davantage les chlorures en surface que les sédiments sableux (2,90-8,20 °/₀₀).

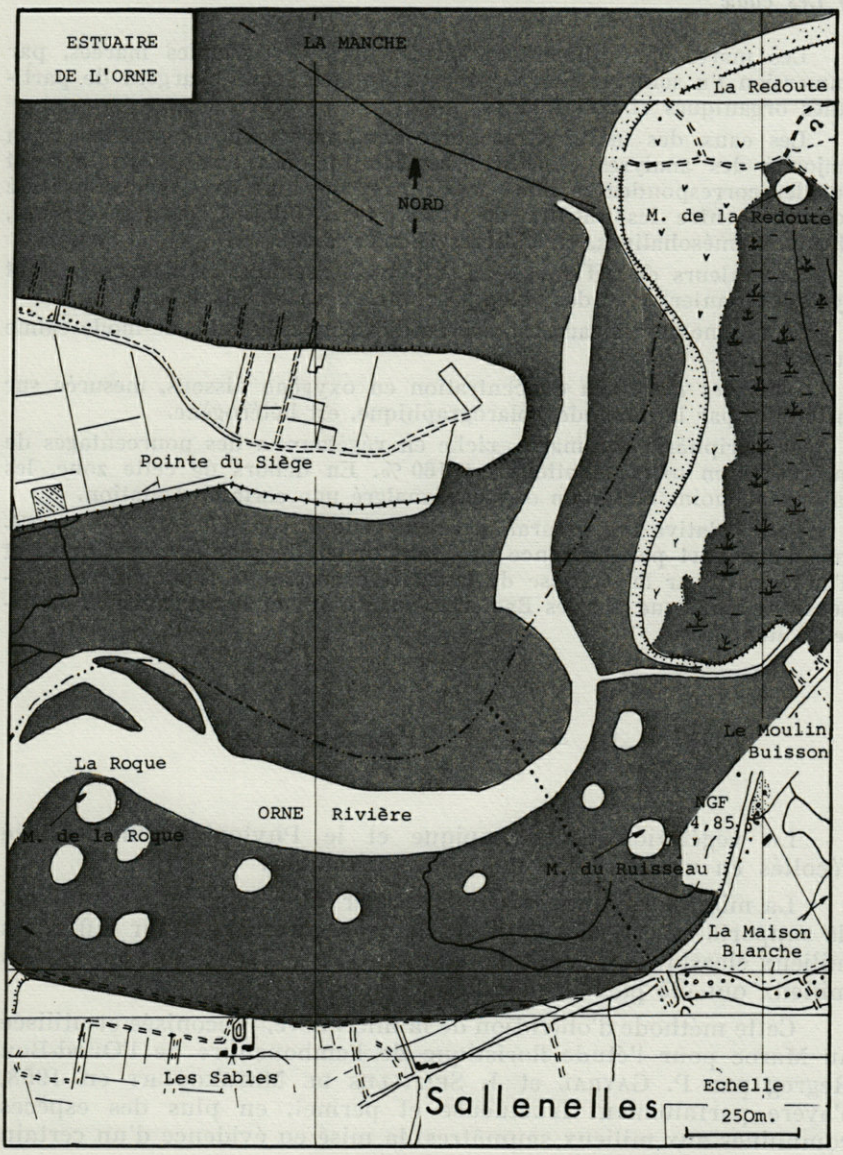


Fig. 1. — Plan de la région étudiée.

2) *Les eaux*

Les mares sont alimentées en eau lors des grandes marées, par immersion du schorre. Ces eaux, peu limpides, sont chargées de particules organiques et colloïdales.

Les eaux des mares du schorre sont rarement oligohalines et la majorité des analyses effectuées révèlent qu'elles sont polyhalines et qu'elles correspondent à une eau de mer moyenne avec une chlorinité comprise entre les valeurs de 10,90 et 19,40 °/₀₀. Occasionnellement, elles sont mésohalines, ou côtières (Bankwasser).

Les valeurs de pH sont stables dans l'ensemble, en dehors de tout cycle saisonnier, avec des valeurs comprises entre 8,1 et 8,7.

Le régime de ces eaux est, suivant l'intensité du vent, de mode calme ou battu.

Dans ces mares, la concentration en oxygène dissous, mesurée sur le terrain par la méthode polarographique, est hétérogène.

La périphérie des mares, riche en végétaux, a des pourcentages de saturation en oxygène atteignant 160 %. En dehors de cette zone, les eaux sont moins riches en oxygène, malgré une certaine agitation.

Cette relative sous-saturation en oxygène dissous (70 à 90 %) s'explique d'une part par l'absence de Plancton et de plantes aquatiques, et d'autre part par la richesse de la matière organique réductrice en suspension; ainsi que par les Bactéries anaérobies et les organismes fouisseurs des vases.

III. — La végétation algale

La végétation macroscopique et le Phytoplancton ont été récoltés en utilisant des méthodes classiques.

La microflore a été obtenue à partir de la flore macroscopique, de supports divers, d'échantillons de sol, ensemencés sur différents milieux classiques de culture (CHu, L-C, L + C, erd-Schreiber). Ces milieux ont été parfois modifiés.

Cette méthode d'obtention de la microflore, préconisée et utilisée au Maroc pour l'étude floristique de l'embouchure de l'Oued-Bou Regreg par P. Gayral et J. Seizilles de Mazancourt en 1958, s'avère parfaitement fructueuse et permet, en plus des espèces communes aux milieux saumâtres, la mise en évidence d'un certain nombre d'espèces beaucoup moins connues.

Dans la zone phanérogamique, au pied de l'*Obione portulacoïdes*, se trouve la Rhodomelacée : *Bostrychia scorpioides* (Huds.) Montagne.

Le substratum vaseux, mésohalin à polyhalin des berges des mares et du schorre environnant, voit proliférer, si l'humidité est suffisante, un certain nombre d'espèces, lesquelles ont un développement tel que leur présence apparaît à l'œil nu même lorsque leur identification nécessite une étude microscopique.

Les éléments constitutifs de cette flore sont :

— *Vaucheria synandra* Woronin
— *Vaucheria thuretii* Woronin
— *Calothrix* sp.
— *Anaboena* sp.
— *Microcoleus chtonoplastes* Thuret.
— *Microcoleus tenerrimus* Gomont.
— *Hydrocoleum lungbyaceum* Kützing.
— *Phormidium valderianum* (Delph.) Gom.,
— *Pormidium tenue* (Menegh.) Gom.,
— *Lyngbya confervoides* Kütz.,
— *Lyngbya lutea* Gomont
— *Oscillatoria nigro-viridis* Thwaites
— *Oscillatoria formosa* Bory.
— *Oscillatoria brevis* (Kütz.) Gom.,
— *Oscillatoria chalybea* var. *genuina* Gomont
— *Enteromorpha torta* Mert.
— *Enteromorpha compressa* (Linné) Greville

Toutes ces Algues sont assez euryhalines et les variations temporaires de la chlorinité des eaux ou du substrat ne semblent pas leur être préjudiciables.

Les Cyanophycées avec la famille des Oscillatoriacées sont le groupe prédominant. Ces espèces sont bien connues des milieux saumâtres subissant l'influence marine et fluviale dans les estuaires. Elles sont cosmopolites et se développent sur les vases salées au niveau élevé des marées.

Ces espèces responsables de la formation de taches irisées sur le schorre et le sol exondé des mares, sont mésohalines à polyhalines.

Localisée à la périphérie des mares, une ceinture floristique fait suite à la zone des Phanérogames avec une végétation macroscopique fixée au substratum, accrochée aux supports. Cette végétation est représentée par :

— *Ulva lactuca* Le Jolis
— *Ulva curvata* Kützing (= *U. dangeardii* P. Gayral et de Mazancourt)
— *Enteromorpha linza* (L.) J. Agardh
— *Blidingia marginata* (J. Ag.) P. Dangeard
— *Percursaria percusa* (Agardh) Rosenvinge

— *Ulothrix pseudo-flacca* Wille f. *major*
— *Ulothrix pseudo-flacca* Wille f. *minor*
— *Ulothrix subflaccida* Wille
— *Stigeoclonium* sp.
— *Rhizoclonium riparium* fa. *implexa* Rosenvinge
— *Ectocarpus* sp.

Cette ceinture régresse et disparaît à l'approche de la saison estivale lorsque les mares sont mises à sec. Les Oscillatoriacées des berges se retrouvent alors sur la vase molle des mares.

Toutes ces Algues sont capables de vivre dans les eaux polyhalines de ce milieu et de supporter pendant un laps de temps court une eau mésohaline. Elles s'accommodent bien du faciès sablo-vaseux, et du mode relativement calme des eaux.

Elles sont assez eurythermes pour subir des variations diurnes importantes telles que des températures extrêmes de 4 °C et de 28 °C.

Cette végétation est responsable du pourcentage élevé de saturation en oxygène dissous du milieu environnant.

Ulva curvata Kützing (= *U. dangeardii* P. Gayral et de Mazancourt), présente un intérêt nouveau du point de vue de sa répartition géographique. Redécouverte au Maroc en 1958, elle fut retrouvée par la suite dans différentes localités de France depuis la côte basque jusqu'en Bretagne. Elle semble très répandue dans les milieux saumâtres, la base fixée sur un substrat solide et le thalle plus ou moins immergé. Sa présence dans les conditions de milieu qui lui sont particulières étend donc sa répartition à la Manche orientale.

Nos pêches planctoniques nous ont permis pendant la rentrée de l'eau de l'estuaire dans les mares, de recueillir la Chroococcale d'eau douce : *Merismopedia elegans* A. Br., et quelques Diatomées néritiques amenées par le courant de marée en vive eau et par un vent d'ouest.

Signalons parmi ces dernières :
— *Eucampia zodiacus* var. *cornigera* Grun.
— *Coscinodiscus radiatus* Ehr.
— *Melosira* sp.
— *Rhizosolenia setigera* Br.
— *Chaetoceros* sp.

Ces espèces sténohalines accusent une mortalité brutale lors du passage dans le milieu saumâtre. L'hypothèse d'un Phytoplancton d'origine néritique, propre à ces mares, semble devoir être écartée.

Les cultures effectuées nous ont permis d'isoler une microflore intéressante.

A partir de cultures de sol ou de Vauchéries ont pu être identifiées quelques Cyanophycées, des Ulothricales, des Chlorococcales, des Xanthophycées vasicoles ainsi que des Chrysophycées. Parmi les représentants de ces groupes citons :

— *Chroococcus turgidus* (Kütz.) var. *submarinus* Hansg.
— *Spirulina subsalsa* Oersted
— *Anaboena* sp.
— *Hormidium* sp.
— *Ankistrodesmus falcatus* (Corda) Ralfs.
— *Tribonema aequale* Pascher
— *Characiopsis* sp.
— *Ochromonas* sp.

Certaines de ces espèces sont dulcicoles à faiblement mésohalines et appartiennent à la zone phanérogamique ayant un pH alcalin et une chlorinité très faible.

Un certain nombre d'*Ochromonas* correspondent à des espèces nouvelles et la diagnose précise en sera donnée ultérieurement.

A partir des cultures d'Algues de la ceinture floristique, et de bois flottants immergés en milieux nutritifs, nous avons examiné et isolé :

— *Chlorella salina* Butcher
— *Chlorella vulgaris* Beyerinck
— *Prymnesium parvum* Carter
— *Prasinocladus lubricus* Kuckuck
— *Stichococcus bacillaris* Naegeli
— *Heterogonium salinum* P.A. Dangeard.

L'Algue rouge *Bostrychia scorpioides* (Huds.) Montagne, épiphyte des tiges d'*Obione portulacoïdes,* immergée dans l'erd-Scrheiber, a permis l'obtention de *Spirulina labyrintiformis* (Menegh.) Gom., *Chrysomeris ramosa* Carter - *Nematochrysis hieroglyphica* Waern.

Parmi ces espèces, la Chaetophorale *Pirulina salina* (Dangeard) Printz = *Heterogonium salinum* P.A. Dangeard, découverte en 1911, n'avait jamais été revue depuis. Cette curieuse Algue se reproduit par bourgeonnement. A son sujet, signalons que la souche axénique est conservée sur milieu erd-Schreiber et sur le milieu ASW_8 de Provasoli (1958) à l'algothèque de l'Université de Cambridge, et qu'une publication (Gayral-Lepailleur, 1968) vient de paraître.

Quant aux Chrysophycées, conservées en souche, elles présentent un grand intérêt scientifique en raison de leur rareté et du peu de renseignements que nous avons sur elles. Ces Algues font actuellement l'objet d'une étude biologique approfondie. L'espèce *Nematochrysis hieroglyphica* a déjà donné lieu, avec trois autres espèces issues du milieu marin, à une communication devant la Société phycologique de France (Gayral-Lepailleur, 1967).

Pour l'obtention de certaines espèces nous avons été conduits à faire varier la composition initiale des milieux employés : par addition de chlorure de sodium ou d'eau de mer stérile, par dilution avec de l'eau bidistillée, ou en faisant varier les quantités d'extrait de terre.

A titre indicatif, nous avons pu obtenir un développement, en milieu liquide L — C et L + C avec addition de 5 ‰ de chlorure de sodium, des espèces suivantes :

— *Phormidium tenue* (Menegh.) Gom.
— *Tribonema aequale* Pascher
— *Ochromonas* sp.

et en ajoutant 20 ml d'extrait de terre par litre à ces mêmes milieux, plusieurs générations de *Vaucheria thuretii* et de *V. synandra*. *Ankistrodesmus falcatus* et *Stichococcus bacillaris* se développent aussi bien en L + C et L — C que dans ces mêmes milieux avec addition respective de 5, 10 et 15 ‰ de chlorure de sodium.

Heterogonium salinum se développe en milieu erd-Schreiber et ASW_8 de Provasoli.

Plusieurs souches de Chrysophycées sont conservées en milieu erd-Schreiber.

Prasinocladus lubricus se maintient dans l'erd-Schreiber dilué avec 25, 50 et 75 % d'eau bidistillée.

Malgré tous nos essais, nous n'avons pu obtenir un développement de *Chroococcus turgidus* ni de *Spirulina labyrintiformis* avec ces divers milieux.

Ces tentatives bien fragmentaires de culture, en faisant varier la composition des milieux, pourraient faire l'objet d'une étude physiologique plus complète sur les exigences beaucoup plus strictes de certaines espèces.

Bien que cette étude soit partielle et incomplète vu l'importance de la zone d'estuaire, il en ressort néanmoins que l'ensemble de la flore algale et en particulier de la microflore récoltée est abondante et variée.

La méthode de culture soulignée est parfaitement fructueuse, car en plus des espèces classiques aux milieux saumâtres, elle permet la mise en évidence d'un certain nombre d'espèces beaucoup plus rarissimes.

Des cultures systématiques de vase à différents niveaux ou avec des supports divers devraient permettre de découvrir d'autres espèces, notamment, parmi les Chlorophycées, les Xanthophycées et les Chrysophycées.

RÉSUMÉ

Les mares du schorre de l'estuaire de l'Orne, soumises au régime fluvio-marin, ont été étudiées au point de vue écologique, floristique et biologique.

La flore algale récoltée dans ce domaine saumâtre abrité et temporairement isolé, est abondante et variée.

Les espèces les plus intéressantes de la microflore ont été obtenues à partir de la flore macroscopique, de supports divers, d'échantillons de sol, mis sur différents milieux de culture.

Cette méthode préconisée et utilisée au Maroc pour l'étude de l'embouchure de l'Oued Bou Regreg (P. Gayral et J. Seizilles de Mazancourt, 1958) s'avère parfaitement fructueuse et permet en plus des espèces saumâtres classiques, la mise en évidence d'un certain nombre d'espèces beaucoup moins connues.

BIBLIOGRAPHIE

Dangeard, P.A., 1912. Recherches sur quelques algues nouvelles ou peu connues. *Le Botaniste,* 12e sér., 1-22.

Gayral P., J. de Mazancourt, 1958. Algues microscopiques nouvelles provenant d'un sol d'estuaire (Oued Bou Regreg, Maroc). *Bull. Soc. bot. Fr.,* **105** : 7, 8.

Gayral P., J. de Mazancourt, 1958. Sur une espèce nouvelle d'*Ulva* récoltée en estuaire au Maroc : « *Ulva dangeardii* » nov. sp. *Le Botaniste,* **62** : 131-141.

Gayral, P., H. Lepailleur, 1967. Sur quelques Chrysophycées à rapporter, à la Sous-Classe des Isochrysophycidées. *Soc. phycol. Fr.,* Sé. du 9.12.1967.

Gayral, P., H. Lepailleur, 1968. Une rare Chlorophycée unicellulaire marine : *Heterogonium salinum* P.A. Dangeard. *Revue Algol.,* N. Sér., **9** (2) : 131-135.

Provasoli, L., 1958. Effect of plant hormones on *Ulva. Biol. Bull.,* **114** (3) : 375-384.

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE CYTO-TAXONOMIQUE DES SALICORNES HERBACÉES DU SUD-OUEST DE LA FRANCE

par H. PARRIAUD

Laboratoire de Botanique, Faculté des Sciences, 33-Talence, France

SUMMARY

Salicornia are abundant and diversified in the salt-meadows of the S.W. of France, and above all, in the bay of Arcachon.

We were able to verify that identified plants *Salicornia stricta* Meyer (= *herbacea* L. var. *stricta* Dumortiller) et *S. ramosissima* Woods (= *S. brachystachya* Meyer) have respectively 36 et 18 chromosomes, as D. KÖNIG points out for the species of Germany.

S. herbacea var. *patula* Moss shows 18 chromosomes and this differentiates it very neatly from var. *stricta.*

Other species of forms standing upright have also 18 chromosomes but their ears and seeds are larger.

Finally, we met prostrated forms with 36 chromosomes connected to *S. stricta* Meyer ssp. *procumbens* Meyer and *S. stricta* Meyer ssp. *ridiformis* König.

La délimitation du genre *Salicornia* ne pose pas de difficulté majeure au taxonomiste, tant les végétaux habituellement réunis sous ce nom générique sont bien individualisés par leurs caractères phénotypiques (rameaux articulés, succulence ...) ou leurs besoins écologiques (plantes des sols salés). Il n'en est plus ainsi lorsqu'il s'agit de distinguer les différentes espèces qu'il englobe; hormis les espèces ligneuses qui ont été reconnues par les auteurs anciens, les formes herbacées offrent un ensemble de critères morphologiques peu spécifiques. Pour cette raison,

les spécialistes ont été conduits à déterminer un plus ou moins grand nombre de taxons parmi les Salicornes des côtes européennes. C'est ainsi que H. Coste, dans la Flore de France (1906) cite une espèce et deux sous-espèces, alors que A. Chevalier (1922) signale dans sa monographie onze espèces, une sous-espèce et un hybride. En 1930, Butcher décrit huit espèces sur les côtes anglaises. De son côté P. Fournier (1946) mentionne quatre espèces et une variété dans les « Quatre flores de France ». Plus près de nous D. König (1960) distingue deux espèces avec pour chacune trois sous-espèces ou formes, alors que Ball (1964) en mentionne sept, le *Flora Europaea* en indique également sept. Dans le travail de Binet et Langlois (1961), les plantes des côtes de la Manche sont particulièrement étudiées, tandis que, dans ceux de Knoerr (1962-1968) ce sont celles de la Méditerranée.

Dans toutes ces études, il est fait appel aux critères de morphologie habituellement utilisés pour la distinction des taxons (ramification, taille des épis, nombre d'articles fertiles, forme des écussons, taille des graines...). L'étude des caryotypes a été introduite il y a quelques années par D. König (1939-1960) qui distingue deux grandes espèces : *S. brachystachya* à $2n = 18$ chromosomes et *S. stricta* à $2n = 36$ chromosomes.

Nous avons recherché nous-même ces caractères cytotaxonomiques sur des échantillons récoltés dans le Sud-Ouest et en provenance de Saint-Jean-de-Luz (Basses-Pyrénées), Hossegor (Landes), Bassin d'Arcachon (Gironde), Ile d'Aix (Charente-Maritime). Beaucoup d'entre eux ont permis des numérations chromosomiques et nous ont conduit à distinguer des taxons morphologiquement très voisins. Les résultats obtenus font l'objet de la présente note.

Techniques

Les pointes de racines prélevées sur des germinations de graines ou sur des plantes déjà développées, étaient fixées par l'alcool acétique puis colorées par le carmin acétique. Les chromosomes étant très petits, nous avons réalisé les comptages sur des microphotographies effectuées dans divers plans.

OBSERVATIONS

Deux formes extrêmes se distinguent assez facilement et peuvent être rapportées à des espèces déjà bien décrites.

1°) *Salicornia stricta* Meyer

Cette espèce vit au niveau le plus bas, sur la vase nue de la haute slikke, en avant du pré-salé. Les plantes sont robustes, de

couleur vert clair; la base de l'axe principal est élargie et porte de nombreuses racines fasciculées. Les rameaux forment avec la tige principale un angle inférieur à 45°. Les échantillons mesurent de 27 à 38 cm, les épis terminaux ont 31 à 70 mm de longueur et portent 8 à 17 articles fertiles. Chacun de ces articles est cylindrique. La plante reste verte jusqu'à maturité et les graines sont libérées par suite de la nécrose des épis. Les graines sont relativement grosses. Leur longueur moyenne est variable selon les individus :

Arcachon : 1,35 à 163 mm

Hossegor : 1,34 mm.

Les graines de ces plantes, ainsi que celles des autres sont couvertes de poils crochus, ce qui exclut la présence de *Salicornia emerici* dans notre région.

Les plaques équatoriales ont toujours montré $2n = 36$ chromosomes (fig. 1).

Cette espèce correspond au *S. stricta* Meyer (König, 1960) encore appelée *S. herbacea* var. *stricta* Dumortiller = *S. europaea* f. *stricta* Moss.

Certains individus ont des épis très longs, comme c'est le cas pour *S. dolychostachya* Moss. Nous pensons que toutes nos plantes appartiennent à la même espèce : *S. stricta* Meyer, car, selon divers auteurs, la longueur des épis qui semble caractériser *S. dolychostachya* ne se maintiendrait pas en culture.

2°) *Salicornia ramosissima* Woods (= *S. brachystachya* Meyer)

Cette espèce est implantée au niveau le plus élevé du schorre dans des lieux bien égouttés et assez secs. Sa couleur est vert foncé, avec une teinte rougeâtre à la périphérie des fleurs. A maturité elle devient généralement rouge. Nous avons pu vérifier la présence de deux étamines par fleur. Les plantes ont de 15 à 33 cm de haut, avec des épis terminaux de 15 à 23 mm de longueur, comprenant 6 à 9 verticilles de fleurs.

Les graines ont 1,03 à 1,06 mm de long.

Cette plante possède $2n = 18$ chromosomes : nous la rattachons à l'espèce *S. ramosissima* Woods = *S. brachystachya* Meyer (fig. 2).

Elle est très abondante dans les pré-salés du Bassin d'Arcachon (où elle a été déjà signalée par A. Chevalier, 1922), ainsi que dans l'Ile d'Aix (Charente-Maritime).

3°) *Salicornia appressa* Dumortiller

Elle vit complètement prostrée sur le sable, sa couleur est vert pâle et devient, à maturité, vert jaunâtre, jaune, orange et rouge.

L'axe principal mesure environ 12 cm de longueur.

Les axes inférieurs ont 10 cm.

Les épis terminaux sont longs de 7 à 10 mm avec seulement 4 à 5 verticilles de fleurs.

Les graines, très petites, ont une longueur moyenne de 1,05 mm et se détachent très facilement à maturité.

Nous avons trouvé cette plante il y a plusieurs années à Andernos d'où elle semble avoir disparu. Nous n'avons pas pu compter ses chromosomes; mais il est possible qu'ils soient au nombre de $2n = 18$ comme l'indique KÖNIG, nos échantillons étant très semblables aux siens.

Auguste CHEVALIER, 1922, l'avait signalée dans le Bassin d'Arcachon.

C'est cette même plante qui est applée *Salicornia brachystachya* Meyer, f. *prostrata* par KÖNIG, *S. prostata* Pallas par A. CHEVALIER et par Moss, ou encore *S. herbacea* var. *appressa* Dumortiller par d'autres auteurs.

4°) *Salicornia* sp.

Une forme à floraison et fructification précoces se développe dans les dépressions élevées, du pré-salé de Gujan, parmi les *Salicornia ramosissima*. Elle prend également une teinte rougeâtre, mais ses épis sont plus longs.

Hauteur de la plante : 22-24 cm.

Epis terminaux longs de 33 à 40 mm avec 9 à 11 segments fertiles.

Les graines se détachent facilement à maturité et mesurent 1,30 mm de long.

L'étude de ces chromosomes montre $2n = 36$ (fig. 3), c'est donc une plante différente de *S. ramosissima*, qui se rapproche de *S. stricta* par son caryotype.

De nouvelles observations seront nécessaires.

5°) *Salicornia herbacea* var. *patula* Buchenau

Vers les plus bas niveaux des prés-salés d'Arcachon, un peu au-dessus des *Salicornia stricta*, et au-dessous des *S. ramosissima*, parmi les *Obione* et les *Aster tripolium* se développe un autre taxon dont les rameaux inférieurs, très redressés, forment un angle de 30° avec l'axe principal.

Les échantillons sont hauts de 11 à 39 cm, avec un épi terminal pointu long de 13 à 29 mm, comprenant 5 à 7 articles fertiles (parfois jusqu'à 10).

Les graines ont en moyenne 1,16 mm de long.

Les épis ont des articles comprimés, qui libèrent facilement les graines et laissent voir des loges non déformées, très rigides.

La plante prend, à l'automne, une teinte jaunâtre à brun clair très terne, jamais rouge.

Nous pensons qu'il s'agit de *S. herbacea* var. *patula* = *S. patula* Duval Jouves au sens de Binet et Langlois.

Ses chromosomes, difficiles à compter, sont au nombre de $2n = 18$ (fig. 4). Nous l'avons retrouvée à Saint-Jean-de-Luz, Hossegor, Bassin d'Arcachon et Ile d'Aix.

Des échantillons identiques ne semblent pas représentés dans les populations de Salicornes décrits par D. König en Allemagne.

6°) *Salicornia* sp.

Cette plante est probablement une forme de la précédente. Dans les schorres de l'Ile d'Aix se développe un peuplement à port dressé, dont les épis sont relativement énormes (diamètre maximum de 5,5 mm, alors que ceux de la précédente ne font que 2,5 à 3,5 mm). La présence d'un Champignon parasite semble responsable de cette hypertrophie.

Les échantillons mesurent : 27 à 40 cm de haut, avec des épis longs de 14 à 26 mm, comprenant 5 à 8 verticilles fertiles.

Les graines sont très grosses : 1,53 mm de long.

Nombre chromosomique : $2n = 18$ (fig. 5).

Son étude est à compléter, nous l'avons mise en culture, pour suivre son développement.

7°) *Salicornia stricta* s. sp. *procumbens* Meyer

Une autre forme de l'Ile d'Aix présente un port plus ou moins étalé, avec des rameaux inférieurs très développés et très lourds qui semblent responsables de sa morphologie.

L'axe principal mesure 25 à 36 cm de haut.

Les épis ont de 30 à 56 mm de longueur avec 8 à 15 articles.

En raison du nombre chromosomique : $2n = 36$, nous plaçons ce taxon dans le groupe *S. stricta* (fig. 6).

Le caractère couché semble lui être propre, car dans les semis expérimentaux, les jeunes plantes manifestent tout de suite cette aptitude.

Il s'agit, semble-t-il, du *S. stricta* s. sp. *procumbens* Meyer.

8°) *Salicornia stricta* s. sp. *nidiformis* König.

Enfin, une plante également prostrée se rencontre à Arès; sa couleur est soit verte, soit rouge; elle possède également 36 chromosomes, mais elle est plus grêle que la précédente, plaquée au sol avec les extrémités des épis redressés.

Son axe principal atteint 7,5 à 16 cm.

L'épi terminal fait 30 à 50 mm de long avec 9 à 14 verticilles.

Les graines font, selon les échantillons 1,16 à 1,25 mm de long.

Cette plante doit aussi être placée dans l'espèce *S. stricta* et correspond peut-être au *S. stricta* s. sp. *nidiformis* König.

CONCLUSIONS

La plupart des espèces ou formes antérieurement signalées sur le littoral de l'Atlantique ou de la Manche s'étendent aux côtes du Sud-Ouest. Certaines d'entre elles sont également présentes soit en Angleterre, soit en Allemagne.

Nous avons pu en identifier plusieurs et analyser leur caryotype. Ce sont, *avec $2n = 36$ chromosomes :*

— *Salicornia stricta* Meyer
et probablement :
— *Salicornia stricta* s. sp. *procumbens* Meyer
— *Salicornia stricta* s. sp. *nidiformis* König
— Une autre forme à floraison précoce n'a pas été nommée.

avec $2n = 18$ chromosomes :

— *Salicornia ramosissima* Woods (= *S. brachystachya* Meyer)
— *Salicornia herbacea* var. *patula* Bucheneau
ainsi qu'une petite colonie de plantes de l'Ile d'Aix dont les articles fertiles sont hypertrophiés par la présence d'un champignon.

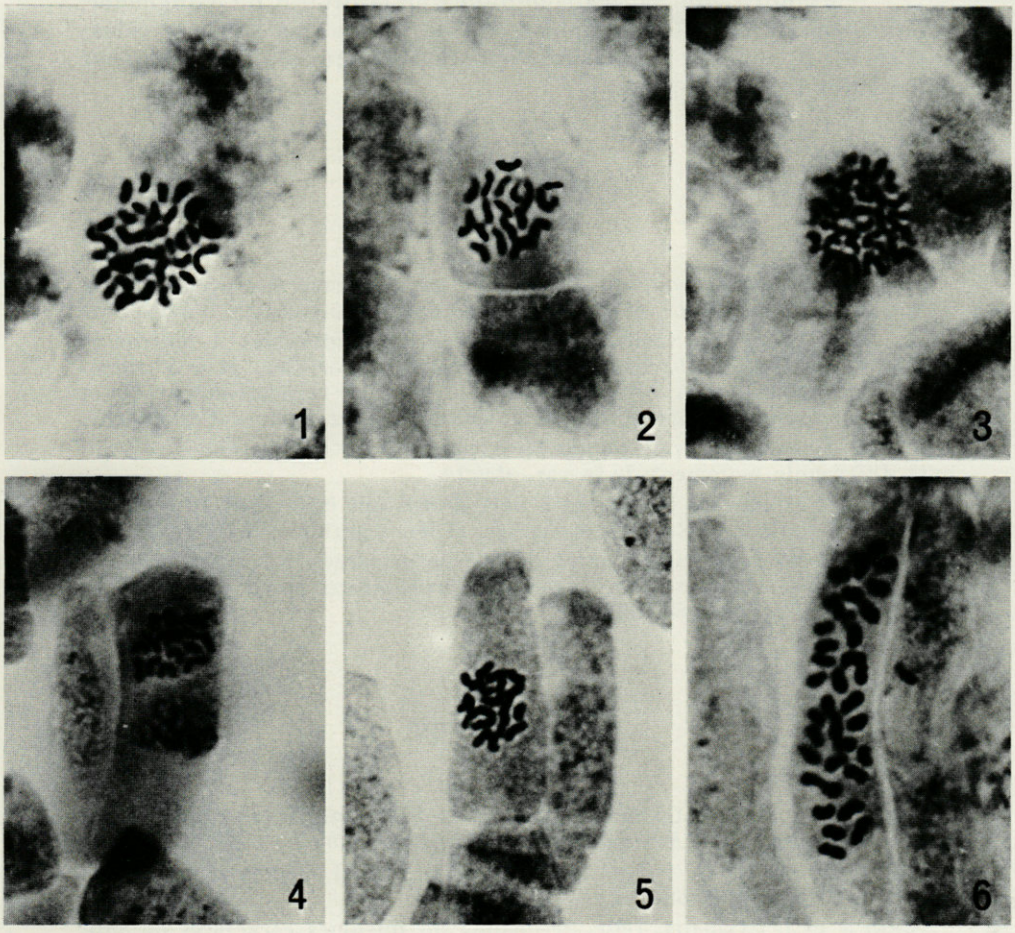


PLANCHE I

Microphotographies de mitoses somatiques. Grossissement × 2 000.

1. *Salicornia stricta* Meyer. haute slikke de Gujan.
2. *S. ramosissima* Woods. haut du schorre de Gujan.
3. *S. sp.* à floraison et fructification précoce - Gujan.
4. *S. herbacea* var. *patula* Buchenau - Ile d'Aix.
5. *S. herbacea* var. *patula* (?) à gros épis - Ile d'Aix.
6. *S. stricta s. spp. procumbens* Meyer - Ile d'Aix.

Salicornia appressa Dumortiller n'a pas été revue depuis plusieurs années.

Par contre, une espèce commune sur le littoral du Languedoc, *Salicornia emerici* Duval Jouves, ne se trouve pas sur nos côtes; il en est de même pour *S. disarticulata* Moss qui s'est répandu sur les côtes de la Manche.

RÉSUMÉ

Les Salicornes sont abondantes et variées dans les prés-salés du Sud-Ouest de la France, et tout particulièrement dans la baie d'Arcachon.

Nous avons pu vérifier que les plantes identifiables à *Salicornia stricta* Meyer (= *S. herbacea* L. var. *stricta* Dumortiller) et à *S. ramosissima* Woods (= *S. brachystachya* Meyer) ont respectivement 36 et 18 chromosomes, comme l'indique D. König pour les espèces d'Allemagne.

Le *S. herbacea* var. *patula* Moss présente 18 chromosomes, ce qui le différencie nettement de la var. *stricta*.

D'autres espèces ou formes à port dressé ont également 18 chromosomes, mais leur épis sont plus larges, et leurs graines plus grosses.

Enfin nous avons rencontré des forme prostrées, à 36 chromosomes apparentées aux *S. stricta* Meyer ssp. *procumbens* Meyer et *S. stricta* Meyer ssp. *nidiformis* König.

BIBLIOGRAPHIE

Ball, P.W., 1964. A taxonomic review of Salicornia in Europe in V.H. Heywood. *Flora Europaea Notulae Systematicae*, **3** : 1-8.

Ball, P.W. and T.G. Tutin, 1959. Notes on annual species of *Salicornia* in Britain. *Watsonia*, **4** : 193-205.

Binet J. et J. Langlois, 1961. Précisions sur quelques caractères de *Salicornia stricta* Dumort., *Salicornia patula* Moss et *Salicornia appressa* Dumort. *Bull. Soc. bot. Fr.*, **108** (9) : 387-393.

Butcher, 1930. Further illustrations of British plants, pp. 361-364.

Chevalier, A., 1922. Les Salicornes et leur emploi dans l'alimentation. Etude historique, botanique, économique. *Revue Bot. appl. Agric. trop.*, **2** (16) : 697-777.

Coste, H., 1906. Flore descriptive et illustrée de la France. 3 tomes 807 p. Ed. Paul Klincksieck.

Dalby, D.H., 1962. Chromosome number, morphology and breeding behaviour in the British *Salicorniae*. *Watsonia*, **5** : 150-162.

DUVAL-JOUVES, 1868. Des Salicornia de l'Hérault. *Bull. Soc. bot. Fr.*, **15** : 132-140, 160-178.

FOURNIER, P., 1946. Les quatre flores de la France. 1093 p. Ed. Paul Lechevalier.

KNOERR, A., 1962. Sur les Salicornes. *Annls Soc. Sci. nat. Archéol. Toulon Var*, **14** : 91-103.

KNOERR, A., 1968. Nouvelles observations sur les Salicornes. Cultures expérimentales, mesures de graines. *Bull. Mus. Hist. nat. Marseille*, **28** : 189-203.

KÖNIG, D., 1939. Die Chromosomenverhältnisse der deutschen Salicornien. *Planta*, **29** : 361-375.

KÖNIG, D., 1960. Beiträge zur Kenntnis der deutschen Salicornien. *Mitt. flor. soz.-ArbGemein*, N.F.H., **8** : 1-58.

LANGLOIS, J., 1961. Croissance, morphogenèse et floraison de trois variétés de *Salicornia herbacea* L. *Bull. Soc. Linn. Normandie*, 10e série, **2** : 261-276.

LANGLOIS, J., 1961. Aspects morphologiques et écophysiologiques de la germination de trois variétés de *Salicornia herbacea* L. *Bull. Soc. Linn. Normandie*, 10e série, **2** : 160-174.

MOSS, C.E., 1912. Some species of Salicornia. *J. Bot., Lond.*, **49** : 177-185, 1 pl.

MOSS, C.E., 1912. Critical Plants noticed in the Excursion : *Salicornia dolichostachya* sp. nov. *New Phyto.*, **9** : 409.

ROUY, G., 1910. Flore de France. Ouvrage édité par la Soc. des Sc. nat. de la Charente Inférieure, **12** : 58-59.

WOODS, J., 1851. On the various forms of *Salicornia*. *Proc. Linn. Soc. Lond.*, **2** : 109-113.

DISCUSSION

de la communication de H. PARRIAUD

GESSNER. — Les espèces à 36 chromosomes sont-elles tétraploïdes ?

PARRIAUD. — Les espèces à 36 chromosomes ont des caractères propres différents de celles à 18 chromosomes. Notamment plus grande taille des épis et des graines. Il semble que ce soient des caractères spécifiques valables.

D'HONDT. — Les formes présentes à l'Ile d'Aix sont-elles endémiques ?

PARRIAUD. — Je ne pense pas, si ce n'est pour des caractères mineurs tels que la robustesse des plantes et la plus grande taille des graines.

SEDIMENTMIKROBIOLOGISCHE UNTERSUCHUNGEN

I. — ÜBER DIE ABHÄNGIGKEIT DER KEIMZAHL VON DER KORNGRÖSSE

von W.E. KRUMBEIN
Biologische Anstalt Helgoland - Meeresstation

SOMMAIRE

Dans le cadre de recherches sur la distribution des Bactéries dans les substrats meubles, l'auteur étudie l'activité bactérienne dans trois types de sédiments de la Mer du Nord : sable grossier (un échantlilon), sable fin (deux échantillons) et vase (1 échantillon).

Après étude de la microflore totale et de la granulométrie, les 4 échantillons ont été stérilisés; après stérilisation les échantillons sont divisés en deux et la matière organique est éliminée de l'une des deux fractions.

L'ensemble des fractions est placé dans un milieu de culture, puis réensemencé. Après incubation de trois semaines le milieu est étudié; des suspensions-dilutions des deux premiers mm de sédiment ont été réalisées. La microflore est déterminée après réincubation au laboratoire avec ou sans la matière organique d'origine.

Le même type d'expériences est réalisé sur des fractions granulométriques définies, variant entre 2 mm et $< 5\ \mu$.

Les résultats montrent que le nombre de Bactéries dépend de la taille des grains, en particulier au-dessous de 63 μ. Au-dessus de cette limite, les résultats ne sont pas significatifs. Enfin la matière organique influe davantage sur la microflore totale que la granulométrie; la concentration en matière organique est elle-même liée à la diversité des grains.

EINLEITUNG

Die Korngrößenverteilung von Sedimenten hat einen entscheidenden Einfluß auf den Stoffumsatz und die Besiedlung des Meeresbodens (TRASK, 1932, 1939). Der organische Inhalt, der über die Frühdiagenese hinaus erhalten bleibt, wird wesentlich von dem gleichen Faktor beeinflußt (RITTENBERG, 1963). Das Meerwasser, z. B. die Nordsee, selber enthält nur geringe Mengen von Bakterien (GUNKEL, 1963). Die Keimzahlen in der Nähe des Meeresbodens und in der obersten Sedimentschicht steigen dann erheblich an (HICKEL & GUNKEL, 1968; RITTENBERG, 1940; SIEBERT & SCHWARTZ, 1956; ZO BELL, 1936, 1937, 1938, 1946). Dies wird von den erwähnten Autoren auf folgende Ursachen zurückgeführt : (1) Das Sediment enthält mehr organisches Material als das Wasser und bietet so einen besseren Nährboden (ZO BELL, 1946; KUZNETSOV, 1962). (2) Das Sediment dient als Anlagerungsfläche für Bakterien und bietet einen abgeschlosseneren Lebensraum, in dem sich ein günstiges « environment » einregulieren kann (OPPENHEIMER, 1960; WAKSMAN, 1937).

Die Adsorption von Bakterien an Partikeln des Sestons, seien sie anorganischer oder organischer Natur wird von verschiedenen Autoren angenommen (OPPENHEIMER, 1962; WAKSMAN, 1937 u. a.). Diese Erscheinung wird in eingehenden Untersuchungen von SANTORO (1966, 1967, 1968) und STOTZKY (1967*a* und *b*) zumindest für Tonminerale belegt. Dabei spielt nicht nur die Partikelgröße, sondern auch elektrolytische Zusammensetzung des Mediums und elektrophoretische Eigenschaften der Bakterien eine Rolle.

Daten über den Zusammenhang zwischen Korngröße und Keimzahl wurden bisher vor allem durch Direktuntersuchungen gewonnen (ZO BELL, 1938; OPPENMEIMER, 1963). WAGNER & SCHWARTZ (1963) arbeiteten über die Wanderung von Bakterien in künstlichen Sedimenten; diese Autoren machen jedoch keine Angaben über die dabei entstehende Bakteriendichte.

In der vorliegenden Mitteilung wird über die ersten orientierenden Versuche mit künstlichen Sedimenten und Sedimentfraktionen berichtet, durch die geklärt werden soll, inwieweit die Bakterienzahl von der Korngröße der Sedimente abhängig ist, und inwieweit andere mit der Korngröße proportional oder umgekehrt proportional sich ändernde Größen wie organischer Gehalt, Wassergehalt, Porenraum, Oberfläche, mineralogische Zusammensetzung die Keimzahl beeinflussen. Hierbei ist zu unterscheiden zwischen Größen, die direkt durch die Korngröße beeinflußt werden und solchen Größen, die durch die gleichen physikalish-chemischen Verhältnisse bestimmt werden wie die Kornsortierung (z.B. Strömungsgeschwindigkeit).

METHODEN

1. Mikrobiologische Methoden

a) *Keimzahlbestimmungen an rezenten Nordseesedimenten*

Die Keimzahlbestimmungen an rezenten Nordseesedimenten folgen den von Gunkel (1964); Gunkel & Rheinheimer (1968) und Hickel & Gunkel (1968) angegebenen Methoden. Verarbeitung unmittelbar nach der Probenentnahme, Behandlung mit dem Ultraturrax zur Homogenisierung und Trennung der Bakterien von Partikeln, Anlegen einer Verdünnungsreihe, Anlegen von Gußplatten (3 Parallelen), Kultur von Anaerobieren in flüssigen Medien nach der MPN (most probable number) - Methode. Die Keimzahlen werden in N/g Trockengewicht angegeben, da die Angabe pro Volumeneinheit, anders als bei Wasserproben, sehr stark durch schwankendes Gewicht / Volumeneinheit beeinflußt wird. Hierfür wurde ein gleiches Volumen der bearbeiteten Probe an Land gewogen und das Trockengewicht dieser Probe bestimmt.

b) *Laborversuche*

Für die Versuche im Labor wurden die Sedimente oder die hergestellten Korngrößenfraktionen sterilisiert und (gegebenenfalls nach Behandlung mit H_2O_2) in sterilen Behältern mit Medium 2216 E nach Gunkel (1964) überschichtet; 4 cm Sediment getränkt und überschüttet mit 1 cm Nährboden. Dabei wurde für die Einhaltung aerober Verhältnisse im Sediment gesorgt. Nach 3 Wochen wurde die überstehende Nährlösung entfernt und von der obersten Sedimentschicht erneut Reihenverdünnungen angelegt.

2. Korngrößenbestimmung und Korngrößenfraktionierung

Um eine genaue Korngrößenfraktionierung zu erhalten, müssen konstante Bedingungen im Arbeitsgang eingehalten werden. Es wurde für die Entwicklung des angewandten Verfahrens folgende Literatur zu Grunde gelegt : Batel (1964); Schneiderhöhn (1953); Müller (1964); Krumbein (1932); Wilding (1965); Stotzky (1965); Gaither (1953). Die Korngrößenfraktionen zwischen 1 mm und 63 µ wurden nach dem Entsalzen durch mehrmaliges Aufschlämmen mit Aqua dest. und Zentrifugation durch Sieben mit einer Laborsiebmaschine (Typ JEL) gewonnen (Siebzeit 12 Minuten). Die Fraktionen unter 63 µ wurden durch Sedimentation im Andreasenzylinder bestimmt und zum Teil durch Zentrifugation

gewonnen. Als Dispersionsmittel wurde eine 0,04 M Natriumpyrophosphatlösung verwendet. Bestimmt wurden die Fraktionen : 1 mm, 800, 630, 500, 400, 315, 250, 200, 160, 125, 100, 90, 80, 71, 63, 55, 35, 19, 9, 5 und kleiner als 5 μ.

3. Bestimmungen der organischen Substanz

Der Gehalt an organischem C wurde zunächst pauschal durch Bestimmung des Glühverlustes bei 560° ermittelt. Der organische Stickstoffgehalt wurde nach Kjeldahl (Semimikromethode) bestimmt.

ERGEBNISSE

Aus allen Keimzahlbestimmungen, die bisher an Sedimenten gemacht wurden (Zobell, 1936, 1938, 1946; Rittenberg, 1940) insbesondere auch an Sedimenten der Nordsee (Hickel & Gunkel, 1968) läßt sich ein Zusammenhang zwischen Korngröße und Keimzahl ableiten. In Abbildung 1 gibt die linke Säule die an natürlichen

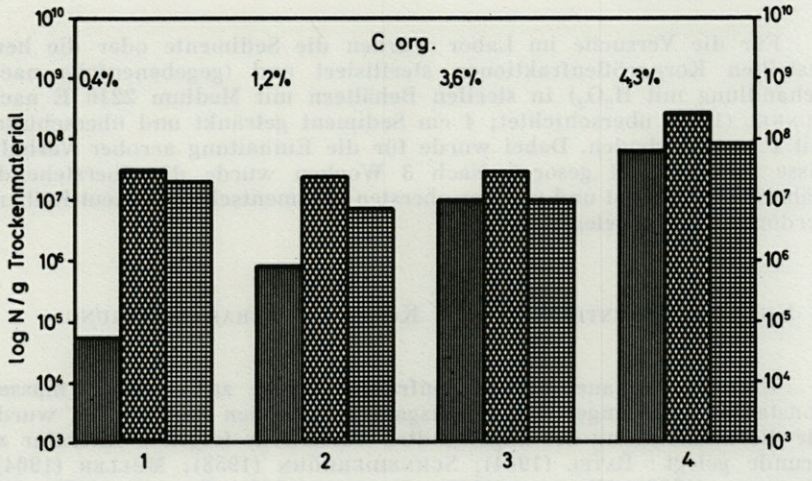


Abb. 1. — Keimzahlbestimmungen an verschiedenen typischen Nordseesedimenten (aerobe Keime auf 2216 E nach ZoBell). 1 = Grobsand; 2 u. 3 = Feinsand; 4 = Schlick (Silt u. Ton) linke Säule : Keimzahlbestimmung unmittelbar nach Probenentnahme auf See; mittlere Säule : Keimzahlbestimmung nach Sterilisation und Neubesiedlung im Labor; rechte Säule : Keimzahlbestimmung nach Entfernung des ursprünglichen organischen Materials, Sterilisation und Neubesiedlung im Labor.

TABELLE I

Korngrößenverteilung der für die Untersuchung gewählten natürlichen Sedimente der Nordsee

Korngrösse in μ	(1) Grobsand %	(2) Feinsand %	(3) Feinsand %	(4) Schlick %
> 1000	6,69	–	–	–
1000 – 800	7,1	–	–	–
800 – 630	8,2		0,3	
630 – 500	19,1	0,2	0,2	
500 – 400	33,6	0,3	0,5	
400 – 315	16,2	0,3	0,9	
315 – 250	5,9	1,4	1,2	
250 – 200	3,7	1,8	1,4	
200 – 160	1,4	5,3	12,8	
160 – 125	1,1	14,9	55,4	
125 – 100	0,1	22,1	17,2	
100 – 90		12,7	3,8	
90 – 80		10,2	1,2	
80 – 71		11,3	0,7	
71 – 63	1,7	9,5	0,3	> 63 = 9,3
63 – 35		6,3	0,8	8,2
35 – 20				10,4
20 – 5		3,5	3,3	14,6
< 5				57,4

Sedimenten der Nordsee ermittelten Keimzahlen wieder. Tabelle 1 setzt die Keimzahlen in Beziehung zu den zugehörigen Korngrößenbestimmungen. Bereits bei dem Vergleich ausgewählter Sedimente wie der vier hier wiedergegebenen Typen (Grobsand, Feinsand, Schlick) ergibt sich aber ein Schwanken der Keimzahl bei relativ unveränderter Korngröße jedoch schwankendem organischen Gehatl

(Die Kohlenstoffbestimmungen gelten für die unbearbeiteten Sedimente der linken Säule). Entsprechend verhalten sich die Keimzahlen beim Ansatz mit einem Medium für Anaerobier (Abbildung 2, linke Säule).

Die vier ausgewählten Sedimente wurden im Labor im Dampfautoklaven bei 120° sterilisiert und anschließend mit einer aus diesen Sedimenten isolierten Mischkultur beimpft. Nach drei Wochen Versuchsdauer wurden von der Oberfläche der erneut besiedelten Sedimente 10 g bis auf 2 mm Tiefe abgehoben und nach der Reihenverdünnungsmethode auf Gußplatten die Keimzahlen bestimmt. Die Ergebnisse dieser Versuchsreihe sind in Abbildung 1 für aerobe und in Abbildung 2 für anaerobe Keime in der rechten Säule schraffiert dargestellt.

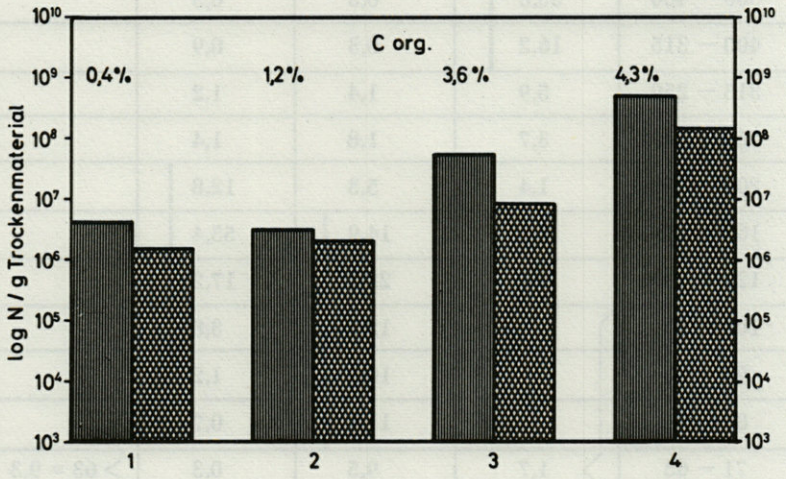


Abb. 2 . — Keimzahlbestimmungen an verschiedenen typischen Nordsee sedimenten (Anaerobier). Sedimente wie in Abb. 1; linke Säule : Anaerobier unmittelbar nach Probenentnahme; rechte Säule : Anaerobier nach Sterilisation und Wiederbesiedlung im Labor.

In einer weiteren Versuchsserie wurde ein Teil der gleichen Sedimente mit H_2O_2 aufgekocht, um das ursprünglich vorhandene organische Material zu entfernen. Bei Ansetzen dieser Sedimente mit Nährboden 2216 E ergaben sich niedrigere Keimzahlen, die in Abbildung 1 kariert dargestellt sind. Dieser Versuch wurde nicht mit dem Anaerobiermedium wiederholt, weil sich zeigte, daß bei Überschichtung mit nur 1 cm flüssigem Medium aerobe Bedingungen eingehalten werden, und zwar sowohl in der Wassersäule, als auch in einem bis zu 5 mm mächtigen Sediment. Da für die Keimzahl-

bestimmung immer nur die obersten 2 mm dieser « künstlichen » Sedimente verwendet wurden, sanken die Zahlen der anaeroben Keime zu stark ab, um vergleichbare Resultate zu erhalten (Abbildung 2).

In einem weiteren Versuch wurden verschiedene Nordseesedimente in 20 Korngrößenfraktionen gegliedert und diese gesammelt. Von den Fraktionen unter 63 µ konnte durch fraktionierte Sedimentation in Sedimentationszylindern nur soviel Material gewonnen werden, daß in einem Abdampfschälchen eine Sedimentsäule von 4 mm Mächtigkeit entstand. Von den höheren Korngrößenfraktionen wurden 2 cm in Abdampfschälchen gefüllt. Diese « künstlichen » Sedimente wurden wieder mit flüssigem Nährboden (2216 E) überschichtet und mit einer Mischkultur beimpft. Nach drei Wochen wurde der überstehende Nährboden abgesaugt und die obersten 2 mm der Sedimente auf ihren Keimgehalt nach der Reihenverdünnungsmethode untersucht. Wieder erreichten die nicht mit H_2O_2 behandelten Proben (durchgezogene Linie in Abb. 3) höhere Keimzahlen als die vom ursprünglichen organischen Material befreiten (gestrichelte Linie in Abb. 3). Im Fall der höheren Korngrößen (keine Angaben) waren die Unterschiede unbedeutend. Es kam auch vor (Fraktionen 160-125 µ), daß die nicht behandelten Proben geringere Keimzahlen aufwiesen als die behandelten.

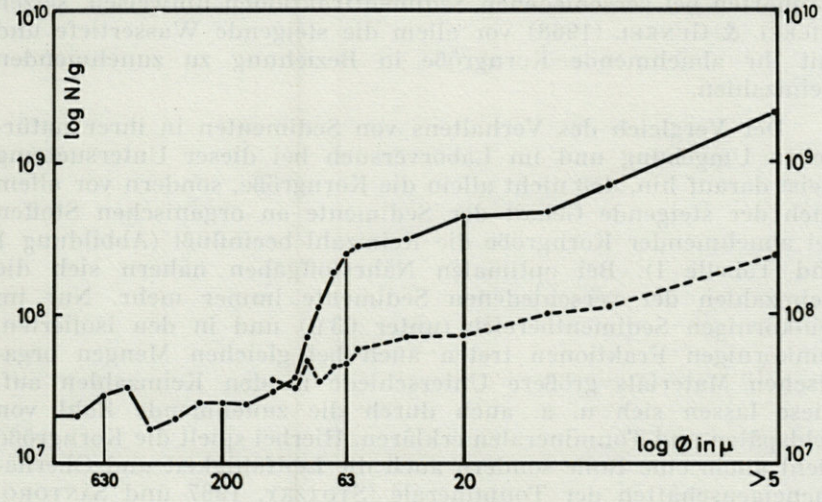


Abb. 3. — Keimzahlbestimmungen an Sedimentfraktionen verschiedener korngrößenfraktionen mit einer Mischkultur aus Probe 4; durchgezogene Linie : Keimzahlen (aerob) nach Sterilisation, Sedimentation und Neubesiedlung; gestrichelte Linie : Keimzahlen (aerob) nach Entfernung des ursprünglichen organischen Materiales, Sterilisation und Neubesiedlung der Fraktionen.

DISKUSSION

Die Versuchsanordnung ergab trotz verschiedener, die Ergebnisse beeinflussender Einschränkungen ein etwas klareres Bild über den Zusammenhang zwischen Korngröße und Besiedlung eines Sedimentes durch Mikroorganismen. Selbstverständlich können verschiedene Sedimente bei gleicher Korngrößenverteilung sehr unterschiedliche Keimzahlen ergeben, z.B. wenn das Redoxpotential in einzelnen Horizonten schwankt (OPPENHEIMER, 1960), oder durch terrigenen Einfluß in Küstennähe oder durch Änderung in der Höhe der überstehenden Wassersäule (HICKEL & GUNKEL, 1968). Die bisher an Sedimentproben ermittelten Daten (ZO BELL, 1938, 1946; RITTENBERG, 1940 und HICKEL & GUNKEL, 1968) weisen jedoch darauf hin, daß die Keimzahl der Sedimente bei zunehmender Korngröße abnimmt. Aus diesem Grund bietet sie sich als Kontrollfunktion für Keimzahlbestimmungen an. Allerdings ergaben die genannten Untersuchungen ein nicht ganz einheitliches Bild, obwohl alle mit den gleichen Nährmedien durchgeführt wurden. Während OPPENHEIMER (1960) und ZO BELL (1946) vor allem auf durch verschiedenes Redoxpotential erzeugte Unterschiede sowie auf unterschiedliche Keimarten bei verschiedenen Sedimentfraktionen hinweisen, setzen HICKEL & GUNKEL (1968) vor allem die steigende Wassertiefe und mit ihr abnehmende Korngröße in Beziehung zu zunehmenden Keimzahlen.

Der Vergleich des Verhaltens von Sedimenten in ihrer natürlichen Umgebung und im Laborversuch bei dieser Untersuchung weist darauf hin, daß nicht allein die Korngröße, sondern vor allem auch der steigende Gehalt der Sedimente an organischen Stoffen bei abnehmender Korngröße die Keimzahl beeinflußt (Abbildung 1 und Tabelle I). Bei optimalen Nährstoffgaben nähern sich die Keimzahlen der verschiedenen Sedimente immer mehr. Nur im feinkörnigen Sedimentbereich (unter 63 µ) und in den isolierten, feinkörnigen Fraktionen treten auch bei gleichen Mengen organischen Materials größere Unterschiede in den Keimzahlen auf. Diese lassen sich u. a. auch durch die zunehmende Zahl von Feldspäten und Tonmineralen erklären. Hierbei spielt die Korngröße nicht allein eine Rolle sondern auch die Leitfähigkeit und Oberflächeneigenschaften der Tonminerale (STOTZKY, 1967 und SANTORO, 1966). Der Gehalt an organischem Material scheint in natürlicher Umgebung eine entscheidende Rolle zu spielen. Die beiden in der Kornzusammensetzung annähernd gleichartigen Sedimente 2 und 3 in Abbildung 1 haben recht unterschiedliche Keimzahlen, die sich

im Laborversuch bei gleicher Zufuhr an Nährstoffen angleichen. Allerdings könnte im natürlichen Sediment auch die Sedimentstruktur eine Rolle spielen. Die beiden Sedimente entstammen Bereichen mit unterschiedlicher sedimentologischer Geschichte (REINECK, 1967), nämlich den Schlickgebieten SW. und S. von Helgoland. Weiter findet die Adsorption von Bakterien häufiger an organischen als an anorganischen Partikeln statt (LLOYD, 1937). Wenn diese Werte auch für nährstoffärmeres, freies Wasser ermittelt wurden, können ähnliche Vorgänge auch in den Sedimenten eine Rolle spielen.

Zusammenfassend ergibt sich aus den ersten Versuchen zur Beurteilung des Zusammenhanges zwischen Korngröße und Keimzahl von Sedimenten, daß die Keimzahl von der Korngröße abhängt und zwar besonders im Bereich unterhalb 63 µ, daß aber diese Abhängigkeit sehr häufig von der viel ausgeprägteren und ebenfalls von der Korngröße bestimmten Beziehung zwischen Keimzahl und organischem Gehalt der Sedimente überlagert wird. Die Nährstoffkonzentration in den Laborversuchen war 0,6 %, während der organische Gehalt in den untersuchten Sedimenten zwischen 0,4 und 4,3 % schwankte. Es muß jedoch gesagt werden, daß im künstlichen Nährboden nur hochenergetische, aminosäurereiche Verbindungen angeboten werden, während der organische Gehalt der Sedimente zum großen Teil aus bereits umgebauten bzw. nicht mehr aufschließbaren Verbindungen besteht. Dennoch ergaben sich noch erhebliche Keimzahlunterschiede zwischen den vom organischen Material befreiten und nicht behandelten Sedimenten, so daß für die Beurteilung der Abhängigkeit von der Korngröße nur die niedrigeren (karierten) Säulen in den Abbildungen 1 und 2 herangezogen werden können.

Die Versuche zur Besiedlung von einzelnen Sedimentfraktionen sollen mit Hilfe von Sedimentfallen und Tauchern am Meeresboden unter angenähert natürlichen Bedingungen weitergeführt werden.

ZUSAMMENFASSUNG

In einer einleitenden Untersuchung zur Beziehung zwischen Korngröße von Sedimenten und der Besiedlung durch Bakterien wurden 4 repräsentative Sedimente der Nordsee im Feld auf ihre Keimzahl untersucht und dann im Labor ihre Korngrößenfraktionierung bestimmt. Die Sedimente wurden dann sterilisiert, bzw. von organischem Material befreit und erneut mit einer Bakteriensuspension versetzt. Es wurde festgestellt, wie hoch die Keimzahlen bei der Neubesiedlung im Labor

steigen. Dasselbe wurde mit einzelnen Sedimentfraktionen (20 Fraktionen zwischen 800 und 5 µ) getan. Dabei ergaben sich folgende Zusammenhänge : (1) Die Keimzahl von Sedimenten hängt im Bereich unterhalb 63 µ von der Korngröße ab. Im Bereich oberhalb 63 µ sind die Unterschiede für eine eindeutige Aussage bei der verwendeten Probenzahl zu gering. (2) Der Gehalt an organischem Material beeinflußt die Keimzahl der Sedimente stärker als die Korngröße, ist jedoch ebenfalls von der Korngrößenverteilung abhängig. (3) Mit dem Auftreten von Tonmineralen nimmt die Keimzahl stärker zu, wobei das Auftreten von Tonmineralen ebenfalls an die Korngrößenverteilung gebunden ist. (4) Ein genereller Zusammenhang zwischen Keimzahl und Korngrößenfraktionierung besteht, wird aber im einzelnen durch verschiedene, sich proportional oder umgekehrt proportional mit der Korngröße ändernde Parameter modifiziert (organischer Gehalt, Tonmineralfraktion, Wassertiefe).

ZITIERTE LITERATUR

BATEL, W., 1964. Einführung in die Korngrößenmeßtechnik (2. Aufl.). Springer-Verlag, Berlin. 167 pp.

GAITHER, A., 1953. A study of porosity and grain relationship in experimental sands. *J. sedim. Petrol.*, **23** : 180-195.

GUNKEL, W., 1963. Daten zur Bakterienverteilung in der Nordsee. *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh.* (Sonderb. 1), 80-89.

GUNKEL, W., 1964. Die Verwendung des Ultra-Turrax zur Aufteilung von Bakterienaggregaten in marinen Proben. *Helgoländer wiss. Meeresunters.*, **11** : 287-295.

GUNKEL, W. und G. RHEINHEIMER, 1968. Methoden der meeresbiologischen Forschung. Ed. by Schlieper. *In :* Bakterien. Jena.

HICKEL, W. und W. GUNKEL, 1968. Untersuchungen über die Häufigkeit der Bakterien in der obersten Sedimentschicht der Deutschen Bucht in Beziehung zu den Substrateigenschaften. *Helgoländer wiss. Meeresunters.*, **18** : 213-231.

KRUMBEIN, W.C., 1932. The mechanical analysis of fine grained sediments. I. *Sed. Pelwl.*, **2** : 140-149.

KUZNETSOV, S.E., 1962. Geologic activities of microorganisms. Consultant Bureau, New York, 111 pp.

LLOYD, B., 1937. Bacteria in stored sea-water. *Jl R. tech. Coll. Glasg.*, **4** : 137.

MÜLLER, G., 1964. Methoden der Sediment-Untersuchung. Encke, Stuttgart, 303 pp.

OPPENHEIMER, C.H., 1960. Bacterial activity in sediments of shallow marine bays. *Geochim. Cosmochin. Acta,* **19** : 244-260.

REINECK, 1967. Das Schlickgebiet südlich Helgolands als Beispiel rezenter Schelfablagerungen. *Senckeinberg. leth.*, **48** : 219-275.

RITTENBERG, S.C., 1940. Bacteriological analysis of some long cores of marine sediments. *J. mar. Res.*, **3** : 191-201.

RITTENBERG, S.C. *et al.*, 1963. Biogeochemistry of sediments in experimental Mohole. *J. sedim. Petrol.*, **33**, 140-172.

SANTORO, T., 1966. Sorption and flocculation of clay minerals by microorganisms and their metabolites. *Bact. Proc.*

SANTORO, T., 1968. Electrophoretic mobility of bacterial cells and clay minerals. *Bact. Proc.*

SANTORO, T. and S. STOTZKY, 1968. Sorption between microorganisms and clay minerals as determined with the electrical sensing zone particle analyser. *Can. J. Microbiol.*, **14** : 299-307.

SCHNEIDERHAHN, P., 1953. Untersuchungen zur Siebanalyse von Sanden und zur Darstellung ihrer Ergebnisse. *J. sedim. Petrol.*, **85** : 144-202.

SCHWARTZ, W. und A. MÜLLER, 1958. Methoden der Geomicrobiologie. *Freiberger ForschHft.*, C 48.

SIEBERT, G. und W. SCHWARTZ, 1956. Untersuchungen über das Vorkommen von Mikroorganismen in entstehenden Sedimenten. *Arch. Hydrobiol.*, **52** : 321-366.

SOUTENDAM, C.J.A., 1967. Some methods to study surface textures of sandgrains. *Sedimentology*, **8** : 281-290.

STOTZKY, G., 1965. Effect of autoclaving on X-Ray, characteristics of clay minerals. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, **29** (2) : 225-227.

STOTZKY, G., 1967. Influence of clay minerals on microorganisms. IV. *Can. J. Microbiol.*, **13** : 1535-1550.

STOTZKY, G., 1967. Clay minerals and microbial. ecology. *Trans. N.Y. Acad. Sci.* (Ser. II), **30** (1) : 11-21.

TRASK, P.D., 1932. Origin and environment of source sediments of petroleum. Gulf Publ. Co. Houston, Texas, 323 pp.

TRASK, P.D., 1939. Recent marine sediments. *Bull. Am. Ass. Petrol. Geol.*, 736 pp.

WAGNER, M. and W. SCHWARTZ, 1963. Behaviour of a suspension of microbes, migrating through sediments under marine and limnic conditions. Ed. by Oppenheimer. *In :* Symposium on marine microbiology, 179-187.

WAKSMAN, S.A. and M. HOTCHKISS, 1937. On the oxidation of organic matter in marine sediments by bacteria. *J. mar. Res.*, **1** : 101-118.

WILDING, L.P., 1965. A fractionator for medium and fine silt. *J. sedim. Petrol.*, **35** : 489-518.

ZO BELL, C.E., 1936. Vertical distribution of bacteria in marine sediments. *Bull. Am. Ass. Petr. Geol.*, **20** : 258-269.

ZO BELL, C.E., 1937. The influence of solid surface on the physiological activities of bacteria in sea water (Abstr.). *J. Bact.*, **33** : 86.

ZO BELL, C.E., 1938. Studies on the bacterial flora of marine bottom sediments. *J. sedim. Petrol.*, **8** : 10-18.

ZO BELL, C.E., 1943. Influence of bacterial activity on source sediment. *Oil weekly*, 1-12.

ZO BELL, C.E., 1943*b*. The effect of solid surfaces upon bacterial activity. *J. Bact.*, **46** : 39-56.

ZO BELL, C.E., 1946. The marine microbiology. Chronica Botanica Company, Waltham, Mass., 240 pp.

DISCUSSION
de la communication de W.E. KRUMBEIN

CHASSÉ. — Que représente la microflore obtenue par dilution suspension par rapport à la flore obtenue par les méthodes de comptage direct ?

KRUMBEIN. — C'est très compliqué de faire des comptages directs dans les sédiments. La différence sera à peu près d'une à trois puissances.

LEWIN. — Avez-vous déterminé la proportion de spores entre les germes anaérobies ?

KRUMBEIN. — Non, nous n'avons pas fait d'examens systématiques.

CALLAME. — Comment estimez-vous la quantité de Bactéries anaérobies qui se sont développées ?

KRUMBEIN. — Bactéries aérobies : par incubation des suspensions dilutions sur milieu solide à trois parallèles; Bactéries anaérobies : par la méthode du nombre le plus probable (tables de McCrady) sur milieu liquide.

THE RESPONSE OF FUNGI TO SALINITY

by E.B. Gareth JONES, P. BYRNE and D.J. ALDERMAN
Department of Biological Sciences
Portsmouth Polytechnic, England

SOMMAIRE

INGOLD (1959) et JONES et OLIVER (1964) ont montré que les Champignons marins ne se trouvent pas en eau douce et que les espèces d'eau douce ne se trouvent pas en milieu marin. Un travail physiologique sur la croissance (végétative) des Champignons marins et terrestres (JONES and JENNINGS, 1964, 1965) a montré qu'ils sont capables de tolérer de larges écarts de salinité. Aussi Ferguson WOODS (1967) suggère que « les vrais Champignons marins peuvent ne pas exister » et que ces champignons sont « simplement adaptés aux estuaires ».

De façon à établir les niveaux de tolérance des Champignons marins et terrestres, une étude détaillée de leur physiologie a été entreprise. Cette note concerne la croissance végétative, la sporulation, l'utilisation du substrat et la germination des spores pour des Champignons marins, d'eau douce et terrestres. L'effet de la température sur la salinité est également discutée.

INTRODUCTION

Over the past ten years marine fungi have been extensively investigated. The salinity requirement of these fungi is one aspect of their physiology that has aroused much interest. Various attempts have been made to define what is a marine fungus, and these are discussed in detail by MEYERS (1968). It would be convenient if one could say that marine fungi are those which require salt water or high concentrations of sodium chloride for growth and that freshwater or terrestrial fungi

are those which cannot tolerate these conditions. Unfortunately the problem is not as easy as this.

In the sea there is a well defined fungal flora of Phycomycetes, Ascomycetes, and Fungi Imperfecti, but only two Basidiomycetes. The number of marine fungi diminishes with decrease in salinity, while at salinities below 10 °/₀₀ very few marine fungi survive. In freshwater streams Phycomycetes, Ascomycetes and Hyphomycetes (Fungi Imperfecti) are well represented. These survive in salinities up to 25 °/₀₀ but then begin to diminish in numbers. Terrestrial spores may survive in mud sediments, whether they are active in the marine environment is questionable.

The ecology of marine fungi has been well documented by JOHNSON and SPARROW (1961), KOHLMEYER and KOHLMEYER (1964-67), MEYERS (1968) and JONES (1970), while the freshwater fungi have been investigated by INGOLD (1955, 1965), NILLSON (1964) and SPARROW (1960). Salt marsh fungi have been found to have terrestrial affinities rather than marine (see Table 1). This is surprising since these areas will be submerged by sea water from once or twice a year to twice in any twenty four hours.

This paper will consider the effect of salinity on a) vegetative growth, b) reproduction and c) spore germination. In this work the responses of both marine and terrestrial fungi to a range of salinities have been tested. The fungi used have been drawn from the Phycomycetes, Ascomycetes and Fungi Imperfecti.

TABLE 1

Marine and terrestrial fungi found growing on angiosperms in salt marshes and sand dunes (After, APINIS & CHESTERS (1964), PUGH (1960) MEYERS *et al.* (1965), DICKINSON (1965)).

Angiosperms	Total fungi	Marine species	Terrestrial species
Ammophila arenaria	65	1	64
Agropyron junceiforme	54	2	52
A. pungens	107	4	103
Puccinellia maritima	23	1	22
Halimione portulacoïdes	20	1	19
Suaeda maritima	31	1	30
Salicornia sp.	29	1	28
Spartina townsendii	52	5	47
Bare mud	23	1	22
Thalassia testudinum	32	6	26

METHODS AND MATERIALS

A number of methods were used to determine the growth and reproduction of the various fungi tested. One series were grown in liquid culture on a rotary shaker and growth expressed as the

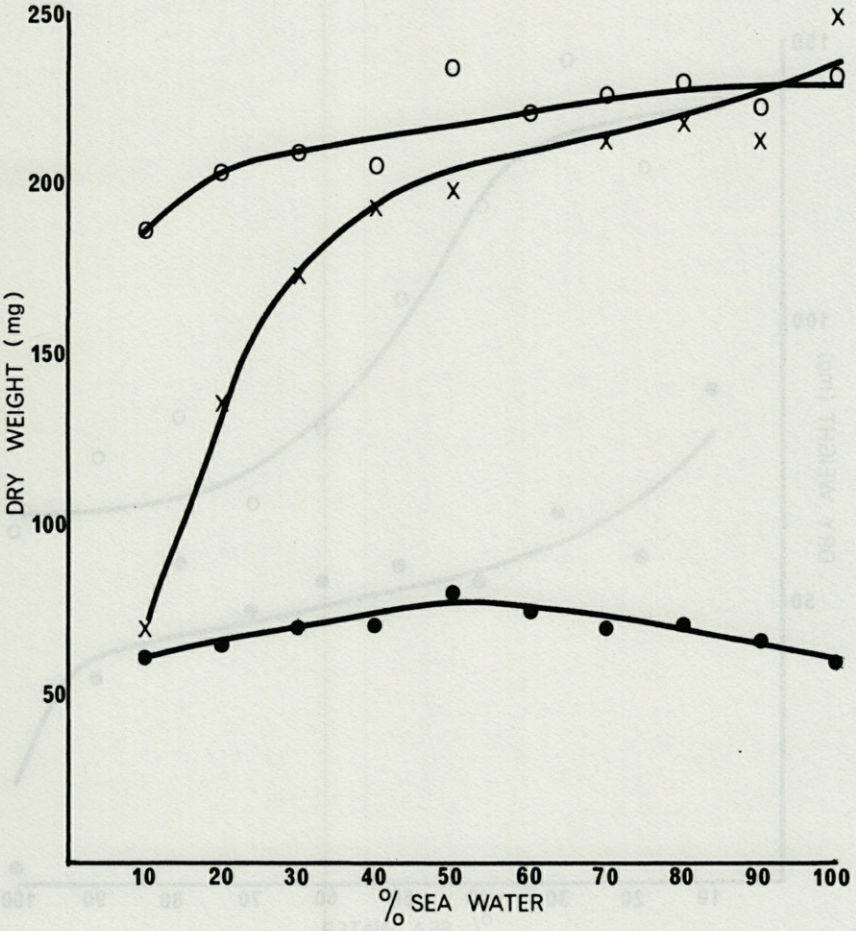


FIG. 1. — Dry weight production of marine fungi in media made up with various dilutions of sea water at 21 °C, *Cremasteria cymatilis*, growth period 35 days (●); *Lulworthia floridana*, 36 days (×); *Sporidesmium salinum*, 7 days (○).

dry weight of the mycelium. See JONES and JENNINGS (1964, 1965) for procedure for dry weight determinations.

Althornia crouchii was grown in standing liquid culture at 25 °C and using yeast extract peptone sea water broth. The artificial sea water was made up according to LYMAN and FLEMING (1940). Experimental flasks containing 50 ml of medium were inoculated with 1 ml of zoospores suspension. Growth was measured at 4 days by turbidimetric means. Turbidity was estimated with

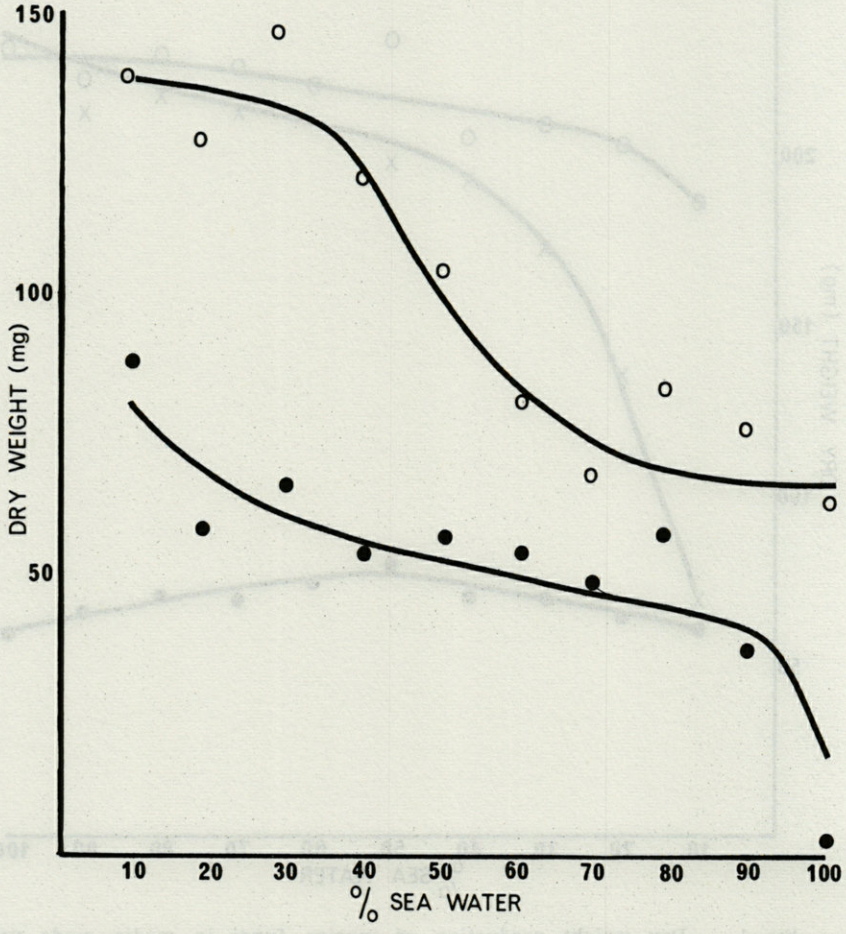


FIG. 2. — Dry weight production of terrestrial fungi in media made up with various dilutions of sea water at 21 °C. *Chaetomium globosum*, growth period 8 days (○); *Trametes versicolor*, 5 days (●).

an E.E.L. Nephelometer (without filter) and a four day yeast extract peptone sea water broth culture as a standard reference.

For the fruiting experiments the fungi were grown on glucose yeast extract agar of the desired salinity. Each plate was inoculated with a plug of mycelium from an actively growing culture. Vegetative growth was measured as increase in the diameter of the colony. The cultures were examined daily for reproductive structures and the fruiting time recorded.

For the spore germination experiments 5 mm discs of plain agar of the desired salinity were cut out from freshly poured Petri dishes. The discs were placed on sterile filter paper moistened with the appropriate sea water concentration. Each disc was seeded with a drop of a freshly prepared spore suspension. The spores were allowed to germinate at different temperatures and germination of the spore was said to have taken place if the germ tube was longer than the spore. At least 100 spores were counted for each sea water concentration.

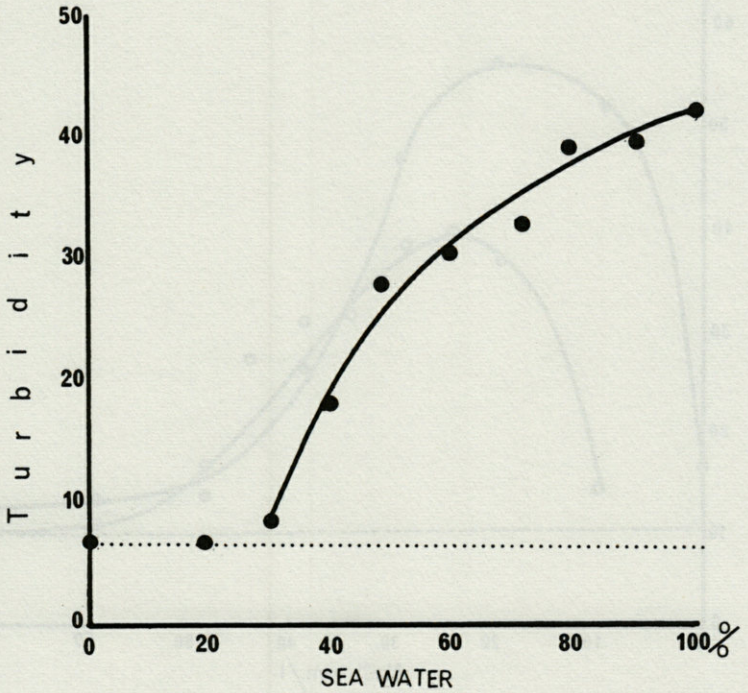


Fig. 3. — The growth of *Althornia crouchii* in different concentrations of sea water media.

RESULTS

It was found that the marine Ascomycetes and Fungi Imperfecti grew as well in media made up with distilled water as those made up with sea water (see Fig. 1). The results suggest that the close association of marine fungi with the sea cannot be assigned to the influence of sea water on vegetative growth. The tolerance of wide ranges of salinity by marine fungi is supported by the work of BARGHOORN and LINDER (1944), BROWN (1957) and RITCHIE (1959). However, MEYERS (1968) reports much greater growth in sea water than in distilled water media for *Orbimyces spectabilis*, *Lindra thallassiae* and *Halosphaeria mediosetigera*.

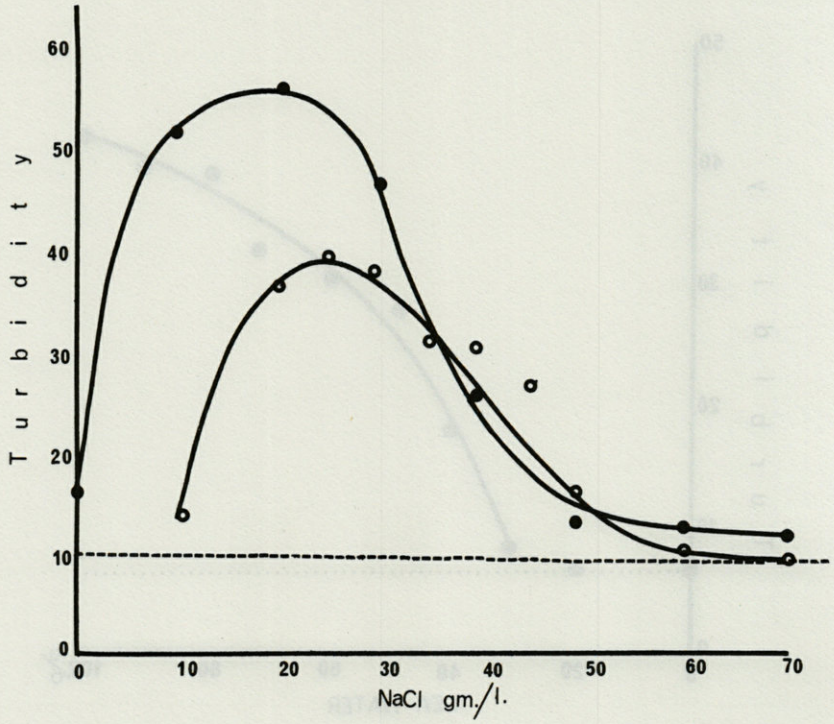


FIG. 4. The growth of *Althornia crouchii*, (○) and *Ostracoblabe implexa* (●), in varying concentrations of sodium chloride in artificial sea water media.

The growth of all the non-marine fungi tested was significantly less in sea water than in distilled water media (see Fig. 2). This reduced vegetative growth, under saline conditions, may be a factor in maintaining the fungus flora of the sea distinct from that of non-marine habitats.

Marine Phycomycetes are less tolerant to changes in salinity than Ascomycetes and Fungi Imperfecti. This is illustrated by reference to *Althornia crouchii* a biflagellate Phycomycete recently isolated from shell diseased oysters (ALDERMAN and JONES, 1967). Growth of the asexual sporangial fungus decreased with decreasing salinity and was almost completely inhibited at 30 % sea water (see Fig. 3). Zoospores were formed and released in 50 % sea water and above. When grown in artificial sea water (see Fig. 4) maximum growth was at 2.5 - 3.0 % sodium chloride. *Ostracoblabe implexa* showed maximum growth at 2.0 - 2.5 % sodium chloride.

When *A. crouchii* was grown in a medium made up of the four major cations in sea water, at approximately their concentrations in sea water, growth was poor. This is a major difference between the Phycomycetes so far tested and the Ascomycetes and Fungi Imperfecti. The latter grow quite well in artificial sea water

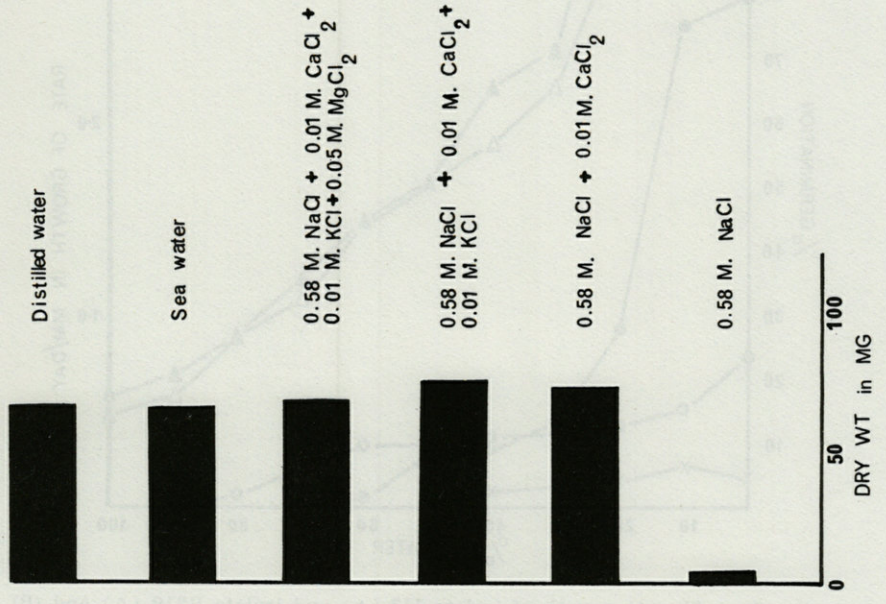


FIG. 5. — Growth of *Dendryphiella salina* in various salt solutions at 21 °C in glucose tryptone media.

media comprising the four major cations as can be seen in *Dendryphiella salina* (Fungi Imperfecti) (see Fig. 5). When grown in 0.58 M sodium chloride there is no growth, but the addition of small amounts of calcium chloride overcomes the sodium inhibition. Growth is as good as in sea water, distilled water or artificial sea water made up with the three or four major cations in sea water.

The effect of salinity on sporulation was investigated in two terrestrial Ascomycetes (see Fig. 6-8). The growth of *Chaetomium globosum* falls off markedly with increased salinity for the two isolates tested (see Fig. 6), while perithecia (ascocarps) were formed at all salinities up to 70 % sea water, but not above (see Fig. 7). Perithecia are formed after 17 days on 70 % sea water but at

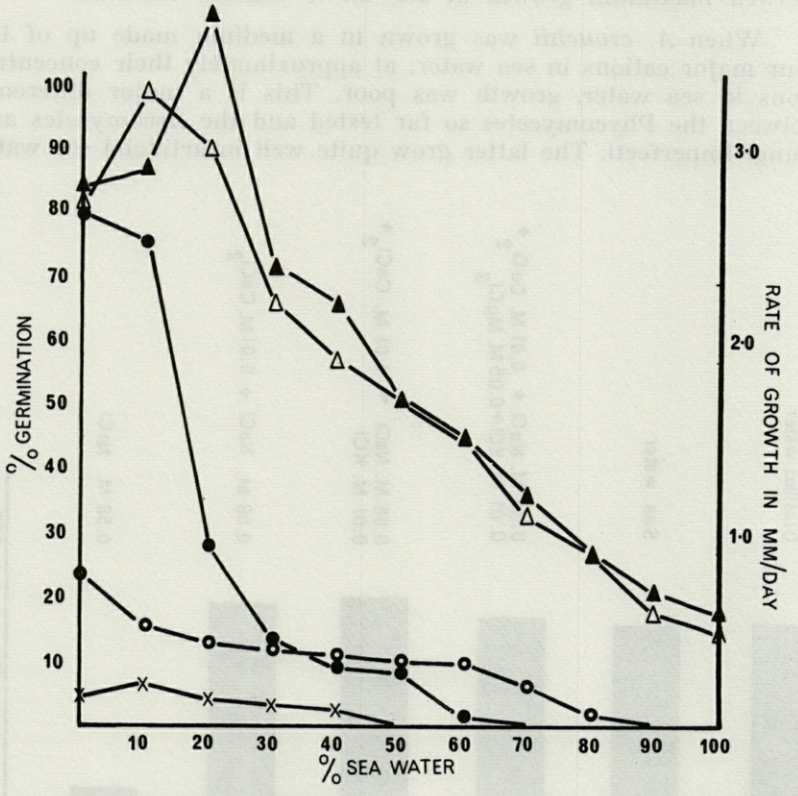


FIG. 6. — The (A) growth of isolate 117 (▲) and isolate R27B (△) and (B) germination (isolate 117) of *Chaetomium globosum* in a range of sea water concentrations, at 15 °C (×); 20 °C (●) and 30 °C (○).

11 days on 50 % sea water. Asci are formed only at salinities up to 50 % sea water, while ascospores are formed only at salinities up to 40 % sea water.

Sordaria fimicola, another terrestrial Ascomycete, shows a higher salinity tolerance than *C. globosum* (see Fig. 8). Normal perithecia, asci and ascospores were produced up to and including 50 % sea water. At 60 % sea water there was a mixture of mature asci and ascospores and immature club shaped asci, while at 70 % sea water no ascospores are formed (see Fig. 9). No asci are formed at 80 % and 90 % sea water and no perithecia in full sea water.

Figure 6 also shows the percentage germination of ascospores of *Chaetomium globosum* at various salinities. At 20 °C, 70 % of the spores germinated in 10 % sea water, but this dropped to 28 % in 20 % sea water, with little or no germination in 60 % sea water.

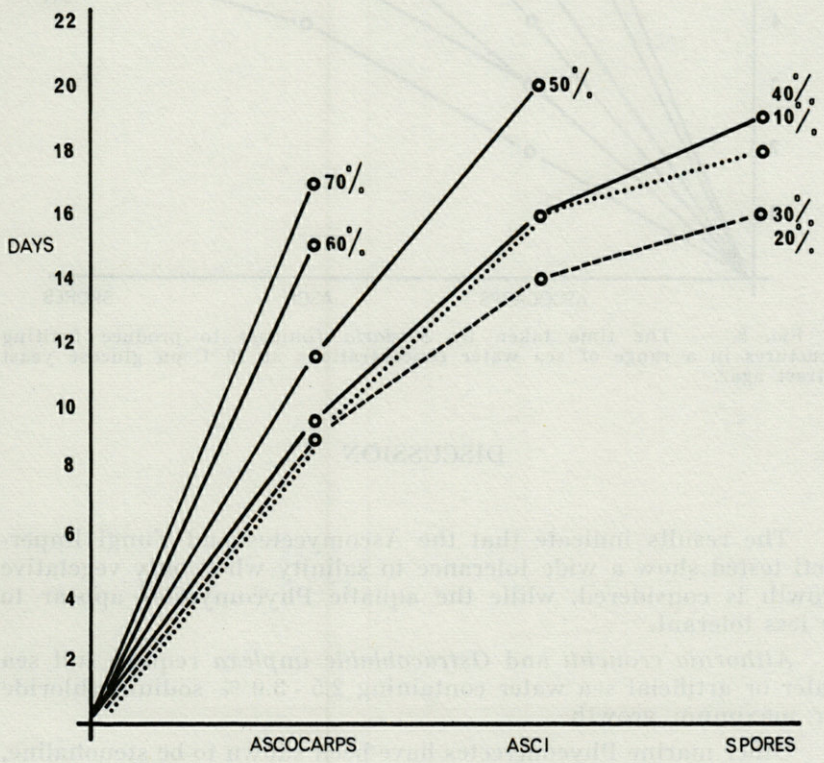


FIG. 7. — The time taken by *Chaetomium globosum* for the production of fruiting structures in a range of sea water concentrations at 20 °C on glucose yeast extract agar.

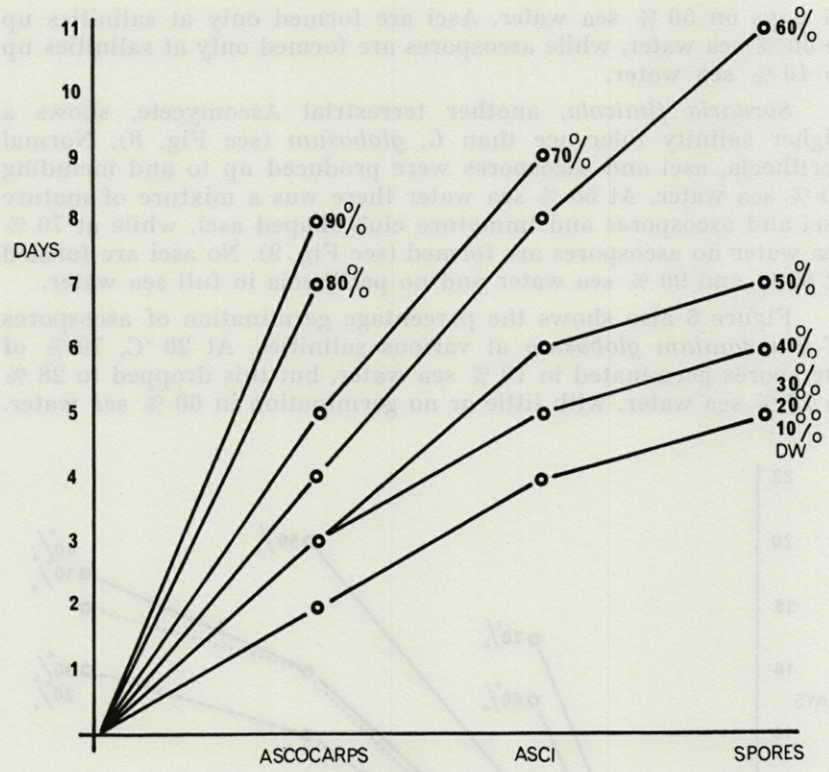


FIG. 8. — The time taken by *Sordaria fimicola* to produce fruiting structures in a range of sea water concentrations at 20 °C on glucose yeast extract agar.

DISCUSSION

The results indicate that the Ascomycetes and Fungi Imperfecti tested show a wide tolerance to salinity when only vegetative growth is considered, while the aquatic Phycomycetes appear to be less tolerant.

Althornia crouchii and *Ostracoblable implexa* require full sea water or artificial sea water containing 2.5 - 3.0 % sodium chloride for maximum growth.

Other marine Phycomycetes have been shown to be stenohaline, e.g. *Thraustochytrium aureum* (2.0 % sodium chloride), *T. proliferum* (2.0 %), GOLDSTEIN (1963a); *T. roseum* (2.5 - 3.0 %), GOLDSTEIN (1963b); *T. motivum* (2.5 - 3.0 %), *T. multirudimentale* (2.5 -

3.0 %), GOLDSTEIN (1963c); *Schizochytrium aggregatum* (2.5 %), GOLDSTEIN and BELSKY (1964); *Sirolpidium zoophthorum* (2.0 - 2.5 %), VISHNIAC (1955); *Haliphthoros milfordensis* (2.5 - 3.0 %), VISHNIAC (1958); *Lagenidium chthamalophilum* (35 % sea water), JOHNSON (1960) and *Thraustochytrium pachydermum* (SCHOLZ, 1958). HÖHNK (1939), SIEPMAN (1959a, b) and TE STRAKE (1959) have all shown that many freshwater Phycomycetes cannot grow and reproduce at salinities approaching those of sea water.

From Table 2 it would appear that terrestrial Ascomycetes are less tolerant to changes in salinity than marine Ascomycetes. Abnormal spores and asci, as in *Sordaria fimicola,* have not been reported when marine Ascomycetes are grown in freshwater or at low salinities. MEYERS and HOYO (1966) have shown abnormal spore formation (encystment) in the marine hyphomycete *Varicosporina ramulosa.*

TABLE 2

Fruiting of marine and terrestrial eu-ascomycetes with various dilutions of sea water

	0	10	20	30	40	50	60	70	80	90	100 % sea water
Lulworthia floridana	0	–	3	–	3	–	3	–	3	–	3
Lulworthia sp. IMS 384	0	–	3	–	3	–	3	–	3	–	3
Lulworthia sp. IMS 490	3	–	3	–	3	–	3	–	3	–	3
Lindra thalassiae	1	–	3	–	3	–	3	–	3	–	3
Halosphaeria mediosetigera	3	–	3	–	3	–	3	–	3	–	3
Torpedospora sp.	3	–	3	–	3	–	3	–	3	–	3
Chaetomium globosum	3	3	3	3	3	2	1	1	0	0	0
Sordaria fimicola	3	3	3	3	3	3	3	2	1	1	0
Gelasinospora calospora	3	3	3	3	3	1	1	0	0	0	0

0 – Perithecia absent
1 – Perithecia immature
2 – Perithecia with asci
3 – Perithecia with asci and ascospores

Little work has been carried out on the germination of spores with respect to salinity. MEYERS (1968) has shown that *Lindra thallassiae* will fruit at all salinities down to 40 % sea water, if the plates are inoculated with an agar plug from an actively growing culture. If ascospores are used, then the fungus will not fruit at salinities below 60 % sea water. The results presented in this paper indicate that spore germination in *Chaetomium globosum* is very sensitive to increased salinity.

The Fungi Imperfecti, mucoraceous Phycomycetes and Hemi-Ascomycetes (Yeasts) show a wide tolerance to salinity, but this aspect of the problem will be considered in detail in a later paper.

The salinity tolerance of marine and terrestrial Eu-Ascomycetes and Phycomycetes can be summarized diagramatically as in Figure 9. It can be seen that the terrestrial fungi tested are less

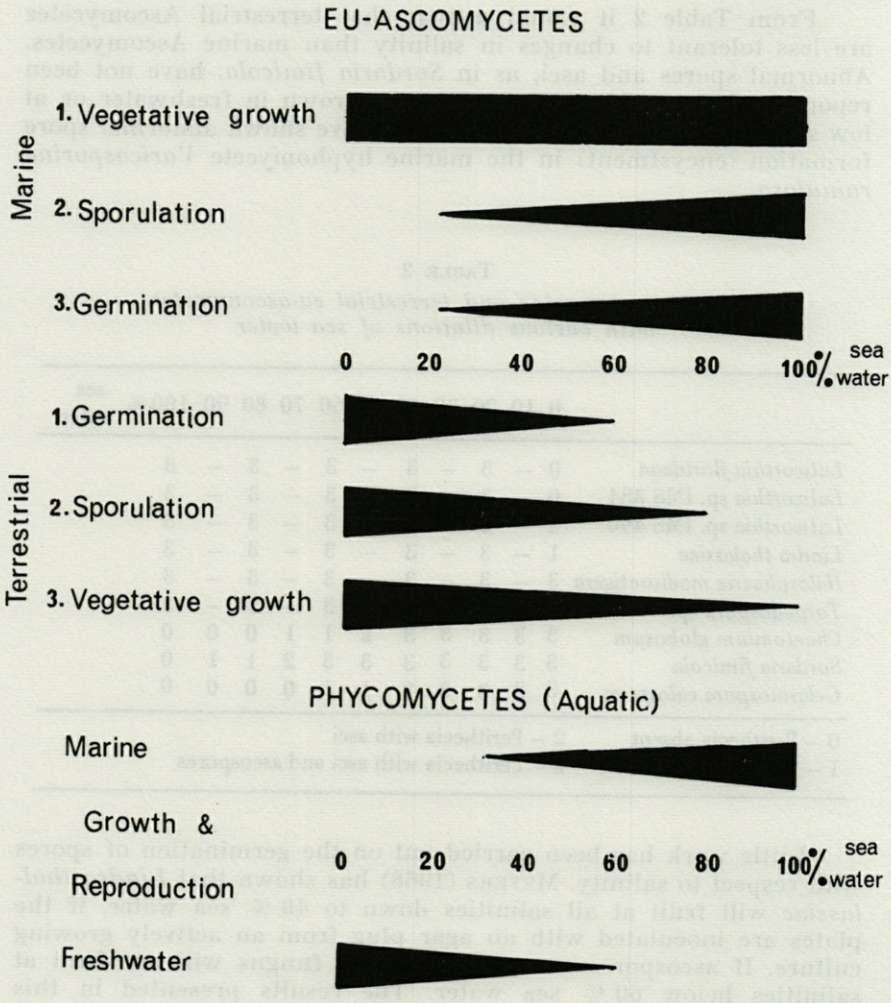


FIG. 9. — The growth response of marine and terrestrial fungi to various concentrations of sea water.

tolerant than the marine fungi to variation in salinity. The reduced vegetative growth, spore germination and reproduction of the terrestrial fungi under saline conditions may be a factor in maintaining the fungus flora of the sea distinct from that of non-marine habitats.

FERGUSON-WOOD (1967) suggests that " true marine fungi may not exist ", and for him proof of their existence can only be established when it is " proven that they require certain cation ratios similar to those required by marine bacteria and phytoplankton ". The problem is not answered as easily as that, as fungi have a great capacity for physiological and genetical adaptation. JONES and JENNINGS (1965) have shown that both marine and terrestrial fungi can tolerate cation ratios as in sea water. Therefore a number of criteria must be considered when determining whether a fungus is terrestrial or marine, namely, morphology, ecology and physiology, especially the effect of salinity on vegetative growth, reproduction and spore germination.

Two of us (P.B. and D.J.A.) are indebted to the Governors of Portsmouth College of Technology for the award or research assistant-ships, and we should like to thank the Natural Environment Research Council for the award of a research grant for work on shell diseased oysters.

SUMMARY

INGOLD (1959) and JONES and OLIVER (1964) have shown that marine fungi do not occur in freshwater and that freshwater fungi are not found in the sea. Physiological work on the growth (vegetative) of marine and terrestrial fungi (JONES and JENNINGS, 1964, 1965) has shown that they are able to tolerate wide ranges of salinity. Thus Ferguson WOOD (1967) suggests that " true marine fungi may not exist " and than these fungi are " merely estuarine adapted ".

In order to establish the tolerance levels of marine and terrestrial fungi a detailed study of their physiology has been undertaken. This paper is concerned with vegetative growth, sporulation, substrate availability and spore germination of selected marine, freshwater and terrestrial fungi. The effect of temperature on salinity tolerance will also be discussed.

REFERENCES

ALDERMAN, D.J. and E.B.G. JONES, 1967. Shell disease of *Ostrea edulis* L. *Nature*, **216** : 797-798.

APINIS, A.E. and C.G.C. CHESTERS, 1964. Ascomycetes of some salt marshes and sand dunes. *Trans. Br. mycol. Soc.*, **47** : 419-435.

BARGHOORN, E.S. and D.H. LINDER, 1944. Marine fungi : their taxonomy and Biology. *Farlowia*, **1** : 395-467.

BROWN, J.C., 1957. An ecological study of the soil fungi of some British sand dunes. *Ph. D. Thesis, University of London*, pp. 163.

DICKINSON, C.H., 1965. The mycoflora associated with *Halimione portulacoides*. 3. Fungi on green and moribund leaves. *Trans. Br. mycol. Soc.*, **48**, 603-610.

GOLDSTEIN, S., 1963a. Morphological variation and nutrition of a new monocentric marine fungus. *Arch. Mikrobiol.*, **45** : 101-110.

GOLDSTEIN, S., 1963b. Studies of a new species of *Thraustochytrium* that displays light stimulated growth. *Mycologia*, **55** : 799-811.

GOLDSTEIN, S., 1963c. Development and nutrition of new species of *Thraustochytrium*. *Am. J. Bot.*, **50** : 271-279.

GOLDSTEIN, S. and M. BELSKY, 1964. Axenic culture studies of a new marine Phycomycete possessing an unusual type of sexual reproduction. *Am. J. Bot.*, **51** : 72-78.

HÖHNK, W., 1939. Ein Beitrag zur Kenntnis der Phycomyceten des Brackwassers. *Kieler Meeresforsch.*, **3** : 337-361.

INGOLD, C.T., 1955. Aquatic Ascomycetes : Further species from the English Lake district. *Trans. Br. mycol. Soc.*, **38** : 157-168.

INGOLD, C.T., 1965. Hyphomycete spores from mountain torrents. *Trans. Br. mycol. Soc.*, **48** : 453-458.

JOHNSON, T.W. and F.K. SPARROW, 1961. Fungi in oceans and estuaries J. Cramer, Weinheim, pp. 668.

JONES, E.B.G., 1970. The ecology and rotting ability of marine fungi. *In :* Marine borers, fungi and fouling organisms (Ed. E.B.G. Jones and S.K. Eltringham). Published by O.E.C.D., Paris (in the press).

JONES, E.B.G. and D.H. JENNINGS, 1964. The effect of salinity on the growth of marine fungi in comparison with non-marine species. *Trans. Br. mycol. Soc.*, **47** : 619-625.

JONES, E.B.G. and D.H. JENNINGS, 1965. The effect of cations on the growth of fungi. *New Phytol.*, **64** : 86-100.

JOHNSON, T.W., 1960. Infection potential and growth of *Lagenidium chthamalophilum*. *Am. J. Bot.*, **47** : 383-385.

KOHLMEYER, J. and E. KOHLMEYER, 1964-67. Icones fungorum maris. Fasc. 1-5, J. Cramer, Weinheim.

LYMAN, J. and R.H. FLEMING, 1940. Composition of sea water. *J. mar. Res.*, **3** : 134-145.

MEYERS, S.P., 1968. Observation on the physiological ecology of marine fungi. *Bull. Misaki mar. Biol. Inst.*, **12** : 207-225.

MEYERS, S.P., P.A. ORDURT, J. SIMMS and L.L. BORAL, 1965. Thalassiomycetes VII. Observations on fungal infestation on turtle grass, *Thalassia testudinum* König. *Bull. mar. Sc.*, **15** : 548-564.

MEYERS, S.P. and L. HOYO, 1966. Observations on the growth of the marine hyphomycete *Varicosporina ramulosa*. *Can. J. Bot.*, **44** : 1133-1140.

NILLSON, S., 1964. Freshwater hyphomycetes. *Symb. bot. upsal.*, **18** : 1-130.

PUGH, G.J.F., 1960. The fungal flora of tidal mud flats. In the ecology of soil fungi. Liverpool University Press.

RITCHIE, D., 1959. The effect of salinity and temperature on marine and other fungi from various climates. *Bull. Torrey. bot. Club*, **86** : 367-373.

SCHOLZ, E., 1958. Über niedere Phycomyceten aus Salzböden und ihr Verhalten in Salzlösungen. *Arch. Mikrobiol.*, **30** : 119-146.

SIEPMAN, R., 1959a. Ein Beitrag zur saprophytischen pilz flora des wattes der wesermündung. 1. Systematischer Teil. *Veröfl. Inst. Meeresforsch. Bremerh.*, **6** : 213-281.

SIEPMAN, R., 1959b. Ein Beitrag zur saprophytischen pilz flora des wattes der wessermündung. 2. Zweiter Teil. *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh.*, **6** : 283-301.

SPARROW, F.K., 1960. Aquatic Phycomycetes. Univ. Michigan Press, Ann Arbor, Michigan, pp. 1187.

TE STRAKE, D., 1959. Estuarine distribution and saline tolerance of some Saprolegniaceae. *Phyton, Buenos Aires*, **12** : 147-152.

VISHNIAC, H.S., 1955. The morphology and nutrition of a new species of *Sirolpidium*. *Mycologia*, **47** : 633-645.

VISHNIAC, H.S., 1958. A new marine Phycomycete. *Mycologia*, **50** : 66-79.

WOOD, E.J.F., 1967. Microbiology of oceans and estuaries, pp. 319, Elsevier Publishing Company, Amsterdam.

DISCUSSION

following the paper by E.B.G. JONES

LEWIN. — Could one attribute the poor growth of marine Phycomycetes in synthetic sea water media to a requirement for organic micronutrients ?

JONES. — It would be impossible to answer this question in a short space of time. The poor growth of some marine Phycomycetes in synthetic sea water media can be attributed to a requirement for organic micro-nutrients. For example, VISHNIAC has shown that *Labyrinthula* has a requirement for sterols, and *Dermocystidium marinum* is another fastidious Phycomycete. FULLER and his co-workers have isolated a

number of marine Phycomycetes by using a medium containing glucose, gelatin hydrolysate and liver extract. The organism we have been working with (*A. crouchii*) is unusual in that it does not utilize glucose. Its growth requirements are satisfied by peptone or yeast extract we cannot say at present which ingredient of peptone or yeast extract is vital for growth. We have found that inorganic micro-nutrients can also be important when considering the growth of *A. crouchii* in synthetic sea water. If the sodium hydrogen carbonate in artificial sea water is left out, then growth is very much reduced. We shall be reporting on this and other aspects of the physiology of this fungus, in detail, in a future publication.

LEWIN. — Are there any obligately marine yeasts, to your knowledge ?

JONES. — There are not obligately marine yeasts that I know of. FELL (1966) has reported that a yeast-like fungus (*Sterigmatomyces halophilus*) exhibits optimal reproduction in the presence of 2-12 % NaCl. Yeasts can be readily conditioned to high concentrations of sodium chloride as TAKADA and his co-workers have shown with *Endomycopsis fibuliger*. Work by ROSS and MORRIS (1962) and NORKRANS (1966) indicates that yeasts have a wide tolerance range to salinity.

SCHNEIDER. — How did you perform the experiments concerning the Phycomycete salinity ?

JONES. — This question is now answered in the text. Mature sporangia of *Althronia crouchii* were obtained at 4 days in sea water yeast extract peptone broth. 1 ml of this is transferred to 50 ml sea water. Zoospores are released and 1 ml of this zoospore suspension is used to inoculate the growth flasks.

Ostracoblabe implexa is found in the shells of oysters and when grown in culture is composed of vegetative aseptate mycelium, with ovoid swellings at frequent but irregular intervals. As there are no reproductive structures the mycelium was prepared as by JONES and JENNINGS (1964, 1966).

SCHNEIDER. — Had you pure cultures ?

JONES. — In all our work we have used pure cultures.

SCHNEIDER. — Have you any idea to what genus of Phycomycetes the fungus you isolated from oysters belong ?

JONES. — Since this paper was presented at Arcachon we have decided to describe one fungus as the type species of a new genus (*Althornia*). This fungus cannot be readily classified into a family but shows some affinities with the *Thraustochytriaceae*. The fungus is unusual in possessing a sporangial wall made up of minute thin transparent membranes, its inability to utilize glucose and the inhibitory effect of many carbon sources and light on growth. These observations will be published in detail shortly.

The second Phycomycete (*Ostracoblabe implexa*) is a sterile mycelium and cannot be assigned at present to any family.

ÜBER DAS VORKOMMEN VON BRACKWASSERBAKTERIEN IN DER OSTSEE

von Gerhard Rheinheimer
Institut für Meereskunde an der Universität, 23 Kiel, Deutschland

SUMMARY

According to Zobell and Upham (1944) the optimal salinity for marine bacteria ranges from 25 to 40 ‰. Therefore they do not find optimal conditions in the brackish water of the Baltic Sea where salinities are always below 25 ‰. Especially in the western part of the Baltic Sea many brackish water bacteria with salt optima from 5 to 20 ‰ could be isolated. They are either obligate halophiles which have a requirement for salt - or they are facultative halophiles also growing in fresh water media. In the Kiel Bight most brackish water bacteria are members of the genus *Agrobacterium* which have the centre of distribution in this most western part of the Baltic Sea.

From experiments was learned that most of these bacteria have constant salt optima. However a few nearly identical bacteria strains only differing in their salt requirements could be found, too. They are able to adapt to different salt concentrations.

EINLEITUNG

Der Salzgehalt des Weltmeeres von ± 35 ‰ stellt für die meisten marinen Bakterien auch die optimale Salzkonzentration dar. Nach Zobell und Upham (1944) entwickeln sie sich am besten bei Salzgehalten zwischen 25 und 40 ‰. Larsen (1962) stellt die marinen Bakterien zu den schwach Halophilen, deren Optimum sich zwischen 20 und 50 ‰ bewegt. Die echten Meeresbakterien

vermögen sich nicht oder nur sehr schlecht in Süßwassermedien zu entwickeln und viele von ihnen werden bei Salzkonzentrationen um 15 ‰ und über 50 ‰ bereits deutlich in ihrem Wachstum gehemmt.

Viele marine Bakterien finden also in Brackwasserbereichen mit Salzgehalten unter 20 ‰ keine optimalen Lebensbedingungen, und auch die meisten Süßwasserbakterien vermögen hier nicht zu gedeihen. Unsere Untersuchungen in der Ostsee, deren Salinität zwischen 2 und 25 ‰ liegt (Abb. 1), sollten daher klären, ob hier besondere Brackwasserbakterien vorkommen, die sich sowohl von den Süßwasserbakterien — als auch von den eigentlichen Meeresbakterien hinsichtlich ihrer Salzansprüche unterscheiden.

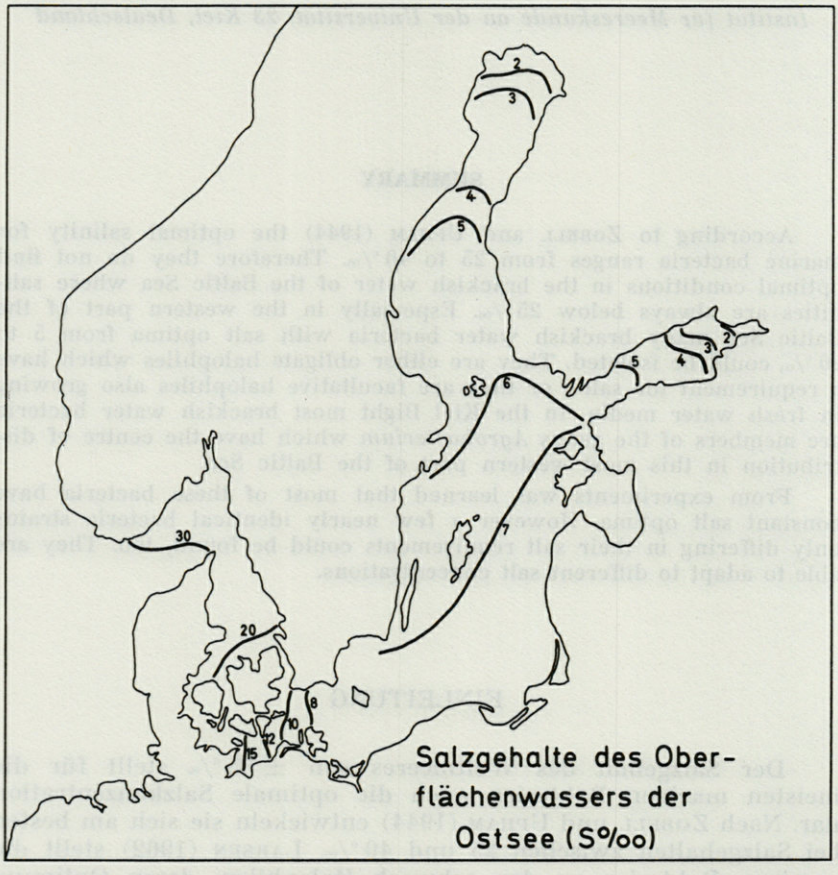


Abb. 1. — Durchschnittliche Salzgehalte des Oberflächenwassers der Ostsee. Nach Gessner, 1957 - verändert.

Zu diesem Zweck wurden die Keimzahlen von Wasserproben mit sehr verschiedenem Salzgehalt auf 3 Nährböden bestimmt, die sich lediglich in ihrer Salzkonzentration unterscheiden. Von diesen Keimzahlplatten wurde dann eine Reihe von Bakterienstämmen in Reinkultur gebracht und auf ihre Salzoptima hin geprüft. Weitere Untersuchungen dienten der Klärung, ob die Salzoptima einiger Ostseebakterien nach Vorkultur in Medien mit verschiedenem Salzgehalt konstant bleiben oder sich verändern.

METHODEN

Die Wasserproben wurden mit Hilfe von ZoBell-Schöpfern (ZOBELL, 1964) steril entnommen und sofort angesetzt. Für die Keimzahlbestimmungen fand der Pepton-Hefeextrakt-Agar nach ZoBell (2216 E) Verwendung, der

1) mit Leitungswasser (= Süßwassermedium),
2) mit 25 % Meerwasser und 75 % Aqua dest. (= Brackwassermedium mit S 8 ‰),
3) mit 75 % Meerwasser und 25 % Aqua dest. (= Meerwassermedium mit S 25 ‰),

hergestellt wurde. Die Auszählung der Platten erfolgte nach 14 tägiger Bebrütung bei 20 °C mit Hilfe eines Zählgerätes. Der Anteil der auf Brackwassermedium (S 8 ‰) wachsenden Bakterien ist jeweils auf die Zahl der auf Meerwassermedium (S 25 ‰) wachsenden Bakterien bezogen.

Für die Salzreihen fanden 20 ml Meplats-Fläschchen mit Pepton-Hefeextrakt-Leitungswasser-Medium Verwendung, dem NaCl in verschiedenen Konzentrationen zugesetzt war. Nach der Sterilisation im Autoklaven erfolgte die Beimpfung mit den zu prüfenden Reinkulturen. Die Fläschchen wurden bei 20 °C bebrütet und nach 2 bis 5 Tagen die Trübung mit Hilfe eines Nephelometers bestimmt. Parallelreihen mit verdünntem, bzw. konzentriertem Meerwasser ergaben in der Regel gleiche Kurven.

ERGEBNISSE

Frühere Untersuchungen in der westlichen Ostsee und im südlichen Kattegat (RHEINHEIMER, 1968) haben gezeigt, daß sich oft die höchsten Bakterienzahlen auf dem Nährboden finden, dessen Salzgehalt demjenigen des untersuchten Wasserkörpers am nächsten kommt. Das läßt sich am besten aus einem Längsprofil der

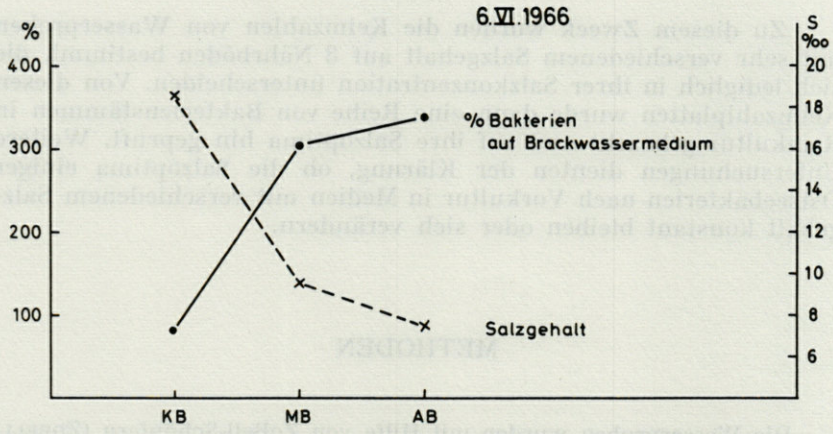


Abb. 2. — Längsprofil von der Kieler Bucht (KB) über die Mecklenburger Bucht (MB) zum Arcona Becken (AB). Mit der Abnahme des Salzgehaltes steigt der Anteil der auf Brackwassermedium wachsenden Bakterien (bezogen auf die Zahl der auf Meerwassermedium wachsenden Bakterien) entsprechend an.

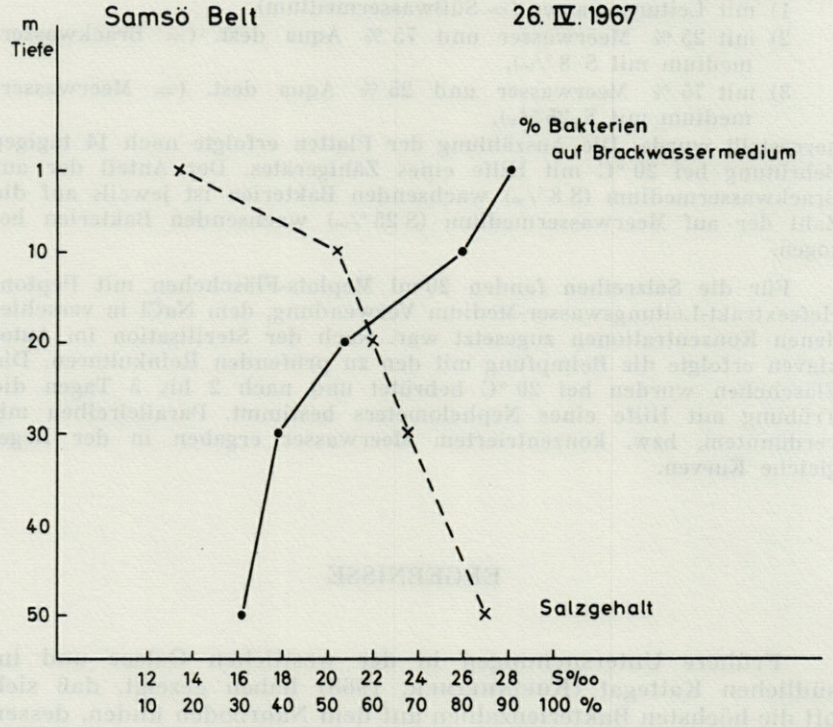


Abb. 3. — Vertikalprofil im Samsö Belt am 26.IV. 1967. Mit der Zunahme des Salzgehaltes in der Tiefe geht der Anteil der auf Brackwassermedium wachsenden Bakterien gegenüber den auf Meerwasser wachsenden kräftig zurück.

westlichen Ostsee von der Kieler Bucht bis zum Arcona Becken ersehen (Abb. 2). Hier nimmt mit Abnahme des Salzgehaltes nach Osten der Anteil der Bakterien, die sich auf dem 8 °/₀₀ - Nährboden entwickeln, kräftig zu. Auch im Vertikalprofil kann mitunter eine entsprechende Beziehung zwischen den Salzansprüchen der Bakterien und dem Salzgehalt des Wasserkörpers, in dem sie leben, festgestellt werden. Als Beispiel möge ein am 26. April 1967 im Samsö-Belt gewonnenes Vertikalprofil dienen (Abb. 3). Hier steigt der Salzgehalt mit der Wassertiefe von 13,50 °/₀₀ auf 26,91 °/₀₀ und ganz entsprechend nimmt der Anteil der auf dem 8 °/₀₀-Nährboden wachsenden Bakterien von 91 % auf 31 % ab.

Die Tatsache, daß in der westlichen Ostsee und den angrenzenden Seegebieten mit abnehmendem Salzgehalt im allgemeinen der Anteil der auf 8 °/₀₀-Agar wachsenden Bakterien ansteigt, deutet auf eine Zunahme solcher Bakterien hin, deren Salzoptima unter 25 °/₀₀ liegen. Das konnte durch Salzreihen bestätigt werden, die mit 10 möglichst verschiedenen, von den 8 °/₀₀-Platten isolierten Bakterienstämmen aus der westlichen Ostsee angesetzt wurden. Bei allen lag das Salzoptimum zwischen 5 und 20 °/₀₀. Die Hälfte der Stämme (also 5) entwickelte sich entweder gar nicht oder nur sehr schlecht in Süßwassermedium und zeigte in unverdünntem Meerwassermedium mit S 33 °/₀₀ nur geringes Wachstum. Hierbei dürfte es sich um obligat halophile Brackwasserbakterien handeln. Die übrigen 5 Stämme entwickelten sich nicht nur in Süßwassermedium, sondern wuchsen auch recht gut auf dem unverdünnten Meerwassermedium. Es handelt sich hier um fakultativ halophile Bakterien, die auch in Süßwasser und in Meerwasser verhältnismäßig gut gedeihen. Einige von diesen fanden sich daher bei unseren Ostseeuntersuchungen auch auf den Süßwasser- und Meerwasserplatten (mit S 25 °/₀₀).

Während in der westlichen Ostsee halophile Meeres- und Brackwasserbakterien überwiegen und hier nur verhältnismäßig wenig salztolerante Süßwasserbakterien vorkommen (s. RHEINHEIMER, 1966, 1968), ist das in der östlichen Ostsee offenbar anders. In diesem Seegebiet, in dem der Salzgehalt zumindest in den oberen 50 m stets unter 8 °/₀₀ liegt, finden sich sehr viel mehr salztolerante Süßwasserbakterien, die sich optimal in Süßwassermedien entwickeln (Abb. 4). Dagegen scheint der Anteil der obligat halophilen Brackwasserbakterien verhältnismäßig gering zu sein. Diese Bakteriengruppe hat ihren Schwerpunkt in der westlichen und mittleren Ostsee und scheint besonders artenreich im Arcona und Bornholm Becken zu sein. Es gibt auch einzelne Arten, wie z.B. Agrobacterium stellulatum und Agrobacterium luteum, die den Schwerpunkt ihrer Verbreitung eindeutig in der Kieler Bucht haben und östlich vom Arcona Becken nur noch vereinzelt gefunden wurden. Sie stellen

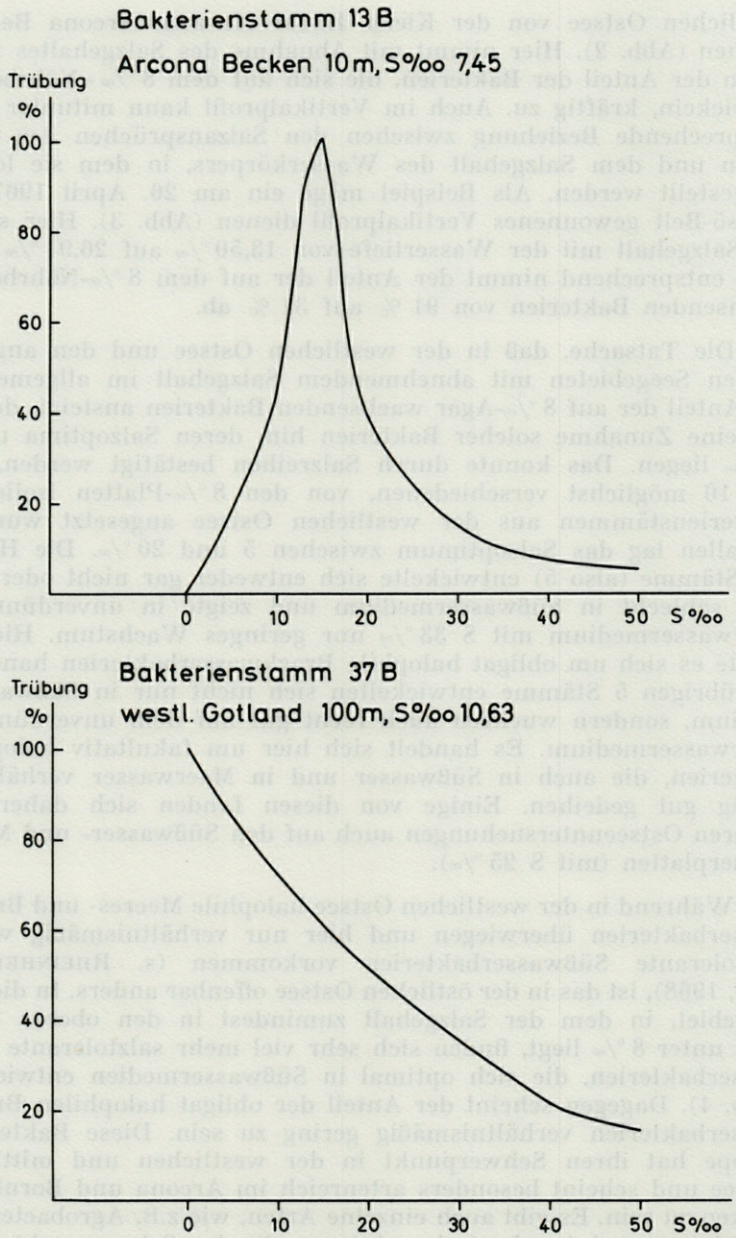


Abb. 4. — Salzkurve eines obligat halophilen Brackwasserbakteriums (oben) und eines halotoleranten Süßwasserbakteriums (unten).

in der westlichen Ostsee oft das Gros, der auf Hefeextrakt-Pepton-Agar wachsenden Bakterien (AHRENS und RHEINHEIMER, 1967). Bei den genannten Agrobacteriumarten liegen die Salzoptima zwischen 10 und 20 °/₀₀ (AHRENS, 1968) und befinden sich damit im Salzbereich der Kieler Bucht, dessen Extreme 10 und 25 °/₀₀ betragen. Bei Agrobacterium ferrugineum liegt das Salzoptimum ebenfalls bei 10 bis 20 °/₀₀. Diese Art zeigt aber auch in Süßwassermedium mäßiges Wachstum. Von einer weiteren Art, Agrobacterium sanguineum (Abb. 5), wurden sowohl obligat halophile Stämme, die in Süßwassermedium nicht gedeihen - als auch fakultativ halophile gefunden, die sich auch in Süßwasser relativ gut entwickeln. Es gibt demnach in der Ostsee nah verwandte Bakterien mit verschiedenen Salzansprüchen. In diesem Falle lagen allerdings die Salzoptima

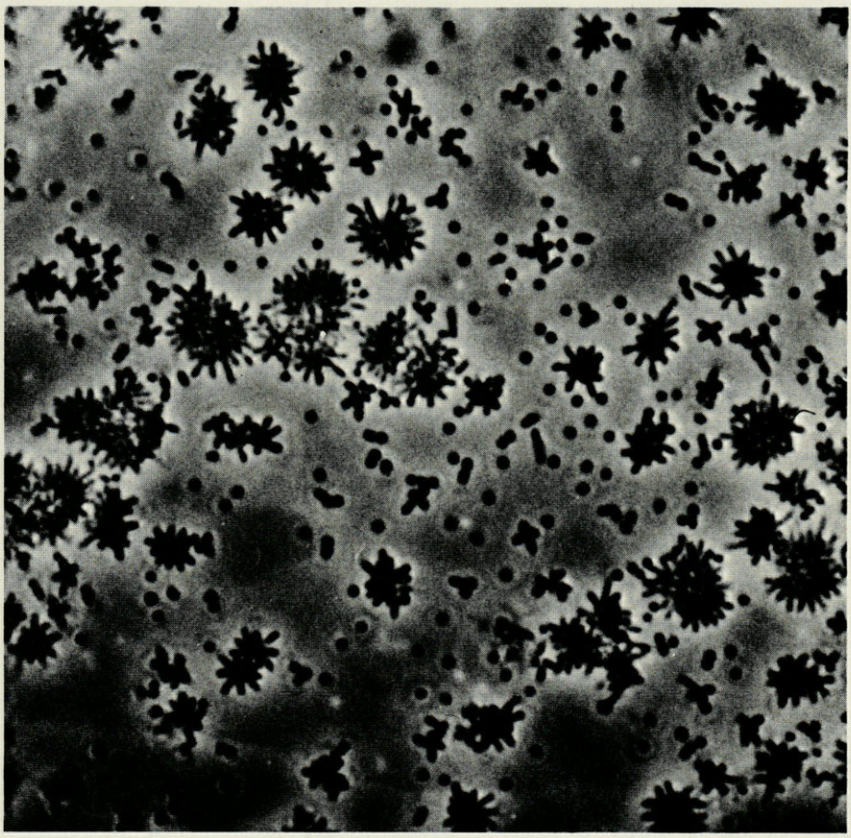


ABB. 5. — *Agrobacterium sanguineum* Stamm A91 - ein sternbildendes Brackwasserbakterium aus der westlichen Ostsee (3200 ×).

bei beiden Typen im Brackwasserbereich. Es wurden aber auch sehr nah verwandte Stämme mit deutlich verschiedenen Salzoptima gefunden.

Das workommen von mit Ausnahme der Salzansprüche weitgehend identischen Bakterien läßt aber eine Anpassung der Salzoptima an den Salzgehalt des jeweiligen Lebensraums möglich erscheinen. Zur Klärung dieser Frage wurden bei einigen Bakterienstämmen die Salzreihen nach Vorkultur auf Medien verschiedenen Salzgehaltes wiederholt. Die Vorkultur erfolgte auf Pepton-Hefeextrakt-Medium mit Süßwasser (so weit möglich), Brackwasser und Meerwasser. Es zeigte sich, daß die meisten untersuchten Bakterienstämme ein konstantes Salzoptimum besitzen, das unabhängig von der Salzkonzentration des Mediums, in dem sie wachsen, bestehen bleibt (Abb. 6). So lag bei einigen Agrobacteriumstämmen noch nach 1 bis 2 jähriger Kultur in Meerwassermedium mit S 25 ‰ das Salzoptimum unverändert bei 10 ‰.

Es fanden sich aber auch vereinzelt Stämme, deren Salzoptima sich in Abhängigkeit von der jeweiligen Salzkonzentration des Mediums ändern. Bei diesen Bakterien können Salzgehaltsänderungen in ihrem Lebensbereich eine entsprechende Adaptation bewirken.

Zusammenfassend kann also festgestellt werden, daß in der Ostsee neben echten Meersbakterien mit Salzoptima zwischen 25 und 40 ‰ und salztoleranten Süßwasserbakterien zahlreiche Brackwasserbakterien mit Salzoptima zwischen 5 und 20 ‰ vorkommen. Diese Brackwasserbakterien sind entweder obligat oder fakultativ halophil und sind besonders zahlreich in der westlichen Ostsee. Die meisten geprüften Stämme besitzen ein konstantes Sazoptimum, das sich auch nach längerer Vorkultur bei höheren oder niedrigeren Salzkonzentrationen nicht ändert. Es wurden aber auch Bakterien gefunden, die sich an höhere oder niedrigere Salzkonzentrationen adaptieren können.

KURZFASSUNG

Marine Bakterien entwickeln sich nach Zobell und Upham (1944) am besten bei Salzgehalten zwischen 25 und 40 ‰. Sie finden also im Brackwasser der Ostsee, deren Salzgehalte durchweg unter 25 ‰ liegen, keine optimalen Lebensbedingungen. Vor allem in der westlichen Ostsee gibt es daher auch zahlreiche Brackwasserbakterien mit Salzoptima zwischen 5 und 20 ‰. Diese sind entweder obligat halophil, das heißt, sie gedeihen nur bei Gegenwart von NaCl - oder es handelt sich um

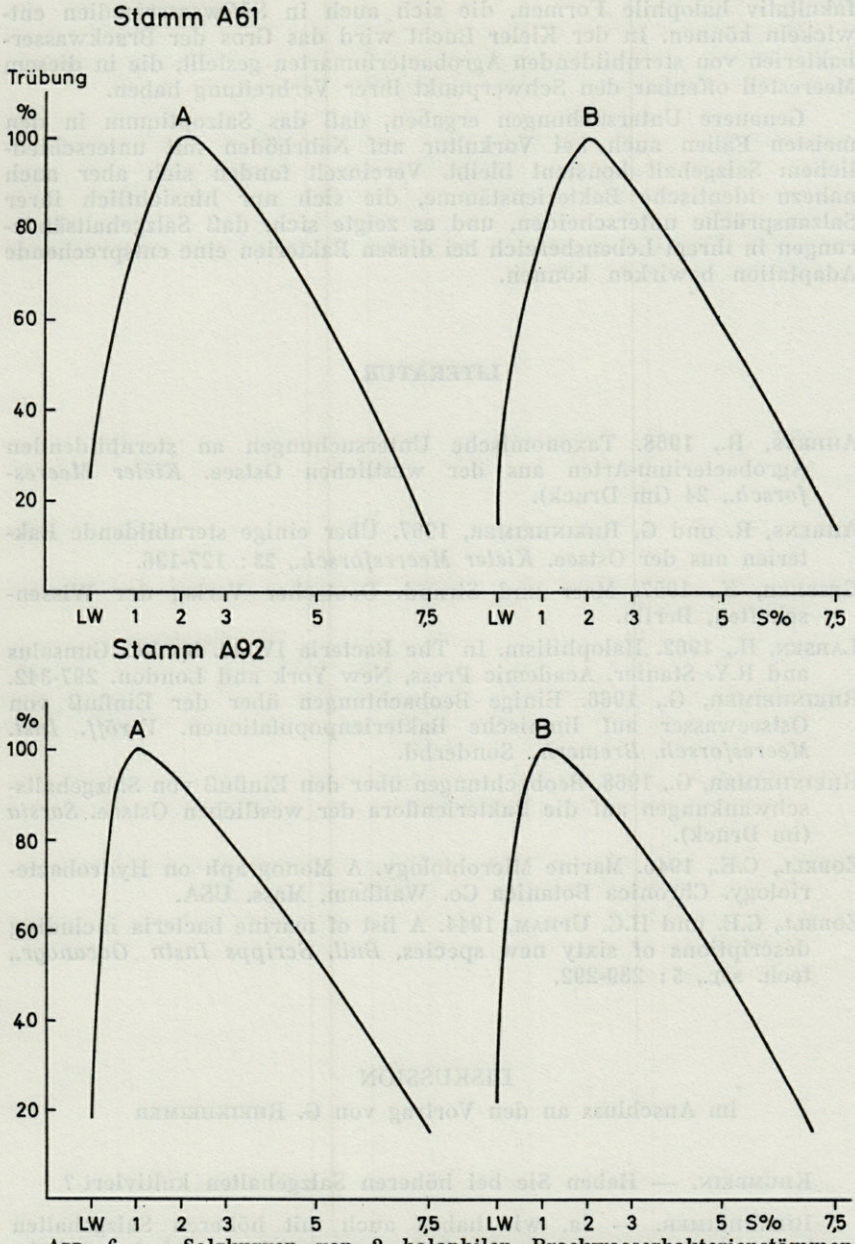


Abb. 6. — Salzkurven von 2 halophilen Brackwasserbakterienstämmen (A61 = *Agrobacterium luteum*, A92 = *Agrobacterium sanguineum*) nach Vorkultur auf Brackwassermedium A und Meerwassermedium B. Die Salzoptima wurden daduch nicht beeinflußt.

fakultativ halophile Formen, die sich auch in Süßwassermedien entwickeln können. In der Kieler Bucht wird das Gros der Brackwasserbakterien von sternbildenden Agrobacteriumarten gestellt, die in diesem Meeresteil offenbar den Schwerpunkt ihrer Verbreitung haben.

Genauere Untersuchungen ergaben, daß das Salzoptimum in den meisten Fällen auch bei Vorkultur auf Nährböden mit unterschiedlichem Salzgehalt konstant bleibt. Vereinzelt fanden sich aber auch nahezu identische Bakterienstämme, die sich nur hinsichtlich ihrer Salzansprüche unterscheiden, und es zeigte sich, daß Salzgehaltsänderungen in ihrem Lebensbereich bei diesen Bakterien eine entsprechende Adaptation bewirken können.

LITERATUR

AHRENS, R., 1968. Taxonomische Untersuchungen an sternbildenden Agrobacterium-Arten aus der westlichen Ostsee. *Kieler Meeresforsch.*, 24 (im Druck).

AHRENS, R. und G. RHEINHEIMER, 1967. Über einige sternbildende Bakterien aus der Ostsee. *Kieler Meeresforsch.*, **23**: 127-136.

GESSNER, F., 1957. Meer und Strand. Deutscher Verlag der Wissenschaften, Berlin.

LARSEN, H., 1962. Halophilism. In The Bacteria IV ed. by I.C. Gunsalus and R.Y. Stanier. Academic Press, New York and London. 297-342.

RHEINHEIMER, G., 1966. Einige Beobachtungen über der Einfluß von Ostseewasser auf limnische Bakterienpopulationen. *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh.*, Sonderbd.

RHEINHEIMER, G., 1968. Beobachtungen über den Einfluß von Salzgehaltsschwankungen auf die Bakterienflora der westlichen Ostsee. *Sarsia* (im Druck).

ZOBELL, C.E., 1946. Marine Microbiology. A Monograph on Hydrobacteriology. Chronica Botanica Co. Waltham, Mass. USA.

ZOBELL, C.E. und H.C. UPHAM, 1944. A list of marine bacteria including descriptions of sixty new species. *Bull. Scripps Instn Oceanogr.*, tech. ser., **5**: 239-292.

DISKUSSION

im Anschluss an den Vortrag von G. RHEINHEIMER

KRUMBEIN. — Haben Sie bei höheren Salzgehalten kultiviert ?

RHEINHEIMER. — Ja, wir haben auch mit höheren Salzgehalten gearbeitet. Aber nur sehr wenige Bakterien gediehen noch bei 125 ‰. Bei diesen handelte es sich auch meist nicht um halophile Brackwasser- oder Meeresbakterien - sondern um salztolerante Süßwasserbakterien.

GOLUBIĆ. — Wenn Sie von Adaptation sprechen, meinen Sie damit eine physiologische Akkomodation oder durch die Selektion verschobene Optima. Im letzteren Falle sollten vielleicht erst härtere Extrembedingungen die nötige Selektion verursachen als Sie es erwähnten.

RHEINHEIMER. — Es dürfte sich um eine Selektion handeln. Wir haben uns bei den experimentellen Untersuchungen zunächst auf Salzkonzentrationen bis 35 ‰ beschränkt.

BIOLOGICAL INDICATION OF THE POLLUTION IN MARINE COASTAL ENVIRONMENT

by Stjepko GOLUBIĆ
Boston University, Boston,Mass., U.S.A.

SOMMAIRE

La complexité écologique et l'originalité régionale plus élevée en milieu marin y rendent la détection biologique des pollutions plus délicate qu'en eau douce.

Avec l'existence de microhabitats, certains facteurs peuvent varier brutalement en un faible espace, ce qui entraîne des changements rapides dans les communautés. Les relations sédiment-eau, les variations saisonnières et la compétition, contribuent, en milieu marin, à provoquer une discontinuité dans les situations biologiques.

Une complication accrue vient de ce que les polluants du milieu marin sont généralement transportés par les eaux douces qui tendent à établir alors un régime d'estuaire.

L'analyse biologique de la pollution nécessite une connaissance profonde de la composition, de la distribution et des liens d'interdépendance des communautés les plus importantes dans les aires non polluées. Quelques exemples sont choisis en Méditerranée.

Un système saprobie, tel qu'il est utilisé en eau douce, se montre de peu d'intérêt en mer s'il n'est pas accompagné d'une étude complète de l'environnement et de ses variations.

Pollution of our environment is now entering the acute phase. In an increasing number of cases, the damage to the natural communities is irreversible. The capacity of the lakes and rivers to carry the load of pollution and to recover their natural stage is exhausted. The load is carried over to the estuarine and marine

environments, where it adds to the already heavy direct pollution of the sea. The sea was commonly regarded as an immensely large space suitable to absorb unlimited amounts of pollutants. The susceptibility of the marine environment to pollution damage particularly in the coastal areas was only recently recognized. This is particularly unfortunate in cases where the advancing pollution has altered the environment before the natural conditions were properly analysed and recorded.

The present paper will deal with some problems encountered in analyzing the species composition of communities under the influence of pollution. Most of the work was done in the generally non-polluted coastal areas of the oligotrophic parts of the Adriatic Sea and in the Tyrennian Sea around Naples. The coastal towns and harbors supplied localized pollution. The research areas graded steeply from natural and unaltered zones to increasingly more polluted ones. Censuses of marine vegetation and benthic fauna arranged as transect along these gradients have been compared in previous publications (GAMULIN-BRIDA, GIACCONE, GOLUBIĆ, 1967; GOLUBIĆ, 1968). The changes in species composition along the gradient of increasing pollution have been found significant and relatively easy to detect.

Many interacting factors determine the distribution of organisms forming a high degree of differentiation in the biocoenoses even when no pollution is taking place. In order to assess the impact of the pollution, a thorough understanding of the ecology of the natural community is essential.

Certain aspects of the marine community require particular attention. In areas of transition for example, the influence of the *substrate*, is particularly difficult to determine. Mosaical distribution of vegetation and fauna often reflects a corresponding distribution of bottom types (e.g. fragments of hard substrate appearing in the middle of sand or mud flat are overgrown by hard bottom algae). *Light, wave action* and *water supply* form sharp gradients perpendicularly to the observed pollution. It is useful, therefore, to arrange transect censuses as vertical profiles extending from the supratidal zone to the depth. The change of vegetation and fauna along the profiles reflects their zonal distribution. The comparison can then be carried out for each zone separately or for the whole profiles. In the intertidal zone where the water supply becomes critical, the zonal species distribution becomes compressed. The *microrelief* of the bottom may easily cross these zones so that the distribution breaks down to a mosaic-like pattern. In the subtidal zone the microrelief in combination with exposure to light causes similar effects : horizontal and vertical rock surfaces house different sets of organisms. A microdifferentiation of the environment can be

caused by a steep gradient of oxygen-depletion (e.g. in stratified mat-like algal communities on sheltered muddy intertidal flats of the Trucial coast in the Persian Gulf). A change from aerobic to anaerobic conditions compressed within a few millimeters is accompanied by a similarly drastic shift in species composition.

Most commonly the pollutants enter the marine environment via freshwater. The ecological effect of unpolluted fresh water itself is extremely severe upon most marine organisms, and it is responsible for major changes in communities. It is, therefore, particularly difficult to separate the ecological effect of the pollutants from the effect of the freshwater which carries them. Such situations have to be compared with non-polluted estuaries rather than with intact marine environments. Unfortunately, in most regions, the estuaries represent the first environments to be effected by pollution so that a comparison is hardly available.

Once pollutants are introduced into the marine environment, their distribution will be determined by another set of factors. *Topography* of the coast and bottom, particularly the inclination of the slope, and the presence of *currents, tides* and *wave action* may result in different exposure times of the biocenoses to the same amount of pollutant. The *specific gravity of the pollutants* is further responsible for their distribution. Floating matter will tend to spread over the surface in a thin layer, affecting large areas of the open sea as well as the supratidal and intertidal zones. The subtidal areas may not come in direct contact with such pollutants and may be only indirectly affected by reduced oxygen exchange with the surface. Conversely a heavy pollutant may creep along the bottom, influencing benthic communities rather strongly but having only minor and localized effect on the plankton.

The total ecological complexity is hardly measurable. Useful information can be achieved, however, by a simultaneous comparison of habitats on a limited scale. A choice of ecologically equivalent habitats which differ in only one factor is advisable. The most suitable procedure is to compare habitats arranged in a gradient with respect to one variable.

Along a gradient of increased organic pollution, the following degrees of change have been observed in a benthic community :

(1) Prior to any pollution rocky bottoms of the oligotrophic Adriatic Sea are dominated by the brown alga *Cystoseira barbata*. The accompanying species of algae and animals are relatively less numerous.

(2) This community reacts extremely sensitively even to minor pollution. The dominating member *Cystoseira barbata* is suppressed in favor of some species previously subdominant or even rare. The

effect of such a slight eutrophication is a gain in production and biomass. The species diversity tends to increase due to the increase of equitability (1) of the species present. The oligotrophy of the central parts of the Adriatic Sea seems to act as an ecologically extreme environment selecting for the species with lower nutrient requirements. A slight increase in nutrient level could therefore be accompanied by an increased species diversity. In more eutrophic seas the natural unaltered environment will be characterized by the highest species diversity.

(3) In the next stage the previously dominant species disappear completely. A certain loss of stability in the affected community was observed. The populations of several species increase and compete for local dominancy. The result is a changing mosaic-like distribution of dominating elements. Seasonal changes become increasingly irregular. The species diversity is lowered due to the loss of a number of species.

(4) With advancing pollution a decrease of species diversity in both number of species and equitability takes place. The biomass and production rates, however, are not affected or may even increase. The pollution is now responsible for a shift of the ecological conditions towards the other extreme, reducing the number of species and increasing the number of individuals of the remaining ones. The general picture of the community is again more uniform, but it is dominated by a new set of species. Prior to any environmental pollution, these species were either present at very low population densities, or more often, they were restricted to rather specialized niches. Localized accumulations of decayed organic matter, for example, maintain ecological conditions similar to those in extensively polluted regions. The organisms specialized for such conditions can be considered preadapted and become increasingly competitive as the pollution advances. Preadaptations to fluctuating environmental conditions also prove advantageous under the influence of pollution. Many of the typical " pollution species " come from the highly fluctuating estuarine environment. The organisms requiring constant environments on the other hand, are consistantly the first ones to disappear.

(5) With further intensification of the pollution, the reduction of species diversity is drastically continued, accompanied by severe fluctuations and ultimate decline of production. Blue-green algae and photosynthetic bacteria remain the last primary producers in the strongly reduced photic zone of a heavily polluted marine environment (GOLUBIĆ, 1960, 1968).

(1) The concepts of diversity and equitability are used in the same sense as presented by LLOYD and GHELARDI (1964).

Distribution of organisms along the gradient of any ecological factor reflects a combination of two qualities : the specific range of the organism's tolerance and its competitiveness under given conditions and within a given community. Competition usually sets the limits of the actual distribution of a species within its theoretical, physiologically determined range of tolerance. Domination of an organism in an observed range of conditions is often caused by lack of successful competitors rather than by the suitability of the conditions for the observed organism. The influence of competition in determining the actual distribution is greatest under optimal conditions and diminishes towards the extremes. These general rules apply also to pollution as an ecological agent.

One weakness of saprobic systems, as developed for biological indication of the pollution in freshwater, is the neglect for ecological contexts within communities. In their application, these systems often lead to rigidly bound and overgeneralized expectations. Recent criticism (BARTSCH, 1967) unfortunately identifies the saprobic system with biological indication in general and rejects both.

Within its ecological framework, biological indication of the pollution at the species level is possible and desirable. The experiences I have discussed in this paper have shown that change in species diversity indicates the progress of the pollution through several stages rather precisely, whereas the overall productivity and biomass may remain essentially unaltered. In addition to giving numerical values of species diversity, a qualitative analysis of species composition helps estimate the direction of the pollution-induced changes.

The methodological demand for an indication of pollution level is a real one yet must not be considered as a separate issue. It is closely connected to problems concerning both, the damage to the community and the adjustment mechanisms developed, as a result of this stress. To omit the understanding of community functions at the organismic level would only lead to oversimplifications with the same faults that burden the Saprobic System.

SUMMARY

Higher ecological complexity and regional specificity of the marine environment make the biological indication of the pollution essentially more difficult than in the fresh waters.

With the differentiations in microenvironments some factors may occur in very steep gradients compressed in a small space. This situation causes a correspondantly sharp change in communities. Other

circumstances which contribute to the discontinuity of the biological situations in the sea are the sediment-water interrelationship, seasonal change and competition.

Additional complication arises from the fact that the pollutants entering marine environment are usually carried by freshwater, simmulating an estuarine environment. The basis for a biological analysis of the pollution should be a profound knowledge about the composition, distribution and ecological interdependencies of the dominant communities of non-polluted areas. Examples from the Mediterranean sea are brought to illustrate the conditions under discussion.

An application of a Saprobic System as it is often used in the freshwaters would be of little value in the marine environment unless complex studies of the total environment and its changes are considered.

REFERENCES

BARTSCH, A.F. and W.M. INGRAM, 1966. Biological analysis of water pollution in North America. *Verh. int. Verein. theor. angew. Limnol.*, **16** : 786-800.

BARTSCH, A.F., 1967. Biological and physiological basis of indicator organisms and communities. Discussion, *in* T.A. Olson and F.J. Burges (Ed.), Pollution and marine ecology, pp. 293-296, Interscience Publishers, 1967.

BELLAN-SANTINI, D., 1968. Influence de la pollution sur les peuplements benthiques. *Rev. intern. ocean. med.*, **10** : 27-53.

GAMULIN-BRIDA, H., G. GIACCONE et S. GOLUBIĆ, 1967. Contribution aux études des biocoenoses subtidales. *Helgoländer wiss. Meeresunters.*, **15** : 429-444.

GOLUBIĆ, S., 1960. Über die Blaualgenvegetation in den nord-adriatischen Häfen Jugoslawiens. *Thalassia jugosl.*, **2** : 5-36.

GOLUBIĆ, S., 1968. Die Verteilung der Algenvegetation in der Umgebung von Rovinj (Istrien) unter dem Einfluß häuslicher und industrieller Abwässer. *Wass. Abwass.*, **3** : 87-95.

KOLKWITZ, R. und M. MARSSON, 1908. Ökologie der pflanzlichen Saprobien. *Ber. dt. bot. Ges.*, **26** : 505-519.

KOLKWITZ, R. und M. MARSSON, 1909. Ökologie der tierischen Saprobien. *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, **2** : 126-152.

LLOYD, M. and R.J. GHELARDI, 1964. A table for calculating the " Equitability " component of species diversity. *J. Anim. Ecol.*, **33** : 217-225.

PATRICK, R., 1968. Water research programs. Aquatic communities, Report to the Office of Water Resources Research, March 1968, U.S. Department of the Interior, Washington, D.C.

DISCUSSION
following the paper by S. Golubić

Fonds. — The sessile flora being very useful for determination of the pollution, is it possible to use the planktonic flora for areas without sessile flora, like sandy shores and beaches ?

Golubić. — Yes, our experiences from the lagoons and harbour areas of Puerto Rico are encouraging. Significant shifts in species diversity of phytoplankton have been observed. Zooplankton has also been successfully used according to the literature. I hope that the epi- and endopsammic fauna would also show indicative values useful for these regions.

Chassé. — Can you distinguish natural pollution by *Zostera, Cymodocea* and *algae* from artificial pollution by urban effluents ? I cannot distinguish.

Golubić. — No, sheltered areas with diminished water circulation and accumulation of organic matter represent a situation identical with the organic pollution effect in less sheltered areas. Exposure to water circulation is one of the factors interfering with the saprobic picture.

LA FAUNE ICHTHYOLOGIQUE DES ÉTANGS LANGUEDOCIENS DE SÈTE A CARNON. (Écologie, Éthologie)

par J. PARIS et J.P. QUIGNARD
Station de Biologie marine et lagunaire, 34 - Sète, France

SUMMARY

The main geographic and physico-chemical characteristics of the brackish waters of " Languedoc ", situated between Sète and Carnon are recalled.

The list of the fishes commonly or exceptionnally collected in these waters is given.

The behaviour of the ichthyologic fauna of the " Bassin de Thau " and contiguous lagoons is studied in connection with physico-chemical conditions of the medium (effects of heat, cold and salinity).

Then the study of the geographic distribution of the fishes stocking these lagoons allows us to define the affinities of this fauna in regard to the great biogeographic zones defined by ichtyologists.

A. — LE BASSIN DE THAU ET LES ETANGS ADJACENTS

De Carnon à Sète, tout le long de la côte sablonneuse languedocienne, s'étale de part et d'autre du canal du Rhône à Sète (Canal des Etangs) une série d'étangs qui sont d'est en ouest : l'Etang du Méjean, du Grec, de l'Arnel, du Prévost, de Vic, de Pierre Blanche et d'Ingril. L'extrémité ouest de ce canal débouche dans le Bassin de Thau (Fig. 1 et 2).

De tous ces étangs, seul le Bassin de Thau est en communication directe et permanente avec la mer. Les autres nappes d'eau

doivent être considérées comme des annexes du Bassin de Thau avec lequel elles sont reliées par le canal du Rhône à Sète. Pourtant chacun d'eux présente des caractères bien particuliers au point de vue physique, chimique et faunistique.

I. — Bassin de Thau

a) *Le milieu*

Le Bassin de Thau est le plus grand et le plus profond des étangs littoraux languedociens. Sa superficie est de 7 500 hectares environ. Il mesure 19,500 km de long sur 4,500 km de large. Un mince cordon littoral sablonneux le sépare de la Mer Méditerranée. Sa profondeur

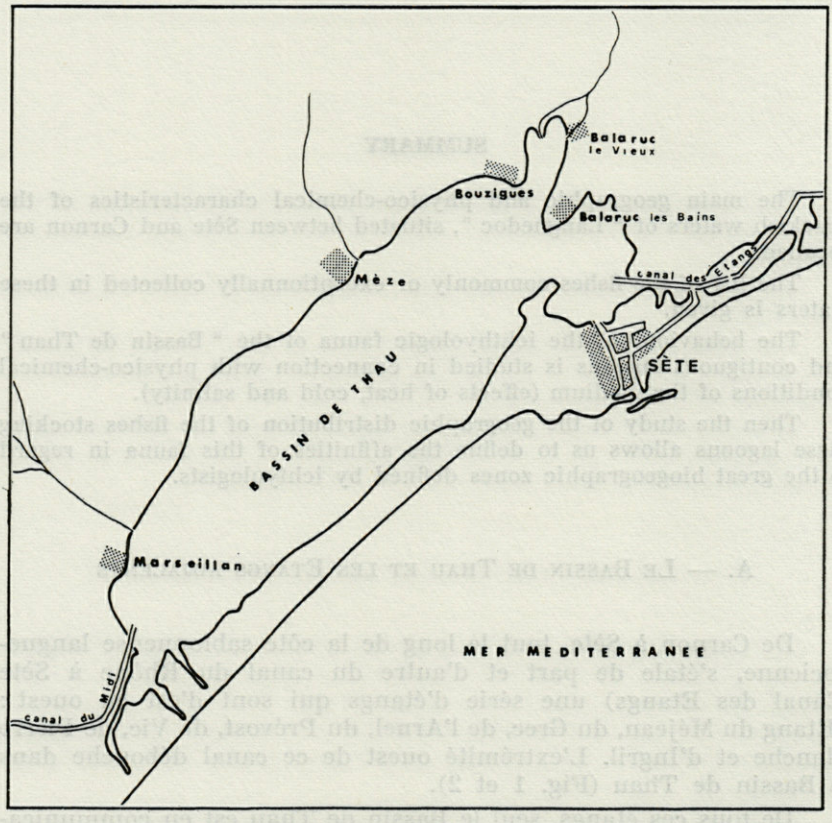


Fig. 1. — Le Bassin de Thau.

atteint au maximum trente mètres (fosse de l'Abysse) mais les fonds de 0 à 5 mètres couvrent les deux tiers de sa superficie totale. Il communique de façon permanente avec la mer dans sa partie nord-est par le canal de Bordigue de la ville de Sète profond d'environ 9 mètres et de façon intermittente à son extrémité sud-ouest par trois graus : les graus du Quinzième, de Pissos-Samo et du Rieu. Il reçoit à l'est le canal du Rhône à Sète dit encore canal des Etangs et à l'ouest le canal du Midi. Sur sa rive nord aboutissent plusieurs petits ruisseaux, la Vène et le Pallas étant les plus importants (fig. 1).

La nature du fond est variée, les substrats meubles sont les mieux représentés. Les fonds vaso-sableux occupent la plus grande partie du Bassin. Dans les criques, les anses et au bord des côtes abritées du Mistral se développent des herbiers de Zostères *(Zostera nana, Zostera marina)*.

La salinité du Bassin de Thau ne descend que très rarement au-dessous de 25 °/₀₀. Elle est en moyenne de 35 °/₀₀. Son maximum est atteint en août-septembre (38 °/₀₀) et son minimum (30 °/₀₀) entre janvier et mai. Ce bassin est donc du type euhalin (fig. 3).

Les apports d'eau douce sont peu importants et sporadiques. Ils sont généralement rapidement compensés par l'évaporation et les entrées d'eau marine qui se font grâce aux courants de marée qui pénètrent dans le Bassin par les canaux du port de Sète. La durée du flux et du reflux est variable, en moyenne 5 heures 35 pour le premier et 6 heures 40 pour le second. Le courant entre la mer et le bassin change donc de sens quatre fois par jour. A chaque marée le volume d'eau échangé (Audouin, 1961) est compris entre 750 000 et 3 750 000 m³. Ces échanges incessants entraînent une certaine régularisation de la salinité et de la température des eaux du Bassin de Thau.

En moyenne la température des eaux du Bassin est de 5° en hiver et de 25° en été, contre 10° et 18-19° en mer à 5 mètres de profondeur. Généralement la température maximale est atteinte au mois de juillet ou d'août et la température minimale au mois de février. Il arrive en hiver, que la surface du Bassin de Thau soit gelée. Les écarts de température entre le fond et la surface sont peu importantes, de l'ordre de 0,5° à 3° au maximum (Audouin, 1961).

b) *La faune ichthyologique* (1)

Espèces communes et très communes :

CLUPEIDAE :	*Clupea sprattus* Linné, 1758; *Sardina pilchardus sardina* (Risso, 1826)
ENGRAULIDAE :	*Engraulis encrasicholus* (Linné, 1758)
ANGUILLIDAE :	*Anguilla anguilla* (Linné, 1758)
BELONIDAE :	*Belone belone* Linné, 1758

(1) La lettre (S.) désigne les espèces sédentaires. La nomenclature adoptée est celle de Tortonèse, 1963. Nous ne tenons pas compte des Poissons d'eau douce rejetés dans le Bassin lors des crues des rivières.

SYNGNATHIDAE :	*Hippocampus guttulatus* Cuvier, 1829 (S.); *Nerophis ophidion* (Linné, 1758) (S.); *Syngnathus abster* Risso, 1826 (S.); *Syngnathus acus* Linné, 1758 (S.); *Syngnathus (Siphonostoma) typhle* Linné, 1758 (S.)
ATHERINIDAE :	*Atherina mochon* Cuvier, 1829 (S.); *Atherina hepsetus* Cuvier, 1829; *Atherina rissoi* Cuv. et Val, 1835 (S.)
MUGILIDAE :	*Mugil cephalus* Linné, 1758; *Mugil (Liza) auratus* Risso, 1810; *Mugil (Liza) capito* Cuvier, 1829; *Mugil (Liza) saliens* Risso, 1810; *Mugil (Crenimugil) chelo* Cuvier, 1829.
SERRANIDAE :	*Dicentrarchus labrax* (Linné, 1758)
SPARIDAE :	*Boops boops* (Linné, 1758); *Boops salpa* (Linné, 1758); *Diplodus annularis* (Linné, 1758); *Diplodus sargus* (Linné, 1758); *Diplodus vulgaris* (Goeffr., 1809); *Sparus auratus* Linné, 1758.
MULLIDAE :	*Mullus surmuletus* Linné, 1758
CARANGIDAE :	*Trachurus mediterraneus* Stdr., 1868; *Trachurus trachurus* (Linné, 1758)
LABRIDAE :	*Symphodus (Crenilabrus) cinereus*, var. *staitii* (Nordman, 1840) (S.); *Symphodus (Crenilabrus) melops* (Linné, 1758) (S.); *Symphodus (Crenilabrus) tinca* (Linné, 1758) (S.).
SCOMBRIDAE :	*Scomber scombrus* Linné, 1758; *Scomber (Pneumatophorus) japonicus colias* Gmelin, 1788.
BLENNIIDAE :	*Blennius (Salaria) pavo* Risso, 1810
GOBIIDAE :	*Gobius cobitis* Pallas, 1811 (S.); *Gobius niger* Linné, 1758 (S.); *Gobius ophiocephalus* Pallas, 1811 (S.); *Gobius paganellus* Linné, 1758 (S.); *Gobius (Pomatoschistus) microps* Kröyer, 1838-1840 (S.); *Gobius (Pomatoschistus) minutus* (Pallas, 1767) (S.).
SCOPHTHALMIDAE :	*Scophthalmus rhombus* (Linné, 1758)
PLEURONECTIDAE :	*Platichthys flesus passer* Risso, 1810
SOLEIDAE :	*Solea vulgaris* Quensel, 1806.

Espèces rares et exceptionnelles :

CYCLOSTOMATA -

PETROMYZONIDAE : *Petromyzon marinus* Linné, 1758

CHONDRICHTHYES

SCYLIORHINIDAE : *Scyllium canicula* (Linné, 1758)

TRIAKIDAE : *Mustelus mustelus* (Linné, 1758)

SQUALIDAE : *Squalus acanthias* (Linné, 1758)

RAJIDAE : *Raja asterias* De la Roche, 1809

OSTEICHTHYES

ACIPENSERIDAE : *Acipenser sturio* Linné, 1758

SALMONIDAE : *Salmo trutta* Linné, 1758 *(Salmo marina)*

OPHICHTHIDAE : *Ophisurus serpens* (Linné, 1758); *Caecula imberbis* (De la Roche, 1809); *Caecula coeca* (Linné, 1758).

ATHERINIDAE : *Atherina boyeri* Risso, 1810

SCOMBERESOCIDAE : *Scomberesox saurus* (Walbaum, 1792)

GASTEROSTEIDAE : *Gasterosteus aculeatus* (Linné, 1766)

EXOCOETIDAE : *Cypselurus rondeletti* (Valenciennes, 1846)

TRACHYPTERIDAE : *Trachypterus trachypterus* (Gmelin, 1789)

SPHYRAENIDAE : *Sphyraena sphyraena* (Linné, 1758)

APOGONIDAE : *Apogon imberbis* (Linné, 1758)

SERRANIDAE : *Serranus (Paracentropristis) hepatus* (Linné, 1758); *Serranus cabrilla* (Linné, 1758)

SPARIDAE : *Pagellus acarne* (Risso, 1826); *Puntazzo puntazzo* (Cetti, 1784); *Dentex dentex* (Linné, 1758); *Lithognathus mormyrus* (Linné, 1758); *Oblada melanura* (Linné, 1758)

CENTRACANTHIDAE : *Maena maena* (Linné, 1758); *Maena chryselis* Valenciennes, 1830

SCIAENIDAE : *Sciaena umbra* Linné, 1758; *Umbrina cirrosa* (Linné, 1758).

CARANGIDAE : *Lichia glauca* (Linné, 1758)

LABRIDAE : *Ctenolabrus rupestris* (Linné, 1758); *Symphodus (Crenilabrus) ocellatus* (Forksäl, 1775).

TRACHINIDAE :	*Trachinus vipera* Cuvier, 1829
THUNNIDAE :	*Thunnus thynnus* Linné, 1758
CALLIONYMIDAE :	*Callionymus festivus* Pallas, 1811
BLENNIIDAE :	*Blennius (Salaria) gattorugine* Brünnich, 1768.
GOBIIDAE :	*Gobius cruentatus* Gmelin, 1788
CLINIDAE :	*Cristiceps argentatus* (Risso, 1810)
SCORPAENIDAE :	*Scorpaena porcus* Linné, 1758
TRIGLIDAE :	*Trigla lucerna* Linné, 1758.
BALISTIDAE :	*Balistes capriscus* Linné, 1758.

II. — Etangs de la région de Frontignan : Ingril, Croix et Garrigou.

a) *Le milieu*

Ces étangs ne communiquent pas directement avec la mer. Des tranchées ouvertes le long du canal qui sépare le premier étang des deux autres assurent l'alimentation en eau salée de ces trois étendues d'eau (fig. 2).

L'étang d'Ingril mesure environ 5 km de long sur 1,5 km dans sa partie la plus large.

La profondeur de ces étangs ne dépasse pas 1 mètre. Du sable vaseux et des coquilles mortes couvrent la majeure partie du fond où poussent surtout des Ulves.

La salinité de l'eau diffère beaucoup de celle du Bassin de Thau. Elle est de 25 °/₀₀ en moyenne; en hiver et au printemps elle peut descendre jusqu'à 18 °/₀₀ et en été (août, septembre) atteindre 40 °/₀₀. Ces étangs sont donc du type poly-hyperhalin (fig. 3).

La température suit pratiquement celle de l'atmosphère.

Les courants sont très faibles. Une grande partie de cette étendue d'eau s'assèche durant l'été. De plus les vents violents qui soufflent dans notre région agitent fréquemment les eaux qui se chargent alors d'éléments en suspension.

b) *La faune ichthyologique*

Espèces rares et exceptionnelles : *Dicentrarchus labrax*; *Engraulis encrasicholus*; *Hippocampus guttulatus*; *Sardina pilchardus sardina.*

Espèces assez communes et communes : *Atherina mochon*; *Anguilla anguilla*; *Blennius pavo*; *Belone belone*; *Diplodus annularis*; *Diplodus sargus*; *Gobius minutus*; *Gobius niger*; *Mugil cephalus*; *Mugil (Liza) capito*; *Mugil (Liza) auratus*; *Mugil (Crenimugil) chelo*; *Mullus surmuletus*; *Platichthys flesus passer*; *Scophthalmus rhombus*; *Solea vulgaris*; *Sparus auratus*; *Syngnathus abaster*; *Syngnathus acus*.

III. — Etangs de la région de Vic : Vic, Moures, Aidol, du Grand Canal, du Parquet, de Pierre Blanche.

a) *Le milieu*

Les trois premiers étangs constituent en réalité une seule étendue d'eau entre le promontoire des Aresquiers et celui de Maguelone, au nord du canal du Rhône à Sète. Les trois autres forment aussi une nappe d'eau unique qui longe le bord sud du canal (fig. 2).

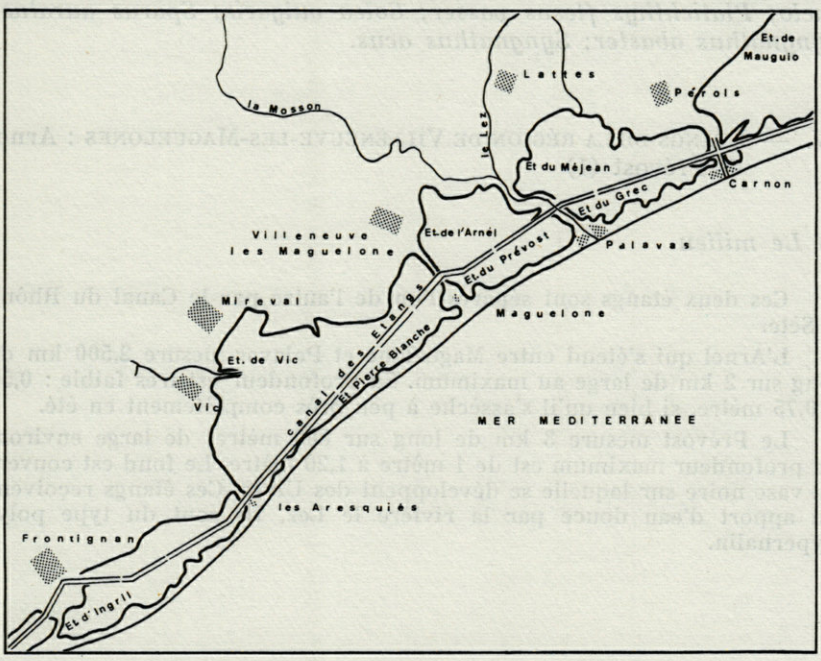


Fig. 2. — Etangs annexes du Bassin de Thau.

De ces deux groupes d'étangs seul le premier a une certaine importance, l'autre s'asséchant en grande partie durant l'été.

Le complexe nord des étangs de Vic mesure 3 km de long sur 3 km de large au maximum. Il n'est pas en relation directe avec la mer, les apports d'eau salée se font par le canal des étangs. Seule la Robine de Vic déverse une certaine quantité d'eau douce dans la région nord de l'Etang. Ces étangs sont du type polyhyperhalin.

La profondeur ne dépasse pas 1,40 mètre. Le fond est occupé par de la vase ou du sable vaseux où croissent quelques *Zostera nana* et surtout des Ulves.

La température suit sensiblement celle de l'atmosphère et les eaux sont souvent très agitées par les vents.

b) *La Faune ichthyologique*

ESPÈCES RARES ET EXCEPTIONNELLES : *Hippocampus guttulatus.*

ESPÈCES ASSEZ COMMUNES ET COMMUNES : *Anguilla anguilla; Atherina mochon; Blennius pavo; Belone belone; Diplodus annularis; Diplodus sargus; Gobius minutus; Gobius niger; Mugil cephalus; Mugil (Liza) auratus; Mugil (Liza) capito; Mugil (Crenimugil) chelo; Platichthys flesus passer; Solea vulgaris; Sparus auratus; Syngnathus abaster; Syngnathus acus.*

IV. — ETANGS DE LA RÉGION DE VILLENEUVE-LES-MAGUELONES : Arnel et Prévost (1)

a) *Le milieu*

Ces deux étangs sont séparés l'un de l'autre par le Canal du Rhône à Sète.

L'Arnel qui s'étend entre Maguelone et Palavas mesure 2,500 km de long sur 2 km de large au maximum. Sa profondeur est très faible : 0,50 à 0,75 mètre, si bien qu'il s'assèche à peu près complètement en été.

Le Prévost mesure 3 km de long sur 800 mètres de large environ. Sa profondeur maximum est de 1 mètre à 1,20 mètre. Le fond est couvert de vase noire sur laquelle se développent des Ulves. Ces étangs reçoivent un apport d'eau douce par la rivière le Lez. Ils sont du type polyhyperhalin.

(1) Observations faites avant que le Grau du Prévost ne soit ouvert (1963).

b) *La Faune ichthyologique*

Espèces rares et exceptionnelles : *Hippocampus guttulatus*; *Mulus surmuletus*; *Sparus auratus.*

Espèces assez communes et communes : *Anguilla anguilla*; *Atherina mochon*; *Blennius pavo*; *Diplodus annularis*; *Gobius minutus*; *Gobius niger*; *Mugil cephalus*; *Mugil (Liza) auratus*; *Mugil (Crenimugil) chelo*; *Platichthys flesus passer*; *Solea vulgaris*; *Syngnathus abaster; Syngnathus acus.*

V. — Etangs de la région de Latte : Méjean, Pérols et Grec.

a) *Le milieu*

Les étangs du Méjean et de Pérols forment une seule étendue d'eau séparée par le canal de l'étang du Grec.

Les étangs du Méjean et de Pérols s'étendent entre Palavas et Carnon sur une longueur d'environ 5 km, leur largeur maximum étant de 2 km environ. Leur profondeur ne dépasse pas 1,25 mètre. Leur fond est sablo-vaseux.

Les apports d'eau salée se font comme pour les autres étangs par le canal du Rhône à Sète et les apports d'eau douce par la rivière le Lez et quelques petits ruisseaux qui débouchent sur la côte nord.

La salinité est comprise entre 12 °/₀₀ et 35 °/₀₀. Ils sont donc du type meso-polyhalin (fig. 3).

L'étang du Grec très allongé mesure 3 km de long sur 700 mètres de large. Sa profondeur ne dépasse pas 1 mètre.

Ses eaux sont un peu plus salées que celles du Méjean, la salinité pouvant atteindre 40 °/₀₀.

La température de l'eau suit pratiquement celle de l'atmosphère. Les vents bouleversent souvent le fond et l'eau devient trouble.

b) *La Faune ichthyologique*

Espèces rares et exceptionnelles : *Hippocampus guttulatus*; *Mullus surmuletus*; *Sparus auratus; Symphodus (Crenilabrus) cinereus.*

Espèces assez communes et communes : *Anguilla anguilla*; *Atherina mochon*; *Blennius pavo*; *Diplodus annularis*; *Gobius minutus*; *Gobius niger*; *Mugil cephalus*; *Mugil (Liza) auratus*; *Mugil (Liza) capito*; *Mugil (Crenimugil) chelo*; *Platichthys flesus passer*; *Solea vulgaris.*

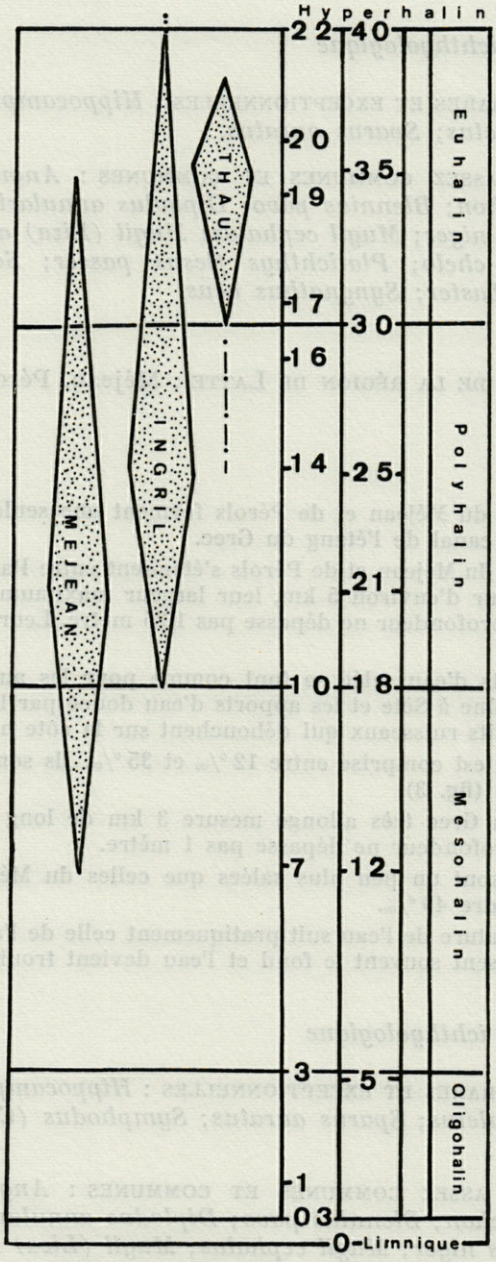


FIG. 3. — Classification de quelques étangs languedociens d'après la salinité de leurs eaux.

B. — Considérations générales sur la faune ichthyologique du Bassin de Thau et des étangs adjacents

La faune ichthyologique du Bassin de Thau se compose essentiellement de Poissons Téléostéens. Certaines espèces sont sédentaires, d'autres saisonnières et enfin d'autres sont accidentelles. Les Sélaciens et les Cyclostomes sont exceptionnels.

Les espèces que l'on pêche dans les étangs adjacents sont pratiquement toutes saisonnières. Seuls, *Syngnathus acus, Blennius pavo* peuvent être considérés comme sédentaires.

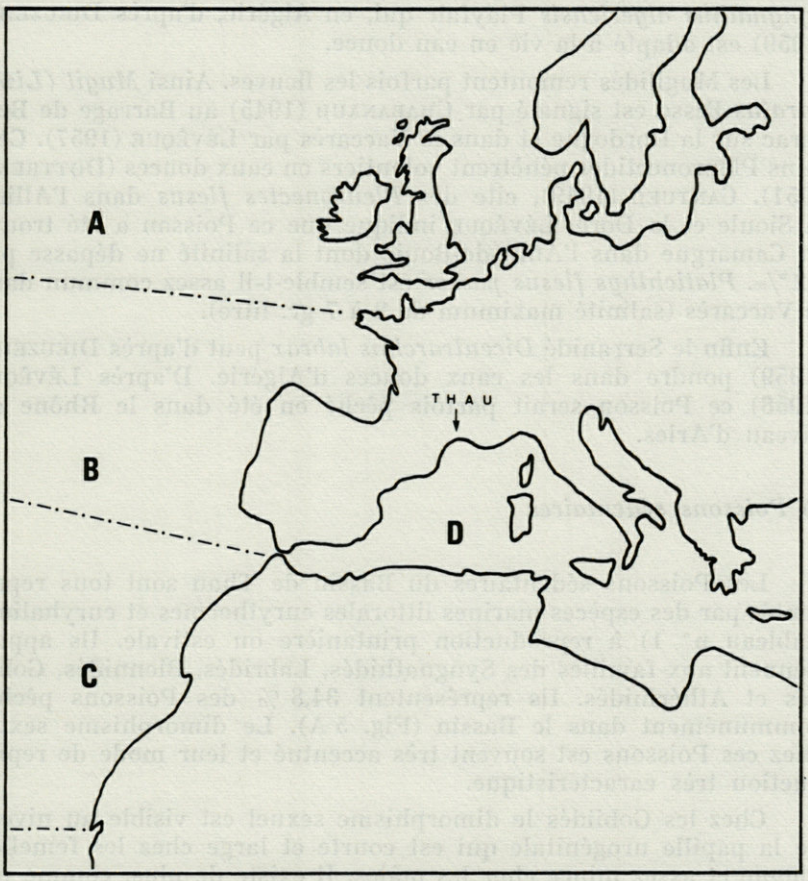


Fig. 4. — Carte biogéographique. A : province boréale; B : secteur lusitanien; C : secteur mauritanien; D : secteur méditerranéen.

On doit remarquer que la plupart des familles de Poissons représentées de façon permanente ou saisonnière dans le Bassin de Thau ont des représentants complètement acclimatés en eau douce ou du moins faisant régulièrement de longues et lointaines courses dans les rivières. Les Athérinidés, Gobiidés, Blenniidés et Syngnathidés possèdent des espèces adaptées à l'eau douce qui sont pour la région méditerranéenne : *Atherina mochon riqueti* Roule 1902 que l'on trouvait dans le canal du Midi aux environs de Toulouse et dans la Garonne (d'après MARION (1890), *Atherina mochon* Cuvier, sur les côtes de Provence, pénètre en eau douce et y pond au mois d'avril) ; *Gobius fluviatilis* Bonnelli, signalé dans les rivières de l'Italie du Nord et de Suisse; *Blennius fluviatilis* Asso 1801, distribuée dans les rivières du pourtour méditerranéen occidental; *Syngnathus algeriensis* Playfair qui, en Algérie, d'après DIEUZEIDE (1959) est adapté à la vie en eau douce.

Les Mugilidés remontent parfois les fleuves. Ainsi *Mugil (Liza) auratus* Risso est signalé par CHABANAUD (1945) au Barrage de Bergerac sur la Dordogne et dans le Vaccarès par LÉVÊQUE (1957). Certains Pleuronectidés pénètrent volontiers en eaux douces (DOTTRENS, 1951). CANTUEL (1949), cite des *Pleuronectes flesus* dans l'Allier, la Sioule et la Dore. LÉVÊQUE indique que ce Poisson a été trouvé en Camargue dans l'Aube-de-Bouic dont la salinité ne dépasse pas 0,2 °/₀₀. *Platichthys flesus passer* est semble-t-il assez commun dans le Vaccarès (salinité maximum de 2 à 7 gr. litre).

Enfin le Serranidé *Dicentrarchus labrax* peut d'après DIEUZEIDE (1959) pondre dans les eaux douces d'Algérie. D'après LÉVÊQUE (1958) ce Poisson serait parfois pêché en été dans le Rhône au niveau d'Arles.

1) *Poissons sédentaires*

Les Poissons sédentaires du Bassin de Thau sont tous représentés par des espèces marines littorales eurythermes et euryhalines (tableau n° 1) à reproduction printanière ou estivale. Ils appartiennent aux familles des Syngnathidés, Labridés, Blennidés, Gobiidés et Athérinidés. Ils représentent 34,8 % des Poissons pêchés communément dans le Bassin (Fig. 5 A). Le dimorphisme sexuel chez ces Poissons est souvent très accentué et leur mode de reproduction très caractéristique.

Chez les Gobiidés le dimorphisme sexuel est visible au niveau de la papille urogénitale qui est courte et large chez les femelles, longue et assez mince chez les mâles. Il existe de plus, comme par exemple chez *Gobius minutus* et *G. niger*, un dimorphisme qui réside dans la coloration du corps, les femelles présentant un

TABLEAU 1

Températures et salinités minimales et maximales auxquelles résistent certains poissons fréquentant le Bassin de Thau

(Les salinités exprimées en gr/l sont celles données par LÉVÊQUE (1957 à 1958). Les salinités auxquelles les Muges et le Rouget résistent ont été obtenues à partir des renseignements donnés par GOURRET (1897) et celles concernant la Daurade d'après AUDOUIN (1962).

	Température		Salinité ‰	
	minimale	maximale	minimale	maximale
Anguilla anguilla			0	56
Atherina mochon			5,04	56 (40 gr/L)
Atherina hepsetus			7,5	56
Atherina rissoi			2	71
Belone belone	+ 5° à + 6°		5	
Blennius pavo	+ 2° à + 4°		2	65
Diplodus annularis	+ 2° à + 4°			
Dicentrarchus labrax	0° à + 2°		0	47
Gobius niger	+ 4°	+ 35°	3,8 à 5	57 à 75
Gobius ophiocephalus	+ 4°		3,8 à 5	71 à 75
Hippocampus guttulatus	+ 2° à 4°		5	52
Nerophis ophidion			20	50 à 55
Mugil cephalus	0° à + 2°		0 à 3	97
Mugil (Liza) auratus	0° à + 2°		5	67
Mugil (Liza) capito	0° à + 2°		0	
Mugil (crenimugil) chelo	0° à + 2°		0	56
Mullus surmuletus			5,04	38,5
Platichthys flesus passer			0	47
Scophthalmus rhombus			5,04	47
Solea vulgaris			0	56
Sparus auratus	+ 2,5°	+ 33° à + 35°	5	44
Symphodus (Cr.) melops	+ 3°	+ 32°	6,85	59
Symphodus (Cr.) tinca	+ 4°	+ 32°	6,85	59 à 61
Symphodus (Cr.) cinereus	+ 4°	+ 32°	6,85	59 à 61
Syngnathus abaster			4 (6,7 gr/L)	56
Syngnathus acus			5	50
S. (Siphonostoma) typhle			2,5	52 à 59

mélanisme moins accentué que les mâles. Enfin généralement les mâles sont un peu plus grands que les femelles.

Les Gobiidés du Bassin de Thau pondent du mois d'avril au mois d'août. La reproduction de ces Poissons est caractérisée par une tendance très nette à la nidification. Le nid est généralement une valve de Lamellibranches retournée par le mâle, la concavité vers le sol. Une ou plusieurs femelles viennent pondre leurs œufs sous cette coquille à laquelle ils adhèrent. Le mâle après avoir fécondé les œufs recouvre la coquille de sable et garde le nid.

Les Blennidés présentent aussi un dimorphisme sexuel très accusé. Le mâle adulte de *Blennius pavo* porte sur la tête une crête charnue. De plus, la coloration du corps chez le mâle est beaucoup plus vive que chez la femelle. La ponte est estivale. Les œufs accrochés à des pierres sont gardés par le mâle pendant toute la durée de l'incubation.

Les Labridés dont la reproduction s'échelonne entre le mois d'avril et le mois de septembre, construisent un nid d'Algues où les femelles déposent leurs œufs. Ce nid est gardé par le mâle. Les mâles sont toujours plus vivement colorés que les femelles et celles-ci présentent sauf chez *Symphodus (Crenilabrus) tinca*, une papille urogénitale proéminente colorée en noir, tandis que celle des mâles est petite et blanche.

Les Syngnathidés mâles sont caractérisés par la présence d'un organe incubateur ou d'une poche incubatrice. Chez *Nerophis ophidion* la femelle dépose ses œufs simplement sous l'abdomen du mâle qui les porte durant toute l'incubation. Dans les genres *Hippocampus, Syngnathus* et *Siphonostoma*, la femelle accumule ses œufs dans la poche marsupiale du mâle. L'époque de reproduction de ces Poissons est printanière et estivale.

2) *Poissons saisonniers*

Les Poissons saisonniers du Bassin de Thau représentent 65,2 % de la faune ichthyologique normale de ce Bassin. Ils sont eurythermes et euryhalins (Fig. 5 A, tableau 1).

Ces Poissons font des incursions périodiques, régulières, dans le Bassin de Thau. Ils y pénètrent pour y trouver une aire de nutrition favorable (benthos, plancton). On dit couramment que ces Poissons (Sparidés, Pleuronectidés, Mugilidés, Clupéidés, Athérinidés) viennent « s'engraisser » dans le Bassin. Ces espèces saisonnières quittent généralement le Bassin de Thau durant l'automne et le début de l'hiver. Leur retour s'échelonne de la fin de l'hiver au début de l'été. Donc le plus souvent les mouvements d'entrée et

de sortie de ces Poissons sont liés aux conditions météorologiques et généralement la sortie précède de peu la saison de ponte. Cependant certains Muges, Sars, Soles et Pleuronectes semblent séjourner toute l'année dans le Bassin, il en est de même pour *Atherina mochon* et *A. rissoi*. Il ne semble pas y avoir de rassemblement de reproducteurs dans le Bassin de Thau.

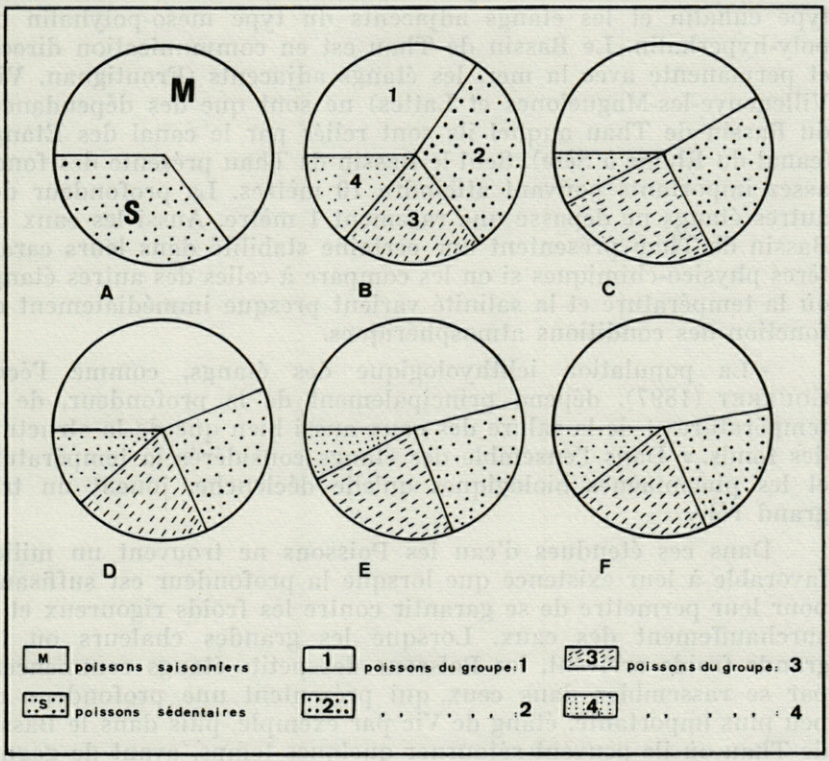


FIG. 5. — A : proportion des espèces sédentaires et migratrices du Bassin de Thau. B à F : proportions des espèces des différents groupes géographiques (groupe I, II, III et IV) dans le Bassin de Thau (B), les étangs du Méjean (C), de Vic (D), de l'Arnel (E), et d'Ingril (F).

Parmi les espèces saisonnières il faut distinguer celles qui semblent astreintes de façon très régulière presque immuable à une migration trophique dans cette étendue d'eau (migrateurs primaires : Sparidés, Mugilidés...) de celles qui y pénètrent secondairement (Scombridés, Carangidés, Belonidés), en pourchassant les bancs de migrateurs primaires.

C. — Comportement de la faune ichthyologique du Bassin de Thau et des étangs adjacents en fonction des conditions physico-chimiques du milieu

Comme nous l'avons déjà mentionné le Bassin de Thau est du type euhalin et les étangs adjacents du type méso-polyhalin ou poly-hyperhalin. Le Bassin de Thau est en communication directe et permanente avec la mer, les étangs adjacents (Frontignan, Vic, Villeneuve-les-Maguelones et Lattes) ne sont que des dépendances du Bassin de Thau auquel ils sont reliés par le canal des Etangs (canal du Rhône à Sète). Seul le Bassin de Thau présente des fonds assez importants pouvant atteindre 10 mètres. La profondeur des autres étangs ne dépasse que rarement 1 mètre. Aussi les eaux du Bassin de Thau présentent une certaine stabilité dans leurs caractères physico-chimiques si on les compare à celles des autres étangs où la température et la salinité varient presque immédiatement en fonction des conditions atmosphériques.

« La population ichthyologique des étangs, comme l'écrit Gourret (1897), dépend principalement de la profondeur, de la température et de la salure des eaux aussi bien que de la structure des fonds. » Dans l'ensemble des étangs considérés la température et les phénomènes biologiques qu'elle déclenche, jouent un très grand rôle.

Dans ces étendues d'eau les Poissons ne trouvent un milieu favorable à leur existence que lorsque la profondeur est suffisante pour leur permettre de se garantir contre les froids rigoureux et le surchauffement des eaux. Lorsque les grandes chaleurs ou les grands froids arrivent, les Poissons des petits étangs commencent par se rassembler dans ceux qui présentent une profondeur un peu plus importante, étang de Vic par exemple, puis dans le Bassin de Thau où ils peuvent séjourner quelques temps, avant de gagner la mer.

Il est presque inutile de rappeler que la température des eaux joue un rôle au cours des saisons sur l'importance du phénomène de pénétration des espèces euryhalines dans les étangs littoraux. L'entrée des Poissons est freinée lorsque la température des eaux reste basse au printemps et la sortie, en automne, est accélérée lorsque les eaux deviennent précocement froides. Pourtant tous ces Poissons sont eurythermes.

Les hausses de température (la température des eaux ne dépasse que rarement 30°) semblent avoir moins d'importance que les brusques baisses de température.

En effet on doit constater avec de nombreux auteurs « qu'avec l'augmentation de la température le nombre des espèces euryhalines augmente. Certaines familles ne comportent que des espèces sténohalines en zones tempérées et des espèces sténohalines et euryhalines en zones chaudes » (KIENER, 1965).

De plus il semble, comme l'écrivent PETIT et SCHACHTER (1959) que « le passage et l'adaptation des espèces marines à l'eau saumâtre... sont facilitées par une température élevée ». Ce sont plutôt les phénomènes biologiques (fermentation) et chimiques (sursalure) qui résultent de l'élévation de la température qui provoquent la fuite des Poissons, des étangs vers la mer.

1) *Effets de la chaleur*

L'élévation de la température des eaux en été est très souvent nuisible à la population ichthyologique des étangs.

En effet ces étangs riches en matières organiques fermentent, s'appauvrissent en oxygène et le Poisson doit fuir vers des eaux plus saines, ce qu'il peut faire si l'assèchement partiel des étangs n'a pas supprimé les voies de sortie.

Deux « maladies » sont assez fréquentes en été dans les étangs adjacents au Bassin de Thau.

La plus fréquente est la « Malaïgne » qui peut aussi sévir dans certaines parties du Bassin de Thau.

Lorsque la température est élevée et le temps calme, les eaux dégagent des odeurs putrides, de gros paquets d'Algues se détachent du fond et viennent flotter à la surface. Du fond montent des bulles de H^2S. Si les Poissons n'ont pu s'échapper ils meurent en grand nombre. Cette maladie causant de véritables hécatombes serait due « à la présence de Bactéries anaérobies sulfato-réductrices qui libèrent de l'hydrogène sulfuré » (PETIT, 1953).

La seconde « maladie » qui provoque en été une grande mortalité est celle connue sous le nom d' « eaux rouges ». Ce phénomène apparaît brusquement en plein été surtout après un orage. Il peut-être causé par des Dinoflagellés et des Bactéries. L'eau qui se teinte en rouge dégage au bout de quelque temps une odeur putride. Les Poissons meurent soit intoxiqués par les substances toxiques élaborées par les Dinoflagellés ou à cause de la putréfaction. Un coup de vent suffit généralement pour éliminer le phénomène « d'eaux rouges ».

2) *Effets du froid*

La rapidité avec laquelle la température baisse dans notre région en hiver, est assez souvent à l'origine d'hécatombes, les Poissons n'ayant quelquefois pas le temps ou la possibilité de se soustraire à son influence. Tous les ans on trouve en hiver des Muges, des Athérines et même des Loups morts de froid sur les bords des étangs et même sur ceux du Bassin de Thau. Mais en général l'abaissement de la température provoque simplement la sortie des espèces saisonnières.

Dès l'automne les Sardines, Rougets, Dorades descendent à la mer puis un peu plus tard les Loups et les Muges partent. Pourtant quelques Muges, Loups, Athérines et Soles restent tout l'hiver dans le Bassin de Thau.

Une chute de la température est souvent liée dans notre région à l'établissement d'un fort vent de nord, le Mistral, qui agite les eaux, soulève la vase et le sable des fonds. Les Poissons engourdis par le froid laissent leurs branchies se recouvrir de vase et meurent asphyxiés. Ce type d'hécatombe porte le nom de « martégade » en Provence.

3) *Effets de la salinité*

La teneur en sels semble jouer un rôle moins important que le facteur température.

En effet les étangs qui font l'objet de ce travail représentent un « milieu intermédiaire entre la mer et l'eau saumâtre » (Petit, 1953) ils sont du type « sub-marin » (Petit, 1953 et Audouin, 1962). Les Poissons peuplant en permanence ou temporairement ces étendues d'eau sont euryhalins et résistent bien au moins quelque temps à l'influence des salinités maximales enregistrées (tableau n° 1). Mais la combinaison d'une augmentation de salinité et de température entraîne le départ ou la mort de beaucoup de Poissons.

Ainsi expérimentalement, *Symphodus (Crenilabrus) cinereus* supporte assez bien une température de 30° si l'eau présente une salinité de 35 $^0/_{00}$. A 18° ce même Poisson vit normalement et mange dans une eau ayant une salinité de 45 $^0/_{00}$, mais si la température est de 28 - 29° *S. (Cr) cinereus* meurt dès que la salinité atteint 40 $^0/_0$.

Gourret (1897) a mis en évidence le même phénomène chez le Muge : « un Muge résiste à + 13° Baumé de sel, mais si l'eau marque + 29 ou + 30° il meurt à 10° Baumé ». Chez les Gobies, Dolique (1958) montre

expérimentalement qu'un abaissement de la température favorise la résistance de ces Poissons à une augmentation de la salintié. Ainsi *Gobius niger* à une température de 24° n'accepte plus de nourriture lorsque l'eau atteint une densité de 1044 (salinité de 62 °/₀₀ environ) et meurt quand la densité arrive à 1052 (salinité 72 °/₀₀ environ) mais à 10° ces deux phénomènes n'apparaissent respectivement que lorsque la densité est de 1050 (salinité 66 °/₀₀ environ) et 1058 (salinité 75,5 °/₀₀ environ). Inversement, à une température de 25-26° *Symphodus (Crenilabrus) cinereus* peut vivre au moins un mois dans une eau ayant une salinité de 9 à 10 °/₀₀ tandis qu'à 15-17° la salinité minimum pour laquelle le Crénilabre vit normalement au moins un mois et accepte de la nourriture est de 12 °/₀₀. Dolique (1958) met en évidence le même fait chez les Gobies. A 24° *Gobius niger* vit et mange normalement dans une eau ayant une densité de 1001 (salinité 5,04 °/₀₀ environ) tandis qu'à 10° pour que ce Poisson ait la même vitalité, la densité de l'eau doit être 1006 (salinité 7,7 °/₀₀ environ).

Ces deux derniers exemples confirment donc qu'une température élevée peut faciliter l'adaptation des espèces marines à une vie dans les eaux de faible salinité.

D. — Répartition géographique des Poissons peuplant le Bassin de Thau et les étangs adjacents

1) *Généralités*

Les ichthyologues biogéographes ont divisés les océans du globe en provinces faunistiques en fonction des espèces qui les peuplent. Ainsi il est généralement admis dans l'hémisphère nord-oriental quatre grandes provinces : la province Arctique (Océan Glacial, Mer de Norvège), la province Boréale (Mer Baltique, Mer du Nord, Manche et région ouest des îles Britanniques), la province Atlanto-Méditerranéenne (de la Manche au Cap Vert ou au Cap Blanc selon les auteurs), et la province Africaine occidentale (sud du Cap Vert ou du Cap Blanc) (fig. 4).

La province Atlanto-Méditerranéenne est subdivisée en trois secteurs, secteur méditerranéen qui englobe la Mer Méditerranée et la région pontique; secteur lusitanien qui s'étend du Finistère au détroit de Gibraltar et le secteur mauritanien qui va du détroit de Gibraltar au Cap Blanc de Mauritanie ou au Cap Vert (Tortonèse, 1960).

Les secteurs lusitanien et mauritanien qui s'étendent en Atlantique de part et d'autre du détroit de Gibraltar sont des régions de transition. Un bon nombre d'espèces boréales et subtropicales y trouvent respectivement la limite de leur aire d'extension nord et sud. De plus les faunes mauritanienne et lusitanienne au moins dans leurs zones proches méditerranéennes sont assez riches en individus méditerranéens. Les éléments méditerranéens de ces secteurs diminuent en nombre à mesure que l'on se rapproche de la province boréale et de la province africaine

où ils sont remplacés par des espèces caractéristiques de ces eaux. La population ichthyologique méditerranéenne possède, en plus des espèces endémiques, des représentants à tendance lusitanienne et d'autres à tendance mauritanienne en fonction de leur distribution dans l'Océan Atlantique de chaque côté du détroit de Gibraltar.

En fonction de ces données, on peut répartir les espèces vivant dans le Bassin de Thau et les étangs adjacents en quatre groupes.

Le premier groupe comprend les espèces dont l'aire de répartition s'étend de la Mer Méditerranée jusqu'à la province Boréale. Il est à noter que ces espèces ont souvent une répartition géographique beaucoup plus vaste.

Le second groupe comprend celles présentes à la fois dans les secteurs méditerranéen et lusitanien sans qu'il soit possible de déceler pour ces Poissons une affinité particulière pour un secteur donné.

Le troisième groupe comprend les espèces méditerranéennes qui débordent largement dans le secteur lusitanien et peu ou pas dans le secteur mauritanien.

Le quatrième groupe comprend les espèces méditerranéennes que l'on trouve fréquemment dans le secteur mauritanien et moins souvent dans le secteur lusitanien.

2) *Répartition géographique des Poissons en fonction des groupes précédemment définis*

A) *Bassin de Thau*

1) Espèces appartenant au groupe I (Méditerranéo-Boréales) : *Anguilla anguilla; Belone belone; Clupea sprattus; Engraulis encrasicholus; Gobius minutus; Gobius microps; Gobius niger; Mugil (Liza) capito; Mullus surmuletus; Scomber scombrus; Scopthalmus rhombus; Solea vulgaris; Syngnathus acus; Symphodus (Crenilabrus) melops; Trachurus trachurus.*

2) Espèces appartenant au groupe II (Méditerranéo-lusitaniennes) : *Boops boops; Dicentrarchus labrax; Gobius paganellus; Gobius cobitis; Mugil cephalus; Mugil (Liza) auratus; Mugil (Crenimugil) chelo; Nerophis ophidion; Scombrus (Pneumatophorus) colias; Sardina pilchardus; Sparus auratus; Syngnathus (Syphonostoma) typhle; Trachurus mediterraneus.*

3) Espèces appartenant au groupe III (Méditerranéennes à extension lusitanienne) : *Blennius pavo; Boops salpa; Diplodus annularis; Gobius ophiocephalus; Hippocampus guttulatus; Syngnathus abaster; Symphodus (Crenilabrus) cinereus; Symphodus (Crenilabrus) tinca.*

4) Espèces appartenant au groupe IV (Méditerranéennes à extension mauritanienne) : *Atherina hepsetus; Atherina mochon; Atherina rissoi; Diplodus sargus; Diplodus vulgaris; Mugil (Liza) saliens.*

B) *Etang d'Ingril*

Groupe I : *Anguilla anguilla; Belone belone; Gobius minutus; Gobius niger; Mugil (Liza) capito; Mullus surmuletus; Scophthalmus rhombus; Solea vulgaris; Syngnathus acus.*

Groupe II : *Mugil cephalus; Mugil (Liza) auratus; Mugil (Crenimugil) chelo; Sparus auratus.*

Groupe III : *Blennius pavo; Diplodus annularis; Platichthys flesus passer; Syngnathus abaster.*

Groupe IV : *Atherina mochon; Diplodus sargus.*

C) *Etang de Vic*

Groupe I : *Anguilla anguilla; Belone belone; Gobius minutus; Gobius niger; Mugil (Liza) capito; Solea vulgaris; Syngnathus acus.*

Groupe II : *Mugil cephalus; Mugil (Liza) auratus; Mugil (Crenimugil) chelo; Sparus auratus.*

Groupe III : *Blennius pavo; Diplodus annularis; Platichthys flesus passer.*

Groupe IV : *Atherina mochon; Diplodus sargus.*

D) *Etang de l'Arnel et du Prévost*

Groupe I : *Anguilla anguilla; Gobius minutus; Gobius niger; Mugil (Liza) capito; Solea vulgaris; Syngnathus acus.*

Groupe II : *Mugil cephalus; Mugil (Liza) auratus; Mugil (Crenimugil) chelo.*

Groupe III : *Blennius pavo; Diplodus annularis; Platichthys flesus passer.*

Groupe IV : *Atherina mochon.*

E) *Etang du Méjean* (Pérols)

Groupe I : *Anguilla anguilla; Gobius minutus; Gobius niger; Mugil (Liza) capito; Solea vulgaris.*

Groupe II : *Mugil cephalus; Mugil (Liza) auratus; Mugil (Crenimugil) chelo.*

Groupe III : *Blennius pavo; Diplodus annularis; Platichthys flesus passer.*

Groupe IV : *Atherina mochon.*

3) *Interprétation*

Sur les 43 espèces de Poissons que l'on pêche pour le moins assez fréquemment dans le Bassin de Thau 34,8 % appartiennent au premier groupe, 30,2 % au second, 20,9 % au troisième et 13,9 % au quatrième (tableau n° 2 et figure 5).

Les espèces à tendance boréale dominent la faune ichthyologique du Bassin de Thau. De plus l'ensemble des espèces boréalo-

TABLEAU 2

Nombre d'espèces et pourcentage de ces espèces dans les quatre groupes géographiques établis

		Thau	Ingril	Vic	Arnel	Mejean
Nombre total d'espèces communes		43	19	16	13	12
Groupe I	N.	15	9	7	6	5
	%	34,8	47,3	43,7	46,1	41,6
Groupe II	N.	13	4	4	3	3
	%	30,2	21	25	23	25
Groupe III	N.	9	4	3	3	3
	%	20,9	21	18,7	23	25
Groupe IV	N.	6	2	2	1	1
	%	13,9	10,5	12,5	7,6	8,3

méditerranéennes et lusitano-méditerranéennes, donc à tendance nordique représentent 65 % de l'ensemble des Poissons.

Parmi les espèces méditerranéennes, celles à tendance lusitanienne dominent celles à affinité mauritanienne puisque les premières représentent 20,9 % de la faune et les secondes 13,9 % seulement. Enfin si nous comparons la faune ichthyologique du Bassin de Thau avec celle du Bassin d'Arcachon (M.L. BAUCHOT, R. BAUCHOT et P. LUBET, 1957), nous voyons que 71 % des espèces fréquentant le Bassin de Thau se retrouvent dans le Bassin d'Arcachon.

Pour les étangs adjacents au Bassin de Thau où les conditions physico-chimiques sont plus instables, on constate une légère augmentation du pourcentage des Poissons à large répartition géographique (tableau n° 2 et figure 5). Les Poissons du premier groupe représentent jusqu'à 47,3 % de l'ensemble des espèces. D'autre part le pourcentage des Poissons méditerranéens à tendance mauritanienne diminue légèrement puisqu'il passe de 13,9 % dans le Bassin de Thau à un minimum de 7,6 % dans l'étang de l'Arnel. Les mêmes phénomènes se retrouvent si l'on associe les groupes 1 et 2 à tendance nord océanique et groupes 3 et 4 à affinité nettement méditerranéenne.

Les résultats obtenus dans cette étude biogéographique des Poissons du Bassin de Thau et des étangs adjacents coïncident avec

les observations faites par P. Mars (1961) sur la répartition géographique des Mollusques peuplant les étangs du littoral méditerranéen français, et plus particulièrement ceux du Bassin de Thau et de Berre. En effet cet auteur conclu que pour les Mollusques « les rapports de parenté (pour la faune de ces bassins) sont dans l'ensemble plus proches avec la région nord (boréale) qu'avec la région sud (méditerranéenne, mauritanienne) ».

CONCLUSION

Le Bassin de Thau grâce à sa profondeur et à son ouverture directe sur la Mer Méditerranée a des caractères submarins très prononcés. Ceci lui permet de maintenir dans ses eaux une population de Poissons sédentaires (34,8 % des espèces communément pêchées) et d'accueillir chaque année un grand nombre de Poissons saisonniers (65,2 %) qui viennent s'y nourrir pendant le printemps, l'été et l'automne.

Les étangs adjacents ne sont que des dépendances peu profondes du Bassin de Thau avec lequel ils communiquent difficilement par le canal du Rhône à Sète. Leurs eaux subissent des variations physico-chimiques bien plus importantes que celles du Bassin de Thau et sont le siège de fréquentes « maladies ». Ces conditions empêchent l'établissement dans ces étangs d'une population de Poissons sédentaires et l'entrée massive de la plupart des Poissons saisonniers que l'on trouve dans le Bassin de Thau. Seules les Anguilles et peut-être aussi *Syngnathus abaster* arrivent à s'y maintenir toute l'année.

Le facteur salinité si important qu'il soit ne permet pas d'expliquer à lui seul la composition ichthyologique et le rythme biologique de ces étangs, la température apparaît comme un facteur très important de sélection.

Expérimentalement on constate qu'une élévation de la température facilite l'adaptation des Poissons (Labridés, Gobiidés, Mugilidés) à une vie dans des eaux ayant une faible salinité et qu'une température relativement basse favorise la résistance de ces Poissons à une augmentation de la salinité.

Il est remarquable de constater l'absence de Sélaciens (sauf exception dans le Bassin de Thau). Les Poissons Téléostéens sédentaires sont représentés par des espèces littorales, présentant un dimorphisme accentué, une reproduction printanière ou estivale et une tendance marquée à la nidification. De plus les familles repré-

sentées dans le Bassin de Thau et les étangs adjacents ont souvent des espèces complètement acclimatées en eau douce ou du moins faisant régulièrement de longues incursions en rivière. Les Poissons du Bassin de Thau sont tous très euryhalins et eurythermes (tableau n° 1).

Nous devons constater, d'après les listes dressées par GOURRET (1896-1897) et MATHIAS (1932) une grande stabilité depuis 72 ans du nombre des espèces communément pêchées dans le Bassin de Thau.

Nous avons recensé 43 espèces, MATHIAS 43 et GOURRET 47. Sur les 47 espèces communes signalées par GOURRET (1896) seules cinq n'ont pas été retrouvées : *Hippocampus brevirostris* Cuvier; *Blennius ocellaris* Linné; *Blennius palmicornis* Cuv. et Val.; *Gobius lesueurii* Risso = *Lesueuria sueuri* Risso); *Gobius limbatus* Valenc.

Notons que parmi les Poissons rares cités par le même auteur nous n'avons jamais récolté : *Naucrates ductor* Cuv.; *Alosa vulgaris* Cuv.; *Clupea pontica* Eichwald (= *Alosa pontica* Eichwald); *Pristipoma bennetti* Lowe (= *Orthopristis bennetti* Lowe). Ces deux derniers Poissons sont mentionnés par GOURRET d'après MOREAU (1881). Sur les 43 espèces données par MATHIAS (1932) seules deux ne sont pas inscrites sur notre liste : *Symphodus (Crenilabrus) mediterraneus* Linné et *Galeus canis* Bonaparte (= *Eugaleus galeus* Linné).

Enfin l'étude de la répartition géographique des Poissons pêchés communément dans le Bassin de Thau montre que les espèces à tendance boréale et lusitanienne (65 %) dominent celles plus strictement méditerranéennes à faible extension lusitanienne et mauritanienne (35 %). Ce phénomène s'accentue dans les étangs poly-hyperhalins adjacents au Bassin de Thau.

RÉSUMÉ

Les grandes caractéristiques géographiques et physico-chimiques des étangs languedociens situés entre Sète et Carnon sont rappelées.

La liste des Poissons récoltés communément ou exceptionnellement dans ces étendues d'eau est donnée.

Le comportement de la faune ichthyologique du Bassin de Thau et des étangs adjacents est étudié en fonction des conditions physicochimiques du milieu (effets de la chaleur, du froid, de la salinité).

Enfin, l'étude de la répartition géographique des Poissons peuplant ces étangs permet de dégager les affinités de cette faune par rapport aux grandes zones biogéographiques définies par les ichthyologues.

BIBLIOGRAPHIE

AUDOUIN, J., 1957. Note préliminaire sur l'hydrologie de l'Etang de Thau (Température et salinité). *Revue trav. Inst. (scient. tech.) Pêch. marit.*, **21**, 3 : 357-375.

AUDOUIN, J., 1962. Hydrologie de l'Etang de Thau. *Revue trav. Inst. (scient. tech.) Pêch. marit.*, **26**, 1 : 1-102.

AUDOUIN, J., 1962. La Daurade de l'Etang de Thau. *Revue trav. Inst. (scient. tech.) Pêch. marit.*, **26**, 1 : 105-126.

BAUCHOT, M.L., R. BAUCHOT et P. LUBET, 1957. Etude de la faune ichthyologique du Bassin d'Arcachon (Gironde). *Bull. Mus. nat. Hist. nat., Paris*, 2e série, **29** : 5 : 385-406.

CANTUEL, P., 1949. Faune des Vertébrés du Massif Central de la France. Encyclopédie Biologique. Edit. Le Chevalier, Paris.

CHABANAUD, P., 1945. Notules ichthyologiques XXIV. Sur divers Téléostéens capturés dans la Dordogne, au barrage de Bergerac. *Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris*, **2**, 17 : 107.

DIEUZEIDE R., M. NOVELLA et J. ROLAND, 1959. Catalogue de Poissons des Côtes Algériennes, **2**. *Délégation Générale du Gouvernement en Algérie. Direction de l'Agriculture et des Forêts* : 1-299.

DOLIQUE, J., 1958. Contribution à l'étude des poissons du genre *Gobius* du Bassin de Thau. *D.E.S. Faculté des Sciences*, Montpellier : 1-106.

DOTTRENS, E., 1951-1952. Poissons d'eau douce, 2 vol. Edit. Delachaux et Niestlé, Neuchâtel.

EUZET, L., 1950. Contribution à l'étude de la faune de l'Etang de Thau. *D.E.S. Faculté des Sciences*, Montpellier, 1-77.

GOURRET, P., 1892. Notes zoologiques sur l'étang des Eaux-Blanches (Cette). *Annls Mus. Hist. nat. Marseille*, **4**, 2 : 3-26.

GOURRET, P., 1896. Documents zoologiques sur l'Etang de Thau. *Trav. Inst. Zool. Univ. Montpellier*, **5** : 1-55.

GOURRET, P., 1896. Les pêcheries et les poissons de l'Etang de Thau. Edit. L. Baudouin, Paris : 1-62.

GOURRET, P., 1897. Les Etangs saumâtres du midi de la France et leurs pêcheries. *Annls Mus. Hist. nat. Marseille*, **5**, 1 : 1-386.

KIENER, A., 1966. Contributions à l'étude écologique et biologique des eaux saumâtres malgaches. Les poissons euryhalins et leur rôle dans le développement des pêches. *Vie Milieu*, **16** (2 C) : 1013-1149.

LE DANOIS, E., 1949. Vie et mœurs des poissons. Edit. Payot, Paris : 1-335.

LÉVÊQUE, R., 1957. Notes sur la faune ichthyologique de Camargue. *Terre Vie*, **2** (3) : 231-240.

LÉVÊQUE, R., 1958. L'originalité de la faune ichthyologique de Camargue. *Compt. rend. Congrès des Soc. sav. Aix-Marseille* : 555-557.

LÉVÊQUE, R., 1963. Complément à l'inventaire ichthyologique de la Camargue. *Terre Vie*, **3** : 316-318.

MARION, M., 1890. Effets du froid observés en Provence sur diverses espèces d'animaux marins. *Annls Mus. Hist. nat. Marseille*, **4**, 15 : 133-137.

MARION, M., 1890. Sur la pêche et la reproduction du « Siouclet » *(Atherina hepsetus* L.). *Annls Mus. Hist. nat. Marseille*, **4**, 1 : 93-99.

MARS, P., 1961. Recherches sur quelques étangs du littoral méditerranéen français et sur leurs faunes malacologiques. *Thèse, Faculté des Sciences Marseille* : 1-270.

MATHIAS, P., 1932. Sur les Poissons de l'Etang de Thau. *Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris*, 2e série, **4** (5) : 501-509.

MATHIAS, P. et P. TCHERNIAKOFSKY, 1932. Etude sur l'étang de Thau. *Bull. Soc. Cent. Aquic. Pêche*, **10-12** : 4-20.

MAURIN, Cl., 1968. Ecologie ichthyologique des fonds chalutables atlantiques (de la baie ibéro-marocaine à la Mauritanie) et de la Méditerranée Occidentale. *Rev. trav. Inst. (scient. tech.) Pêch. marit.*, **32** (1) : 1-147, 61 fig.

MOREAU, E., 1881. Histoire naturelle des poissons de la France. Edit. Masson G., Paris, 3 vol.

PETIT, G. et D. SCHACHTER, 1955. Notes sur l'Etang de Berre et sa faune ichthyologique. *Bull. Inst. océanogr. Monaco*, **1053** : 1-8.

PETIT, G. et D. SCHACHTER, 1959. Les étangs et lagunes du littoral méditerranéen français et le problème de la classification des eaux saumâtres. *Arch. Océanogr. Limnol.*, **11** : 75-91.

SUDRY, L., 1910. L'Etang de Thau. Essai de monographie océanographique. *Annls Inst. océanogr. Monaco*, **1**, 10 : 1-210.

TORTONÈSE, E., 1960. The relations between the mediterranean and atlantic fauna. *Istanb. Univ. Fen. Fak. Hidrobiol.*, série B, **5**, 1-2 : 30-34.

TORTONÈSE, E., 1960. General characters of the mediterranean fish fauna. *Istanb. Univ. Fen. Fak. Hidrobiol.*, série B, **5**, 1-2 : 43-50.

TORTONÈSE, E., 1963. Elenco riveduto dei Leptocardi, Ciclostomi, Pesci cartilaginei e ossei del Mare Mediterraneo. *Annali Mus. civ. Stor. nat. Giacomo Doria*, **74** : 156-185.

TORTONÈSE, E., 1964. The main biogeographical features and problems of the Mediterranean fish fauna. *Copeia*, **1** : 98-107.

DISCUSSION

de la communication de MM. PARIS et QUIGNARD

FONDS. — Avez-vous étudié l'abondance saisonnière des Poissons pêchés tous les mois et pouvez-vous confirmer que *Gobius minutus* est abondant dans le Bassin de Thau de l'automne jusqu'en février (comme l'indiquent MATHIAS et DOLIQUE).

QUIGNARD. — Nous n'avons pas étudié l'abondance saisonnière des Poissons du Bassin de Thau. Il n'est pas possible de confirmer les observations faites par MATHIAS et DOLIQUE sur l'abondance de *Gobius minutus*.

FONDS. — La pollution par les hydrocarbures des pétroliers a-t-elle une influence sur la variation d'abondance du benthos que vous avez observé ?

QUIGNARD. — Il existe certainement une influence de la pollution soit sur les animaux, soit sur leurs larves, mais elle est postérieure à l'étude que nous avons effectuée.

LI QUOC HONG. — L'étang du Prévost est-il en communication directe avec la mer ? A-t-on effectué le recensement des profondeurs de l'étang ? La valliculture est-elle empêchée par une situation juridique.

QUIGNARD. — L'étang du Prévost a été mis récemment en communication avec la mer (1966-1967). Le recensement n'a pas été fait. La valliculture n'existe pas en France.

FONDS. — Quelles espèces d'Atherinidés se trouvent dans le bassin de Thau ?

— Sur cette question de M. FONDS relative aux Athérines, M. QUIGNARD demande à M. KIENER s'il veut bien répondre, étant donné sa récente révision systématique de ces Poissons.

KIENER. — Dans cette région il existe deux Athérines, *Atherina hepsetus* aux affinités marines dominantes, surtout pêchées en mer, mais qui pénètrent aussi dans les eaux saumâtres encore fortement salées, donc dans l'Etang de Thau et *A. boyeri* (synonyme de *mochon*), espèce euryhaline par excellence, fréquente le long des côtes méditerranéennes, mais surtout très abondante dans les eaux saumâtres. Sa pêche est importante dans ces dernières et elle peut peupler des eaux dont la salinité peut descendre à moins de 2 gr/l. Il est évoqué le cas très particulier d'*Atherina riqueti* que ROULE avait trouvé dans la région de Toulouse dans le canal du Midi.

CHASSÉ. — Quelle importance relative joue le *Chrysophrys aurata* dans l'étang de Thau. AUDOUIN en fait une monographie.

QUINARD. — *Chrysophrys aurata* est un Poisson particulièrement abondant et ayant une grande importance économique locale.

BERNARD. — 1) Y a-t-il eu des essais de fertilisation artificielle ?
2) Y a-t-il eu des tentatives de valliculture commune en Adriatique ?

QUIGNARD. — Il n'y a aucun essai de fertilisation artificielle ni de tentative de valliculture dans le Bassin de Thau.

ÉTUDE QUANTITATIVE D'UN PEUPLEMENT DE SABLES FINS INFRALITTORAUX DE L'ÉTANG DE BERRE * ÉVALUATION DE LA PRODUCTION DE QUELQUES ESPÈCES

par Henri MASSÉ

Station marine d'Endoume, 13-Marseille, France

SUMMARY

The object of this study was to follow the evolution of a population of fine well calibrated sand in a salt-water lagoon when the hydrologic conditions undergo important variations. Two stations, 1 m and 3.5 m deep, have been followed during 1966, with 3 samplings spaced out from Spring to Winter.

During these observations, the most saline species disappeared while the euryhaline species remained. The numerically quantitative and weight analysis permits us to get an idea of the production in organic material by the most numerically important species. The result is that in spite of the important variation of salinity in this medium, the production is held at rather exceptional high rate, much more superior to the one which can be estimated in the open sea, in the western mediterranean.

Cette étude a été entreprise pour suivre l'évolution d'un peuplement au moment où le régime hydrologique de son biotope subit un bouleversement important. En effet, une usine hydro-électrique pouvant débiter 200 m^3/s d'eau douce a été mise en

* L'étang de Berre est situé à 30 km au nord-ouest de Marseille; il s'étend sur 15 000 ha et possède une capacité de 900 millions de m^3. Il communique avec la mer par un canal de 6 km de long et d'une profondeur de 10 m.

service au mois de mars 1966 dans la partie nord de l'étang de Berre. Son débit, variable avec les saisons, est minimum en été et maximum de l'automne au début du printemps; aussi, la première année de sa mise en service a entraîné une baisse notable de la salinité. Toutefois les valeurs les plus basses de la salinité n'ont été enregistrées qu'au cours des premiers mois de 1967. Ce premier bilan quantitatif, au moment de la mise en eau de l'usine, permettra de faire des comparaisons avec l'évolution biologique ultérieure de ces peuplements.

A. — TECHNIQUES

1. Prélèvements.

Les prélèvements sont effectués à l'aide d'une suceuse hydraulique (Massé, 1967) à raison de 5 prélèvements de 0,1 m² chacun par station. Le cylindre de référence qui sert à contrôler le prélèvement est enfoncé à une profondeur de 35 cm dans le sédiment, l'épaisseur de la couche prélevée et tamisée varie entre 25 et 30 cm.

Le plus souvent à cette profondeur on rencontre des lits de coquilles mortes très compacts qui marquent la limite de pénétration de la faune endogée. Le sac de prélèvement, après tamisage de la fraction sédimentaire fine est rempli de débris coquilliers et des animaux vivants de la macrofaune (taille supérieure ou égale à 2 mm). L'ensemble est fixé au formol neutre à 10 % et trié au laboratoire. A l'époque de l'installation massive des jeunes une série de 4 carottes de 0,28 cm² de section est effectuée pour évaluer le nombre d'individus moyen au mètre carré, on évite ainsi le tri et le comptage fastidieux de milliers d'individus de petite taille.

2. Détermination de la biomasse.

Une fois le tri terminé, les espèces sont séparées et comptées, les valeurs de la biomasse au mètre carré sont exprimées en poids sec de matière organique. Pour obtenir ces valeurs, les animaux à test calcaire ou à tégument imprégné de calcaire sont traités par une solution diluée d'acide chlorhydrique; les animaux limivores sont vidés de leur contenu stomacal. Pour les petites espèces difficiles à disséquer, une valeur moyenne du poids de sédiment contenu dans leur tube digestif est calculée. Cette dernière évaluation est faite sur une série d'individus qui sont pesés après un séjour de 48 heures à l'étuve à 100°; une fois connu le poids global, la matière organique est attaquée à l'aide d'un mélange oxydant (eau de Javel concentrée); après rinçage et séchage, le poids de sédiment est pesé, la différence entre le poids global et le poids du

résidu donne le poids de matière organique. Une fois débarrassées de leur élaboration calcaire et de leur contenu stomacal, les espèces sont passées à l'étuve. Le poids est considéré comme constant après 48 heures à 100°. Toutefois ceci n'est pas tout à fait exact, pour les gros Mollusques en particulier; les grosses espèces, riches en lipides, perdent encore quelques milligrammes si elles restent plus longtemps à l'étuve. La précision que l'on peut attendre de ces mesures sera limitée au décigramme pour les valeurs de la biomasse totale. Cependant, une précision plus grande a été recherchée pour le calcul des poids moyens individuels qui sont déterminés sur une série de 10 ou 100 individus maintenus 168 heures à l'étuve et pesés à 0,1 mg près. Cette précision est nécessaire car le poids moyen individuel sert au calcul de la production comme on le verra plus loin.

Trois sorties de prélèvements ont été effectuées au cours de l'année 1966; chacune a fait l'objet d'un prélèvement de la macrofaune, de sédiment, d'un échantillon d'eau pour déterminer la salinité, d'un relevé de température. Des sorties intercalaires ont donné lieu à des relevés de la température et à des mesures de la salinité.

B. — RÉSULTATS

1. Le milieu.

La zone sud-est de l'étang de Berre diffère nettement du reste de l'étang.

a) En raison de la nature sableuse des substrats, toute cette partie est en effet occupée par une plage de mode battu qui subit toutes les houles dues à l'action du vent dominant soufflant du nord-ouest.

b) En raison de la nature des eaux qui la baignent, et qui ont toujours été les plus salées de l'étang. C'est en effet dans cette zone que s'effectuait l'épandage des eaux marines salées (Mars, 1961), les eaux douces arrivent presque exclusivement dans la partie nord de l'étang.

Les deux stations étudiées ont été choisies dans l'axe de la plage du Jaï, respectivement à 1,5 m de profondeur (station I) et 3,5 m de profondeur (station II). Le choix de ces deux stations a été décidé après une reconnaissance préliminaire sur plusieurs radiales. Cette reconnaissance a permis de constater que les fonds inférieurs à 1 m de profondeur sont de mode très battu et renferment surtout des individus de la faune vagile qui peuvent se retirer plus profondément pendant les périodes de mauvais temps.

On y trouve aussi des individus adultes tels des Pélécypodes fouisseurs (Picard, 1965) qui ont été arrachés à leur biotope d'ori-

gine et qui sont là en transit, avant d'être, au prochain coup de vent, rejetés sur la plage. Il convenait donc de prélever à une profondeur supérieure à 1 m pour éviter cet aspect atypique du peuplement ne renfermant pas les stades jeunes des espèces de la faune endogée. La station I située à 1,5 m de profondeur constitue l'horizon supérieur du peuplement de ces sables fins.

D'autre part, la reconnaissance des différentes radiales a permis de constater que l'on passe d'un sable pur à un sable plus ou moins vaseux et de plus en plus riche en débris coquilliers vers 4,5 m à 5,5 m selon les radiales. La station II située à 3,5 m de profondeur représente l'horizon profond du peuplement de ces sables fins, horizon enrichi en espèces par rapport à celui de la station I.

Au point de vue de la salinité et de la température il n'y a guère de différence entre les deux stations, le tableau 1 donne une récapitulation des données moyennes ** pour l'année 1966. Le bouleversement du régime hydrologique de l'étang s'est traduit, dans la zone étudiée, par une baisse de la salinité. Celle-ci est passée de 30 à 32 ‰, valeurs moyennes dans cette portion de l'étang (H. Minas, 1961; M. Minas, 1965; F. Blanc *et al.*, 1967), à 20 et même 14 ‰ à la fin du printemps. Pendant l'été 1966, la salinité a remonté jusqu'à la valeur de 21 ‰ pour redrescendre pendant l'automne et l'hiver. La température subit de grands écarts allant de 0° pour les hivers très froids à plus de 26° pour les étés chauds (Febvre et Mars, 1966). Il convient de remarquer que les chutes de température pendant la période estivale peuvent être très importantes en amplitude en un temps très court (5° en 24 heures par exemple). sous l'influence du vent froid et sec du nord-ouest.

Nous pouvons déjà dire que seules les espèces euryhalines et eurythermes survivront dans les biotopes étudiés.

Une autre caractéristique des eaux est la pauvreté en oxygène dissous au niveau du fond, les pourcentages de saturation sont toujours inférieurs à ceux rencontrés en mer libre, même pour les eaux superficielles (M. Minas, communication personnelle). Toutefois, compte tenu de la faible profondeur des deux stations étudiées et de l'agitation fréquente de la couche superficielle (en moyenne moins de 70 jours de calme par an) nous pouvons considérer que ce facteur intervient peu pour les peuplements étudiés.

Enfin, pour en terminer avec les données physico-chimiques, une des conséquences de la forte teneur en nitrate et en phosphate des eaux de l'étang est qu'elles constituent un milieu à forte production organique (F. Blanc *et al.*, 1967). Depuis la mise en eau de l'usine hydroélectrique, la production primaire des eaux de l'étang a encore augmenté (M. Minas, communication personnelle).

** Je remercie Mme Minas qui a bien voulu me communiquer de nombreuses données sur l'état hydro-biologique des eaux de l'étang de Berre.

TABLEAU 1
Température et Salinité

Date	Température	Salinité	Date	Température	Salinité
3.II.1966	6°	31,8 °/oo	9.III.1966	10°	31,4 °/oo
21.III.1966	Mise en eau de l'usine		23.III.1966	9,6°	29,7 °/oo
7.IV.1966	12°	27,5 °/oo	4.V.1966	18°	20 °/oo
18.V.1966	17°	20,1 °/oo	23.V.1966	22°	20,1 °/oo
1.VI.1966	19°	18,3 °/oo	15.VI.1966	23°	14,6 °/oo
30.VI.1966	19°	17,8 °/oo	12.VII.1966	21°	17,8 °/oo
27.VII.1966	21°	18,5 °/oo	20.IX.1966	22°	22 °/oo
21.IX.1966	20°	21,7 °/oo	6.X.1966	19°	15,9 °/oo
20.X.1966	18°	19,6 °/oo	12.XII.1966	6°	13,6 °/oo

Au point de vue de la nature du substrat le sédiment correspond à un sable bien classé (graphique I). Je tiens à signaler que pour éviter le délicat problème soulevé par la présence d'une faune abondante de Pélécypodes et celle d'une importante fraction coquillière mélangée au sédiment, les échantillons analysés ont été au préalable passés dans un tamis de maille de 2 mm qui a retenu toutes les coquilles et les individus vivants.

En résumé, il s'agit d'un milieu aux conditions écologiques strictes. Les espèces qui accepteront ce biotope, euryhalines et eurythermes, sont, le plus souvent, des espèces sabulicoles suffisamment bien adaptées à la vie fouisseuse pour offrir une certaine résistance à l'arrachement lors des fortes houles. En contrepartie elles bénéficient d'un milieu riche en nourriture, en particulier un seston très abondant et nutritif pour les « suspensivores ». De plus, si l'on tient compte du fait que, malgré sa communication avec la mer, l'étang est un milieu relativement fermé, et que la localisation du biotope étudié qui se trouve dans le lit du vent dominant favorise le retour périodique des masses d'eau qui le baignent, on peut penser que le recrutement des espèces dont la larve a une phase planctotrophique a un rendement bien meilleur, la dispersion et même une perte importante de larves étant évitées.

2. LE PEUPLEMENT.

D'après les travaux antérieurs (MARS, 1961; PICARD, 1965; FEBVRE, 1968) deux types de peuplement correspondant respectivement aux deux stations étudiées dans ce travail ont été reconnus. La station I correspondait à la biocoenose des sables fins de haut niveau (PICARD, 1965; FEBVRE, 1968). La station II correspondait à un aspect appauvri de la biocoenose des sables fins bien calibrés (MARS, 1961; FEBVRE, 1968).

Depuis les modifications du milieu signalées plus haut, le peuplement a subi une évolution marquée par les faits suivants :

a)Disparition de certaines espèces non euryhalines : *Venus*

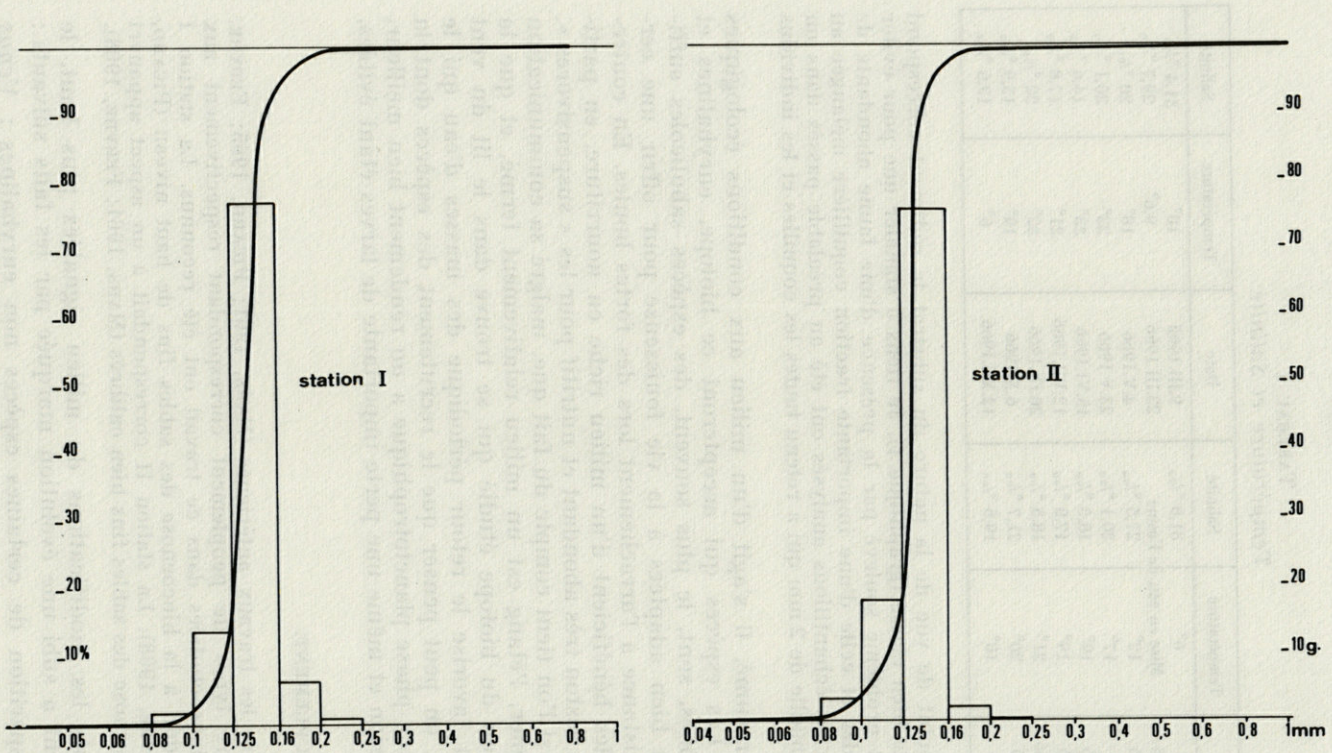


FIG. 1. — Analyse granulométrique. Histogramme et courbes cumulatives. (En ordonnées les pourcentages et les poids des refus de tamis. En abscisse, l'échelle des mailles des tamis est logarithmique).

gallina, Spisula subtruncata, Mactra corallina, Iphinoe inermis, Macropipus barbarus, Owenia fusiformis, Nephthys hombergi, Cereus pedunculatus.

b) Maintien et épanouissement d'espèces euryhalines : *Cardium glaucum, Lentidium mediterraneum, Tellina tenuis, Cyclonassa neritea, Spio decoratus.*

Les tableaux 2 et 3 donnent le détail des espèces récoltées, leur abondance numérique et la biomasse qu'elles représentent.

TABLEAU 2
Station I

	23.V.1966		20.IX.1966		12.XII.1966	
	Nb. ind.	Biomasse	Nb. ind.	Biomasse	Nb. ind.	Biomasse
Cereus pedunculatus	2	84				
Planaire	6	168	4	270	5	125
Capitellidae	38	110				
Glycera convoluta	152	852	98	714	55	955
Magelona papillicornis	4	16				
Phyllodoce sp.			+			
Spionidae	200	120		234	2.400	1.450
varia Polychètes		164				40
Cardium glaucum			16	2.038	15	110
Lentidium mediterraneum	1.370	7.300	91.100	11.622	61.795	95.855
Tapes decussatus					5	15
Tellina tenuis	1.166	25.300	754	31.394	1.170	51.475
Cyclonassa neritea	66	2.820	294	9.192	185	3.455
Eurydice sp.	18	20	26	14	80	65
Iphinoe inermis	56	8				
Parmysis helleri	4	/	22	/		
Siphonoecetes sabatieri	72	10				
Phoronis psammophila	40	88	4	/		
Totaux	3.194	37 g	92.318	55.2 g	65.710	153.5 g

Il est difficile de rattacher ces peuplements, de façon certaine, à des biocoenoses déjà décrites. On peut considérer que le peuplement de la station I n'est qu'un aspect appauvri du peuplement de la station II. La rigueur des conditions hydrodynamiques à la station I peut être considérée comme une barrière pour de nombreuses espèces de la station II.

Le caractère commun frappant de ces deux peuplements est la grande abondance des espèces *Tellina tenuis* et *Lentidium mediterraneum*, et la présence régulière de *Cyclonassa neritea, Glycera convoluta*. Dans sa tentative de classement des peuplements des substrats meubles infralittoraux, PÉRÈS (1967) reconnaît « la variété presque infinie de ces peuplements » et le caractère très provisoire de tels essais. De plus, le fait de s'adresser à un milieu lagunaire complique encore l'interprétation car les espèces de ces

TABLEAU 3

Station II

	23.V.1966		20.IX.1966		12.XII.1966	
	Nb. ind.	Biomasse	Nb. ind.	Biomasse	Nb. ind.	Biomasse
Cereus pedunculatus	20	646	18	544		
Némertes		106				
Planaires	2		+	204	5	100
Glycera convoluta	322	2.436	294	2.800	225	3.200
Nephthys hombergi	4	50	2	54		
Notomastus sp.	292	1.430	272	1.124		
Owenia fusiformis	6	74				
varia Polychètes		1.520		1.710		1.150
Cardium glaucum	12	4.940	652	68.048	325	57.745
Lentidium mediterraneum	44	54	18.948	8.904	89.640	115.185
Loripes lacteus	32	192	34	302	20	70
Mactra corallina	2	2.740	2	4.064		
Spisula subtruncata	6	1.200			5	1.190
Tapes aureus	66	31.620	22	1.916	10	2.395
Tapes decussatus	6	7.370	20	4.630	15	5.760
Tellina tenuis	4.132	58.320	5.218	130.960	42.985	136.995
Venus gallina			4	1.288		
varia Pélécypodes		420		126		1.135
Cyclonassa neritea	74	2.810	530	5.552	920	13.350
Iphinoe inermis	12	18				
Siphonoecetes sabatieri	52				35	20
Eurydice sp.			8	6	20	
Macropipus barbarus	2	1.532				
Phoronis psammophila	1.040	2.860	2.400	1.186	2.560	1.250
Labidoplax digitata	1	4.720				
Totaux	6.118	125 g	28.424	233,4 g	136.730	339,6 g

* Les *Spisula subtruncata* récoltées le 12-12-1966 sont presque mortes, les valves baillantes.

biotopes sont souvent des espèces vicariantes de celles des pures biocoenoses marines comme le montre Muus (1967). Toutefois, je considère ces peuplements comme des aspects particuliers de la biocoenose des sables fins de haut niveau puisque c'est à ce type de peuplement que Pérès (1967) rattache la zoocénose à *Lentidium mediterraneum* décrite par Vatova (1961) de l'Adriatique ainsi que la biocoenose à *Corbulomya maeotica* décrite par Bacescu (1957) de la Mer Noire.

Bien que Picard (1965) considère cette biocoenose comme purement marine et non liée à un abaissement de la salinité, la présence des espèces telles que *Lentidium mediterraneum* et *Tellina tenuis* dans les sables marins de haut niveau n'est elle pas liée à la présence d'eau interstitielle dessalée apportée par les nappes phréatiques, car ces espèces sont beaucoup plus abondantes lorsque leur biotope est baigné par des eaux polyhalines et même mésohalines. Je pense que ce type de peuplement est très proche du faciès sableux à *Cardium* du groupe hétérogène des peuplements superficiels à *Macoma*.

Les caractères essentiels de ces peuplements sont les suivants :

a) Un substrat sableux assez pur qui sous-entend un hydrodynamisme assez fort.

b) Une euryhalinité relative des espèces.

c) Une eurybathie relative des espèces (cas du peuplement de la Mer Noire qui est bien représenté jusqu'à 18 m de profondeur, Gomoiu (1966).

d) Les Echinodermes prédateurs sont absents ou très rares.

e) Les espèces sont quantitativement abondantes, ce qui est lié à la présence d'un milieu nutritif riche et au petit nombre des prédateurs.

f) La production de matière organique y est élevée.

Le peuplement typique serait un peuplement de milieu poly-mésohalin qui se trouve en mer libre très localisé dans le haut de l'étage infralittoral, là où les nappes phréatiques apportent leur influence avec un enrichissement en espèces plus sténohalines ou un remplacement d'espèces par leurs vicariantes poly-euhalines. Seule une étude détaillée des exigences physiologiques des espèces et de la valeur systématique de certaines distinctions d'espèces peut permettre d'avancer dans cette voie.

3. Evaluation de la production.

L'évaluation de la production est faite espèce par espèce et seulement pour les espèces les plus représentatives. La méthode de calcul (Massé, 1968) s'applique à une classe de taille d'individus.

Elle tient compte de l'accroissement des individus trouvés vivants à deux prélèvements consécutifs auquel s'ajoutent : d'une part, l'évaluation pondérale du recrutement qui a pu avoir lieu dans l'intervalle des prélèvements; d'autre part, soit l'accroissement présumé des individus qui sont morts dans l'intervalle de temps, soit l'accroissement présumé des individus qui ont immigré entre les deux prélèvements à la station étudiée. La formule de calcul de l'accroissement pondéral s'écrit : $(V_2 - V_1)(N_1 + N_2)/2$, où V_1 représente le poids moyen individuel lors du premier prélèvement, V_2 le poids moyen individuel lors du second prélèvement, N_1 et N_2 les nombres respectifs d'individus au mètre carré aux deux prélèvements.

Pour faciliter les calculs et simplifier leur présentation, les différentes données servant au calcul de la production sont regroupées dans les tableaux : 4, 5, 6, 7, ... Il s'agit du nombre d'individus au m² des différentes classes de taille (a, b, c ...), du poids moyen individuel, de la taille moyenne de ces différentes classes.

TABLEAU 4

Station I. — *Lentidium mediterraneum*

Dates	23.V.1966	20.9.1966				12.12.1966		
Classes	a	a	b	c	d	c	d	e
Tailles	8	9,5	6,5	3	1,5	7	5	2,5
Nombre ind.	1.370	500	3.500	17.100	70.000	9.680	46.060	6.105
Poids ind.	5,3	7,5	1,6	0,36	0,07	4	1,1	0,12

Les tailles sont exprimées en mm, le nombre d'individus correspond à 1 m² de surface, les poids sont exprimés en mg de poids sec.

Calcul de la production.

Classe a : accroissement de poids de mai à septembre
2,2 mg × 935 = 2 057 mg.

Classe b : recrutement entre mai et septembre
1,6 mg × 3 500 = 5 600 mg

Classe c : recrutement entre mai et septembre
0,36 mg × 17 100 = 6 156 mg.
Accroissement entre septembre et décembre
3,64 mg × 13 390 = 48 739 mg.

Classe d : recrutement entre mai et septembre
0,07 mg × 70 000 = 4 900 mg.
Accroissement entre septembre et décembre
1,03 mg × 58 000 = 59 770 mg.

Classe e : recrutement entre septembre et décembre
0,12 mg × 6 105 = 732 mg.

Soit une production totale de matière organique de 127,9 g/m² pour environ 7 mois.

TABLEAU 5

Station I. — *Tellina tenuis*

Dates	23.V.1966	20.IX.1966	12.XII.1966	
Classes	a	a	a	b
Tailles	13	15,5	16	5
Nombre ind.	1.166	754	1.090	80
Poids ind.	21,6	47,8	57,9	2

Calcul de la production.

Classe a : accroissement de mai à septembre
26,2 mg × 960 = 25 152 mg.
Accroissement de septembre à décembre
10,1 mg × 922 = 9 312 mg.

Classe b : recrutement de septembre à décembre
2 mg × 80 = 160 mg.

Soit une production de matière organique totale de 34,6 g/m² en 7 mois.

TABLEAU 6

Station I. — *Cyclonassa neritea*

Date	23.V.1966	20.IX.1966		12.XII.1966		
Classes	a	a	b	a	b	c
Tailles	11,5	12	5	12,5	10	6,5
Nombre ind.	66	132	162	10	65	110
Poids ind.	60	61,3	4,7	73	27,7	8,3

Calcul de la production.

Classe a : accroissement de mai à septembre
1,3 mg × 99 = 128 mg.
Accroissement de septembre à décembre
11,7 mg × 71 = 830 mg.

Classe b : recrutement de mai à septembre
4,7 mg × 162 = 761 mg.
Accroissement de septembre à décembre
23 mg × 113,5 = 2 610 mg.

Classe c : recrutement de septembre à décembre
8,3 mg × 110 = 913 mg.

Soit une production totale de matière organique de 5,2 g/m² en 7 mois.

TABLEAU 7

Station II. — *Lentidium mediterraneum*

Dates	23.V.1966	20.IX.1966		12.XII.1966		
Classes	a	b	c	b	c	d
Tailles	8	5	1,7	7	5	2
Nombre	44	4.578	14.370	7.960	64.970	16.710
Poids ind.	3,7	1,5	0,09	3,7	1,5	0,16

Calcul de la production.

Classe a : cette classe disparaît en septembre et faute de données sur sa croissance nous négligerons cette classe, peu importante numériquement et sur son déclin.

Classe b : recrutement de mai à septembre
1,5 mg × 4 578 = 6 867 mg.
Accroissement de septembre à décembre
2,2 mg × 6 269 = 13 791 mg.

Classe c : recrutement de mai à septembre.
0,09 mg × 14 370 = 1 293 mg.
Accroissement de septembre à décembre
1,41 mg × 39 670 = 55 935 mg.

Classe d : recrutement de septembre à décembre
0,16 mg × 16 710 = 2 673 mg.

Soit une production totale de matière organique de 80,5 g/m² pour 7 mois.

TABLEAU 8

Station II. — *Tellina tenuis*

Dates	23.V.1966	20.IX.1966	12.XII.1966	
Classes	a	a	a	b
Tailles	11	13	13,5	2,5
Nombre ind.	4.132	5.218	42.110	875
Poids ind.	14,1	26,1	30,6	0,4

Calcul de la production.

Classe a : accroissement de mai à septembre
12 mg × 4 675 = 56 100 mg.
Accroissement de septembre à décembre
4,5 mg × 23 664 = 106 488 mg.

Classe b : recrutement entre septembre et décembre
0,4 mg × 875 = 350 mg.

Soit une production totale de matière organique de 162,9 g/m² en 7 mois.

TABLEAU 9

Station II. — *Cyclonassa neritea*

Dates	23.V.1966	20.IX.1966		12.XII.1966		
Classes	a	a	b	a	b	c
Tailles	11,5	12	4	12	7	2,5
Nombre ind.	74	104	426	185	680	75
Poids ind.	42,8	44,4	2,1	45,7	10	0,7

Calcul de la production.

Classe a : accroissement de mai à septembre
1,6 mg × 89 = 142 mg.
Accroissement de septembre à décembre
1,3 mg × 144 = 187 mg.

Classe b : recrutement entre mai et septembre
2,1 mg × 426 = 894 mg.
Accroissement entre septembre et décembre
7,9 mg × 553 = 4 368 mg.

Classe c : recrutement entre septembre et décembre
0,7 mg × 75 = 52 mg.

Soit une production totale de matière organique de 5,6 g/m² en 7 mois.

TABLEAU 10

Station II. — *Cardium glaucum*

Dates	23.V.1966		20.IX.1966			12.XII.1966	
Classes	a	b	a	b	c	b	c
Tailles	30	12	35	19	10	22,5	16
Nombre ind.	10	2	2	650	50	305	20
Poids. ind.	411	20	708	103	10	167,6	50

Calcul de la production.

Classe a : accroissement de mai à septembre
297 mg × 6 = 1 782 mg.

Classe b : accroissement de mai à septembre
83 mg × 326 = 27 058 mg.
Accroissement de septembre à décembre
64,6 mg × 477 = 30 814 mg.

Classe c : recrutement de mai à septembre
10 mg × 50 = 500 mg.
Accroissement de septembre à décembre
40 mg × 35 = 1 400 mg.

Soit une production totale de matière organique de 61,5 g/m² en 7 mois.

TABLEAU 11

Station II. — *Tapes aureus*

Dates	23.V.1966			20.IX.1966			12.XII.1966	
Classes	a	b	c	b	c	d	c	d
Tailles	35	30	10	34,5	22	7	35	8
Nombre ind.	38	16	6	4	6	12	5	5
Poids ind.	378	300	8	363,5	71	3	475	4

Calcul de la production.

Classe a : accroissement de mai à septembre
Il ne peut être calculé par suite de la disparition de cette classe en septembre

Classe b : accroissement de mai à septembre
63,5 mg × 10 = 635 mg.
Cette classe disparaît en décembre.

Classe c : accroissement de mai à septembre
63 mg × 6 = 378 mg.
Accroissement de septembre à décembre
404 mg × 5,5 = 2 222 mg.

Classe d : recrutement de mai à septembre
3 mg × 12 = 36 mg.
Accroissement de septembre à décembre
1 mg × 8,5 = 8 mg.

Soit une production totale de matière organique de 3,2 g/m² pour 7 mois.

C. — DISCUSSION

En résumé, à la station I, la production totale de matière organique par les Mollusques qui représentent les espèces dominantes de cette station est évaluée à 167,7 g/m² pour 7 mois de l'année. A la station II, la production totale de matière organique par les Mollusques est évaluée à 313,7 g/m² pour 7 mois.

Ces évaluations confirment bien que la station I offre des conditions beaucoup plus rigoureuses que la station II; il n'y a guère que l'espèce *Lentidium mediterraneum* qui grâce à son long byssus (4 à 5 fois la longueur de l'animal) est bien adaptée à ce milieu dont elle fournit la plus grande part de la production. Les espèces plus volumineuses, comme *Tellina tenuis* et *Cardium glaucum*, ne peuvent pas résister à l'arrachement et sont roulées vers les hauts

niveaux puis rejetées sur la plage. Les valeurs élevées de la biomasse et le fait que les espèces rencontrées ont un cycle biologique allant de 1 an à 2 ans laissaient prévoir un taux de production important.

A titre de comparaison je citerai les valeurs moyennes des biomasses qui ont été mesurées dans des stations de sables fins en mer ouverte : stations correspondant à la station I : 3 g/m^2; stations correspondant à la station II : 5 g/m^2. Ces valeurs sont très éloignées de celles qui ont été mesurées dans l'étang de Berre, respectivement 81,9 g/^{2} à la station I et 232,6 g/m^2 à la station II (valeurs moyennes pour l'année 1966). Les animaux vivant dans les peuplements de mer libre ayant un cycle biologique comparable à ceux de l'étang, il est clair que la production de matière organique dans ces peuplements sera faible comparée à celle de l'étang.

En conclusion, ce milieu particulier de l'étang de Berre dont on connaissait la forte production des eaux, offre aussi une production benthique exceptionnellement élevée. On peut penser que les deux types de production sont étroitement liés car les animaux les plus abondants sont des « suspensivores » qui tirent leur nourriture de l'eau.

De plus, comme je l'ai déjà dit, l'étang est un milieu assez fermé où les masses d'eaux ne se renouvellent pas rapidement comme c'est le cas en mer ouverte. La perte des larves est donc très réduite et le rendement du recrutement est bien supérieur à celui des biotopes de mer ouverte.

Si l'on prend en considération le fait que les espèces qui contribuent de façon majeure à la production de matière organique sont euryhalines, on peut penser que ces valeurs élevées de la production se maintiendront dans les années à venir. Sans doute le développement du *Cardium glaucum* sera-t-il encore plus important alors que les *Tellina tenuis*, moins euryhalines, marqueront une régression, mais la production restera élevée. L'hydrologie de l'étang tendra à se régulariser sous la forme d'un cycle avec une phase de dessalure d'octobre à juin et une phase de ressalure de juin à septembre.

La question qui vient à l'esprit est de savoir à qui profite cette production de matière organique. Aucune recherche n'a été entreprise dans cette voie, le régime des Poissons péchés en abondance dans l'étang (Anguilles et Mulets) n'est pas bien connu, les déplacements trophiques encore moins. Il faut souligner que la menace permanente d'une pollution due au complexe pétrolier voisin n'encourage pas le développement de telles recherches tant sur le plan piscicole que conchylicole. La grande pollution de 1952 (500 tonnes de pétrole déversées dans l'étang) avait entraîné de la part des pouvoirs publics des mesures visant à supprimer les autorisations

de pêche (KIENER, 1967). Toutefois, le présent travail permet d'attirer l'attention sur les possibilités biologiques offertes par un tel milieu et invite à rechercher des possibilités d'exploitation de cette matière organique, soit par l'introduction d'un maillon trophique supplémentaire (Poissons) soit par l'exploitation directe au niveau de la production secondaire par la conchyliculture.

RÉSUMÉ

L'objet de cette étude était de suivre l'évolution d'un peuplement de sable fin bien calibré dans un étang marin, au moment où les conditions hydrologiques ont subi de grandes variations. Deux stations, à 1,5 m et 3,5 m de profondeur, ont été suivies pendant l'année 1966, à raison de 3 prélèvements échelonnés du printemps à l'hiver.

Au cours de ces observations, les espèces les plus marines ont disparu alors que les espèces euryhalines se sont maintenues. L'analyse quantitative numérique et pondérale permet de se faire une idée de la production de matière organique par les espèces les plus importantes numériquement. Il ressort que malgré la variation importante de la salinité dans ce biotope la production se maintient à un taux exceptionnellement élevé, bien supérieur à celui qui peut être évalué en mer libre dans la Méditerranée occidentale.

BIBLIOGRAPHIE

BACESCU, M. *et al.*, 1957. Les sables à *Corbulomya (Aloidis) maeotica* Mil. base trophique de premier ordre pour les Poissons de la Mer Noire. *Trav. Mus. Hist. nat. Gr. Antipa,* **I** : 305-374.

BLANC, F. *et al.*, 1967. Distribution et corrélation des principaux facteurs hydrobiologiques dans un milieu de forte production organique (étang de Berre), *Mar. biol.,* **I**, 1 : 43-55.

EMIG, C.C., 1968. Présence de *Phoronis psammophila* dans la Biocoenose des Sables Vaseux de Mode Calme. *Bull. Soc. Zool. Fr.,* **93** (1) : 115-126.

FEBVRE, J., 1968. Etude bionomique des substrats meubles de l'étang de Berre. *Recl Trav. Stn mar. Endoume,* **60** (44) : 297-355.

FEBVRE J. et MARS, 1966. Données nouvelles sur l'hydrologie de l'étang de Berre. *Recl Trav. Stn mar. Endoume,* **41** (57) : 17-23.

GOMOIU, M.T., 1966. Ecodynamique du Bivalve *Aloidis (Corbulomya) maeotica* Mil. de la mer Noire. *Trav. Mus. Hist. nat. Gr. Antipa,* **6** : 39-56.

KIENER, A. et R. LONGUEMARE, 1967. Evolution de l'étang de Berre en fonction des grands travaux d'équipement de l'électricité de France sur la Durance. *La houille blanche,* **5** : 507-513.

MARS, P., 1961. Recherches sur quelques étangs du littoral français de la Méditerranée et sur la faune malacologique. Paris : Univ. Fac. Sci. (Thèse).

MASSÉ, H., 1967. Emploi d'une suceuse hydraulique transformée pour les prélèvements quantitatifs dans les substrats meubles infralittoraux. *Helgoländer wiss. Meeresunters.*, **15** : 500-505.

MASSÉ, H., 1968. Evaluation de la production d'un peuplement benthique. *C.R. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris*, **266** : 713-715.

MINAS, H., 1961. Quelques données hydrologiques sur l'étang de Berre. *Recl Trav. Stn mar. Endoume*, **23** (37) : 5-17.

MINAS, M., 1965. Aperçu hydrologique préliminaire sur l'étang de Berre. *Recl Trav. Stn mar. Endoume*, **37** (53) : 3-9.

MUUS, B.J., 1967. The fauna of danish estuaries and lagoons. Distribution and ecology of the dominating species in the shallow beaches of the mesohaline zone. *Meddr. Danm. Fisk. -og Havunders*, N.S., **5** (1) : 1-316.

PÉRÈS, J.M., 1967. Les biocoenoses benthiques dans le système phytal. *Recl Trav. Stn mar. Endoume*, **52** (58) : 4-113.

PICARD, J., 1965. Recherches qualitatives sur les biocoenoses marines des substrats meubles dragables de la région marseillaise. *Recl Trav. Stn mar. Endoume*, **52** (36) : 158 p.

VATOVA, A., 1949. La fauna bentonica dell'Alto et Medio Adriatica. *Nova Thalassia*, **1** (3).

VATOVA, A., 1961. Sulla zoocenosi *Lentidium* delle acque peciloaline del Mediterraneo. *Atti Accad. naz. Lincei Rc.*, ser. VIII, **31** (5) : 314-315.

DISCUSSION
de la communication de H. MASSÉ

CHASSÉ. — A-t-on observé de fortes fluctuations du taux de croissance au cours des saisons, auquel cas les productions présentées seraient plus difficiles à généraliser à toute l'année ? En Manche les Lamellibranches ne croissent pratiquement pas pendant la saison froide.

MASSÉ. — Mon étude porte sur 7 mois de l'année et ne concerne pas les mois froids où il n'y a pas de croissance. Pour le reste de l'année il est divisé en deux périodes et la production est calculée pour chaque période.

ELKAIM. — Le facteur salinité est-il le seul facteur qui intervient dans la disparition des espèces ? N'y a-t-il pas des modifications de granulométrie ?

MASSÉ. — La granulométrie demeure inchangée : ce sont des sables.

AMOUREUX. — Où a été mesurée la salinité ? Eau superficielle et circulante ou bien interstitielle.

MASSÉ. — Eau libre au-dessus du sédiment.

HONDT. — Vos recherches ont trait à l'influence de la dessalure sur la macrofaune. Une étude parallèle a-t-elle été entreprise sur la microfaune de l'étang de Berre ?

MASSÉ. — Hèlas non, ce serait certainement très intéressant.

VILQUIN. — Avez-vous des références quant aux variations de salinité lors des années précédant 1966, année de vos observations ?

MASSÉ. — Oui, les valeurs moyennes de la salinité étaient de 30 à 32 %. Pendant les années antérieures, je donne quelques références des auteurs qui ont étudié ces variations.

THE FACTORS AFFECTING THE DISTRIBUTION OF THE COPEPOD FAUNA OF SUPRA-LITTORAL ROCKPOOLS

by M. E. CLARK
Department of Zoology - Queen's University - Belfast - Ireland

SOMMAIRE

La faune des flaques supralittorales est exposée à des fluctuations soudaines et violentes d'environnement. Les études au laboratoire pour déterminer la sensibilité à la salinité et à la température de trois espèces d'Harpacticoïdes des flaques supralittorales : *Tigriopus brevicornis* Müller, *Mesochra lillejeborgi* Boeck et *Nitocra spinipes* Boeck, montrent que la salinité est le facteur qui influence la distribution des Copépodes.

INTRODUCTION

The fauna of supra-littoral rockpools is subjected to sudden and violent fluctuations of the environment. The literature contains much detailed information on the nature and causes of these fluctuations (GANNING, 1966; IGARASHI, 1959; ISSEL, 1914; JÄRNEFELT, 1940; KUENEN, 1939; LEGENDRE, 1923, 1930; LINBERG, 1944; McGREGOR, 1965; NAYLOR and SLINN, 1958; PYEFINCH, 1943; REUTER, 1961; VACELET, 1959, 1963, etc.) and in many cases information is included on the effect of these factors on the faunal composition of the pools. However, apart from the work of GANNING (1967), MATUTANI (1961), RANADE (1957) and a few others, very little experimental work has been carried out on the responses of supra-littoral rockpool organisms to their environment.

During an investigation of supra-littoral rockpool populations at Greg Ness, Aberdeen, Scotland in 1965 and 1966, it was noticed that the distribution of the harpacticoid copepod populations appeared to be correlated with the salinity range of the pools (CLARK, 1968). Four species of harpacticoid copepod were found; *Tigriopus brevicornis* Müller, *Mesochra lilljeborgi* Boeck, *Nitocra typica* Boeck and *Nitocra spinipes* Boeck. RANADE (1957) showed that *Tigriopus fulvus* (Fischer) (for a discussion of the systematic status, see CLARK, 1968, can survive in water of salinity from 4.2 ‰ to 90 ‰ for at least 15 days and can recover from higher salinities depending on the period of exposure, as well as from temperatures from 32 °C to 41.8 °C depending on the salinity. These conditions cover the whole range of salinity to which *T. brevicornis* was subjected in the field at Greg Ness, while the temperatures are far in excess of any recorded in that region and probably in the British Isles (CLARK, 1968). *M. lilljeborgi, N. typica* and *N. spinipes* have been classed as euryhaline organisms but the degree to which they can tolerate salinity fluctuations appears to vary (GURNEY, 1932; LINT, 1924; LANG, 1948).

The experiments described here were carried out to determine the upper and lower lethal salinities and temperatures of each species of harpacticoid copepod found in the pools. Unfortunately, insufficient numbers of *N. typica* were obtained to give a reliable result and experiments with this copepod were abandoned.

MATERIALS AND METHODS

Copepods were collected from rockpools and maintained in sea water of 33.5 ‰ at 10 °C for two days without food. A range of salinities from 0 ‰ to 96 ‰ was prepared by diluting filtered sea water with distilled water for low salinities and by slow evaporation for the high salinities. This method of obtaining hypersaline water was used because it closely paralleled conditions in the field and it was thought that it would provide a better indication of behaviour under natural conditions than salt added to sea water would.

The salinities were determined by silver nitrate titration and the oxygen content of the water was determined by micro-Winkler technique using the FOX and WINGFIELD (1938) syringe and an Agla micro-burette. Oxygen contents were found to lie between 20 % and 25 % saturation which is extremely low when compared with environmental conditions (CLARK, 1968) and may have had some effect on the behaviour of the animals.

Thirty female and thirty male copepods of each species were transferred to 120 mls. of each salinity. In the case of *M. lilljeborgi* and *N. spinipes* the experiment was duplicated; one series was

kept at 10 °C and the other at 25 °C. *T. brevicornis* was maintained at a series of temperatures from 5 °C to 30 °C.

For the first two days the bowls were observed at frequent intervals and after two days at 24 hour intervals. The experiments were maintained for 10 days as it had been previously determined that the copepods could survive for 10 days without food. The criterion adopted for distinguishing between dead and living copepods was their posture; when the abdomen was flexed at right angles to the cephalothorax the copepods never recovered after they were transfered to normal sea water.

RESULTS AND DISCUSSION

The results have been expressed as the time taken to reach 50 % mortality at each salinity and temperature (Figs. 1 and 2). One of the first things to emerge is the greater tolerance of both salinity and temperature by the females than by the males. This was particularly true in the case of *Tigriopus* and *Mesochra*. MATUTANI (1961) observed similar behaviour in *Tigriopus japonicus* Mori.

At low temperatures the mortality rate depended on the salinity. As the temperature rose the mortality rate increased. Therefore, at 10 °C *T. brevicornis* can survive for an indefinite period in salinities from 9 °/₀₀ to 86 °/₀₀ but at 25 °C, only females can survive indefinitely in 33.5 °/₀₀, and at 30 °C even females only survive for short periods.

Each species exhibited a different range of salinities at which they could survive the full length of the experiment (Table 1). *T. brevicornis* showed a very wide salinity tolerance range up to 20 °C from hyposaline to hypersaline water. However, Fig. 1 shows that death occurred more quickly in hyposaline water than in hypersaline water as the temperature rose. At 25 °C, 50 % of the female copepods were dead in 2.6 days at 9 °/₀₀ while this limit took four days to reach at 86 °/₀₀. *M. lilljeborgi* displayed a very narrow salinity and temperature tolerance range (Fig. 2 A). *N. spinipes* (Fig. 2 B) was not able to tolerate hypersaline conditions for any length of time; 2.3 °/₀₀ - 35 °/₀₀ at 10 °C and 2.3 °/₀₀ - 17.3 °/₀₀ at 25 °C. The mortality rate was similar at both 10 °C and 25 °C.

The specimens used in the experiments were acclimatized at 10 °C to 33.5 °/₀₀ sea water and no experiments were conducted from higher or lower acclimation temperatures or salinities. Experiments of this nature may have altered the 50 % mortality time and

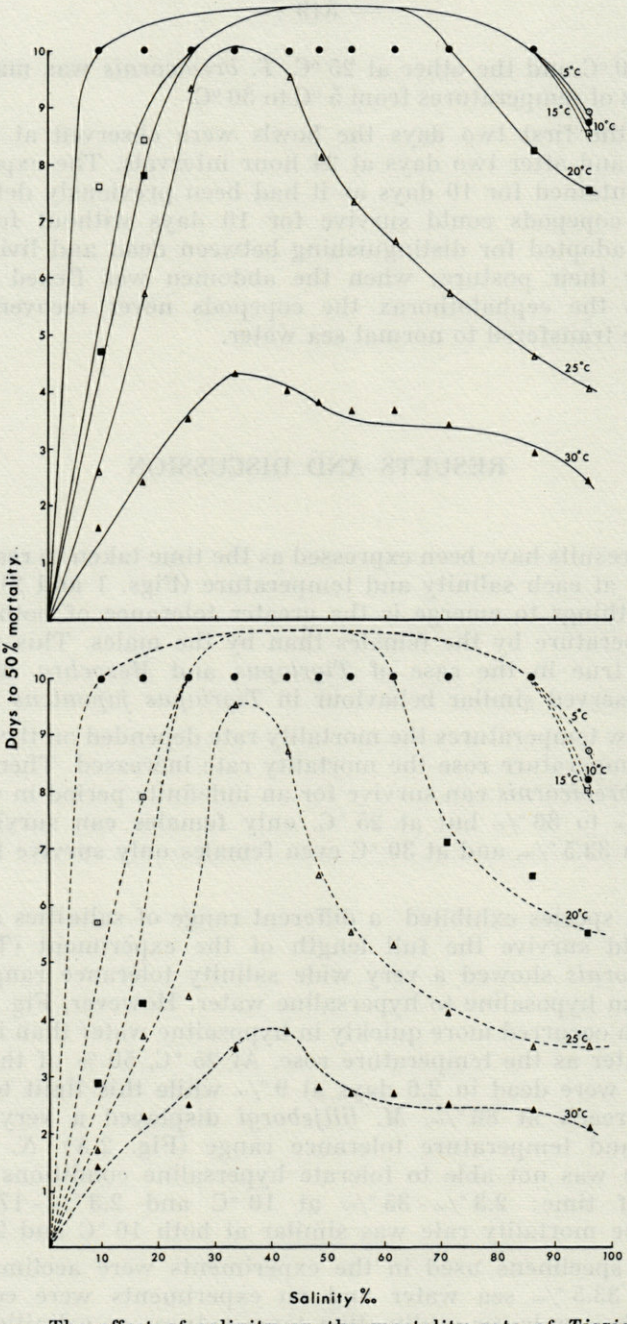


FIG. 1. — The effect of salinity on the mortality rate of *Tigriopus brevicornis* at 5 °C, 10 °C, 15 °C, 20 °C, 25 °C and 30 °C. Upper figure - females; lower figure - males.

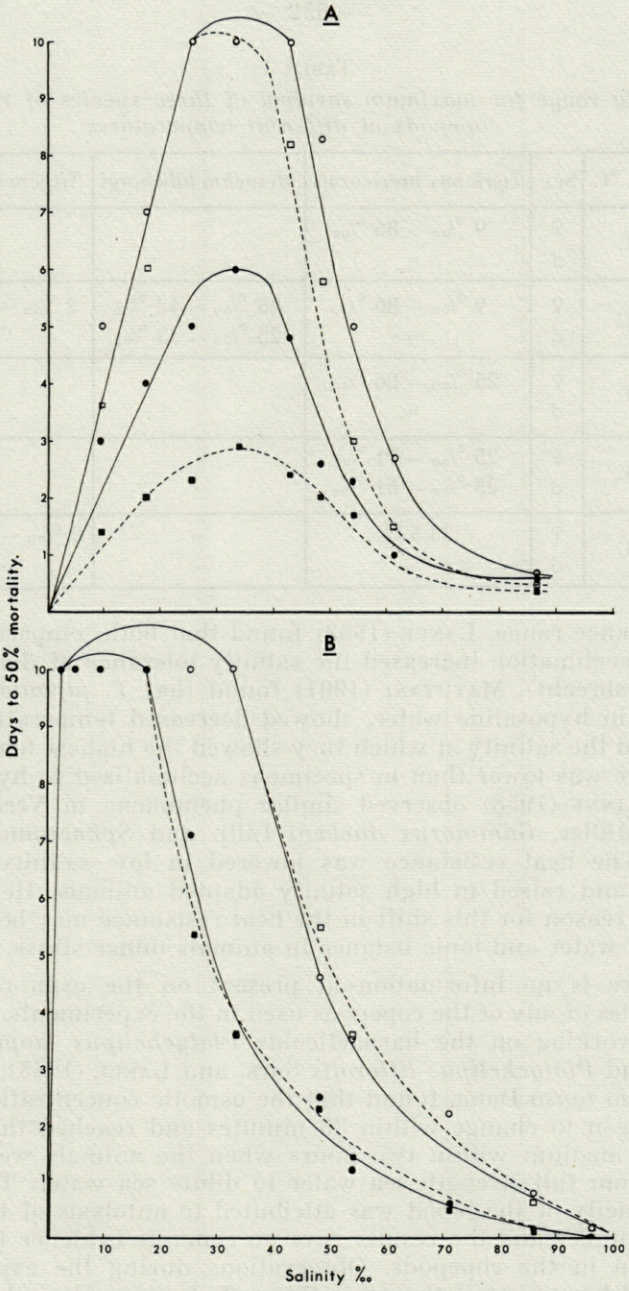


FIG. 2. — (A) The effect of salinity on the mortality rate of male (--------) and female (——) *Mesochra lilljeborgi* at 10 °C (□, ○) and 25 °C (■, ●).
(B) The effect of salinity on the mortality rate of male (-------) and female (——) *Nitocra spinipes* at 10 °C (□, ○) and 25 °C (■, ●).

TABLE 1

Salinity range for maximum survival of three species of rockpool copepods at different temperatures

Temp. °C	Sex	*Tigriopus brevicornis*	*Mesochra lilljeborgi*	*Nitocra spinipes*
5°C	♀	9 ‰ – 86 ‰		
	♂	"		
10°C	♀	9 ‰ – 86 ‰	25 ‰ – 42 ‰	2 ‰ – 35 ‰
	♂	"	25 ‰ – 33 ‰	"
15°C	♀	25 ‰ – 86 ‰		
	♂	"		
20°C	♀	25 ‰ – 71 ‰		
	♂	25 ‰ – 61 ‰		
25°C	♀	33.5 ‰	–	2 ‰ – 17 ‰
	♂	–	–	"

the tolerance range. LANCE (1963) found that both temperature and salinity acclimation increased the salinity tolerance of *Acartia bifilosa* (Giesbrecht). MATUTANI (1961) found that *T. japonicus*, acclimatized in hyposaline water, showed decreased temperature resistance and the salinity at which they showed the highest temperature resistance was lower than in specimens acclimatized to hypersaline water. KINNE (1958) observed similar phenomena in *Nereis diversicolor* Müller, *Gammarus duebeni* Lillj. and *Sphaeroma hookeri* Leach. The heat resistance was lowered in low salinity adapted animals and raised in high salinity adapted animals. He suggests that one reason for this shift in the heat resistance may be the alteration of water and ionic balance in animals under stress.

There is no information at present on the osmo-regulatory capabilities of any of the copepods used in the experiments. BARNETT (1959), working on the harpacticoids *Platychelipus laophontoides* Brady and *Platychelipus littoralis* Sars, and LANCE (1965), working on *Acartia tonsa* Dana, found that the osmotic concentration of the blood began to change within 30 minutes and reached that of the external medium within two hours when the animals were transferred from full strength sea water to dilute sea water. The slight hypertonicity of the blood was attributed to autolysis of the tissue in the samples and the results gave no concrete evidence for osmoregulation in the copepods. Observations during the experiments described here suggest the same thing. *T. brevicornis* and *M. lilljeborgi* frequently burst in distilled water and all three species went into a coma in hypersaline water shortly before death.

The experiments described here support the conclusion that salinity has an important effect on the distribution and survival of supra-littoral rockpool harpacticoids. The maximum and minimum salinity ranges at 10 °C lie within the range observed in the pools. The salinity of the pools at temperatures greater than 10 °C was frequently higher than the maximum salinity tolerated in the experiments and salinity may have an adverse effect on the population density during the summer months when the temperature is high (CLARK, 1968). However, as was stated above, slow changes in salinity or rapid changes lasting only for a short time might enable the copepods to tolerate a greater range of salinities than they did in the experiments. It is also probable that food may be important in enabling the copepods to survive for longer periods in adverse conditions.

It wish to thank Dr. D.T. GAULD his advice and encouragement. The work was carried out during the tenure of an S.R.C. Research Studentship.

SUMMARY

The fauna of supra-littoral rockpools is subjected to sudden and violent fluctuations of the environment. A laboratory investigation of the salinity and temperature requirements of three species of harpacticoid copepod, *Tigriopus brevicornis* Müller, *Mesochra lilljeborgi* Boeck and *Nitocra spinipes* Boeck, from supra-littoral rockpools indicates that salinity is the dominant factor controlling their distribution.

REFERENCES

BARNETT, P.R.O., 1959. The ecology of harpacticoids on a mudflat with particular reference to *Platychelipus*. Ph. D. Thesis, University of Southampton.

CLARK, M.E., 1968. The ecology of supra-littoral rockpools with special reference to the copepod fauna. Ph. D. Thesis, University of Aberdeen.

FOX, H.M. and C.A. WINGFIELD, 1938. A portable apparatus for the determination of oxygen dissolved in a small volume of water. *J. exp. Biol.*, **15**: 437-445.

GANNING, B., 1966. Short time fluctuations of the microfauna in a rockpool in the northern Baltic proper. *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh.*, Sonderband **2**: 149-154.

GANNING, B., 1967. Laboratory experiments in the ecological work on rockpool animals with special notes on the ostracod *Heterocypris salinus*. *Helgoländer wiss. Meeresunters.*, **15** : 27-40.

GURNEY, R., 1932. British Fresh-water Copepoda, Vol. 2 (Harpacticoida). *Ray Soc. Publs.*, 336 p.

IGARASHI, S., 1959. On the relationship between environmental conditions of tide pools and the *Tigriopus* population. *Bull. biol. Stn Asamushi*, **9** : 167-171.

ISSEL, R., 1914. Vita latente per concentrz. dell'acqua e biologia delle pozze di scogliera. *Mitt. Zool. Stn Neapel*, **22** : 191-225.

JÄRNEFELT, H., 1940. Beobachtungen über die Hydrologie einiger Schärentümpel. *Verh. int. Verein. theor. angew. Limnol.*, **9** : 79-101.

KINNE, O., 1958. Adaptation to salinity variations — some facts and problems. *In* « Physiological adaptation », Ed. C.L. Prosser. Ronald Press, New York, pp. 92-105.

KUENEN, D.J., 1939. Zur Kenntnis der stehenden Kleinigewässern auf den Schäreninseln. *Memo. Soc. Fauna Flora fenn.*, **15** : 16-22.

LANCE, J., 1963. The salinity tolerance of some estuarine planktonic copepods. *Limnol. Oceanogr.*, **8** : 440-449.

LANCE, J., 1965. Respiration and osmotic behaviour of the copepod *Acartia tonsa* in diluted sea water. *Comp. Bioch. Physiol.*, **14** : 155-165.

LANG, K., 1948. Monographie der Harpacticiden. 2 vol., Nordiska Bokhandeln, Stockholm, 1682 p.

LEGENDRE, R., 1923. Variations de concentrations des ions hydrogène de l'eau des mares supralittorales à *Harpacticus fulvus*. *C.R. Soc. Biol.*, Paris, **89** : 722-744.

LEGENDRE, R., 1930. Sur les limites des variations du milieu marin compatibles avec la vie d'*Harpacticus fulvus*. *C. r. Séanc. Soc. Biol.*, **105** : 264-266.

LINDBERG, H., 1944. Okologish-geographische Untersuchungen zur Insectenfauna der Felsentümpel an den Küsten Finnlands. *Acta zoo. fenn.*, **41** : 1-178.

LINT, G.M. de, 1924. De Copepoden, Cladoceren en Ostracoden von het zoete en brakke Water van Nederland en haar Beteekenis als Vischvoedsel. *Verh. Rapp. Rijksinst. VisshOnderz*, vol. 1.

MATUTANI, K., 1961. Studies on the heat resistance of *Tigriopus japonicus*. *Publs Seto mar. biol. Lab.*, **9** : 379-411.

McGREGOR, D.D., 1965. Physical ecology of some New Zealand supralittoral pools. *Hydrobiologia*, **25** : 15-25.

NAYLOR, E. and D.J. SLINN, 1958. Observations on the ecology of some brackish water organisms in pools at Scarlett Point, Isle of Man. *J. Anim. Ecol.*, **27** : 15-25.

PYEFINCH, K.A., 1943. The intertidal ecology of Bardsey Island, North Wales, with special reference to the recolonization of rock surfaces and the rock pool environment. *J. Anim. Ecol.*, **12** : 82-108.

RANADE, M.R., 1957. Observations on the resistance of *Tigriopus fulvus* Fischer) to changes in temperature and salinity. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **36** : 115-119.

REUTER, J., 1961. Einige faunistiche und ökologische beobachtungen über felsentümpel-ziliaten. *Acta zoo. fenn.*, **99** : 1-42.

VACELET, E., 1959. Étude physico-chimique des flaques supralittorales à salinité variable. — Relations avec les peuplements. *Recl Trav. Stn mar. Endoume*, **29** : 5-88.

VACELET, E., 1963. La richesse en éléments nutritifs en période estivale dans les cuvettes à salinité variable. *Recl Trav. Stn mar. Endoume*, **29** : 11-19.

DISCUSSION

following the paper by M.E. CLARK

BERNARD. — Did you observe the number of eggs laid by female copepods at different salinities, in order to estimate precisely the influence of this factor on the reproduction rate ?

CLARK. — No. The rate of egg production was not measured in different salinities. However, there is evidence that salinity does affect egg production as a result of its influence on the rate of food intake.

MCLUSKY. — I noticed that your salinity tolerance experiments were performed without food. In experiments on *Corophium volutator*, I have found that the presence of food strongly extended the range of salinities which the animals survive.

CLARK. — It is possible that food would extend the range of salinities survived. However, in the case of *T. brevicornis* feeding ceases in salinities above 86 ‰ and the copepods go into " salt coma ". It is more likely that the survival time would be extended by the presence of food within the salinity range given at each temperature.

FONDS. — Taking 50 % mortality as a measurement of salinity tolerance seems to be a rather doubtful method because time is involved in such a way that it appears that you are measuring in fact " dying time " related to " temperature "; would it not be better to use " successful ecdysis " or " successful propagation " as a measure of salinity tolerance ?

CLARK. — There are two ways in which salinity tolerance may be measured; a measure of the salinity range within which the organism will reproduce and develop from egg to adult or a measure of the survival of a particular stage of the life cycle in different salinities. The results may not be the same in both cases. I measured the salinity range within which the adults could survive at different temperatures.

WEBER. — Would you say that over the entire range of temperatures tested the survival was better when the salinities held an inverse relationship to the temperatures ?

CLARK. — The salinity tolerance range was greater for all three species at low temperatures than at high temperatures.

INFLUENCE DES VARIATIONS DE SALINITÉ SUR LE MILIEU INTÉRIEUR DE *MUGIL AURATUS* RISSO

par Alain FEBVRE
Station Marine d'Endoume, 13-Marseille-7e, France

SUMMARY

The variations of some constituants osmotically active are studied in the muscle and the blood of young mullets (fingerlings) which have been living in different conditions of salinity.

In the muscle, the percentage of water is about the same when salt concentration of the surroundings decreases, potassium and particularly the free amino-acids seem to be the most active elements in the isosmotic intracellular regulation, these elements preventing the movements of water between the cells and the blood.

In the blood, the sodium content decreases weakly when the salt concentration of water decreases, specially when the salinity is under 5 p. 1000. The ionic concentration in the blood decreases but not in the same proportion as that in the water (anisosmotic extracellular regulation).

INTRODUCTION

Lors du transfert d'un Poisson marin euryhalin d'eau de mer en eau douce, différents phénomènes surviennent pour permettre à l'animal de survivre.

En eau de mer, l'animal doit lutter contre un envahissement par les sels et des pertes d'eau; en eau douce il doit lutter contre un envahisse-

ment par l'eau et des pertes en électrolytes. Différents organes participent à ces mécanismes, particulièrement le rein et la branchie.

Lorsqu'un Poisson est soumis à une diminution de la salinité de son environnement, le point de congélation du sérum diminue mais la régulation anisosmotique extracellulaire permet de minimiser les effets des variations brutales, en électrolytes, du milieu extérieur.

La variation de la dilution du sérum devrait entraîner des variations de volume au niveau cellulaire, mais un autre processus régulateur semble entrer en jeu : la régulation isosmotique intracellulaire; ce phénomène important chez les Invertébrés (Florkin, 1962) n'a été que récemment mis en évidence chez des Téléostéens (Lange et Fugelli, 1965).

Nous avons suivi ces mécanismes chez un Poisson marin eurythalin : *Mugil auratus*, en déterminant le taux des divers constituants osmotiquement actifs du muscle et du sérum au cours de la dessalure.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Pour ce travail, nous avons utilisé des animaux immatures, ce qui permet de faire abstraction du contexte génital. Une centaine d'individus, de longueur totale comprise entre 9 et 15 cm, pêchés au filet non maillant, l'épervier, le long du littoral marseillais, sont acclimatés pendant une semaine à raison d'une vingtaine par aquarium de 400 litres, sous eau de mer courante.

La baisse de salinité est réalisée par addition progressive et régulière d'eau de ville après arrêt de l'arrivée d'eau de mer. Une forte aération assure l'oxygénation et le mélange des eaux. La dessalure est poursuivie lentement 2 à 6 jours selon le niveau choisi, la dilution finale est maintenue 2 jours. Les animaux ne sont pas nourris pendant l'expérience.

Le sang est prélevé par ponction intra-cardiaque, coagulé et centrifugé faiblement, le sérum est séparé du caillot le plus tôt possible.

Un échantillon de muscle latéral blanc (0,5 à 1g) est prélevé et sa teneur en eau est déterminée après lyophilisation jusqu'à poids constant.

Le sodium et le potassium sont dosés par spectrophotométrie de flamme après dilution convenable du sérum et du muscle hydrolysé par l'acide nitrique.

Les acides aminés libres sanguins sont dosés après déprotéinisation par l'acide sulfosalicylique; dans le muscle ils sont extraits par broyage dans un tampon citrate pH 2,2 (Gerritsen *et coll.*, 1964) puis dosés par colorimétrie après réaction avec la ninhydrine.

Les résultats sont ensuite analysés statistiquement et les droites de régression calculées par la méthode des moindres carrés.

RÉSULTATS

Muscle.

Dans le muscle, le pourcentage d'eau augmente très faiblement (76,8 p. cent à 78,2 p. cent) lors du transfert des animaux de l'eau de mer (S = 36 p. mille) en eau diluée (S = 2 p. mille), la courbe de régression des variations de la teneur en eau du muscle sur la salinité est une droite d'équation :

$$Y = -0{,}042\,X + 78{,}430$$

l'analyse de variance n'indique pas de signification statistique dans les limites des salinités envisagées (Fig. 1).

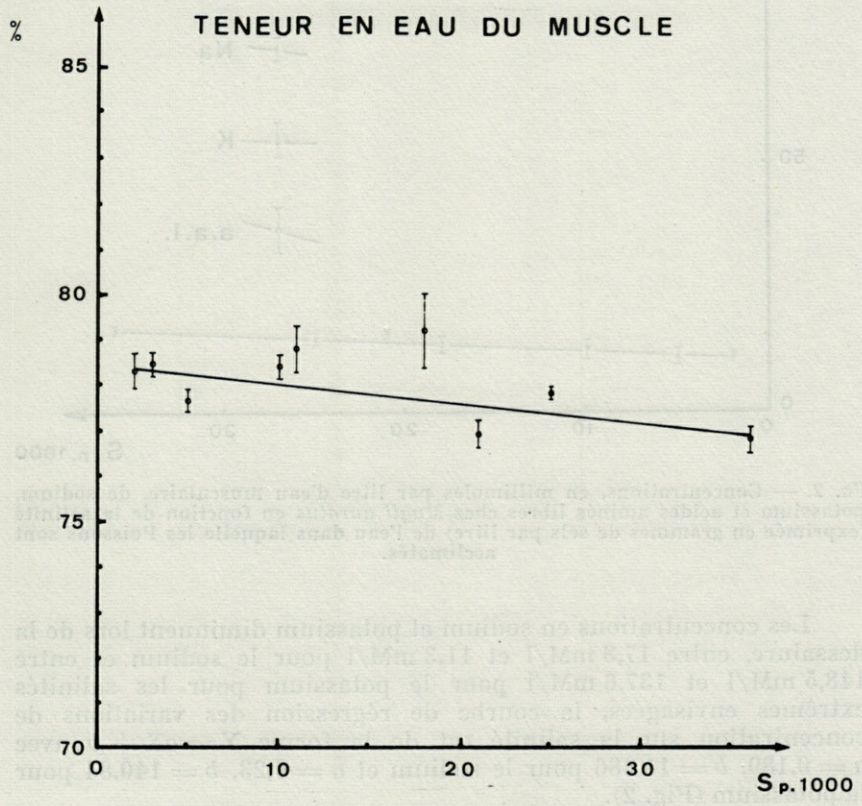
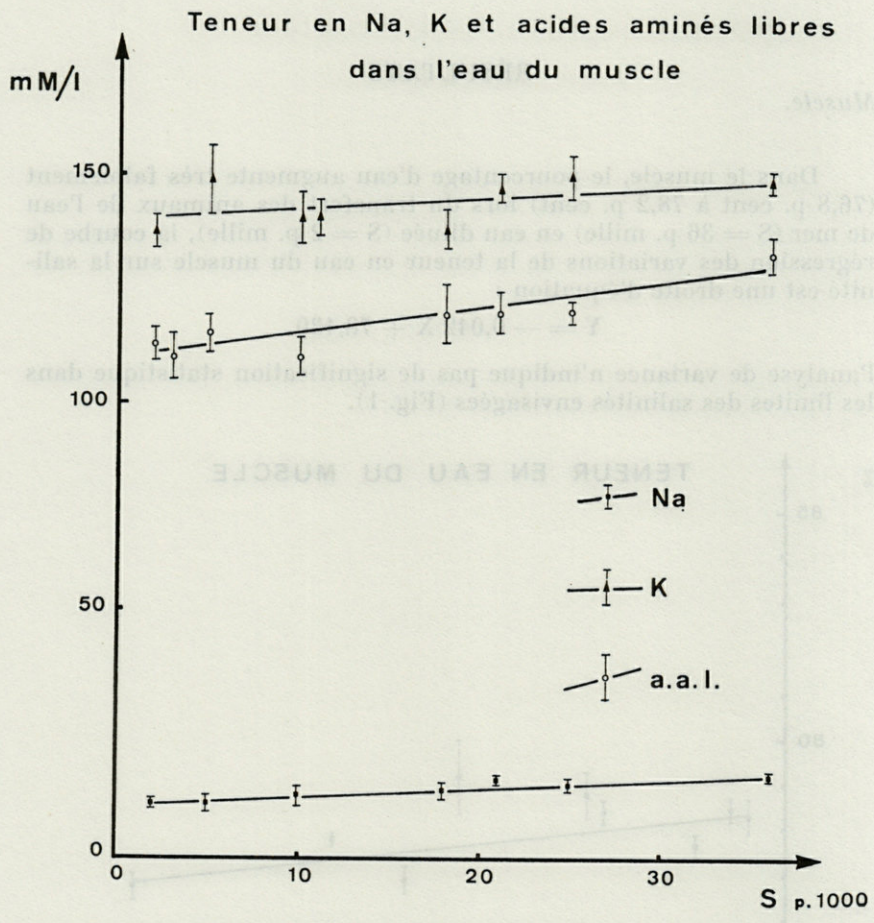


FIG. 1. — Pourcentage d'eau contenue dans le muscle frais de *Mugil auratus* en fonction de la salinité (exprimée en grammes de sels par litre) de l'eau dans laquelle les Poissons sont acclimatés.



FG. 2. — Concentrations, en millimoles par litre d'eau musculaire, de sodium, potassium et acides aminés libres chez *Mugil auratus* en fonction de la salinité (exprimée en grammes de sels par litre) de l'eau dans laquelle les Poissons sont acclimatés.

Les concentrations en sodium et potassium diminuent lors de la dessalure, entre 17,8 mM/l et 11,3 mM/l pour le sodium et entre 148,5 mM/l et 137,6 mM/l pour le potassium pour les salinités extrêmes envisagées, la courbe de régression des variations de concentration sur la salinité est de la forme $Y = aX + b$ avec $a = 0{,}189$, $b = 11{,}386$ pour le sodium et $a = 0{,}23$, $b = 140{,}84$ pour le potassium (Fig. 2).

Les acides aminés libres, très importants chez les animaux conservés en eau de mer, ont une concentration décroissante de

132,8 mM/l pour 36 p. mille à 109,9 mM/l pour 2 p. mille, la droite de régression est :

$$Y = 0{,}61\ X + 108{,}84$$

Sérum.

Dans le sérum, la teneur en sodium décroît de 36 p. mille à 2 p. mille de salinité selon la droite de régression :

$$Y = 0{,}84\ X + 142{,}11$$

avec pour limites 173 mM/l et 137,5 mM/l.

Les teneurs en potassium et en acides aminés libres, quantitativement peu importantes dans ce compartiment, augmentent en eau de mer diluée de 2,26 mM/l à 6,36 mM/l pour le potassium et de 5 mM/l à 7 mM/l pour les acides aminés libres (Fig. 3).

DISCUSSION

Le pourcentage d'eau musculaire paraissant être une constante le volume cellulaire ne doit varier que dans de très faibles limites à l'échelle de l'expérience effectuée. Soulignons toutefois que la stabilisation de 2 jours à la salinité finale peut masquer un phénomène intermédiaire, que LANGE et FUGELLI (1965) appellent « l'étape osmotique » et « l'étape intermédiaire ». Pendant ce délai les cellules établiraient l'isotonicité avec le liquide extra-cellulaire par dilution, avant de rétablir leur volume par ajustement de la concentration des constituants osmotiquement actifs.

Muscle.

Les ions envisagés montrent une baisse régulière qui indiquerait une régulation isosmotique intracellulaire (FLORKIN, 1962) au fur et à mesure de la dilution du sérum. Cette dilution ionique est faible et il faudrait examiner tous les ions pour s'assurer qu'il y a équilibre osmotique, donc dilution identique dans ces deux compartiments.

Mais il n'a pas été fait d'évaluation de l'espace extracellulaire musculaire par la méthode de l'inuline du fait de la petite taille de nos animaux. Quelques dosages de chlore par la méthode de SCHALES et SCHALES (1941) nous a permis d'utiliser la formule de GORDON (1959) valable chez la Truite, donnant les concentrations

ioniques extracellulaires musculaires à partir de l'espace chlorure en supposant tout le chlore musculaire extracellulaire. Les résultats partiels obtenus démontrent avec évidence que cette méthode est inapplicable à notre matériel.

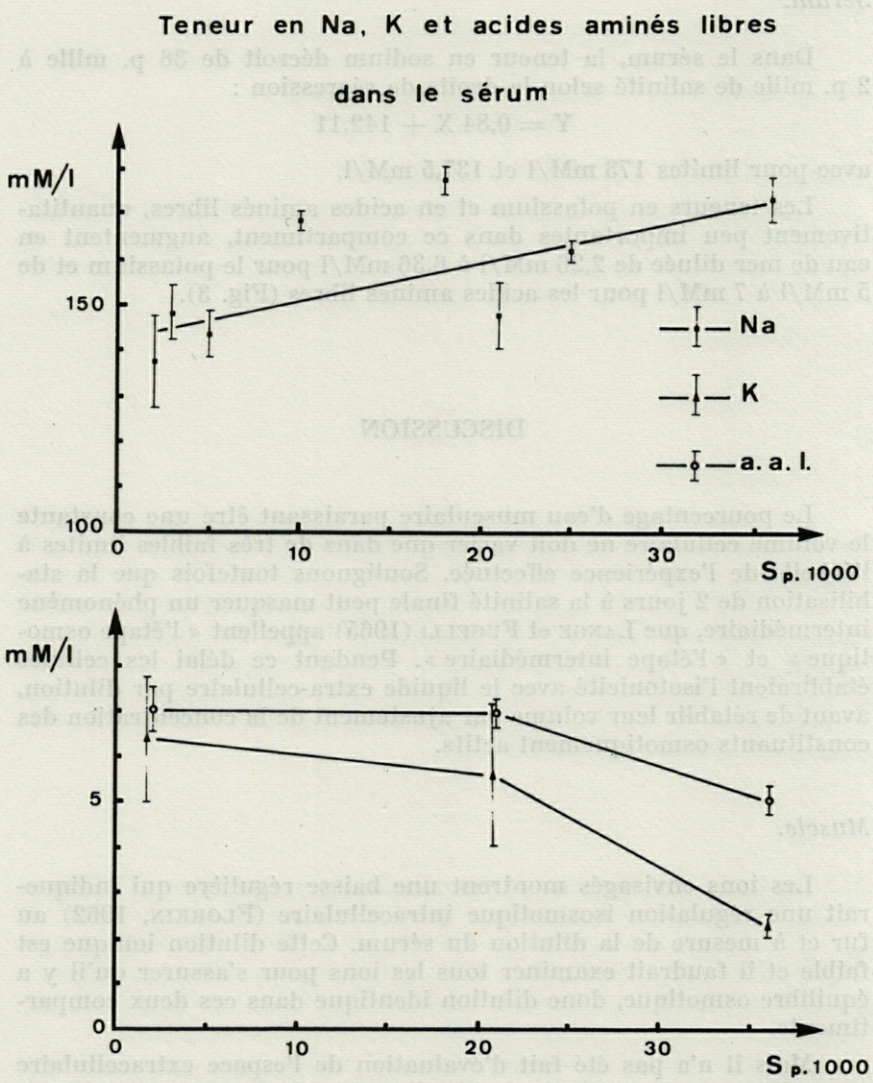


FIG. 3. — Concentrations, en millimoles par litre de sérum, de sodium, potassium et acides aminés libres chez *Mugil auratus* en fonction de la salinité (exprimée en grammes de sels par litre) de l'eau dans laquelle les Poissons sont acclimatés.

Les acides aminés libres sont à nouveau très importants dans le muscle du Muge comparativement à d'autres Téléostéens (LANGE et FUGELLI, 1965; PARVATHESWARARAO, 1967) mais aussi par rapport aux Vertébrés supérieurs où le pool d'acides aminés libres est généralement très faible. Précisons que l'extraction par le tampon citrate pH 2,2 est plus sélective et élimine d'autres substances étrangères ninhydrine positives.

La concentration relativement élevée de ces acides aminés libres implique deux remarques :

— l'importance des échanges métaboliques,

— le rôle probable d'une partie d'entre eux dans la régulation isosmotique intracellulaire.

Chez les Invertébrés, FLORKIN assigne ce rôle à des acides aminés libres non essentiels « dont les cellules font d'une manière générale la synthèse à partir de matériaux dérivant de la glycolyse ou du cycle des acides tricarboxyliques ». Chez le Muge il sera intéressant d'analyser quantitativement chaque acide aminé libre musculaire avant et après dessalure de manière à séparer les acides osmotiquement actifs, qui varient au cours des variations de salinité.

Sérum.

Dans le sérum seul le sodium enregistre une baisse avec la dessalure. Le sodium et le chlore étant de loin les deux ions les plus importants quantitativement dans le sérum (BLACK, 1951) la concentration ionique du milieu intérieur (sérum) varie, mais dans une bien moindre mesure que celle du milieu extérieur. Il y a donc régulation anisosmotique extracellulaire : la concentration ionique du sérum varie dans le même sens mais beaucoup moins que celle du milieu extérieur.

Le potassium sérique est assez difficile à saisir puisque la moindre hémolyse influe sur ce dosage; sachant l'extrême fragilité des hématies des Téléostéens il est difficile malgré les précautions d'usage d'obtenir des mesures régulières. Ce constituant est toutefois quantitativement très peu important et la hausse légère de concentration est négligeable du point de vue de l'équilibre osmotique. Chez *Mugil cephalus*, EDELMAN *et coll.* (1960) signalent cette augmentation dans les mêmes conditions.

La hausse légère des acides aminés libres sériques est également négligeable.

CONCLUSION

Mugil auratus semble être un osmorégulateur (auto-régulation périphérique instantanée) à régulation centrale efficace (MOTAIS, 1967). Le potassium et surtout les acides aminés libres sont les éléments les plus actifs de la régulation isosmotique intracellulaire s'opposant aux mouvements d'eau entre les tissus et le sang. La concentration ionique de ce dernier diminue bien qu'elle reste dans une très faible marge par rapport aux variations de concentration du milieu extérieur (régulation anisosmotique extracellulaire).

RÉSUMÉ

Les variations de divers constituants osmotiquement actifs sont suivies dans le muscle et le sang de Muges immatures soumis à la dessalure.

Dans le muscle, le pourcentage d'eau est sensiblement constant au cours de la dessalure du milieu extérieur, le potassium et surtout les acides aminés libres semblent être les éléments les plus actifs dans la régulation isosmotique intracellulaire s'opposant aux mouvements d'eau entre les tissus et le sang.

Dans le sang, la teneur en sodium décroît lors de la dessalure surtout pour des salinités inférieures à 5 p. 1000, la concentration ionique diminue donc bien qu'elle reste nettement supérieure à celle du milieu extérieur dilué (régulation anisosmotique extracellulaire).

BIBLIOGRAPHIE

BLACK, V.S., 1951. Some aspects of the physiology of fish. II. Osmotic regulations in Teleost fishes. *Univ. Toronto Stud. Biol. Ser.*, No. 58, *Publs Ont. Fish. Res. Lab.*, **71** : 53-89.

EDELMAN, I.S., H.L. YOUNG et J.B. HARRIS, 1960. Effects of corticosteroids on electrolyte metabolism during osmoregulation in Teleosts. *Am. J. Physiol.*, **199**, (4) : 666-670.

FLORKIN, M., 1962. Régulation anisosmotique extracellulaire, régulation isosmotique intracellulaire et euryhalinité. *Annls Soc. r. zool. Belg.*, **92**, (1) : 183-186.

GERRITSEN, T., M.L. REHBERG et H.A. WAISMAN, 1965. On the determination of the free amino acids in serum. *Analyt. Biochem.*, **11** : 460-466.

GORDON, M.S., 1959. Ionic regulation in the brown trout (*Salmo trutta* L.). *J. exp. Biol.*, **36**, (2) : 227-252.

LANGE, R. et K. FUGELLI, 1965. The osmotic adjustment in the euryhaline Teleosts, the flounder, *Pleuronectes flesus* L. and the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L. *Comp. Biochem. Physiol.*, **15** : 283-292.

MOTAIS, R., 1967. Les mécanismes d'échanges ioniques branchiaux chez les Téléostéens. *Annls Inst. océanogr. Monaco*, **45**, (1) : 1-84.

PARVATHESWARARAO, V., 1967. Some mechanisms of salinity acclimation in the euryhaline Teleost, *Etroplus maculatus*. *Mar. Biol.*, **1**, (2) : 97-101.

SCHALES, H. et S.S. SCHALES, 1941. A simple and accurate method for the determination of chloride in biological fluids. *J. Biol. Chem.*, **140** : 879-884.

DISCUSSION
de la communication de A. FEBVRE

LUBET. — Avez-vous tenu compte dans vos dosages sur le muscle de l'espace chlore ou insuline ?

FEBVRE. — Non.

LUBET. — Vous mettez en évidence une variation de l'amino-acidémie sérique en fonction de la salinité et vous formulez l'hypothèse d'une « excrétion » des acides aminés intra-cellulaires dans le milieu intérieur au cours d'une chute de salinité. Connaissez-vous les travaux de SCHOFFENIELS chez les Invertébrés et avez-vous des preuves expérimentales de ce transfert ?

FEBVRE. — Les variations de l'amino-acidémie sérique sont très faibles, toutefois elles sont inverses aux variations en teneur en acides aminés libres dans l'eau musculaire. Pour savoir si ces variations sont dues à l'excrétion il faudrait d'autres expériences que nous n'avons pas faites.

ZUR OSMOREGULATION MARINER BODENFISCHE IN DER OSTSEE

von Kurt HOHENDORF

Institut für Meereskunde an der Universität Kiel
Abt. Firchereibiologie, Kiel, Bundesrepublik, Deutschland

SUMMARY

The osmotic adaptation to the salinity of the Baltic, decreasing from west to east, was studied in the following euryhaline fish species : cod (*Gadus morhua*), plaice (*Pleuronectes platessa*), flounder (*Platichthys flesus*) and dab (*Limanda limanda*). Investigations were carried out in Kiel-Bay, Lübeck-Bay, Arkona-Basin, Bornholm-Basin, Slupsk Furrow, Gdansk-Basin, Southern and Eastern Gotland Basin, in which the salinity is decreasing from 20 - 22 ‰ S to 10 - 12 ‰ S at the bottom and from 17 - 18 ‰ S to about 7,5 ‰ S at the surface. Specimens from the North Sea were taken for comparison. The electric conductivity as well as the freezing point depression of blood and urine were measured by means of two micro-methods in order to get the electrolyte and the osmotic concentration.

The blood concentration of all of these species are lower in the Baltic than in the North Sea and are diminishing continuously from west to east : in cod the mean osmotic concentration (in terms of freezing point depression) is falling from 0.67 °C to 0.53 °C, in plaice from 0.61 °C to 0.43 °C, in flounder from 0.68 °C to 0.45 °C and in dab, the distribution of which is limited in Arkona-Basin, from 0.61 °C to 0.59 °C. Because of the urine concentrations we can distinguish two types of regulation in brackish water. In cod and dab the electrolyte concentration is always somewhat higher and the osmotic concentration somewhat lower than in blood. In plaice and flounder both concentrations of urine are essentially lower than the corresponding values of blood, they are extremely diluted in the eastern regions (1 - 2 ‰ S in equivalent salinity values).

EINLEITUNG

STRODTMANN (1918) hatte Anfang dieses Jahrhunderts auf Grund einiger Gefrierpunktsbestimmungen am Blut des Dorsches aus der Nordsee, der Kieler Bucht und der Danziger Bucht den Schluß gezogen, daß die Blutkonzentration von Nord- und Ostseefischen praktisch nicht verschieden und unabhängig vom Salzgehalt des Außenmediums ist. Nun hatte bereits HENSCHEL (1936) in einigen kurzfristigen Laborexperimenten mit Schollen und Flundern aus der Kieler Bucht festgestellt, daß bei Ueberführunrg aus 16 ‰ S in eine Versuchslösung von 5 ‰ Salzgehalt nach 3 bzw. 5 Tagen die Blutkonzentration bei der Scholle von 10,7 ‰ auf 6,4 ‰ und bei der Flunder von 9,6 auf 8,5 ‰ abnahm. Ebenso sank die Harnkonzentration bei der Scholle von 5,1 auf 1,3 ‰ und bei der Flunder von 2,9 auf 1,0 ‰. Gemessen wurde jeweils der Chloridgehalt, die Angaben beziehen sich auf Salzgehalts-äquivalente von Seewasser gleichen Chloridgehalts.

Zwei Fragen tauchen nun auf : 1. Wie sind die osmotischen Verhältnisse bei langangepaßten Fischpopulationen in natürlichen Arealen mit reduziertem Salzgehalt ? 2. Welche Rückschlüsse können aus den Beziehungen der Körperflüssigkeiten untereinander auf den Mechanismus der Osmoregulation mariner Fische in Brackwasser gezogen werden ?

MATERIAL UND METHODIK

Zum Problem der Osmoregulation von Meeresfischen in Brackwasser sind ausführliche Untersuchungen in der Nord- und Ostsee angestellt worden, und zwar am Dorsch (Gadus morhua) und an den 3 Plattfischarten Flunder (Platichthys flesus), Scholle (Pleuronectes platessa) und Kliesche (Limanda limanda). Untersuchungsgebiete waren die Nordsee bei Helgoland und in der Ostsee von Westen nach Osten folgende Areale : Kieler Bucht — Lübecker Bucht — Arkona Becken — Bornholm Becken — Stolper Rinne — Danziger Bucht — südliches Gotland Becken — östliches Gotland Becken (Abb. 1). Der Salzgehalt nimmt in diesen Gebieten an der Oberfläche von 17 - 18 ‰ in der Kieler Bucht auf 7,5 ‰ in der östlichen Ostsee ab. Da es sich um Bodenfische handelt, ist der Salzgehalt des Tiefenwassers entscheidend, der sich von ca. 20 -

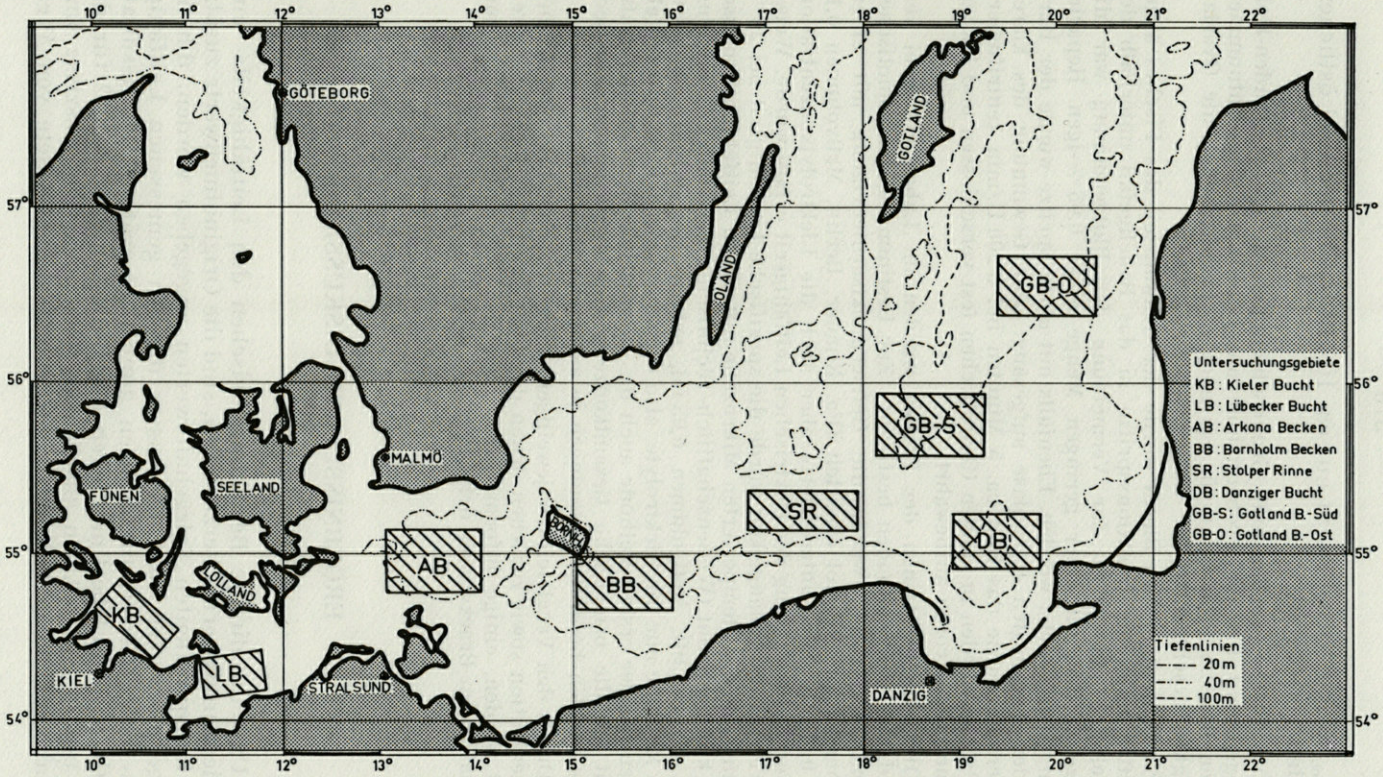


Abb. 1. — Die Untersuchungsgebiete in der Ostsee.

22 ‰ in der Kieler Bucht auf ca. 10 - 12 ‰ in den drei östlichen Arealen verringert.

Die Fische wurden mit Grundschleppnetzen in 1/2-Stunden-Hols gefangen und bis zur Probennahme am Leben erhalten. Entnommen wurden Blut und Harn und für ein anderes Problem auch die Ovarialflüssigkeit geschlechtsreifer Weibchen.

Zur Entnahme des Blutes wurde der Schwanzteil des Fisches abgeschnitten und eine Injektionsspritze in das Bauchgefäß unterhalb der Wirbelsäule eingeführt. Zur Vermeidung der Blutgerinnung war die Spritze vorher mit einer geringen Menge einer 0,05 %-igen Heparin-Lösung kurz benetzt worden. Ebenfalls mit einer Spritze wurde der Harn aus der freigelegten Harnblase aufgesaugt. Zur Gewinnung des klaren Blutserums wurde das Blut ca. 5 Minuten bei 3 200 U/min zentrifugiert. Die Proben wurden in kleinen Glasröhrchen fest verschlossen und bis zur Messung tiefgefroren aufbewahrt.

Die Konzentrationen der Proben wurden im Labor mit zwei verschiedenen Mikromethoden bestimmt : Zur Bestimmung der osmotischen Gesamtkonzentration wurde die Gefrierpunktserniedrigung mit einem Osmometer in Millimol ermittelt (Fa. Knauer, Berlin, Meßvolumen 0,15 bzw. 0,05 ml). Mich interessierte aber auch die Elektrolytkonzentration. die durch die Messung der elektrischen Leitfähigkeit erfaßt wurde. Wegen der Temperaturabhängigkeit wurde die spezifische Leitfähigkeit bei 25 °C in einer konstant temperierten Mikrozelle mit einem Leitfähigkeitsmesser bei 3 kHz bestimmt (Wissenschaftlich-Technische Werkstätten, Weilheim/Obb., Type LBR, Meßvolumen 0,05 ml, erforderlich 0,1 ml). Während diese Methode nur die Elektrolyte, also die anorganischen Salze ermittelt, werden bei der ersten Methode auch die organischen Bestandteile erfaßt, soweit sie die osmotische Gesamtkonzentration beeinflussen. Für jede Probe wurden beide Bestimmungen je zweimal durchgeführt.

Durch den Vergleich der jeweiligen elektrolytischen und osmotischen Konzentration sowie zwischen denen des Blutes und des Harns sollte versucht werden, einige Informationen über den Mechanismus der Osmoregulation im Brackwasser der Ostsee bei diesen Arten zu erhalten.

ERGEBNISSE UND DISKUSSION

Um eine direkte Beziehung zwischen den Leitfähigkeits- und Gefrierpunktswerten herzustellen, sind die Originalmeßwerte zusätzlich in äquivalenten Salzgehaltswerten angegeben worden, d.h. in Salzgehaltswerten von Meerwasser die den gemessenen Leitfähigkeits- bzw. Gefrierpunktswerten äquivalent wären. Die Resultate der Gefrierpunktsbestimmungen des Blutes sind in Abb. 2 für die vier untersuchten Arten zusammengefaßt : Auf der Abszisse sind mit abnehmendem Salzgehalt die Untersuchungsgebiete von West

nach Ost markiert. Die Punkte sind Mittelwerte von zum Teil nur wenigen Exemplaren — wenn an den Grenzen der Verbreitung nicht mehr Tiere gefangen wurden —, zum Teil wurden aber bis zu 50 Tiere untersucht. Beim Dorsch bleibt die Blutkonzentration in der westlichen Ostsee gegenüber der Nordsee (≈ 13,5 ‰ S) zunächst mit ca. 13 ‰ Salzgehaltsäquivalenten annähernd konstant und fällt dann auf ca. 10,5 ‰ Salzgehaltsäquivalente ab. Dieser Abfall

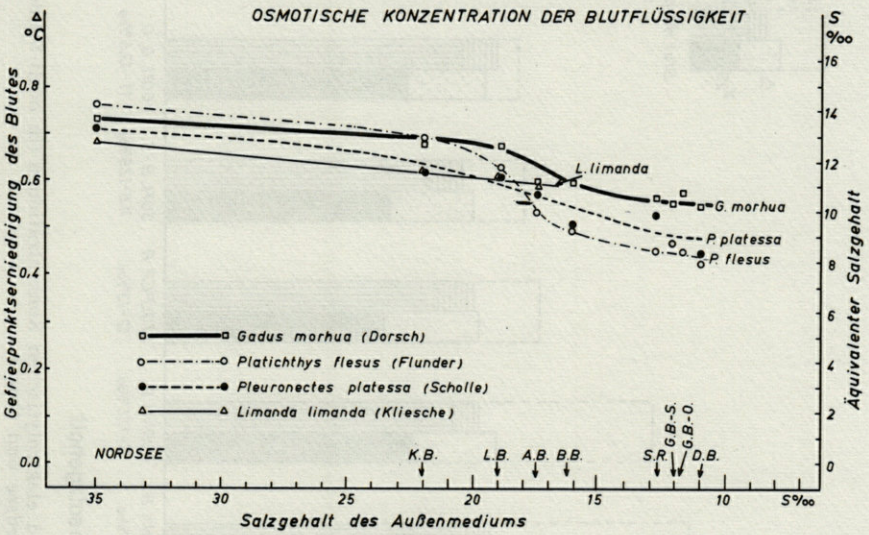


Abb. 2. — Die Abhängigkeit der Blutkonzentrationen (gemessen als Gefrierpunktserniedrigung Δ °C) einiger Bodenfische vom Salzgehalt des Außenmediums in Nord- und Ostsee.

erfolgt ziemlich plötzlich bei ca. 17 - 18 ‰ S im Außenmedium. Noch deutlicher ist diese Konzentrationsabnahme bei der Flunder, bei der die Blutkonzentration von etwa 14 ‰ in der Nordsee auf 8,5 ‰ Salzgehaltsäquivalente in der östlichen Ostsee abnimmt, der Steilabfall findet ebenfalls bei einem äußeren Salzgehalt von ca. 18 ‰ S statt. Bei dieser Art ist der Variationsbereich der Innenkonzentration am größten. Ähnlich, nur mit einem etwas geringeren Spielraum, verhält sich die Scholle. Ihre Verbreitungsgrenze liegt aber bei ca. 11 - 12 ‰ S. Die Blutkonzentration der Scholle sinkt von etwa 13 ‰ in der Nordsee auf ca. 9 ‰ in der Danziger Bucht ab, ausgedrückt jeweils in Salzgehaltsäquivalenten. Die Kliesche verhält sich von den 4 Arten in regulativer Hinsicht am stärksten homoiosmotisch, ihre Innenkonzentration fällt lediglich von 12,5 ‰ (Nordsee) auf 11 ‰ Salzgehaltsäquivalente (Arkona Bec-

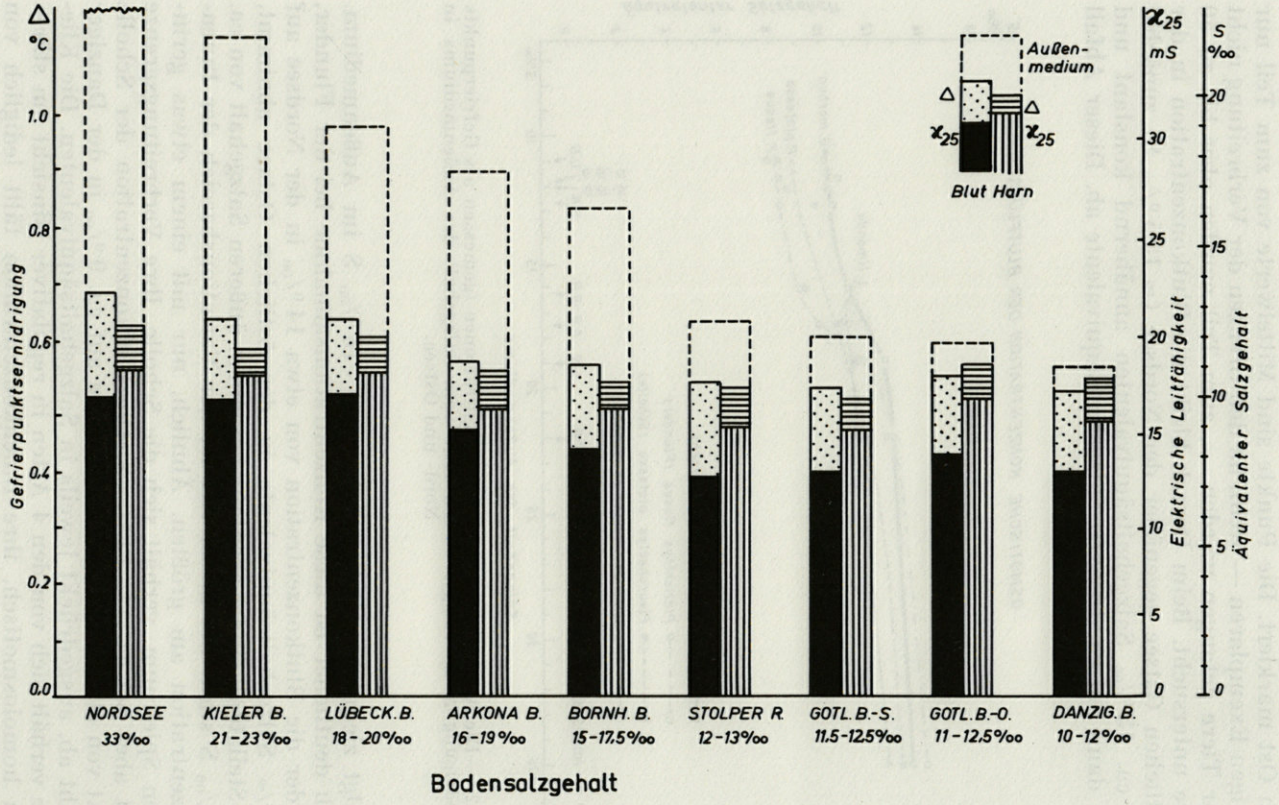


Abb. 3. — Vergleich der osmotischen (Δ °C) und elektrolytischen Konzentrationen (in milli-Siemens) des Blutes und Harns von *Gadus morhua* (Dorsch, cod, Morue) in der Nordsee und Ostsee.

ken) ab. Dafür ist sie von der Verbreitung her auch am stenohalinsten, sie wird nur bis zum Arkona-Becken mit einem mittleren Bodensalzgehalt von 17 ‰ S angetroffen, nur ganz vereinzelt im Bornholm-Becken. Während diese Art an den reduzierten Salzgehalt am wenigsten angepaßt zu sein scheint, wird die Flunder mit den Verhältnissen im Brackwasser offensichtlich am besten fertig.

Zum genaueren Studium der osmotischen Verhältnisse sind in Abb. 3 bis 6 für die einzelnen Arten die Blut- und Harnkonzentrationen in den verschiedenen Untersuchungsgebieten nebeneinander aufgetragen, und zwar jeweils in einer Säule sowohl die Elektrolytkonzentration (spezifische Leitfähigkeit $\varkappa_{25}$ in mSiemens) als auch die osmotische Gesamtkonzentration (Gefrierpunktserniedrigung Δ in °C). In dieser Darstellungsweise repräsentiert der punktierte Teil der linken Säule den Gehalt an organischen Bestandteilen im Blut, der quergestreifte Teil der rechten Säule entsprechend im Harn. Ueber beiden Säulen ist als gerissene Linie der mittlere Bodensalzgehalt eingezeichnet, also das Außenmedium.

Die Untersuchungen am *Dorsch* (vgl. Abb. 3) haben ergeben, daß die Elektrolytkonzentration des Blutes ungefähr parallel zur osmotischen Gesamtkonzentration abnimmt, d.h. daß der Gehalt an Nichtelektrolyten annähernd konstant ist. Interessant ist nun der Vergleich mit der Harnkonzentration. Nach v. Buddenbrock (1956) und V. Black (1957) ist der Harn mariner Teleostier hypotonisch zum Blut. Das kann generell nicht behauptet werden. Es trifft zwar größtenteils für die Gefrierpunktswerte zu, aber auch nicht durchgehend in Brackwasser mit abnehmendem Salzgehalt. So ist z.B. beim Dorsch im östlichen Gotland-Becken und in der Danziger Bucht die osmotische Gesamtkonzentration des Harns größer als die des Blutes. Vielleicht deuten diese abweichenden osmotischen Verhältnisse darauf hin, daß hier die Grenzen der Salzgehaltstoleranz und damit auch der Verbreitung dieser Art erreicht sind. Durchweg ist aber die Elektrolytkonzentration des Harns hypertonisch gegenüber der Elektrolytkonzentration des Blutes.

Die Differenz zwischen der elektrolytischen und der osmotischen Gesamtkonzentration, d.h. der Gehalt an organischen Bestandteilen, macht im Blut etwa 2,5 bis 3,5 ‰ in Salzgehaltsäquivalenten aus, beim Harn dagegen nur 1,0 - 1,5 ‰.

Ganz anders sieht es nun bei der *Flunder* aus (Abb. 4). Zwar liegen die Verhältnisse in der Nordsee noch ganz analog, wie übrigens bei den beiden restlichen Arten auch : Die osmotische Gesamtkonzentration des Harns ist hypotonisch gegenüber dem Blut, die Elektrolytkonzentration dagegen leicht hypertonisch. Mit zunehmender Aussüßung des Außenmediums wird der .Harn aber immer verdünnter, er nimmt in den östlichen Arealen bis auf 2 ‰ Salz-

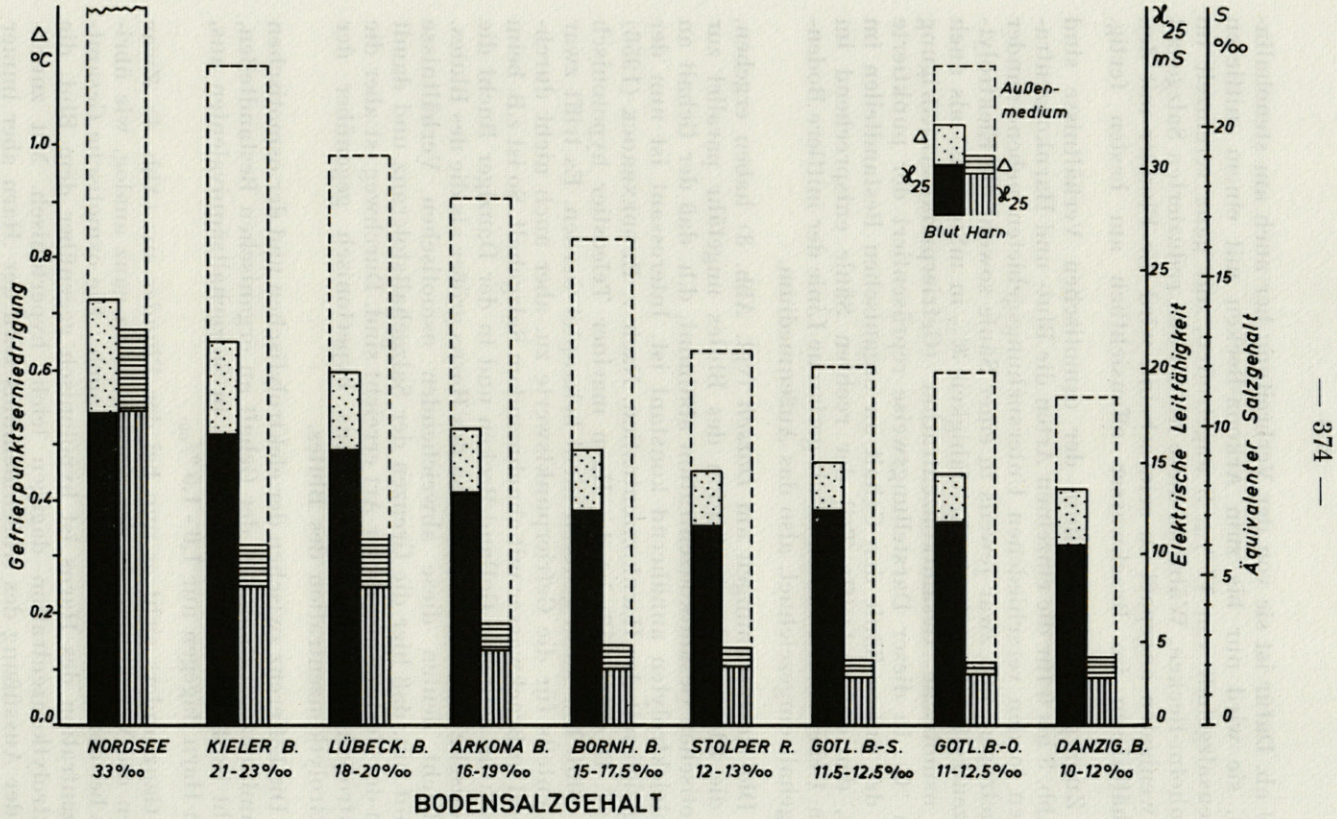


Abb. 4. — Vergleich der osmotischen (Δ °C) und elektrolytischen Konzentrationen in milli-Siemens) des Blutes und Harns von *Platichthys flesus* (Flunder, flounder, Flet) in der Nordsee und Ostsee.

gehaltsäquivalente ab. Das ist offenbar eine Anpassungserscheinung an die Lebensweise im stark verdünnten Brackwasser und erinnert bereits an die Verhältnisse bei Süßwasserfischen, die durchweg einen sehr salzarmen Harn mit Gefrierpunktsdepressionen unter 0,1 °C haben. Offensichtlich ist die Niere der Flunder in der Lage, Salze zu resorbieren und dem Körper zu erhalten. HENSCHEL (1936) hatte experimentell ermittelt, daß die Flunder in salzarmen Außenmedien ferner die Harn-Exkretion steigert und die Wasseraufnahme durch Trinken einschränkt, die bei einem Salzgehalt von 5 ‰ ganz aufhört. Die Flunder ist damit an extreme Brackwassermilieus ausgezeichnet angepaßt.

Sowohl die elektrolytische als auch die osmotische Gesamtkonzentration des Blutes sinkt bei der Flunder mit einer Verringerung des Salzgehalts im Außenmedium stärker ab als beim Dorsch. Der Gehalt an organischen Bestandteilen nimmt im Blut und im Harn in den ausgesüßteren Gebieten entsprechend ab, d.h. nur der relative Anteil der Nichtelektrolyte an der Gesamtkonzentration bleibt mit 20 - 25 % annähernd konstant.

Ganz ähnlich liegen die osmotischen Verhältnisse bei der *Scholle* (Abb. 5) Auch bei dieser Art finden wir in der Nordsee wieder die « normale » Ausgangssituation wie bei den anderen Arten. In der Ostsee scheidet sie wie die Flunder einen stark hypotonischen Harn aus. Offenbar ist die Scholle jedoch nicht so gut an das Leben in ausgesüßtem Brackwasser adaptiert wie die nahe verwandte Flunder. Der Regulationsmechanismus mit der Reduzierung der Wasseraufnahme durch Trinken funktioniert nach HENSCHELS Untersuchungen weniger gut. Die Scholle dringt auch nicht so weit in verdünntes Brackwasser vor wie die Flunder. Der Gehalt an organischen Substanzen nimmt im Blut ebenso wie die Gesamtkonzentration nach Osten zu kontinuierlich ab, während dieser Anteil im Harn sehr schwankt.

Man würde nun erwarten, daß die osmotischen Verhältnisse bei der mit Scholle und Flunder verwandten *Kliesche* ähnlich liegen wie bei den beiden anderen Plattfischarten. Das ist aber keineswegs der Fall (vgl. Abb. 6). Der Typ der Osmoregulation dieser Art ist vielmehr mit dem des Dorsches vergleichbar, nur daß ihre Regulationsmechanismen weniger gut an das Brackwasser angepaßt sind. Die Verbreitunsgrenze der Kliesche liegt bereits bei einem sehr viel höheren Salzgehalt, sie dringt daher nicht so weit in die ausgesüßten Gebiete der Ostsee vor wie der Dorsch. Von der gleichen osmotischen Situation wie bei den anderen Arten in der Nordsee ausgehend nehmen alle Konzentrationen, sowohl des Blutes als auch des Harns, wie beim Dorsch parallel und kontinuierlich ab. Durchweg ist die Elektrolytkonzentration im Harn höher und die gesamtkonzentration niedriger als im Blut. Lediglich im östlichsten

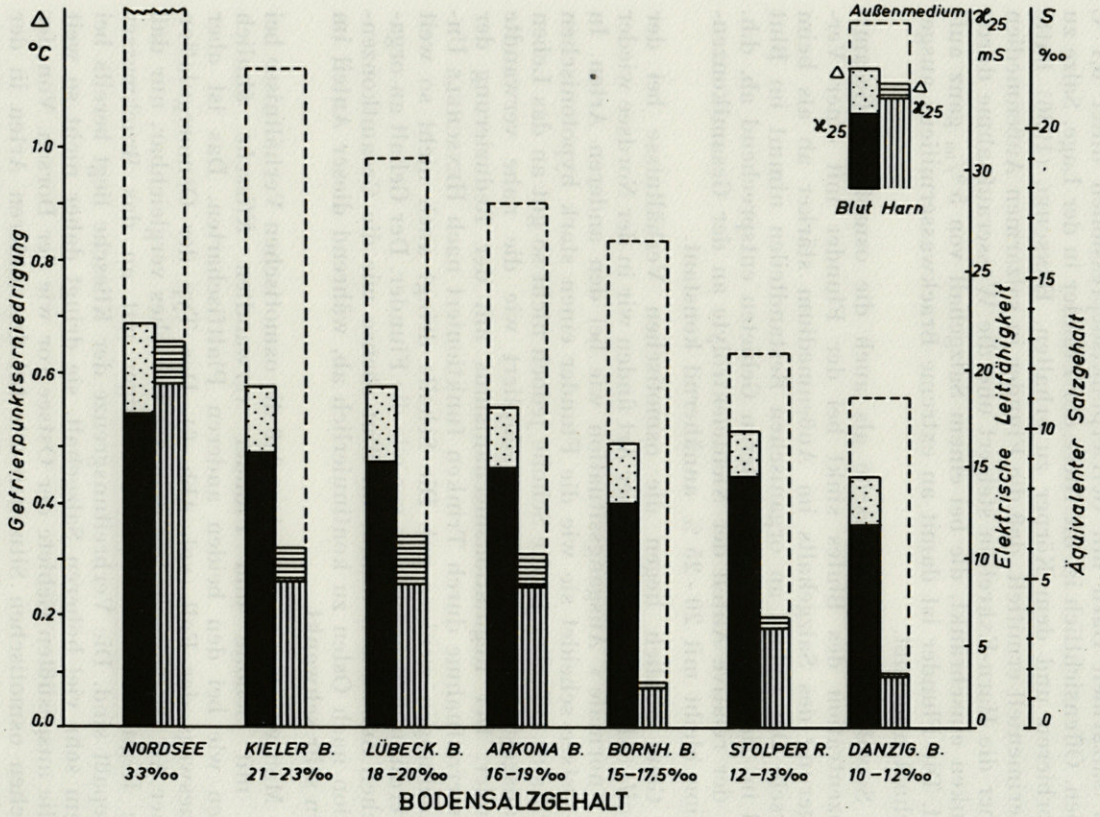


Abb. 5. — Vergleich der osmotischen (Δ °C) und elektrolytischen Konzentrationen (χ 25 in milli-Siemens) des Blutes und Harns einiger Fischarten in der Nordsee und Ostsee : Pleuronectes platessa (Scholle, plaice, Plie).

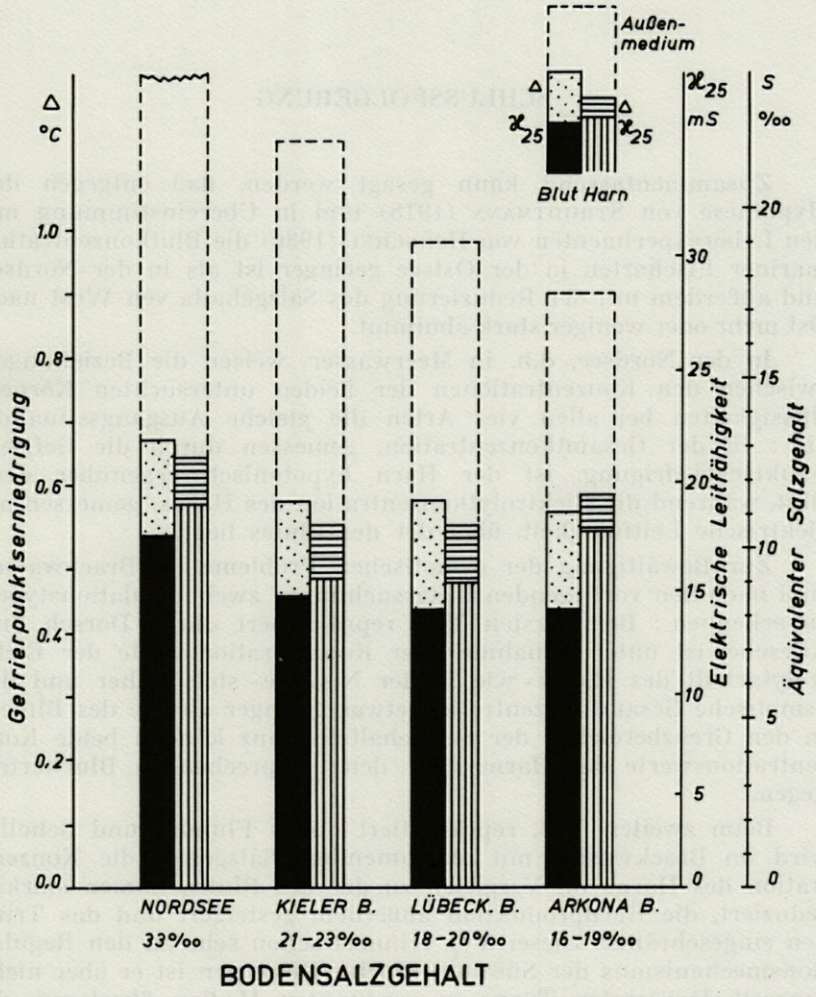


Abb. 6. — Vergleich der osmotischen (Δ °C) und elektrolytischen Konzentrationen (in milli-Siemens) des Blutes und Harns von *Limanda limanda* (Kliesche, dab, Limande) in der Nordsee und Ostsee.

Verbreitungsgebiet — bei der Kliesche bereits das Arkona Becken — liegt auch die osmotische Gesamtkonzentration des Harns, ebenfalls analog zum Dorsch, höher als die des Blutes. Vielleicht deutet dieses Phänomen wieder auf ein allmähliches Versagen der Regulations-mechanismen an der Grenze der Salzgehaltstoleranz und damit der Verbreitung dieser Art hin.

SCHLUSSFOLGERUNG

Zusammenfassend kann gesagt werden, daß entgegen der Hypothese von STRODTMANN (1918) und in Übereinstimmung mit den Laborexperimenten von HENSCHEL (1936) die Blutkonzentration mariner Fischarten in der Ostsee geringer ist als in der Nordsee und außerdem mit der Reduzierung des Salzgehalts von West nach Ost mehr oder weniger stark abnimmt.

In der Nordsee, d.h. in Meerwasser, weisen die Beziehungen zwischen den Konzentrationen der beiden untersuchten Körperflüssigkeiten bei allen vier Arten die gleiche Ausgangssituation auf : In der Gesamtkonzentration, gemessen durch die Gefrierpunktserniedrigung, ist der Harn hypotonisch gegenüber dem Blut, während die Elektrolytkonzentration des Harns, gemessen als elektrische Leitfähigkeit, über der des Blutes liegt.

Zur Bewältigung der osmotischen Probleme im Brackwasser sind nach den vorliegenden Untersuchungen zwei Regulationstypen zu erkennen : Beim ersten Typ, repräsentiert durch Dorsch und Kliesche, ist unter Abnahme aller Konzentrationswerte der Elektrolytgehalt des Harns - wie in der Nordsee - stets höher und die osmotische Gesamtkonzentration etwas geringer als die des Blutes. In den Grenzbereichen der Salzgehaltstoleranz können beide Konzentrationswerte des Harns über den entsprechenden Blutwerten liegen.

Beim zweiten Typ, repräsentiert durch Flunder und Scholle, wird im Brackwasser mit abnehmendem Salzgehalt die Konzentration des Harns im Vergleich zu der des Blutes immen stärker reduziert, die Harnproduktion außerdem gesteigert und das Trinken eingeschränkt. Dieser Typ erinnert schon sehr an den Regulationsmechanismus der Süßwasserfische. Deswegen ist er aber nicht generell dem ersten Typus in verdünnten Medien überlegen, da z.B. der Dorsch weiter in ausgesüßtes Brackwasser vordringt als die Scholle.

ZUSAMMENFASSUNG

Die osmotische Anpassung an den von West nach Ost abnehmenden Salzgehalt in der Ostsee wurde an folgenden euryhalinen Fischarten untersucht : Dorsch (Gadus morhua), Scholle (Pleuronectes platessa), Flunder (Platichthys flesus) und Kliesche (Limanda limanda). Untersuchungsge-

biete waren Kieler Bucht, Lübecker Bucht, Arkona-Becken, Bornholm-Becken, Stolper Rinne, Danziger Bucht, südliches und östliches Gotland-Becken, in denen der Salzgehalt am Boden von 20 - 22 °/₀₀ auf 10 - 12 °/₀₀ S und an der Oberfläche von 17 - 18 °/₀₀ S auf 7,5 °/₀₀ sinkt. Zum Vergleich wurden Tiere aus der Nordsee herangezogen. Zur Erfassung der elektrolytischen und der osmotischen Gesamtkonzentration wurden sowohl die elektrische Leitfähigkeit als auch der Gefrierpunkt mit Hilfe zweier Mikromethoden gemessen.

Die Blutkonzentration aller Arten sind in der Ostsee geringer als in der Nordsee und nehmen kontinuierlich von Westen nach Osten etwas ab : Beim Dorsch sinkt die mittlere Gesamtkonzentration, ausgedrückt als Gefrierpunktserniedrigung, von 0,67 °C auf 0,53 °C, bei der Scholle von 0,61 °C auf 0,43 °C, bei der Flunder von 0,68 °C auf 0,45 °C und bei der Kliesche, die nur noch im Arkona-Becken vorkommt, von 0,61 °C auf 0,59 °C.

Nach dem Verhalten der Harnkonzentration kann man im Brackwasser zwei Regulationstypen unterscheiden. Bei Dorsch und Kliesche ist der Elektrolytgehalt des Urins stets etwas höher als der des Blutes, während die osmotische Gesamtkonzentration etwas geringer ist. Bei Scholle und Flunder liegen beide Konzentrationswerte des Harns wesentlich niedriger als die entsprechenden des Blutes und nehmen außerdem nach Osten zu stark ab (auf 1 - 2 °/₀₀ S in äquivalenten Salzgehaltswerten).

LITERATUR

Black, V.S., 1957. Excretion and Osmoregulation. In : M.E. Brown (ed.), The Physiology of Fishes, **I** : 163-205, London and New York.

Brown, M.E., 1957. The Physiology of Fishes, Vol. I + II, Academic Press, London and New York.

Buddenbrock, W. von, 1956. Vergleichende Physiologie, Bd. III : Ernährung, Wasserhaushalt und Mineralhaushalt der Tiere. Basel und Stuttgart, 677 S.

Henschel, L., 1936. Wasserhaushalt und Osmoregulation von Scholle und Flunder. *Wiss. Meeresunters., Abt. Kiel* (N.F.), **22** : 89-121.

Krogh, A., 1939. Osmotic regulation in aquatic animals. Cambridge, 244 S.

Parry, G., 1966. Osmotic adaptation in fishes. *Biol. Rev.*, **41** (3) : 392-444.

Potts, W.T.W. & G. Parry, 1964. Osmotic and ionic regulation in animals. London and Oxford, 423 S.

Strodtman, S., 1918. Weitere Untersuchungen über Ostseefische, III. *Wiss. Meeresunters, Abt. Helgoland* (N.F.), **14** : 31-95.

DISKUSSION
im Anschluß an HOHENDORF

FONDS. — Nach den Arbeiten von Motet et al. ist der Ionenaustausch in den Kiemen bei euryhalinen Fischen der wichtigste osmoregulatorische Mechanismus. Ist nach Ihrer Meinung die Harnausscheidung ebenso wichtig ? (Weil die Harnmenge bei Ihrer Arbeit nicht erfaßt wurde).

HOHENDORF. — Die Bedeutung der aktiven Regulationsmechanismen (z.B. Ionenaustausch durch die Kiemen, Harnkonzentration und Harnmenge) ebenso wie der passive osmotische Hautschutz ist meiner Ansicht nach bei den einzelnen Fischarten verschieden. Bei Flunder und Scholle spielt die Niere sicherlich eine bedeutsame osmoregulatorische Rolle. Sie scheiden nach HENSCHEL (1936) im stark ausgesüßten Brackwasser große Mengen eines sehr verdünnten Harnes aus. Bei Dorsch und Kliesche dagegen scheint in einem solchen Milieu die Ionenabsorption durch die Kiemen von großem Einfluß zu sein.

v. WAHLERT. — Haben die Untersuchungen von H.M. Smith an Elasmobrachiern, die in Süßwasser einschwimmen, neben der Harnkonzentration auch die Blutwerte erfaßt ? Nach den vorgetragenen Daten müssen wohl stets beide Werte berücksichtigt werden.

HOHENDORF. — Zweifellos erhält man einen genaueren Einblick in den Regulationsmechanismus, wenn die Konzentration beider Körperflüssigkeiten und darüberhinaus die osmotische Gesamtkonzentration und die Elektrolytkonzentration getrennt bestimmt werden. H.M. Smith hat auch das Blut der Elasmobranchier untersucht.

STERRER. — Gibt es gleitende Uebergänge zwischen der Osmoregulation von primär meeresbewohnenden Fischen und der von Süßwasser-Bewohnern ?

HOHENDORF. — Man könnte den Mechanismus der Regulation, wie er bei der Scholle und noch besser bei der Flunder verwirklicht ist, als einen solchen Uebergangstypus bezeichnen. Wie bei Süßwasserfischen stellt die Flunder unterhalb von ca. 5 $^0/_{00}$ S die Wasseraufnahme durch Trinken ein und scheidet einen sehr salzarmen Harn aus ($\Delta < 0{,}1$ °C).

AUFENTHALT DER GLASAALE *(ANGUILLA ANGUILLA)* AN DER SÜDLICHEN NORDSEEKÜSTE VOR DEM EINDRINGEN IN DAS SÜSSWASSER*

von F.-W. Tesch

Biologische Anstalt Helgoland - Zentrale - Hamburg 50 - Deutschland

SUMMARY

Catches made by various German research vessels in the southern North Sea with larvae nets since 1912 were evaluated. Glass eels were caught in large numbers only in coastal areas : they appeared but rarely at distances over 10 sm from the coast. This is in agreement with Dutch observations. The first eels were caught in mid-February, the last in April : the most frequent catches occurred in March. According to these statistics, the glass eel appears off the coast of the German Bight nearly as early in the season as it does off the Dutch coast.

Fishing cruises with the R.V. « Uthörn » from 1966 to 1968 gave the same picture. The concentration of glass eels rose from solitary specimens in the open sea around Helgoland to 60 glass eels in the Elbe estuary at salinities 1 to 2 °/₀₀. From the estuary up to fresh water of the Elbe larvae-concentrations decreased steeply within a distance of only 5 sm. Whilst in 1968, at a water temperature of 2.7 °C, the amount of glass eels in this area decreased from 34 to 0, during two later periods of the same year, the decrease of glass eels in the same area was only half as much, at temperatures ranging from 6.5 to 8.5 °C.

At high tide, the eels were to be found at all depths, as proved by pelagical and bottom-catches. At ebb-tide, the number of pelagical eels was less than that of bottom dwelling animals.

* Der Deutschen Forschungsgemeinschaft sei für die Unterstützung der Arbeit gedankt.

The investigations demonstrated, therefore, that, despite unhindered tides in the estuary of the Elbe and very slight changes from sea to fresh water, the pelagically dwelling glass eels, probably up to a certain temperature limit, do not cross the fresh-water barrier to enter the fresh-water zone. Their presence in the coastal region of the Elbe as early as February also indicates that, for the greater part of three months, that is, longer than on the southern coast, the glass eel lives in an area which would take fourteen days travelling to traverse.

EINLEITUNG

Ein vielbeachtetes Problem stellt der Übergang der Glasaale (*Anguilla anguilla* L.) am Ende ihrer Metamorphose vom Meer in das Süßwasser dar. Frühere Untersuchungen, insbesondere Aquarien-experimente von VILTER (1945, 1946 a und b) schienen darauf hinzuweisen, daß abnehmender Salzgehalt über die Hypophyse stimulierend auf die Wanderaktivität wirkt. Neuere Untersuchungen (CREUTZBERG, 1959) zeigten dagegen, daß die Aale nicht durch den abnehmenden Salzgehalt, sondern durch Geruchsstoffe des Süßwassers stimuliert werden. Weitere Beobachtungen beim natürlichen Aufstieg der Glasaale an der holländischen Küste (DEELDER, 1958, 1960) ergaben allerdings dennoch, daß der Salzgehalt in Verbindung mit der Temperatur für die Aufstiegsaktivität infolge physiologischer Schranken eine nicht unbedeutende Rolle spielt.

Bei den durchgeführten Untersuchungen wurde das Vordringen der Glasaale in das Süßwasser und das Überwinden der Brackwasserbarriere auf oekologischer Basis ermittelt. Hierbei sollte gleichzeitig beobachtet werden, wann die Glasaale im Frühjahr in der Deutschen Bucht eintreffen und wie schnell sie im marinen Bereich vorwärtskommen. Bekanntlich treffen die Aale nach der Umwandlung vom *Leptocephalus* zum Glasaal vom Atlantik kommend am Kontinentalschelf in den Herbstmonaten ein.

MATERIAL UND METHODEN

Die vorliegenden Daten stützen sich 1. auf Fänge deutscher Forschungsschiffe seit 1912, die sie vornehmlich mit Knüppelnetzen für faunistische Untersuchungen an anderen Tierarten durchführten. Die Angaben sind aus den während des 2. Weltkrieges übriggebliebenen Fangtagebüchern entnommen. Sie stützen sich 2. auf gezielt stattgefundene

Fänge des F.K. « Uthörn » in den letzten drei Jahren. Bei dem verwendeten Knüppelnetz handelt es sich um eine Art Baumtrawl (beam trawl), der zusätzlich mit Scherbrettern auseinandergehalten wird. Da der Glasaal bekanntlich (Deelder, 1958) den Flutstrom ausnutzt um an die Küste heranzukommen und sich deshalb vornehmlich während der Flut pelagisch aufhält, wurden die Fänge nur bei auflaufendem Wasser sowie bei Tage durchgeführt. Das Netz bestrich im allgemeinen einen Bereich vom Grunde bis etwa 1,5 m darüber und wurde 10 Minuten lang geschleppt, sodaß sowohl pelagische Aale als auch solche, die dicht über dem Grunde vorkommen, gefangen wurden.

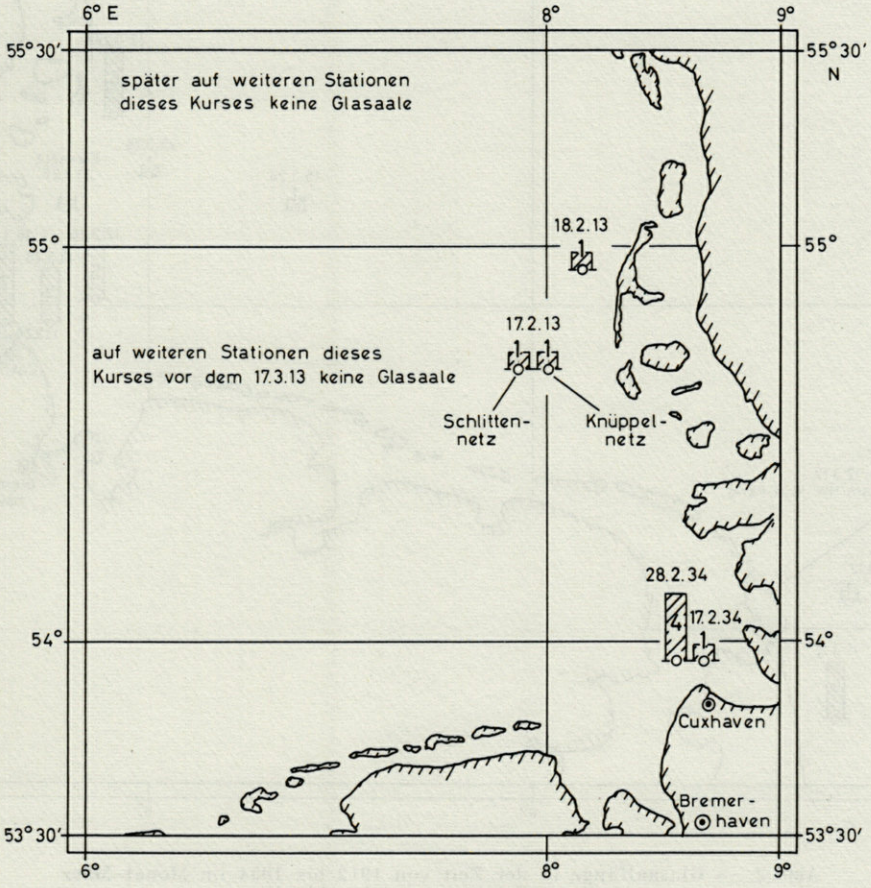


Abb. 1. — Glasaalfänge in der südöstlichen Nordsee nach den Protokollen verschiedener deutscher Forschungsschiffe in der Zeit von 1912 bis 1934 im Monat Februar. Unter den Fangdaten ist innerhalb der einzelnen Säulen die Anzahl der pro Fang ermittelten Glasaale angegeben.

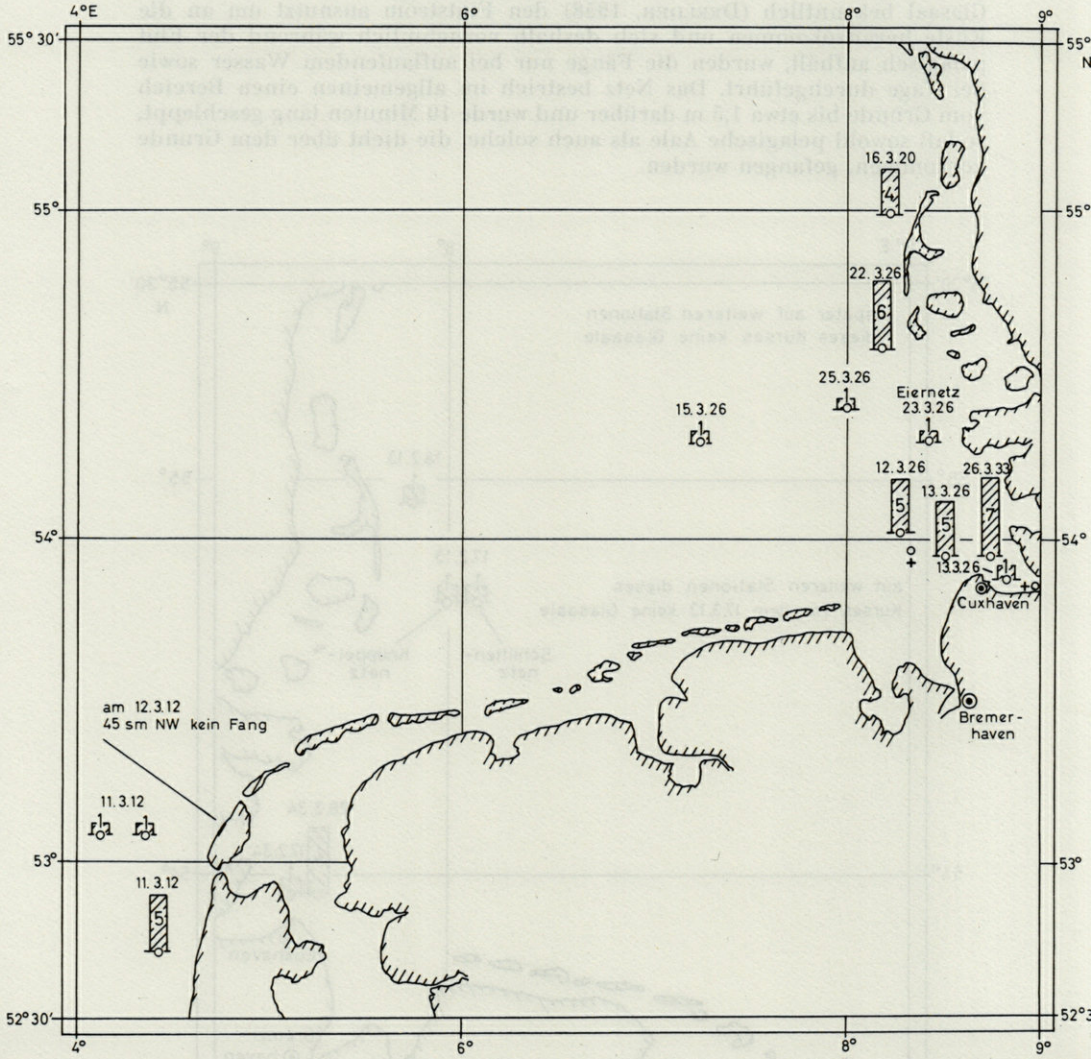


Abb. 2. — Glasaalfänge in der Zeit von 1912 bis 1934 im Monat März (weitere Erklärungen wie Abb. 1).

ERGEBNISSE

a) *Fangprotokolle verschiedener deutscher Schiffe seit 1912.*

Die Anzahl der Glasaale, wie sie von unterschiedlichen Fangorten verschiedener Schiffe stammend aus den Fangtagebüchern entnommen wurden, zeigen, nach Monaten zusammengestellt, die Abbildungen 1-3. Es geht hieraus hervor, daß die weitaus meisten Glasaale im Monat März gefangen wurden. Aber bereits im Februar wurden schon nennenswerte Glasalfänge gemeldet. Weiterhin traten auch noch im April Glasaale auf. Aus den Monaten vorher oder nachher sind keinerlei Fangmeldungen über Glasaale bekannt geworden. Danach finden in der Deutschen Bucht die Hauptkonzentrationen an Glasaalen im März statt. Dies stimmt mit Beobachtungen überein, die an der holländischen Küste gemacht wurden

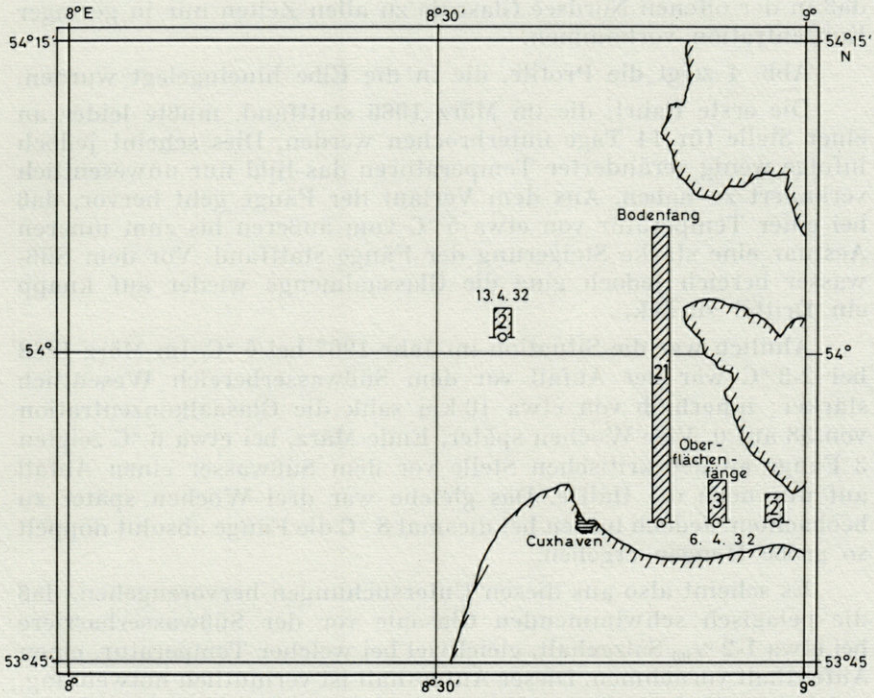


Abb. 3. — Glasaalfänge in der Zeit von 1912 bis 1934 im Monat April. (weitere Erklärungen wie Abb. 1).

(CREUTZBERG, 1961), desgleichen die Tatsache, daß größere Mengen nur im engeren Küstenbereich gefangen wurden. Es trifft jedoch nicht zu, daß, wie CREUTZBERG (1961) darstellt, die Glasaale in der südöstlichen Nordsee erst im März eintreffen. Sie sind bereits im Februar vorhanden, wie auch aus den weiteren Ausführungen zu ersehen ist.

b) *Eigene Untersuchungen in den Jahren 1966-1968.*

Die gezielt durchgeführten Knüppelnetzfänge der letzten Jahre bestanden aus Profilen, die von Helgoland bis weit in das Elbe-Aestuar und in einem Falle in die Wesermündung hineingelegt wurden. Außerdem fanden vereinzelte Knüppelnetzeinsätze um Helgoland herum statt, die das Eintreffen der Aale in diesem Seegebiet feststellen sollten. Bei den Fängen um Helgoland stellte sich heraus, daß nicht immer und wenn, dann nur vereinzelt Glasaale in Erscheinung traten. Diese Fänge lassen also ähnlich wie die vorher geschilderten Untersuchungen nur den Rückschluß zu, daß in der offenen Nordsee Glasaale zu allen Zeiten nur in geringer Konzentration vorkommen.

Abb. 4 zeigt die Profile, die in die Elbe hineingelegt wurden.

Die erste Fahrt, die im März 1966 stattfand, mußte leider an einer Stelle für 14 Tage unterbrochen werden. Dies scheint jedoch infolge wenig veränderter Temperaturen das Bild nur unwesentlich verändert zu haben. Aus dem Verlauf der Fänge geht hervor, daß bei einer Temperatur von etwa 5 °C vom äußeren bis zum inneren Aestuar eine starke Steigerung der Fänge stattfand. Vor dem Süßwasser bereich jedoch ging die Glassaalmenge wieder auf knapp ein Drittel zurück.

Ahnlich war die Situation im Jahr 1967 bei 6 °C. Im März 1968 bei 2-3 °C war der Abfall vor dem Süßwasserbereich Wesentlich stärker; innerhalb von etwa 10 km sank die Glasaalkonzentration von 38 auf 0. Vier Wochen später, Ende März, bei etwa 6 °C zeigten 3 Fänge an der kritischen Stelle vor dem Süßwasser einen Abfall auf nur noch die Hälfte. Das gleiche war drei Wochen später zu beobachten. Jedoch hatten bei diesmal 8 °C die Fänge absolut doppelt so große Mengen ergeben.

Es scheint also aus diesen Uutersuchungen hervorzugehen, daß die pelagisch schwimmenden Glasaale vor der Süßwasserbarriere bei etwa 1-2 $^{o}/_{oo}$ Salzgehalt, gleichviel bei welcher Temperatur, einen Aufenthalt vornehmen. Dieser Aufenthalt ist vermutlich notwending, weil eine physiologische Umstellung vonstatten geht (DEELDER, 1958). Liegen die Temperaturen sehr niedrig, wie das im vorlie-

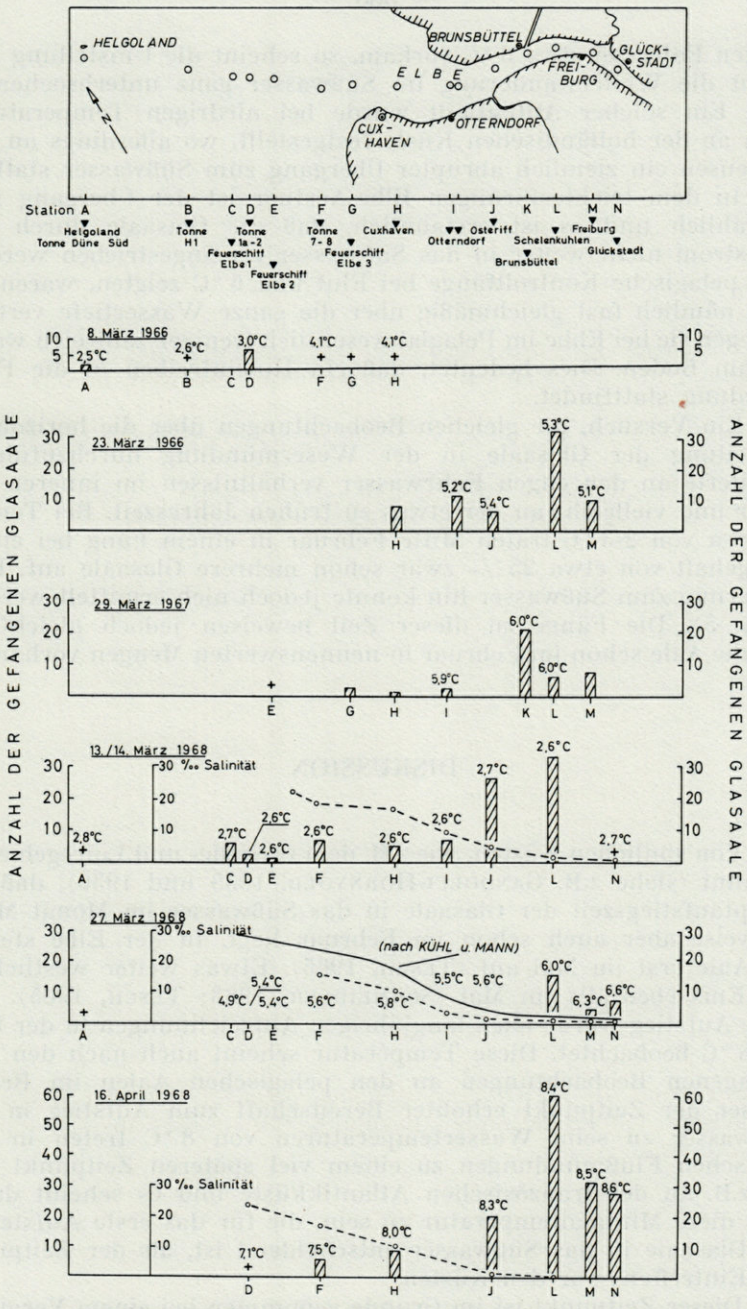


Abb. 4. — Glasaalfänge von F.K. « Uthörn », Temperatur und Salinität auf einem Profil zwischen Helgoland und Elbe-Aestuar in den Jahren 1966 bis 1968. (+ = Fangeinsatz mit negativem Erfolg).

genden Falle bei etwa 3 °C vorkam, so scheint die Umstellung und damit die Weiterwanderung im Süßwasser ganz unterbrochen zu sein. Ein solcher Aufenthalt wurde bei niedrigen Temperaturen auch an der holländischen Küste festgestellt, wo allerdings an den Schleusen ein ziemlich abrupter Übergang zum Süßwasser stattfindet. In dem trichterförmigen Elbe-Aestuar ist der Übergang sehr allmählich und es ist erstaunlich, daß die Glasaale durch den Tidestrom nicht weiter in das Süßwasser hineingestrieben werden. Wie pelagische Kontrollfänge bei Flut und 6 °C zeigten, waren die Aale nämlich fast gleichmäßig über die ganze Wassertiefe verteilt, wogegen sie bei Ebbe im Pelagial wesentlich weniger zahlreich waren als am Boden. Dies bedeutet, daß ein Hineintreiben in die Flußmündung stattfindet.

Ein Versuch, die gleichen Beobachtungen über die horizontale Verteilung der Glasaale in der Wesermündung durchzuführen, scheiterte an den engen Fahrwasser verhältnissen im inneren Aestuar und vielleicht an der etwas zu frühen Jahreszeit. Bei Temperaturen von 2-3 °C traten Mitte Februar in einem Fang bei einem Salzgehalt von etwa 25 ‰ zwar schon mehrere Glasaale auf. Eine Seigerung zum Süßwasser hin konnte jedoch nich ermittelt werden. (Abb. 5). Die Fänge zu dieser Zeit beweisen jedoch gleichfalls, daß die Aale schon im Februar in nennenswerten Mengen vorhanden sind.

DISKUSSION

Von südlichen Küsten, wie z.B. dem Gironde- und Loiregebiet ist bekannt (siehe z.B. GANDOLFI-HORNYOLD, 1935 und 1936), daß die Hauptaufstiegszeit der Glasaale in das Süßwasser im Monat März, zeitweise aber auch schon im Februar liegt. In der Elbe steigen die Aale erst im Mai auf (TESCH, 1965). Etwas weiter westlich in der Ems ebenfalls im Mai (SCHMEIDLER, 1963; TESCH, 1965). Der erste Aufstieg wurde nach langjährigen Aufzeichnungen in der Ems bei 8 °C beobachtet. Diese Temperatur scheint auch nach den vorgetragenen Beobachtungen an den pelagischen Aalen im Brackwasser der Zeitpunkt erhöhter Bereitschaft zum Aufstieg in das Süßwasser zu sein. Wassertemperaturen von 8 °C treten in den deutschen Flußmündungen zu einem viel späteren Zeitpunkt auf, als z.B. an der französischen Atlantikküste und es scheint daher eher diese Minimaltemperatur zu sein, die für das erste Aufsteigen der Glasaale in das Süßwasser entscheidend ist, als der Zeitpunkt des Eintreffens vor den Küsten.

Dieser Zeitpunkt ist im Grunde genommen bei einem Vergleich der französischen Atlantikküste und der deutchen Nordseeküste gar

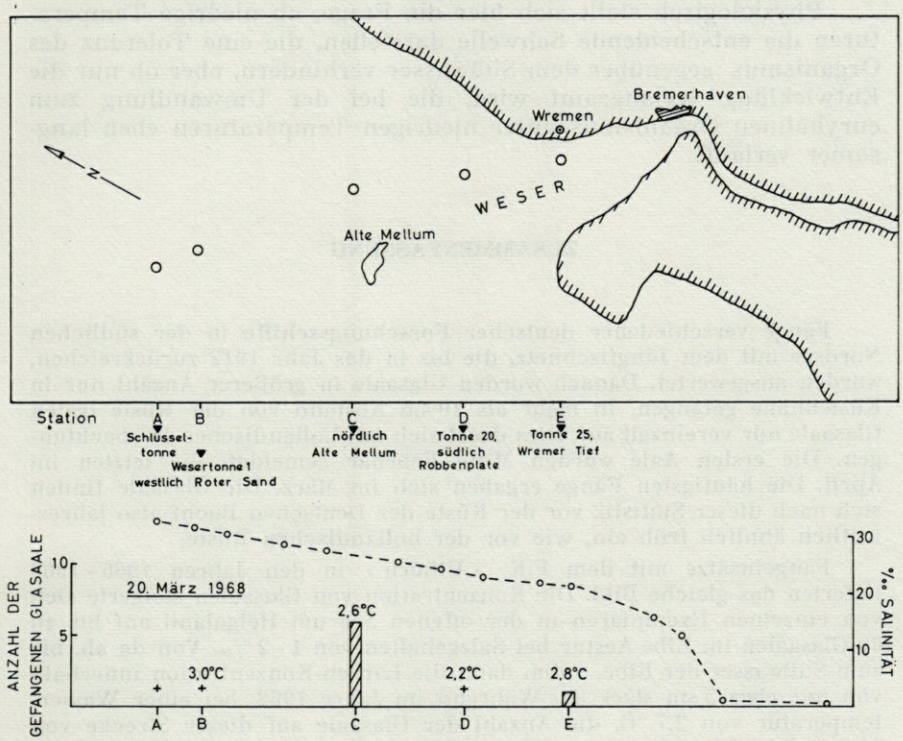


Abb. 5. — Glasaalfänge von F.K. « Uthörn », Temperatur und Salinität auf einem Profil zwischen Helgoland und Weser-Aestuar am 2 O. Februar 1968. (+ = Fangeinsatz mit negativem Erfolg).

nicht so unterschiedlich wie man bisher angenommen hat. Sicherlich besteht da nur eine Differenz von 1-2 Monaten. Die Darstellungen von Creutzberg (1961) lassen aber 4-5 Monate vermuten.

Wie die vorliegenden Untersuchungen ergeben haben, halten sich die Glasaale im März bereits in relativ hoher Konzentration im Elbe-Aestuar auf. Ihr Entwicklungszustand, wie z.B. die Pigmentierung, unterscheidet sich von demjenigen der im Februar und auch der im April gefangenen Tiere kaum. Bei genügend hohen Temperaturen in der Elbe müßten die Mitte März im Brackwasser gefundenen Tiere bereits Anfang April die Stellen der Oberflächenwanderung (Tesch, 1965) im oberen Flußbereich erreichen, da sie für diese Strecke nur etwa 15 Tage benötigen. Sie erscheinen dort jedoch erst im Mai. Diese Verzögerung kann nach den vorliegenden Untersuchungen nur durch die niedrigen Temperaturen im deutschen Küstengebiet verursacht sein und nicht durch den Zeitpunkt des Eintreffens.

Physiologisch stellt sich hier die Frage, ob niedrige Temperaturen die entscheidende Schwelle darstellen, die eine Toleranz des Organismus gegenüber dem Süßwasser verhindern, oder ob nur die Entwicklung verlangsamt wird, die bei der Umwandlung zum euryhalinen Organismus unter niedrigen Temperaturen eben langsamer verläuft.

ZUSAMMENFASSUNG

Fänge verschiedener deutscher Forschungsschiffe in der südlichen Nordsee mit dem Jungfischnetz, die bis in das Jahr 1912 zurückreichen, wurden ausgewertet. Danach wurden Glasaale in größerer Anzahl nur in Küstennähe gefangen. In mehr als 10 sm Abstand von der Küste traten Glasaale nur vereinzelt auf. Dies deckt sich mit holländischen Beobachtungen. Die ersten Aale wurden Mitte Februar gemeldet, die letzten im April. Die häufigsten Fänge ergaben sich im März. Die Glasaale finden sich nach dieser Statistik vor der Küste der Deutschen Bucht also jahreszeitlich ähnlich früh ein, wie vor der holländischen Küste.

Fangeinsätze mit dem F.K. « Uthörn » in den Jahren 1966 - 1968 lieferten das gleiche Bild. Die Konzentration von Glasaalen steigerte sich von einzelnen Exemplaren in der offenen See um Helgoland auf bis zu 60 Glasaalen im Elbe-Aestur bei Salzgehalten von 1 - 2 ‰. Von da ab, bis zum Süßwasser der Elbe, nahm dann die Larven-Konzentration innerhalb von nur etwa 5 sm stark ab. Während im Jahre 1968, bei einer Wassertemperatur von 2,7 °C, die Anzahl der Glasaale auf dieser Strecke von 34 auf 0 zurückging, war an zwei späteren Terminen im gleichen Jahre, bei 6,5 bzw. 8,5 °C, nur ein Rückgang der Glasaale, auf der gleichen Strecke, auf etwa die Hälfte zu beobachten.

Die Aale befanden sich, wie pelagische und Bodenfänge ergaben, bei Flut in allen Wasserschichten. Bei Ebbe war die Menge der pelagischen Aale, gegenüber den in Bodennähe vorkommenden Tieren verringert.

Aus den Untersuchungen hat sich ergeben, daß trotz ungehinderten Gezeitenstromes im Elbe-Aestuar und sehr allmählichen Überganges vom Meer- zum Süßwasser, die pelagisch vorkommenden Glasaale sich, vermutlich bis zu einer gewissen Temperaturobergrenze, nicht über die Süßwasserbarriere hinaus in das Süßwasser hineintreiben lassen. Ihr Vorkommen im Küstenbereich der Elbe bereits im Februar bedeutet außerdem, daß sich die Glasaale großenteils 1/4 Jahr, also wesentlich länger, als an südlichen Küsten, auf einer Strecke aufhalten, für die sie bei aktiver Wanderung 14 Tage benötigen würden.

LITERATUR

CREUTZBERG, F., 1959. Discrimination between ebb and flood tide in migrating elvers (*Anguilla vulgaris* Turt.) by means of olfactory perception. *Nature*, **184** : 1961-1962.

CREUTZBERG, F., 1961. On the orientation of migrating elvers (*Anguilla vulgaris* Turt.) in a tidal area. *Neth. Jnl Sea Res.*, **1** : 257-338.

DEELDER, C.L., 1958. On the behaviour of elvers (*Anguilla vulgaris* Turt.) migrating from the sea into fresh water. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer.*, **24** : 135-146.

DEELDER, C.L., 1960. Ergebnisse der holländischen Untersuchungen über den Glasaalzug. *Arch. FischWiss.*, **11** : 1-10.

GANDOLFI-HORNYOLD, A., 1935. La civelle d'Arcachon et d'Aguinaga. *Bull. Stn biol. Arcachon*, **32** : 173-181.

GANDOLFI-HORNYOLD, A., 1936. La civelle de la Loire de mars et mai 1935. *Bull. Soc. Cent. Aquic. Pêche*, oct.-déc. : 1-7.

SCHMEIDLER, E., 1963. Beobachtungen über die mengenmäßige Entwicklung und den zeitlichen Ablauf des Glasaalaufstieges in der Ems bei Herbrum von 1950 bis 1962. *Dt. gewässerk. Mitt.*, **7** : 84-86.

STRUBBERG, A., 1913. The metamorphosis of elvers as influenced by outward conditions. *Meddr Kommn. Havunders, Ser. Fisk.*, **4** (3) : 1-11.

TESCH, F.-W., 1965. Verhalten der Glasaale (*Anguilla anguilla*) bei ihrer Wanderung in den Aestuarien deutscher Nordseeflüsse. *Helgoländer wiss. Meeresunters.*, **12** : 404-419.

VILTER, V., 1945. Hypophysectomie chez la larve d'anguille (Civelle) et régression sur la métamorphose pigmentaire. *C. r. Séanc. Soc. Biol.*, **139** : 816-817.

VILTER, V., 1946*a*. Déterminisme hypophysaire du comportement « halophobe » des civelles immigrantes. *C. r. Séanc. Soc. Biol.*, **140** : 483-484.

VILTER, V., 1946*b*. L'évolution pigmentaire des larves d'anguille dans ses relations avec la tolérance vis-à-vis de l'eau de mer. *C. r. Séanc. Soc. Biol.*, **140** : 275-277.

DISKUSSION

im Anschluß an den Vortrag von TESCU

KÜHL. — Es konnte beobachtet werden, daß in der Ems Glasaale in großer Zahl gefangen wurden an Stellen, wo große Mengen Copepoden vorkamen. Die Glasaale hatten Copepoden im Darm.

TESCH. — Bei den Glasaalen, die bei den angebenen niedrigen Temperaturen gefangen wurden, handelt es sich um unpigmentierte Stadien

(Vb nach Strubberg, 1913). In einem solchen, ontogenetisch wenig fortgeschrittenen Zustand nehmen die Tiere noch keine Nahrung auf, wie durch Untersuchungen an diesem Material, sowie durch Laboruntersuchungen festgestellt wurde. Es muß sich also bei den Glasaalen aus der Ems um wesentlich weiter entwickelte Stadien gehandelt haben.

Wahlert. — Kann der biologische Grund für die Verzögerung des Einwanderns darin liegen, daß die Nahrungsverhältnisse im Süßwasser eine Ernährung erst oberhalb gewisser Temperaturen erlauben ?

Tesch. — Die Entwicklung der Nahrungsmenge im Süßwasser läuft zur Temperatursteigerung parallel. Dies könnte sich in der phylogenetischen Entwicklung niedergeschlagen haben. Ich glaube jedoch eher, daß die Temperatur eine Barriere physiologischer Art darstellt. Die Herkunft des Aales ist subtropisch. Die stärksten Glasaalvorkommen finden wir an der französischen Atlantikküste, also bei wesentlich höheren Temperaturen. Die Nordseeküsten liegen daher eher am Rande des Verbreitungsgebietes, wo die Temperaturen im Frühjahr nicht rechtzeitig das für den Aal nötige Niveau erreichen.

THE SEASONAL ABUNDANCE AND VERTEBRAL VARIATION OF *POMATOSCHISTUS MINUTUS MINUTUS* AND *LOZANOI* (GOBIIDAE) IN THE DUTCH WADDEN SEA

by M. Fonds
Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee
Postbox 59, Texel, Nederland

SOMMAIRE

Deux formes de *Pomatoschistus* (*Gobius*) *minutus* se trouvent dans la Mer du Nord et le « Waddensea », estuaire situé au nord de la Hollande.

Les *Pomatoschistus minutus* sortent de l'estuaire pendant l'hiver pour éviter des températures trop basses, puis reviennent en mars et vont en Mer du Nord en avril-mai. Ils se reproduisent dans cette mer, sous des coquilles vides, essentiellement des Huîtres, par 10-25 m de profondeur.

Les deux formes diffèrent par leur pigmentation et la disposition des papilles cutanées sur la tête. Ce sont :

— Forma *minutus*, à 33 vertèbres; elle se rencontre dans l'estuaire pendant l'hiver jusqu'à l'isotherme de 2,5 °C, puis sort pour se reproduire en avril-mai, à 8 °C et davantage.

— Forma *lozanoi*, à 32 vertèbres; connue sur la côte atlantique espagnole; elle se trouve pendant l'hiver dans l'estuaire jusqu'à 3,5 °C, et sort en mai pour se reproduire en juin-juillet, à 10 °C et davantage.

En automne, les jeunes stades benthiques arrivent dans les estuaires; les premiers sont les jeunes « *minutus* » (juillet-septembre) suivis des jeunes *lozanoi* (octobre-novembre).

L'hybridation se réalise facilement en aquarium, bien que les formes intermédiaires soient assez rares.

La distribution géographique et l'écologie de ces deux formes sont proches, ce qui laisse penser qu'il s'agit de deux espèces différentes.

Une troisième forme, « *norvegicus* » = « *elongatus* » se rencontre en Mer du Nord à plus de 30 m de profondeur.

Introduction

Three species of *Pomatoschistus* (« Gobius ») are known to occur regularly in the south-eastern North Sea along the Dutch coast : *P. microps, pictus* and *minutus*.

P. microps Krøyer is abundant in shallow coastal waters and estuaries at about 0,2-2 m depth. The behaviour, variation and seasonal abundance of this species are discribed by Guitel (1892), Nyman (1953), Lawacz (1965) and Jones & Miller (1966).

P. pictus Malm is common, but not very abundant, in the southern North Sea from Ostend to Heligoland et 5-30 m depth, and seldom enters the estuaries.

P. minutus Pallas is abundant both in the estuaries and the North Sea from 2-30 m depth. This species shows an interesting seasonal migration and a remarkable meristic variation over its geographical distribution from Norway to the Mediterranen. For that reason these aspects were specially investigated during an ecological survey of this species in the Dutch Wadden Sea and adjacent North Sea.

Seasonal abundance

The gonad development and seasonal abundance of *Pomatoschistus minutus* in the littoral zone ($\leqslant$ 3 m depth) was investigated by Swedmark (1958) for two populations, from the Swedish (Gullmarsfjord) and French (Penpoul) coast. The French population appeared to be rather stationary, the Swedish population however showed a marked decrease in winter because of a migration to deeper water to avoid low water temperatures of < 2 °C. They returned in spring with ripening gonads, apparently for spawning. This presumed spring-spawning migration to the littoral zone was mainly of females, the sex-ratio of the fishes in the littoral at that time being 10 females : 1 male ! More males were found occasionally in July in deeper water along the Swedish coast. After the spawning season most of the old fishes disappeared, so *P. minutus* seemed to have a life span of one year. According to Mathias & Dolique (1966) the species is abundant in the Bassin de Thau (Medi-

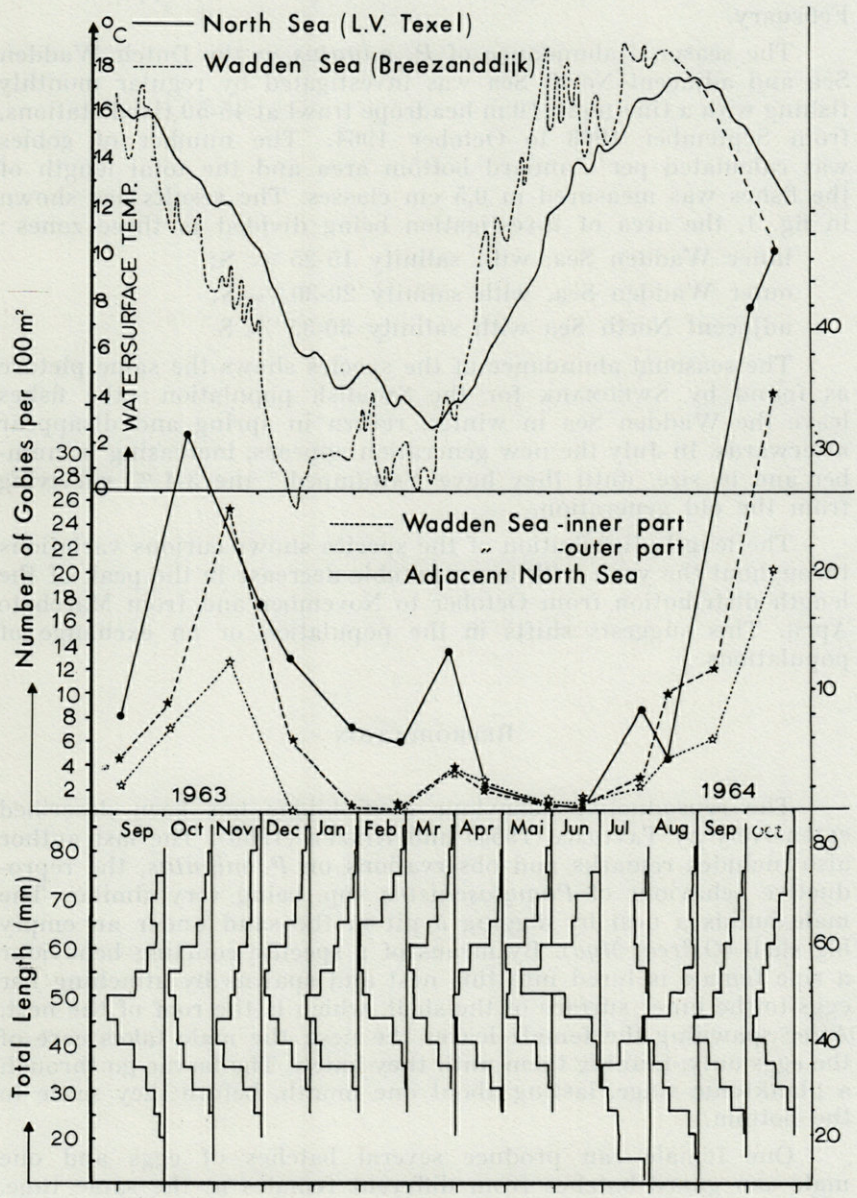


FIG. 1. — Seasonal abundance and % length frequency of *P. minutus* in the Dutch Wadden Sea.

terranean) from November to February, but disappears after February.

The seasonal abundance of *P. minutus* in the Dutch Wadden Sea and adjacent North Sea was investigated by regular monthly fishing with a fine-mesh 10 m headrope trawl at 45-50 fixed stations, from September 1963 to October 1964. The number of gobies was calculated per standard bottom area and the total length of the fishes was measured in 0,5 cm classes. The results are shown in fig. 1, the area of investigation being divided in three zones :

inner Wadden Sea, with salinity 15-25 ‰ S;

outer Wadden Sea, with salinity 20-30 ‰ S;

adjacent North Sea with salinity 30-35 ‰ S.

The seasonal abundance of the species shows the same picture as found by SWEDMARK for the Swedish population : the fishes leave the Wadden Sea in winter, return in spring and disappear afterwards. In July the new generation appears, increasing in number and in size, until they have " swamped " the 3-4 % surviving from the old generation.

The length distribution of the species shows curious variations throughout the year, with a remarkable decrease in the peak of the length distribution from October to November and from March to April. This suggests shifts in the population or an exchange of populations.

REPRODUCTION

The reproductive behaviour of Gobiidae has been described extensively by TAVOLGA (1954) and KINZER (1960). The last author also includes remarks and observations on *P. minutus*, the reproductive behaviour of *Pomatoschistus* spp. being very similar. The male builds a nest by digging a pit in the sand under an empty big shell (*Ostrea, Mya*). By means of a specific courting behaviour a ripe female is lured into this nest and spawns by attaching her eggs to the inner surface of the shell, which is the roof of the nest. After spawning the female leaves the nest, the male takes care of the eggs only, fanning them until they hatch. The larvae go through a planktonic stage, lasting about one month, before they settle to the bottom.

One female can produce several batches of eggs and one male can guard batches from different females at the same time. In order to investigate whether the return in spring of *Pomatoschistus minutus* to inshore areas could be a spawning migration, as suggested by SWEDMARK (1958), an extensive search for the eggs

of the species was made by fishing and dredging in the area of investigation during the spring and early summer of 1966, '67 and '68. At the same time local fishermen fishing in the Wadden Sea (shrimps) and the North Sea (sole) were promised a reward for any shell with gobies' eggs.

The Wadden Sea seems to be very suitable as an area of reproduction for *P. minutus*, because of the abundance of large empty *Mya arenaria* shells (*P. microps* is often found nesting under these shells in shallow water).

In spite of extensive fishing and dredging *P. minutus* eggs were found only once in the Wadden Sea, on June 1966 on a Mya-shell from 7 m depth, while no shells with gobies' eggs were found by shrimpers fishing in this area.

During the spring of 1967 and 1968 however, North Sea fishermen delivered hundreds of shells with *P. minutus* eggs, mainly on subfossil oysters and Cyprina's, from 3-30 km off the Island of Texel at 10-25 m depth (see fig. 6).

The first shells were brought in on 27 April, both in 1967 and 1968, water temperature near the bottom at that time being about 8-9 °C. The last few shells were delivered in July (1967) and on 13 August (1968).

So it appears that *P. minutus* spawns outside the estuary in deeper water in spring and early summer.

Variation

The systematics of the European Gobiidae have been studied extensively a.o. by Sanzo (1911) and De Buen (1923), using the arrangement of dermal sensory papillae on the head as a character to distinguish several genera, among which *Pomatoschistus* Gill.

According to several authors at least three forms of *P. minutus* can be distinguished (see fig. 2), differing in meristic characters and the pattern of sensory papillae on the head (Collett, 1902; Fage, 1915; Lebour, 1919; De Buen, 1923 and Miller (pers. comm.).

1) *P. minutus minutus*, an estuarine form with mainly 33 vertebrae, finrays P 18-19, 2 D and A : I/11, Scales 1.1. 60-75 and breast with scales. This form reaches 6-9 cm length, the male has 5-7 black transversal stripes on the body in spring.

2) *P. m. lozanoi*, a form described by De Buen (1923) from the atlantic coast of Spain. The number of vertebrae is not mentioned, finrays P 18-21, 2 D and A : I/10-11; Scales 1.1. 57-64, also scales on the breast. This form, mainly characterized by the pattern of sensory papillae on the head, reaches 4-7 cm. The male shows 6-9 transversal stripes on the body in spring.

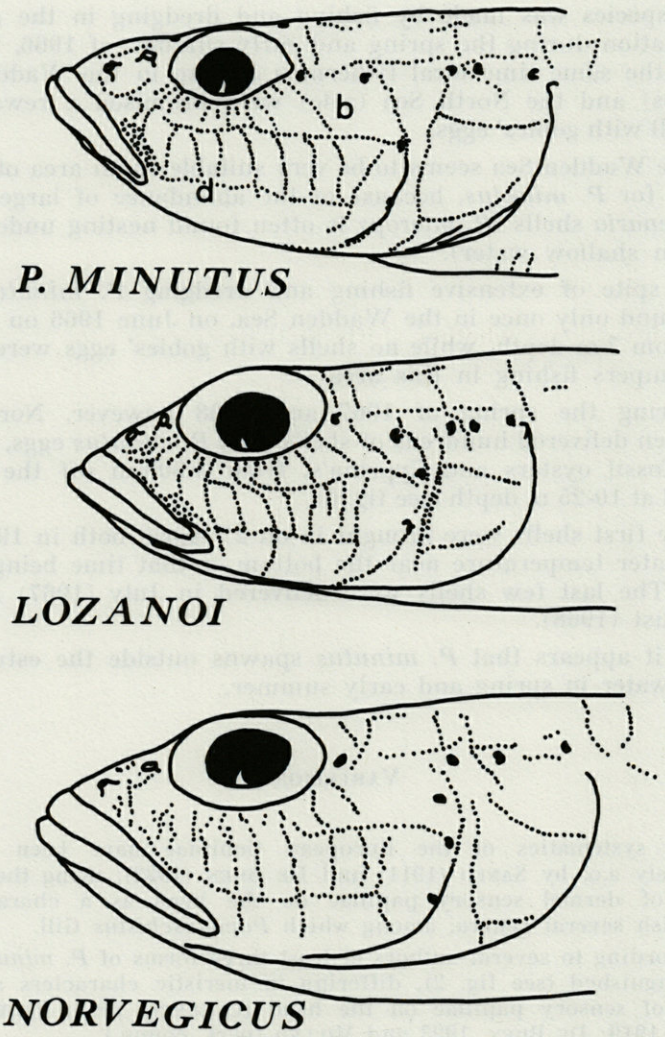


FIG. 2. — The arrangement of the sensory dermal papillae on the head of *P. m. minutus*, *P. m. lozanoi* (Wadden Sea, February 1968) and *P. m. norvegicus* (after MILLER, pers. comm.).

3) *P. m. norvegicus* Collet (= *Gobius elongatus* Lebour, Fage = *P. fagei* De Buen). A small form from deep waters (40-200 m) with mainly 32 vertebrae, finrays P 16-17, 2 D and A : I/9; scales 1.1. 55-60 and breast naked. This form reaches 4-5 cm, the male shows many transversal dark stripes on the body. It is generally regarded as a separate valid species and occurs from Norway (COLLET, 1902) to the Mediterranean (FAGE, 1915).

The variation in the numbers of vertebrae and finrays of *P. minutus* in the North Sea and the Baltic was studied by JOHNSON (1936) and HASS (1936). According to JOHNSON the species shows an increase in vertebral number in northern populations (having mainly 34 vert.).

HASS described two different forms :

Gobius minutus minutus, an estuarine form with mainly 33 vertebrae, abundant and identical in meristic characters in the Baltic and the Wadden Sea.

Gobius minutus norvegicus, a form with mainly 32 vertebrae, occurring at greater depth near Heligoland. HASS considered this form a genetically defined, ecological race.

To investigate whether shifts in the population of *P. minutus* in the Wadden Sea would include an exchange between two forms or populations from Wadden Sea and North Sea, samples of gobies were carefully examined and their vertebral numbers estimated by means of X-ray photographs.

Besides, the influence of the environment on the number of vertebrae in this species was studied by incubating samples of eggs, from one batch lain by one pair of fish, at different temperatures of 10-20 °C, and rearing the larvae up to the vertebral stage at 14-15 °C (FONDS, 1970).

Samples taken in October 1961 in the Wadden Sea showed a remarkable increase of the mean vertebral number with the mean length of the fishes in a sample, as shown in fig. 3, and from the outer part of the Wadden Sea to the inner part. It appeared that this correlation was caused by an increase in proportion of smaller gobies with mostly 32 vertebrate, in samples from the outer part of the Wadden Sea.

The rearing experiments showed (fig 4) that the number of vertebrae in *P. minutus* is strongly hereditary with a rather small range of variation in relation to temperature.

Crossing of a 33-vertebrae male with a 32-vertebrae female produced an offspring with an intermediate mean vertebral number of 32.65

Samples of the gobies from Wadden Sea and North Sea were carefully examined to correlate the number of vertebrae with the gobies' external appearance (pigmentation, dermal papillae) and meristic characters (finrays and scales). It appeared that the 32-vertebrae and the 33-vertebrae form could be distinguished from each other and clearly differed in the arrangement of the dermal sensory papillae on the head (see fig. 2).

The 33-vertebrae form proved to be identical with *P. minutus minutus*, the 32-vertebrae form was identical with *P. m. lozanoi*, described by DE BUEN (1923) for the atlantic coast of Spain.

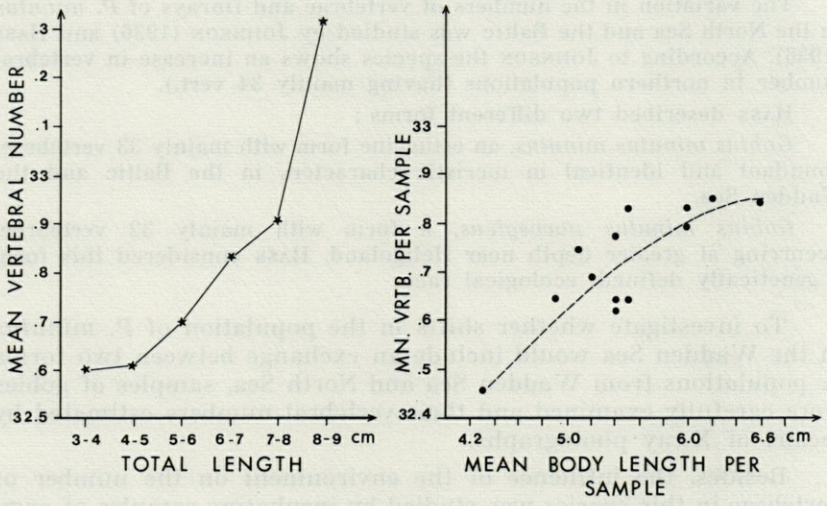


FIG. 3. — The increase of the mean vertebral number with mean length in samples of *P. minutus* from the Dutch Wadden Sea in October 1961.

P.m.lozanoi is rather small (4-7 cm), slender and transparent, with a slightly pinkish basic colour and small irregular dispersed macromelanofore spots on the body and the head. In winter this form appears very pale, after formol fixation nearly white, and lacks the black spot in the first dorsal fin. In spring the males develop more pigmentation and a small blue-green spot develops in the first dorsal fin in addition to 6-9 transversal black stripes on the sides of the body.

P. m. minutus has a greyish basic colour with finely dispersed pigment. This form never lacks the black spot in the first dorsal fin and the male shows only 5-7 transversal stripes on the body in spring. *P.m.minutus* reaches 8-9 cm in autumn and is generally larger in size than " *lozanoi* ".

DISTRIBUTION OF *minutus* AND *lozanoi* IN RELATION TO TEMPERATURE

Since it proved to be possible to recognize the two forms from their external appearance, the distribution of " *minutus* " and « *lozanoi* » was investigated in winter and spring in the Wadden Sea and the North Sea.

Fig. 5 shows the distribution of the two forms in winter (February 1968) in the area of investigation. *P.m.minutus* was found in the Wadden Sea in great numbers down to the 2,5 °C isotherm.

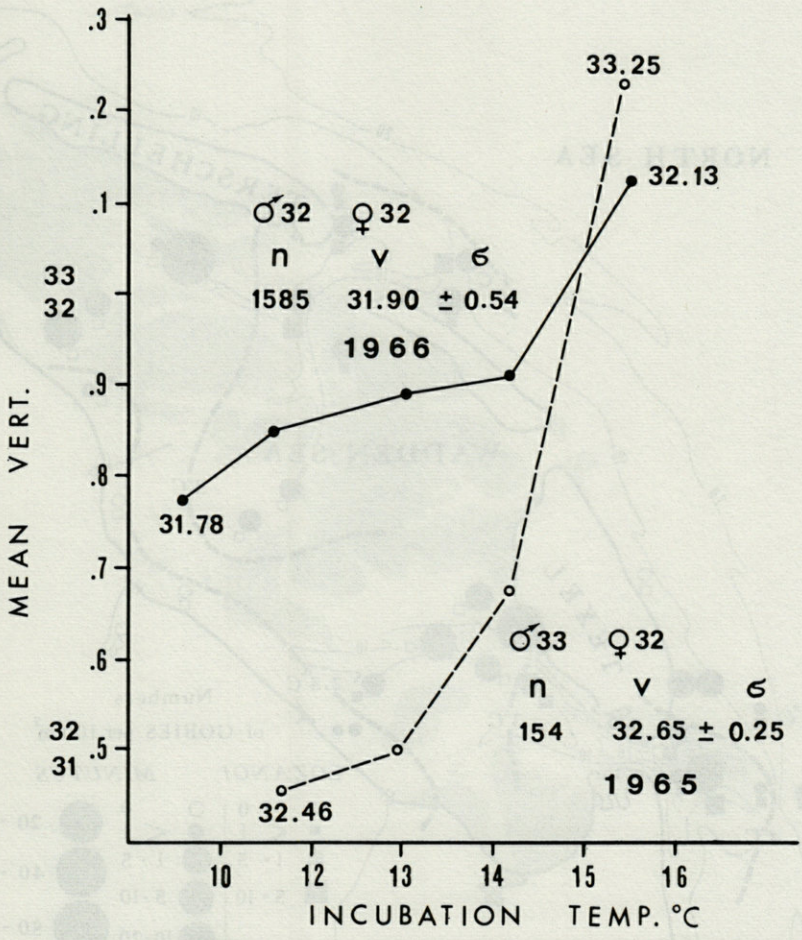


FIG. 4. — The influence of the incubation temperature on the number of vertebrae of *P. minutus*, as found by rearing experiments (FONDS, 1970).

This demonstrates that during mild winters the species will not show any « winter migration » out of the estuary as long as the water temperature does not fall below this value.

P.m.lozanoi, however, was only found in greater numbers at about 3,5-4 °C and apparently avoids temperatures lower than about 3,5 °C. So the two forms show a slight difference in low temperature resistance in winter. Fig. 6 shows the distribution of the two forms in spring (April-May 1966) together with their mean vertebral number and the locations of shells with *P. minutus* eggs found by fishermen in 1967. At the end of March both forms

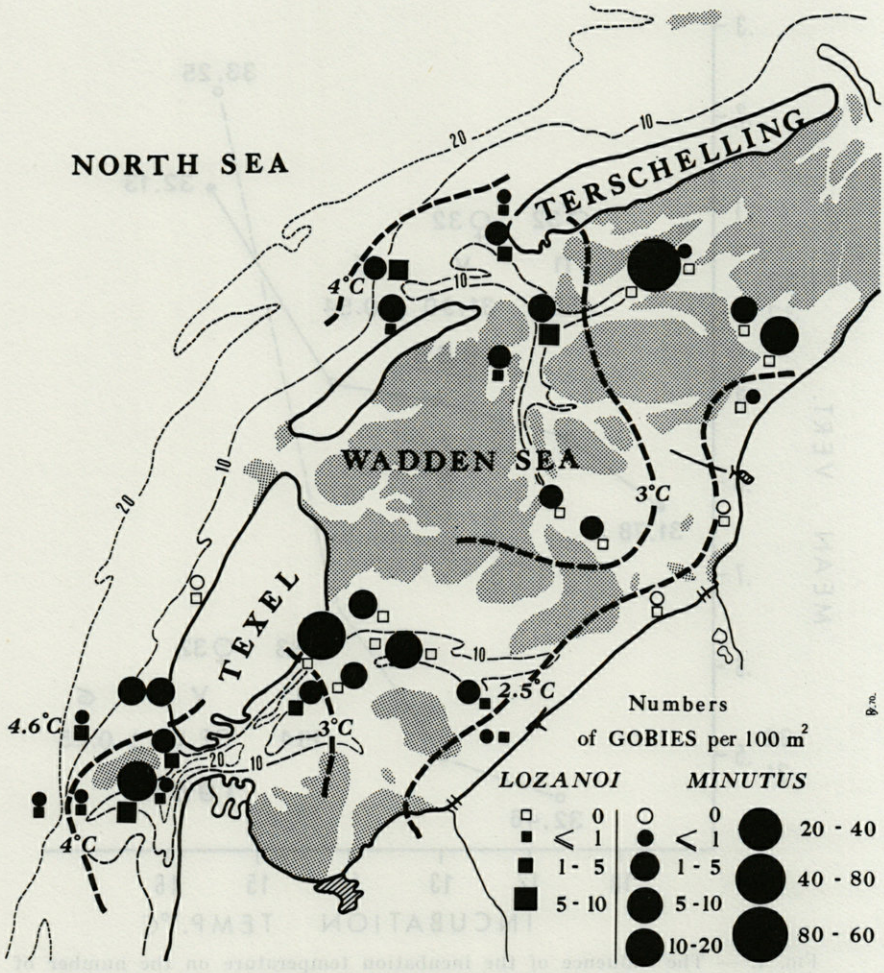


FIG. 5. — The distribution of forma « *minutus* » (circles) and forma « *lozanoi* » (squares) in the winter in the Dutch Wadden Sea, in relation to the water temperature at the bottom.

occurred in the Wadden Sea at a water temperature of 4-5 °C, forma *minutus* being most abundant and making 78 % of the gobies from samples all over the Wadden Sea.

At the end of April however, when the number of gobies in the Wadden Sea decreases rapidly; forma *minutus* in particular disappears, the majority of the gobies in the Wadden Sea and close inshore in the North Sea consisting of forma *lozanoi* (85-99 %).

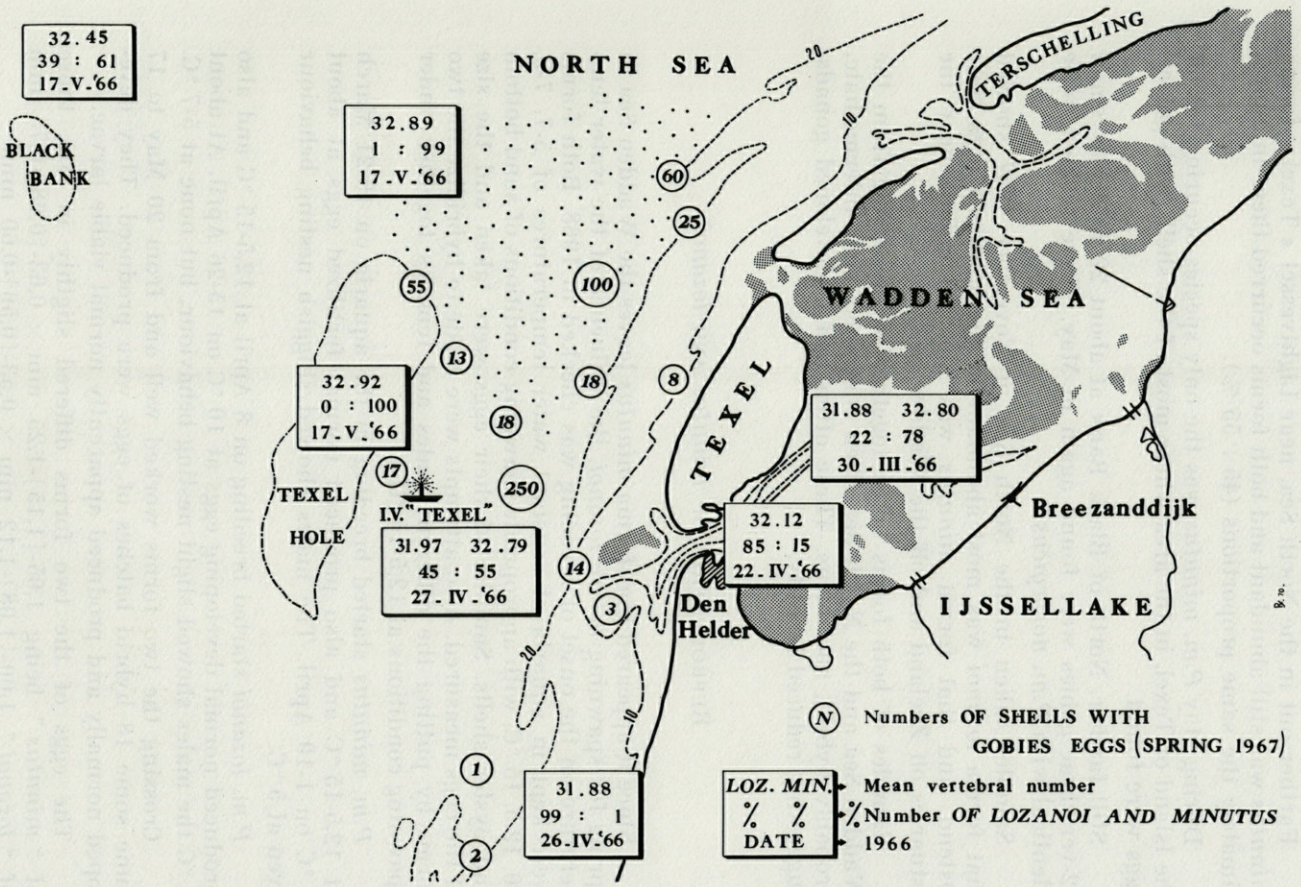


FIG. 6. — The relative abundance and mean vertebral number of forma « *minutus* » and forma « *lozanoi* » in samples taken during the spring of 1966 from Wadden Sea and North Sea (squares), together with the locations of shells with gobies' eggs found in the North Sea in 1967 (circles).

Farther out in the North Sea, near Lightvessel « Texel » forma *minutus* was still abundant and both forms occurred there in approximately the same proportions (45 : 55 %).

During May *P.m. minutus* was the only species occuring far off the Island of Texel, in the area where most of the shells with gobies' eggs were found.

Still farther, North of Black Bank at about 29 m depth, small 32-vertebrae gobies were found again in May. These seemed to be identical with *P.m. norvegicus*.

Samples taken in the North Sea in November 1967 showed that forma *lozanoi* was most abundant in the southern area near Ostend, and that forma *minutus* was most abundant near the estuaries off Zeeland and off the Wadden Sea.

Samples of both forms taken together in the spring from the Wadden Sea and the North Sea often contained some intermediate, probably hybrid, specimens. These often had undeveloped gonads, suggesting reduced fertility.

Reproduction of *minutus* and *lozanoi*

Since it appeared that forma *minutus* leaves the Wadden Sea in spring for spawning before *lozanoi*, the influence of the water temperature on the onset of breeding was checked in 1968. Both forms were kept in aquaria at constant water temperatures of 5-7, 7-9, 10, 12,5, 15 °C, with appropriate spawning conditions of sand bottom and oyster shells. Samples of their eggs were taken and the size of the eggs measured. Also attempts were made to hybridize the two forms by putting the different males and females together under spawning conditions at 12,5-15 °C.

P.m. minutus started breeding in the aquaria on 19-21 March at 12,5-15 °C and also produced normal fertilized eggs at about 7 °C on 1-10 April. The males showed sluggish nesting behaviour even at 5 °C.

P.m. lozanoi started breeding on 8 April at 12,5-15 °C and also produced normal developing eggs at 10 °C on 15-26 April. At about 8 °C the males showed slight nesting behaviour, but none at 5-7 °C.

Crossing the two forms worked well and from 20 May to 17 June some 18 hybrid batches of eggs were produced. They developed normally and produced apparently normal viable larvae.

The eggs of the two forms differed sligthly in size, those of " *minutus* " being 1,05-[1,15]-1,25 mm × 0,63-[0,68]-0,75 mm of " *lozanoi* " 1,00-[1,08]-1,12 mm × 0,53-[0,56]-0,60 mm.

Judging from the size of the eggs on the shells brought in from the North Sea in the spring of 1968, « *minutus* » eggs were not found after 11 June, while « *lozanoi* » eggs were not found before 6 June or after 13 August.

The eggs of « *lozanoi* » were found on a greater variety of shells including smaller shells (minimum 5 cm) of *Ostrea edulis, Cardium echinatum, Laevicardium cordatum, Zirfaea crispata, Mactra corallina* and *Mya arenaria*. Those of « *minutus* » were found most often on *Ostrea edulis* and *Cyprina islandica*.

Conclusions

Pomatoschistus minutus « *minutus* » and « *lozanoi* » both occur from Spain to the North Sea, showing a great overlap in geographical and in ecological distribution.

The seasonal abundance of *P. minutus* in the Wadden Sea appeared to be rather complicated because of the occurrence of these two forms in the same area with an exchange to the adjacent North Sea.

Both forms leave the estuary in winter to avoid low water temperatures of $< 2{,}5$ °C for " *minutus* " and $< 3{,}5$ °C for " *lozanoi* ". When the water temperature does not fall below these limits, the fishes will not show this " winter migration ". In March both forms occur in the Wadden Sea at 4-5 °C, but they leave the area to spawn outside the estuary in the North Sea at 10-25 m depth.

P.m. minutus starts spawning earlier than « *lozanoi* » and at a lower water temperature of about 8 °C. For that reason the first species leaves the estuary in April, so that the smaller « *lozanoi* » remains as the dominant form. This explains the sudden decrease in the numbers and in the length distribution of the fishes in the Wadden Sea in the course of April.

P.m. lozanoi starts spawning in May at about 10 °C. There is a clear difference in spawning time between the two forms, April-May being the main spawning period for « *minutus* » and June-July for « *lozanoi* ».

In July-August the new generation of gobies appears, first those of « *minutus* » since this form spawns one month earlier. So when young " *lozanoi* " arrive as bottom fishes in the Wadden Sea in the course of October, forma « *minutus* » is already abundant and of larger size in this area. This explains the increase in mean vertebral number in samples of gobies taken in October from the outer Wadden Sea to the inner part, and the increase in mean vertebral

number with increasing size of the fishes. This also explains the marked decrease in the lenght distribution of *P. minutus* in the area from October to November, apparently caused by an influx of large numbers of smaller " *lozanoi* " from the North Sea into the Wadden Sea. Since the two forms mentioned before show such an overlap in geographical and ecological distribution, at least since 1923 (De Buen), they appear to the ecologist as two *species*.

Apparently hybrids occur only to a small extent, so that there must be a selection mechanism against hybridization. This could be the difference in spawning time related to water temperature, the difference in low temperature resistance in relation to selective mortality during severe winters, a reduced fertility of the hybrids or an ethological barrier preventing hybridization on a large scale under natural circumstances.

P. minutus minutus is a typical estuarine species, depending on and resistant to the estuarine environment.

Pomatoschistus " *lozanoi* " seems to be a more temperate species, not typically estuarine but better classified as " neritic ".

SUMMARY

Two forms of *Pomatoschistus minutus (Gobius)* are found in the North Sea and the Waddensea, an estuary situated close to the north of Holland.

They both migrate out of the estuary during the winter to avoid the low temperatures, then come back in March and go out again in the North Sea in April-May. They reproduce in the North Sea under empty shells, mainly oysters, at a depth of 10-25 m.

The two forms, differing in pigmentation and disposition of cutaneous papillae on the head, are :

— forma *minutus* with 33 vertebrae; found in the estuary during winter down to the isotherm of 2.5 °C, leaves this region to reproduce in April-May at a water temperature of 8 °C and more.

— forma *lozanoi* with 32 vertebrae; known from the Spanish atlantic coast, is found during winter in the estuary down to 3.5 °C and goes out in May to reproduce in June-July, at a water temperature of 10 °C and more.

In autumn, the young benthic stages arrive in quantity in the estuaries, first the young *minutus* (July-September) followed by young *lozanoi* (October-November).

Although hybridization is easily realized in aquarium, the hybrid forms are rather rare in nature.

Since their geographical distribution and ecology are nearly equal, these two forms could only be two different species.

A third species *P. norvegicus* (= *elongatus*), is found in the North Sea at a depth of 30 meters and more.

BIBLIOGRAPHIE

BUEN, F. de, 1923. Gobius de la Peninsula Ibérica y Baleares. *Mems Inst. esp. Oceanogr.*, 3 : 123-266.

COLLETT, R., 1902. Meddelelser om Norges Fiske i Aarene 1884-1901. Part I : 53-54. Christiania.

FAGE, L., 1915. Sur quelques Gobius méditerranéens. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **40** : 164-175.

FONDS, M., 1970. Remarks on the rearing of gobies (*Pomatoschistus minutus* and *P. lozanoi*) for experimental purposes. *Helgol. wiss. Meeresunt.*, **20** : 620-628.

GUITEL, F., 1892. Observations sur les mœurs du *Gobius minutus*. *Archs Zool. expér. gén.*, **1892** : 499-555.

HASS, G., 1936. Variabilitätsstudien an *Gobius niger* L. *Gobius minutus* Pallas und *Cottus scorpius* L. *Kieler Meeresforsch.*, **1** : 279-321.

JOHNSON, S., 1936. On the variation of fishes in relation to environment. *Bergens Mus. Arb.*, **4** : 1-26.

JONES, D., and P. MILLER, 1966. Seasonal migrations of the Common Goby, *Pomatoschistus microps* (Kroyer), in Morecambe Bay and elsewhere. *Hydrobiologia*, **27** : 515-528.

KINZER, J., 1960. Zur Ethologie und Biologie der Gobiiden unter besonderer Berücksichtigung der Schwarzgrundel *Gobius jozo* L. *Zool. Beitr.*, **6** : 207-290.

LAWACZ, W., 1965. An analysis of variations in two populations of *Gobius microps* Kr., depending on the salinity of the habitat. *Ekol. pol.*, ser. A, **13** : 125-142.

LEBOUR, M.V., 1919. The young of the Gobiidae of the neighbourhood of Plymouth (1).

LEBOUR, M.V., 1919. The eggs of *Gobius minutus, pictus* and *microps* (2). *J. mar. biol. Ass. U. K.*, **12** : 48-80 (1), 253-260 (2).

MATHIAS, M.P. et J. DOLIQUE, 1962. Sur les Gobiidae du bassin de Thau. *Naturalia monspel.*, **4** : 29-36.

NYMAN, K.J., 1953. Observations on the behaviour of *Gobius microps* K. *Acta Soc. Faun Flora fenn.*, **69** (5) : 1-11.

SANZO, L., 1911. Distribuzione delle papille cutanee (organi ciatiformi) e suo valore sistematico nei Gobi. *Mitt. Zool. Stn Neapel*, **20** : 251-328.

SWEDMARK, M., 1958. Sur la variation géographique de *Gobius minutus* Pallas. 1. Biologie et Croissance. *Trav. Stn biol. Roscoff*, **9** : 32-51.

TAVOLGA, W.N., 1954. Reproductive behaviour in the Gobiid fish *Bathygobius soporator*. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, **104** : 431-459.

DISCUSSION
following the paper by M. Fonds

Vader. — How was the percentage of fertilized eggs in the crossings compared with the homologous fertilization ? Did you study the rate of fertilization and development ?

Fonds. — I did not measure the rate of development and the fertilization of the hybrid eggs. However, since the hybrid eggs developed normally I presume that the fertilization was in the region of the usual figure of 90 % or more.

PRESPAWNING FLOUNDERS TRANSFERRED TO DIFFERENT SALINITIES AND THE EFFECTS ON THEIR EGGS*

by Per SOLEMDAL
Institute of Marine Research, Bergen, Norway

SOMMAIRE

Les Flets (*Platichys flesus*) transférés dans des salinités de 34,5 °/₀₀, 4 à 5 mois avant le frai, donnent des œufs plus grands et d'une densité moindre que dans une salinité de 34,5 °/₀₀. Des résultats analogues sont obtenus, en moins de trois semaines, quand les femelles gravides sont transférées d'une salinité élevée à une basse salinité. Donc, la régulation osmotique interne sur les œufs dans l'ovaire a un effet maximum en moins de trois semaines.

Ces résultats expérimentaux sont comparés avec ceux obtenus à partir d'œufs provenant de populations vivant dans une faible salinité. L'évolution des différentes caractéristiques de l'œuf est discutée.

Les différentes caractéristiques de l'œuf sont légèrement influencées par le milieu après le frai.

Des données sur les œufs de Limandes (*Limanda limanda*) et du Turbot (*Psetta maxima*) sont également exposées.

INTRODUCTION

Pelagic eggs from an euryhaline teleost have different characteristics in different salinity areas. Increased size and reduced specific gravity are reported from several species distributed in the brackish

* Contribution from Tvärminne Zoological Station, Finland, and Institute of Marine Research, Bergen. Present address : Institute of Marine Research, Bergen, Norway.

Baltic (KÄNDLER, 1941; STRODTMAN, 1918). To explain these observed differences experiments on developing pelagic eggs in different salinities have been carried out (JACOBSEN & JOHANSEN, 1909; FRANZ, 1910; MARX & HENSCHEL, 1941; LASKER & THEILACKER, 1962; KÄDLER & TAN, 1965). The small effects obtained in most of these experiments indicate that the characteristics are fixed in the ovary. STRODTMAN (1918) explains the difference in egg characteristics as a function of the internal ovarian osmolarity. This parameter is lowest for the Baltic populations. As that time little was known of the capacity of the individual teleost to adjust the internal osmolarity to a certain degree when transferred to a new salinity. The osmolarity found in different populations, and consequently the egg characteristics, was therefore used to describe « physiological races ». The rapid adjustment of the internal osmotic state (MOTAIS, 1967; LANGE & FUGELLI, 1965) shows the flexibility of this parameter. The effect of osmotic adjustment on ovarian eggs from spawning flounders, *Platichtys flesus*, transferred from 34.5 to 6.5 per mille salinity, is demonstrated by SOLEMDAL (1967).

The present paper deals with the effects on flounder eggs when mature females are transferred from high to low salinity 4-5 months before spawning.

MATERIALS AND METHODS

The experiments were carried out on flounder (*Platichtys flesus*), dab (*Limanda limanda*) and turbot (*Psetta maxima*). Flounders from the vicinity of Bergen were caught in water of 34.5 per mille, those from Tvärminne in water of 6.5 per mille salinity. Mature flounder females from Bergen were transferred to aquaria with 5-7 per mille salinity, and kept in this salinity for 4-5 months before spawning. To investigate the effects on the ovarian eggs of the reverse process, spawning females from brackish water aquaria were transferred to 34.5 per mille salinity. The eggs were tested with intervals, during 3 weeks.

The majority of the flounders were collected in January 1968. Running eggs were obtained for the first time at the 10th of April. When the experiments were ended at the 20th of May, running eggs had been obtained from 9 of the 12 females. The temperature in the brackish water aquaria decreased from 7 °C, in January, to 3 °C in March. After this time the temperature gradually increased, and reached 10 °C at the end of the experiment. The flounders were fed with Euphausiids and herring. They dit not start feeding until the first days of April.

The egg characteristics were tested on the initial batch of running eggs from each female. They were fertilized in water of 32.7 per mille salinity. The determination of size and buoyancy were carried out 30 minutes after fertilization. In this way only fertilized and developing eggs were used. To avoid varying external effects on the eggs before buoyancy and size determinations, the procedure were standardized for all egg batches.

The diameter measurements were performed by a Watson- Image-Shearing- Eyepiece. Water of different salinities were used to determine the buoyancy as described by SUNDNES *et al.* (1965). The definition was modified to give a more fixed determination. Within 1-2 per mille, egg fractions will be found at the surface, at the bottom and in the water column (neutral buoyancy). The present definition of buoyancy is obtained by diluting carefully the test solution with the 3 egg fractions, until no floating eggs are observed at the surface. If this is carried out in very small steps a large fraction of eggs will be found in the water column, and the rest at the bottom.

No temperature effect on the egg size was observed in the actual temperature range.

RESULTS

In table 1 the buoyancy and size measurements are given for the different groups of flounders (*Platichtys flesus*). The specific gravity is calculated on the basis of buoyancy, and at a temperature of 9 °C. No change in buoyancy was observed in the actual temperature range, and the small thermal expansion therefore must be the same for sea-water and the egg. Table 1. also gives the egg volume

TABLE 1

Total results on diameter, volume and buoyancy of eggs from different groups of flounders *(Platichtys flesus)*

No. of ♀♀	Locality	No. of eggs	Mean diam., mm	Mean vol., mm^3	Vol. change, %	Neutral buoyancy	
						‰ S	Sp. gravity, 9°C
14	Bergen, 34.5 ‰	1546	0.884	0.3615		31.8	1.0246
	Transferred from 34.5 to 6.5 ‰ S, 3 weeks						
4	In 34.5 ‰ S	121	0.870	0.3446	+ 15.2	31.3	1.0243
4	In 6.5 ‰ S	106	0.912	0.3970		26.0	1.0201
	Transferred from 6.5 to 34.5 ‰ S, 2 weeks				+ 11.7 / + 49.2		
3	In 6.5 ‰ S	292	0.891	0.3702	− 21.2	27.0	1.0209
3	In 34.5 ‰ S	309	0.821	0.2907		30.5	1.0236
	Transferred from 34.5 ‰						
9	to 6.5 ‰ S, 4-5 months	980	0.917	0.4035		26.6	1.0206
7	Tvärminne, 6.5 ‰ S	715	1.010	0.5392		20.3	1.0157

change, in % of the initial volume. The volume increase, and buoyancy change, in eggs from spawning flounders kept in low salinity for 3 weeks are at the same level as for the flounders trans-

TABLE 2

Volume change, as % of the initial volume, when spawning flounders are transferred from 34.5 to 6.5 per mille salinity, or vice versa. The results are given in 5 - days intervals, with number of eggs in parenthesis.

Transferred from	Days after transfer					
	0 – 5	6 – 10	11 – 15	16 – 20	21 – 25	
34.5 to 6.5 ‰ S	+ 2.2(64)	+ 7.9(130)	+ 7.4(61)	+ 16.5(70)	+ 21.1(22)	N = 347
6.5 to 34.5 ‰ S	– 6.4(310)	– 15.2(282)	– 23.7(215)	– 23.2(98)	–	N = 905

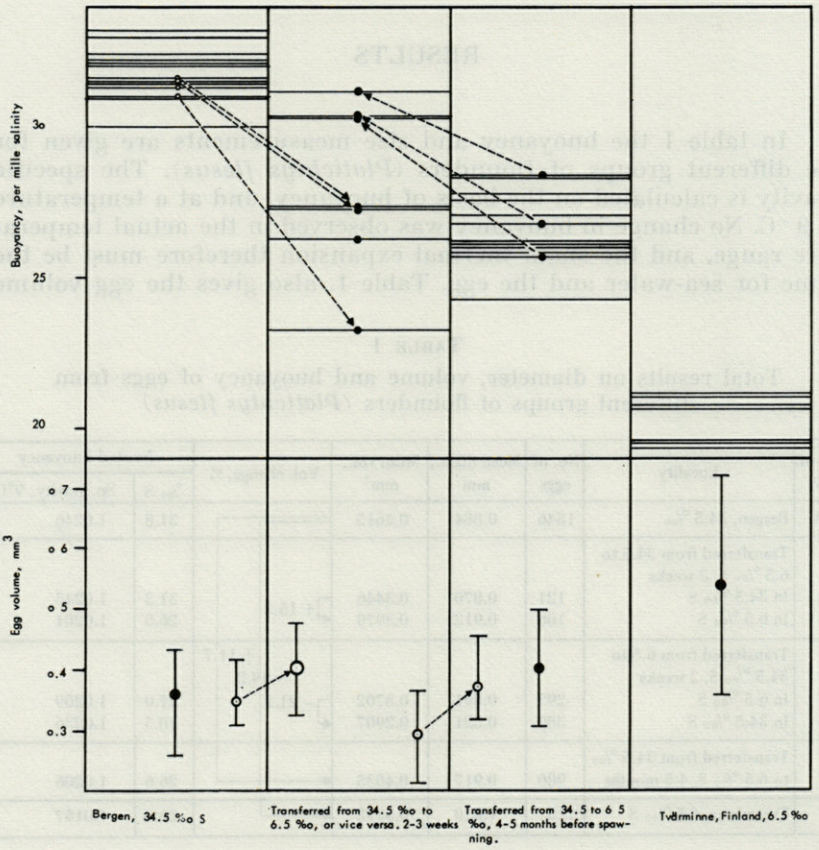


FIG. 1. — Egg buoyancy of the different groups of flounders (*Platichtys flesus*) (above). Each horizontal line represent egg buoyancy from one female. The corresponding egg volumes are shown below. The arrows indicate the changes in egg characteristics from the short time transfer experiments.

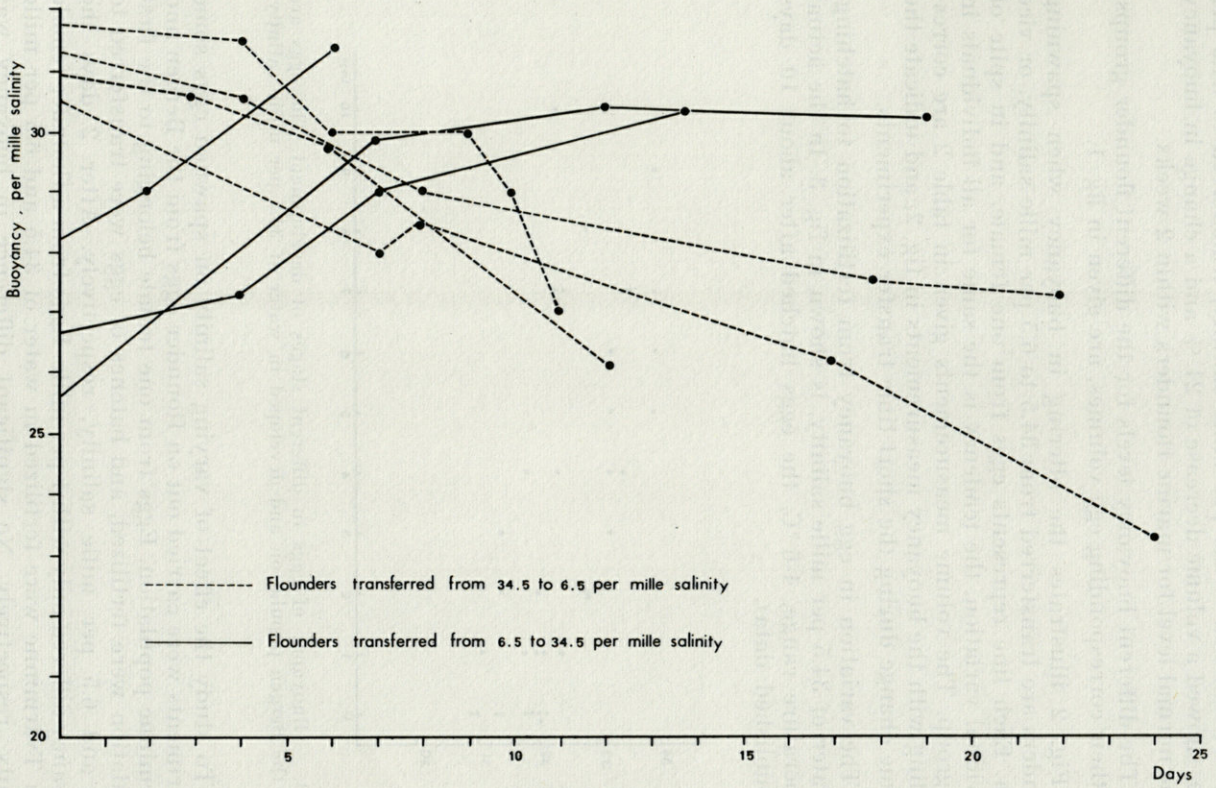


FIG. 2. — Changes in egg buoyancy when spawning flounders are transferred from 34.5 to 6.5 per mille salinity, or vice versa.

ferred to low salinity 4-5 months before spawning. Spawning flounders, acclimatized to 6.5 per mille salinity, transferred to 34.5 per mille, showed a volume decrease of 21 % and a change in buoyancy to the normal level for marine flounders within 2 weeks.

The different buoyancy levels for the different flounder groups, and their corresponding egg volumes, are given in fig. 1.

Fig. 2 illustrates the altering in buoyancy when spawning flounders are transferred from 34.5 to 6.5 per mille salinity, or vice versa. Each line represents eggs from one female, and in spite of individual variation, the tendency is the same for all individuals in one group. The volume measurements given in table 2 are corresponding with the buoyancy measurements in fig. 2, and indicate the volume change during the short time transfer experiments.

The variation in egg buoyancy from fertilization to hatching, in water of 34.5 per mille salinity, is shown in fig. 3. In the actual temperature range, 4-6 °C, the eggs hatched after about 10 days (unpublished data).

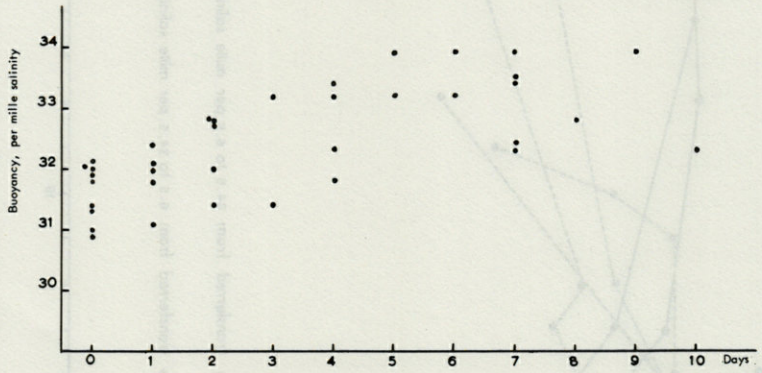


Fig. 3. — Buoyancy of eggs in different stages of development. The eggs are from the Bergen population and developed in water of 34.5 per mille salinity.

To study the effect of varying salinity on spawned eggs some experiments were carried out on flounder eggs from the Bergen and Tvärminne population. Eggs from one female belonging to the first population were fertilized, and batches of eggs were transferred to 34.5 and 6.5 per mille salinity, respectively. After 2 days the buoyancy differed only with 1 per mille. Eggs from a flounder female from Tvärminne were fertilized in water of 34.5 and 6.5 per mille salinity, respectively. No significant difference in buoyancy was observed after 2 days of development.

TABLE 3

Egg characteristics of turbot *(Psetta maxima)* and dab *(Limanda limanda)*.

Species	No. of ♀♀	Locality	No. of eggs	Diam., mm	Volume, mm^3	Buoyancy, ‰ S
Turbot *(Psetta maxima)*	4	Tvärminne	269	0.9921	0.5110	20.6 – 23.0
Dab *(Limanda limanda)*	3	Bergen, 34.5 ‰ S	138	0.7314	0.2048	30.0 – 31.6
	4	5 days in 6.5 ‰S	152	0.7560	0.2260	26.1 – 28.5
	1	Bergen, 34.5 ‰ S	79	0.8020	0.2700	26.2
	1	5 days in 6.5 ‰S	60	0.8170	0.2854	25.5
	1	10 days in 6.5‰ S	78	0.8840	0.3615	19.2

A few data on egg size and buoyancy from dab (*Limanda limanda*) and turbot (*Psetta maxima*) are given in table 3. Transferred from 34.5 to 6.5 per mille salinity the volume of dab eggs increased with 10.4 % after 5 days. The results of one dab female are given separately, because of the strange behaviour of the eggs. After 10 days in 6.5 per mille salinity the eggs from this female had increased with 33.9 % and the buoyancy changed from 26.2 to 19.2 per mille salinity. The dab was in a very bad condition at that time, and died the next day. The low serum osmolarity showed that this abrupt transfer to low salinity was beyond the capacity of the osmoregulatory system of the dab.

DISCUSSION

The results indicate a significant effect on ovarian egg characteristics when spawning or prespawning flounders are transferred to a new salinity environment.

The observed results on egg size are not due to heterogeneity of the material. For some teleost species a positive correlation between size (or age) of mother fish and egg size are reported (HEINCKE & EHRENBAUM, 1900; BERGAN, 1952; HEMPEL & BLAXTER, 1967). Reduction in egg size during the long spawning period is reported by MORAWA (1954) and HIEMSTRA (1962). The present egg material does not show any general correlation to these parameters. The only deviating egg sizes were found for the two largest females. Their eggs were significantly smaller than the rest of the material.

After the definition given earlier, the buoyancy data given are the minimum salinity for neutral egg buoyancy. Critics have been raised to the reliability of the suspension method to measure specific gravity of pelagic eggs (KROGH *et al.*, 1938). On the basis of a few

determinations of buoyancy on plaice and flounder eggs it seemed to these authors that the eggs were affected of the test solution to a very great extent. This does not correspond to the experience of the present author. As KANOH (1955) pointed out, it is questionable whether the eggs used by KROGH *et al.* (1938) were fertilized or not.

Eggs from all females show the same tendency in the respective groups. The varying buoyancy in the different groups can not be the result of external influence, as the procedure was exactly the same for all egg batches. Consequently, the observed differences in egg characteristics must be due to processes taking place within the ovary.

The identical osmotic conditions of blood and ovary fluid has been demonstrated by DAKIN (1910), HOHENDORF (1968) and HOLLIDAY (1965). When the ripe eggs are set free in the ovary they absorb great amounts of this fluid. In this situation variations in the ovarian osmolarity will affect the eggs, swelling or shrinking as an osmometer (KANOH, 1952). The water movement into or out of the egg proper is a slow process, which is reflected in the slow buoyancy change in fig. 2. The rapidity and degree of osmotic adjustment of the internal fluids when flounders are transferred to a new salinity environment are reported by MOTAIS (1967) and LANGE & FUGELLI (1965). When transferred from 34.5 to fresh water a reduction of 10-20 % of plasma osmolarity was observed (LANGE & FUGELLI, 1965). This is in accordance with own data (SOLEMDAL, 1967 & unpublished data).

When spawned the perivitelline space is formed and filled with fluid from the surrounding medium. Chorion hardens, the blatodisc is formed, and, if fertilized, the cleavage starts (KANOH, 1955).

From being highly water permeable in the ovary, the cytoplasm surrounding the yolk, called the vitelline membrane, is almost impermeable after fertilization (SHELBOURNE, 1956; ZOTIN, 1965; HOLLIDAY & JONES, 1967).

When the characteristics of pelagic eggs are discussed, 3 different parts are concerned :

1) *Chorion.* This is the heavy part, being of higher specific gravity than sea-water of 34.5 per mille salinity. This is easily recognized when a damaged pelagic egg is observed. Sea-water first penetrates into the egg proper (yolk) and shortly afterwards the egg starts sinking rapidly (ROLLEFSEN, 1932).

2) *Perivitelline fluid.* This fluid is of the same specific gravity as the surrounding medium and will therefore have very limited effect on egg buoyancy. Evidence for this statement is given in this paper, and is in accordance with most experiments on developing eggs.

3) *The egg proper* (*The yolk*). This is the buoy component of the pelagic egg. In fact, the egg proper is floating in the perivitelline fluid, with the heavier blastodisc always in the lowest position

(ROLLEFSEN, 1929; KANOH, 1955). The low specific gravity of the yolk is due to the content of organic matter and high water content (MENGI, 1965). The waterflow into or out of the egg proper, due to changes in the osmolarity of the ovarian fluid, results in a change of the total egg size. No perivitelline space is formed when the egg is in the ovary. As a result of the softness of the chorion the osmotic pressure will be eliminated by volume change. The combined effect of altering both the volume and the specific gravity of the egg proper will have a marked effect on the buoyancy, as shown in table 1 and fig. 1. The data given in table 3 drastically show the effect on ovarian eggs when the osmoregulatory system of the dab female breaks down, and the internal fluids are lethally diluted.

The data from short and long-time transfer to low salinity, table 1 and fig. 1, show an almost identical reaction of the ovarian eggs. This means that maximum effect of osmotic adjustment on ovarian eggs is expressed within 3 weeks. Compared with the egg characterictics of the natural flounder population living in water of 6.5 per mille salinity, table 1, the immediate effect of osmotic adjustment seems small. This discrepancy becomes more evident when the experimental results are compared with eggs from the Gotland population, with a diameter of 1.3 mm and buoyancy of 10-11 per mille salinity.

These results and the fact that egg characteristics are little influenced by the medium after being spawned, indicate that populations with different egg characteristics have developed rather slowly. During evolution, the effect of osmotic adjustment has probably played an important role. For instance, when the flounder migrated through the Belts from the North Sea, the reduction in salinity was small and an osmotic adjustment was enough to keep the eggs buoyant. By the further migration into the lower salinities critical conditions occured and a drastic selection came into play. This selection worked on the biological variation found within a single egg batch and between individual females (KÄNDLER, 1949 b). For several species the smaller eggs have higher specific gravity and are found in deeper waters with higher salinity (HØGLUND, 1938; GRAUMAN, 1964, 1965). In low-salinity areas these small eggs sink to bottom. The bottom layers in the Baltic basins are reported to be stagnant with very low oxygen content (SEGERSTRALE, 1965), and the eggs on the bottom have small chances to develop. These hydrographical conditions are highly selective with a positive favour to eggs with low specific gravity. By this process the population has invaded areas of 10-12 per mille salinity throughout a long time.

HOHENDORF (1968) concluded that the small observed reduction in ovary-fluid osmolarity could not be responsible for the total observed change in egg buoyancy. The present results verify the findings of

HOHENDORF (1968). To give an explanation of the observed egg characteristic the paper concludes as follows : « Die endgültige Anpassung des spezifischen Gewichts an die Dichte des umgebenden Wassers erfolgt jedoch direkt durch die Eier selbst in dem Moment, wenn sie beim Ablaichen ins Wasser entlassen werden ». It seems for me that the anatomical-functional analysis for this statement is rather unsatisfactory. First, it does not take into account the high specific gravity of the chorion, which has to be compensated for by low specific gravity of egg proper. If spawned in a critical low salinity, for instance 10-12 per mille, the absorption of water into the perivitelline space would not give the egg any extra buoyancy. Further, if the final adaptation should be due to changes in the egg proper after spawning, this would not be in favour of better buoyancy. From data given by HOHENDORF (1968) the flounders living in the Gotland area, with salinity of about 12 per mille, have ovary fluid equivalent to 6.8 per mille salinity. If the vitelline membrane is freely permeable for water a short time after spawning a waterflow out of the egg proper should be the result. This would secondly lead to a shrinking of the egg. It therefore seems impossible to imagine how an immediate adaptation of spawned eggs to very low salinities can function. No observations on eggs are given to demonstrate the theoretical statement in this paper (HOHENDORF, 1968).

The existence of 2 populations with different egg characteristics of flounder in the Baltic, is perhaps also explained as a function of selection. The maximum size of flounder eggs with the minimum specific gravity is found in waters of 10-12 per mille salinity. This indicate that flounder eggs can not be buoyant in water of lower salinities than mentioned above. These salinities, therefore, represent a biological border for buoyant flounder eggs.

But the reproductive capacity has established flounder populations on the shallow central banks and the eastern parts of the Baltic, with water of only 5-7 per mille. The eggs from these areas are smaller and heavier, as shown for the flounder populations at Tvärminne and the banks (MIELCK, 1926), and they develop at the bottom (SANDMAN, 1906; MIKELSAAR, 1957). In these areas a different selection pressure has been working on the egg populations, in favour of tougher, heavier eggs more suited to resist the mechanical forces acting at the bottom of these shallow areas. The slow growth in these areas has probably also affected the egg size to a certain degree.

That there really exist 2 different selected flounder populations in the Baltic, is supported by some observations by MIELCK (1926) and MIELCK & KÜNNE (1932). They caught ripe females on a bank, with salinity of 6-7 per mille, some with the normal small " bank " type, but also a few with the great " deep " eggs. This shows that accidental mixing occur, which do not change the egg charecteristics immediately.

The increased specific gravity of pelagic eggs during development is in accordance to works of SUNDNES *et al.* (1965) and ALDERDICE *et al.*

(1968). The relatively low specific gravity of the eggs, fig. 3, compared with the sea water of 34.5 per mille, indicates a strong concentration of eggs at the surface. The vertical distribution of eggs will also be influenced by waves and currents, but as ZAITZEV (1968) has shown, the upper 5 cm layer in the Black Sea contains a remarkable high portion of the total number of pelagic eggs. This fact is of importance when quantitative data on eggs and early larval stages are collected.

The egg data on turbot from Tvärminne are in accordance to those given by KÄNDLER (1949) from Oderbank.

The experiments on spawning dab females, table 3, show similar effects on the ovarian eggs as found for the flounder. But this species does not tolerate sudden changes in salinity as good as the flounder. This was not only noted for the dab mentioned earlier. A lot of the other dab females died within 1-2 weeks after the transfer to 6.5 per mille. This lower osmoregulatory capacity is found on developing eggs (MARX & HENSCHEL, 1941). The distribution of dab in the Baltic also indicates a more stenohaline biology of this species. As reported in MARX & HENSCHEL (1941) the dab is seldom found in waters of salinity less than about 15 per mille.

ACKNOWLEDGEMENTS

It wish to thank " Nordic Council for Marine Biology " and " Norwegian Research Council for Science and the Humanities ", NAVF, for grants enabling me to visit Tvärminne Zoological Station, Finland, and Arcachon, France, respectively.

Cand. real Gunnar Sundnes has corrected the manuscript and the diagrams are designed by my wife, Kate Solemdal.

SUMMARY

Flounders (*Platichtys flesus*) transferred from 34.5 to 6.5 per mille salinity 4-5 months before spawning, develop larger eggs with lower specific gravity than in 34.5 per mille salinity. Identical results are obtained, within 3 weeks, when spawning flounders are transferred from high to low salinity. Therefore, the maximum effect of internal osmotic adjustment on ovarian eggs is expressed within 3 weeks.

Compared with eggs from populations living in low salinity, the experimental results seem small. The evolution of different egg characteristics is discussed.

Egg characteristics are little influenced by the medium after spawning.

Data on eggs from dab (*Limanda limanda*) and turbot (*Psetta maxima*) are also given.

REFERENCES

ALDERDICE, D.F. & C.F. FORRESTER, 1968. Some effects of salinity and temperature on early development and survival of the english sole *(Parophrys vetulus)*. *J. Fish. Res. Bd Can.*, **25** (3) : 495-521.

BERGAN, K., 1952. Om variasjonen i eggstørrelsen hos rødspette *(Pleuronectes platessa* L.). Dissertation (unpublished) Univ. Oslo.

DAKIN, J.W., 1910. Notes on the biology of fish eggs and larvae. *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, **5** : 487-495.

FRANZ, V., 1910. Untersuchungen über das spezifische Gewicht der planktonischen Fischeier. *Wiss. Meeresunters. Abt. Helgoland,* N.F. **9** : 179-195.

GRAUMAN, G.B., 1964. The importance of the size of the eggs of the Baltic cod for survival of foetuses. I.C.E.S. C.M. 1964. Gadoid Fish Committee no. 85.

GRAUMAN, G.B., 1965. Changes in the egg size of cod (*Gadus morhua callarias* L.) within the spawning period. I.C.E.S. C.M. Baltic-Belt Seas Committee no. 47.

HEINCKE, F. & E. EHRENBAUM, 1900. Eier und Larven von Fischen der deutschen Bucht. II. Bestimmung der schwimmenden Fischeier und die Methodik der Eimessungen. *Wiss. Meeresunters. Abt. Helgoland,* N.F. 3 : 131-332.

HEMPEL, G. & J.H.S. BLAXTER, 1967. Egg weight in atlantic herring (*Clupea harengus* L.). *J. Cons. perm. int. Explor. Mer.*, **31** (2) : 170-195.

HIEMSTRA, W.A., 1962. A correlation table as an aid for identifying pelagic fish eggs in plankton samples. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer.*, **27** : 100-108.

HOHENDORF, K., 1968. Zur Schwebfähigkeit pelagischer Fischeier in der Ostsee. *Ber. dt. wiss. Komm. Meeresforsch.*, **19** (3) : 181-193.

HOLLIDAY, F.G.T., 1965. Osmoregulation in marine teleost eggs and larvae. *California Coop. oceanic fish. Invest.*, **10** : 89-95.

HOLLIDAY, F.G.T. & M.P. JONES, 1967. Some effects of salinity on the developing eggs and larvae of the plaice *(Pleuronectes platessa)*. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **47** : 39-48.

HÖGLUND, H., 1938. Über die horizontale und vertikale Verteilung der Eier und Larven des Sprotts (*Clupea sprattus* L.) im Skagerak-Kattegatgebiet. *Svenska hydrogr.-biol. Komm. Skr.*, **2** (3) : 1-19.

JACOBSEN, J.P. & JOHANSEN, A.C., 1908. Remarks on the change in specific gravity of pelagic eggs. *Meddr Kommn Havunders Ser. Fisk.*, **3** (2) : 1-17.

KANOH, Y., 1952. Ueber Wasseraufnahme und Aktivierung der Lachseier. III. Die Permeabilität der Eioberflache. *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ.* Ser. VI (zoology), **11** : 95.

KANOH, Y., 1955. On the buoyancy of the egg of Alaska pollack. *Jap. J. Ichthyol.*, 3 (6) : 238-246.

KROGH, A., A. KROGH & C. WERNSTEDT, 1938. The salt concentration in the tissues of some marine animals. *Scand. Archiv. Physiol.*, 80 : 214-222.

KÄNDLER, R., 1941. Die Fortpflanzung der Meeresfische in der Ostsee und ihre Beziehungen zum Fischereiertrag. *Mh. Fisch.*, 11 : 158-163.

KÄNDLER, R., 1949*a*. Ueber den Steinbutt der Ostsee. *Ber. dt. wiss. Komm. Meersforsch.*, 11 : 73-136.

KÄNDLER, R., 1949*b*. Untersuchungen über den Ostseedorsch während der Forschungsfahrten mit dem R.F.D. « Poseidon » in den Jahren 1925-1938. *Ber. dt. wiss. Komm. Meeresforsch.*, 11 : 137-244.

KÄNDLER, R. & E.O. TAN, 1965. Investigations on the osmoregulation in pelagic eggs of gadoid and flatfishes in the Baltic. Part 1. Changes in volume and spec. gravity at different salinities. I.C.E.S. C.M. Baltic-Belt Seas Comm. no. 43.

LANGE, R. & K. FUGELLI, 1965. The osmotic adjustment in the euryhaline teleosts, the flounder, *Pleuronectes flesus* L. and the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L. *Comp. Bioch. Physiol.*, 15 : 283-292.

LASKER, R. & G.H. THEILACKER, 1962. Oxygen consumption and osmoregulation by single Pacific sardine eggs and larvae (*Sardinops caerulea* Girard). *J. Cons. perm. int. Explor. Mer.*, 27 : 25-33.

MARX, W. & L. HENSCHEL, 1941. Die Befruchtung und Entwicklung von Plattfischeiern in verdünnten Nordseewasser im Vergleich zu den Befunden in der freien Ostsee. *Helgoländer wiss. Meeresunters*, 2 : 226-243.

MENGI, T., 1965. Veränderungen in der chemischen Zusammensetzung des reifenden Ovariums des Ostseedorsches. *Kieler Meeresforsch.*, 21 : 107-121.

MIELCK, W., 1926. Untersuchungen über die pelagische Fischbrut (Eier und Larven) in der Ostsee im April 1925. *Ber. dt. wiss. Komm. Meeresforsch.*, 2 : 311-318.

MIELCK, W. & C. KÜNNE, 1932. Fischbrut und Plankton - Untersuchungen auf dem Reichsforschungsdampfer « Poseidon » in der Ostsee, mai-juni 1931. *Wiss. Meeresunters. Abt. Helgoland*, 19 : 1-120.

MIKELSAAR, N., 1957. Über die Fortpflanzungsbiologie der Flunder der östlichen Ostsee. (In estonian, german summary). *Eesti NSV Tead. Akad. Toim.* Bioloogiline seer. no. 3.

MORAWA, F.W.F., 1954. Laichen, Laichbedingungen und Laichplätze des Sprottes (*Clupea sprattus* L.), dargestellt auf Grund von Untersuchungen in der Kieler Bucht. *Z. Fisch.*, 3 (4/5) : 343-373.

MOTAIS, R., 1967. Les mécanismes d'échanges ioniques branchiaux chez les Téléostéens. *Annls Inst. océanogr., Monaco*, XLV : 1-84.

ROLLEFSEN, G., 1929. Torskeegg med deformerte fostre. *Årsberetn. Norg. Fisk.*, 2 (In norwegian).

ROLLEFSEN, G., 1932. The susceptibility of cod eggs to external influences. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer,* 7 : 367-373.

SANDMAN, J.A., 1906. Kurzer Bericht über in Finland ausgeführte Untersuchungen über die Flunder, den Steinbutt und den Kabeljau. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer,* 5 : 37-44.

SEGERSTRÅLE, S.G., 1965. On the salinity conditions off the south coast of Finland since 1950, with comments on some remarkable hydrographical and biological phenomenon in the Baltic area during this period. *Comment biol.,* 28 (7) : 5-28.

SHELBOURNE, J.E., 1956. The effect of water conservation on the structure of marine fish embryos and larvae. *J. mar. biol. Ass. U.K.,* 35 : 275-286.

SOLEMDAL, P., 1967. The effect of salinity on buoyancy, size and development of flounder eggs. *Sarsia,* 29 : 431-442.

STRODTMAN, S., 1918. Weitere Untersuchungen über Osteefische. *Wiss. Meeresunters., Abt. Helgoland N.F.* 14 : 33-95.

SUNDNES, G., H. LEIVESTAD & O. IVERSEN, 1965. Buoyancy determination of eggs from the cod (*Gadus morhua* L.). *J. Cons. perm. int. Explor. Mer,* 29 : 249-252.

ZAITSEV, Ju. P., 1968. La neustonologie marine : Objet, Méthodes, Réalisations principales et problèmes. *Pelagos. Bull. Inst. océanogr., Alger,* 8 : 1-48.

ZOTIN, A.I., 1965. The uptake and movement of water in embryos. Pp. 365-384 in : *Symposia Soc. Exp. Biol. 19 : The state and movement of water in living organisms.* Ed. G.E. Fogg, Cambr. Univ. Press.

DISCUSSION

following the paper by P. SOLEMDAL

HOHENDORF. — The question is if the suspension method is accurate enough to determine the specific gravity of pelagic eggs, because after findings of LASKER & THEILACKER (1962) on sardine eggs there is an open system between the perivitelline fluid and the medium. This statement would be an explanation for the small variations in volume of pelagic eggs, when transferred to dilute and concentrated media (KÄNDLER and TAN, 1965).

SOLEMDAL. — It is correct that there is an open system, both for water and salts, through the chorion. However, all the experiments were carried out on eggs fertilized in the same medium. Therefore, the differences in buoyancy must be the results of the differing medium *in* the ovary. This is the effect of osmotic adjustment of the internal fluids.

HOHENDORF. — You told, that the specific gravity of the yolk of ovarian flounder eggs is only about 1/3 of normal seawater. After

HOLLIDAY and JONES (1965) there is no significant difference in the freezingpoint between the yolk of herring eggs and the medium. Is there perhaps a difference between demersal and pelagic eggs ?

SOLEMDAL. — As you perhaps know, HOLLIDAY and JONES (1967) came to quite different results on eggs of plaice. For those pelagic eggs, a great difference in osmolarity was maintained between yolk and medium during all stages of egg development. The osmotic properties of demersal and pelagic eggs therefore are very different, due to the ecology of these 2 groups of eggs.

GEZEITENBEDINGTE WANDERUNGEN VON TURBELLARIEN UND NEMATODEN EINES NORDADRIATISCHEN SANDSTRANDES

von Reinhard Rieger und Jörg Ott

Zoologisches Institut der Universität - Wien - Österreich

SOMMAIRE

Dans l'eulittoral du Lido de Venise ont été faites des études qualitatives et quantitatives sur la faune interstitielle de Turbellariés (Rieger) et de Nématodes (Ott). Ces recherches ont montré que des déplacements de faune considérables ont lieu dans la zone de déferlement (non caractéristique à cet endroit, légèrement inclinée, à peu près de 5 mètres de large et composée de sables fins et moyens mélangés de débris de coquillage) au cours de 24 heures. Ces déplacements de faune sont en rapport direct avec les fluctuations de la marée, la température (jour-nuit) et l'intensité du ressac; ils ont été déterminés comme suit :

I. Migrations actives :

1. Migrations verticales :

a) Espèces montant dans le sable avec la marée montante et descendant avec la marée descendante : Turbellariés et Nématodes.

b) Espèces descendant avec la marée montante et montant avec la marée descendante : des Nématodes seuls ont été trouvés.

2. Migrations horizontales :

Animaux vivant dans la zone au-delà de la zone de déferlement, se répandant en nageant au-dessus du sable quand le mouvement de l'eau n'est que peu considérable (surtout le jour, à marée basse), et qui montent de la sorte jusque dans la zone de déferlement : seuls ont été observés des Turbellariés.

II. Dérivations passives :

Espèces ayant leur densité maximale dans les couches supérieures du sable, avec déplacement horizontal de la couche superficielle du

sable ces animaux sont déportés dans un mouvement de va-et-vient vertical à la côte : Turbellariés et Nématodes.

III. Types combinés :

Nematoplana sp. (Turbellaria Proseriata) qui montre une migration active descendante pendant la marée montante, peut être déportée avec la couche superficielle de sable et de débris dans un mouvement passif horizontal. En plus, au cours de la journée, elle tend à retourner vers les couches inférieures à cause de la température croissante (danger de tomber à sec).

Gezeitenbedingte Wanderungen der mesopsammalen Fauna sind bei verschiedenen Tiergruppen nachgewiesen worden. Die biologische Bedeutung dieser kurzzeitigen Faunenverschiebungen für die Bewohner des Eulitorals wurde vor allem in den Arbeiten von REMANE (1940), DELAMARE DEBOUTTEVILLE (1960) und WIESER (1959) hervorgehoben. Trotzdem ist unsere Kenntnis von den tatsächlichen Ausmaßen und der Häufigkeit solcher Migrationen noch immer relativ gering; eine Tatsache, die, wie REYNAUD DEBYSER (1963) schon ausführte, insbesondere mit methodischen Schwierigkeiten begründet ist.

Unsere Kenntnis derartiger Wanderungen bei Turbellarien beschränkt sich im wesentlichen auf die Studien an *Convoluta roscoffensis* GRAFF (1891), (BOHN, 1903 und GAMBLE & KEEBLE, 1904) sowie einige kleinere Hinweise in der Arbeit von AX (1951) über die Turbellarien im Eulitoral der Kieler Bucht. RENAUD DEBYSER (1963) konnte bei ihren Untersuchungen in Arcachon gezeitenabhängige Faunenverschiebungen auch bei Nematoden nachweisen.

BOADEN (1968) beschreibt gezeitenbedingte Vertikalwanderungen bei drei Turbellarien (*Cheliplanilla caudata* MEIXNER 1938, *Monocelopsis* sp., *Convoluta* sp.) und Nematoden im allgemeinen. Es handelt sich dabei um das Verlassen der obersten Substratschichten sobald die Brecherzone über den Probenort wandert.

Im Rahmen faunistisch-ökologischer Studien der Turbellarien - (RIEGER) und Nematodenfauna (OTT) im oberen Euliteral des Lido von Venedig konnten im Ablauf von 24 Stunden beträchtliche Faunenverschiebungen festgestellt werden. Bei genauerer Analyse erwiesen sich diese Veränderungen des Artenspektrums teils als aktive Wanderungen, teils als passive Verdriftungen einzelner Arten, die in erster Linie mit den Gezeiten korreliert sind. Darüber hinaus stellte sich heraus, daß für die Interpretation der gefundenen Ortsveränderungen der Fauna der Tag-Nachtrhytmus und die Brandungsstärke besonders bedeutend sind.

Wir möchten an dieser Stelle nicht versäumen, Herrn Prof. Dr. Giordani SOIKA, dem direktor des Museo Civico di Storia Naturale in Venedig sowie dem gesamten Institutspersonal für die großzügige und verständnisvolle Unterstützung unserer Arbeit herzlichst zu danken.

Finanzielle Unterstützung unserer Arbeit erhielten wir vom Kulturamt der Stadt Wien, der Osterreichischen Akademie des Wissenschaften und dem Fonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung.

UNTERSUCHUNGSGEBIET UND METHODE

Der Lido von Venedig ist, wie SCHROM (1966) ausführt, ein sehr flacher Sandstrand mit einer gemischten Halbtagsgezeit. Der mittlere Gezeitenhub beträgt etwa 80 cm. Der Strand steigt nicht gleichmäßig an, sondern es wechseln küstenparallele Sandbänke mit dazwischenliegenden Senken, wie es von vielen Sandstränden bekannt ist (GERLACH, 1953 und 1954, AX, 1951). Etwa die Hälfte aller Ebben senkt den Wasserspiegel mindestens soweit, daß die küstennächste Sandbank trockenfällt und zwischen ihr und der Uferzone ein schmaler Ebbetümpel entsteht.

Unsere Untersuchungen über gezeitenbedingte Wanderung von Turbellarien und Nematoden beschränken sich zunächst auf die unmittelbare Uferzone, das heißt auf jenen Bereich, der seiner Lage nach als Prallhangregion aufzufassen ist, aufgrund der relativ schwachen Wasserbewegung jedoch nicht typisch ausgebildet ist. Man findet hier im Bereich des Hochwasserniveaus einen zirka 5 m breiten, schwach geneigten Uferstreifen aus schellvermischtem Feinsand, der außer zur

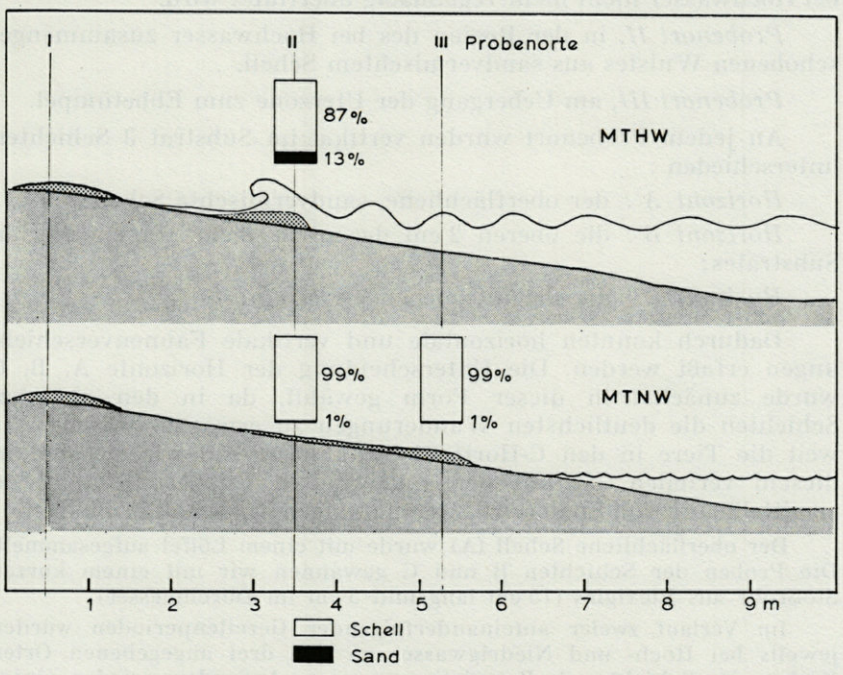


ABB. 1. — Situation der oberflächlichen Schellschicht an der untersuchten Uferzone bei Hoch- und Niedrigwasser. Die Staffeln zeigen die Anteile von Schell und Sand in den A-Horizonten der Probenorte II und III.

Zeit der Nipptide bei Niedrigwasser regelmäßig trockenfällt. Charakteristisch für diesen Streifen ist eine oberflächlich liegende Schellschicht (Abb. 1). An der landwärtigen Grenze der Uferzone, die bei normalem Hochwasser nurmehr von den auslaufenden Restwellen erreicht wird, liegen durchschnittlich 1-2 cm große, kaum zerkleinerte Schalenstücke von *Venus gallina* stellenweise bis zu 10 cm hoch angehäuft. Den Uferstreifen selbst bedecken wesentlich feinere Schalentrümmer von der Größe eines Bruchteils eines Millimeters bis zu wenigen Millimetern. Bei Flut wir dieser Teil der Schellschicht mit oberflächlichem Sand vermischt und landwärts zusammengeschoben und bildet schließlich bei Hochwasser einen durchschnittlich 5 cm hohen und 25 cm breiten küstenparallelen Wulst in der Brecherzone. Während der nachfolgenden Ebbe wird der Wulst wieder seewärts auseinandergezogen. Wird die Ebbe nicht durch auflandige Winde gestört, so wird der Großteil davon bis zur unteren Grenze der Uferzone transportiert. Diese Dynamik der oberen Substratschichte ist für das Verständnis der gefundenen Ortsveränderungen der Fauna von Bedeutung.

Entlang eines Profils senkrecht zur Küstenlinie wurden drei charakteristische Probenorte ausgewählt :

Probenort I, an der landwärtigen Grenze der Uferzone, welche bei Hochwasser nicht mehr regelmäßig überflutet wird.

Probenort II, in der Region des bei Hochwasser zusammengeschobenen Wulstes aus sandvermischtem Schell.

Probenort III, am Uebergang der Uferzone zum Ebbetümpel.

An jedem Probenort wurden vertikal im Substrat 3 Schichten unterschieden :

Horizont A : der oberflächliche, sandvermischte Schell;

Horizont B : die oberen 2 cm des nicht mehr transportierten Substrates;

Horizont C : die darunterliegenden 12 cm.

Dadurch konnten horizontale und vertikale Faunenverschiebungen erfaßt werden. Die Unterscheidung der Horizonte A, B, C wurde zunächst in dieser Form gewählt, da in den obersten Schichten die deutlichsten Wanderungen zu erwarten waren. Wie weit die Tiere in den C-Horizont abwandern und wie sie sich in diesem verteilen, ist mit der angewandten Gliederung nicht zu ermitteln und soll späteren Untersuchungen vorbehalten bleiben.

Der oberflächliche Schell (A) wurde mit einem Löffel aufgesammelt. Die Proben der Schichten B und C gewannen wir mit einem kurzen Stoßrohr aus Plexiglas (15 cm lang und 5 cm im Durchmesser).

Im Verlauf zweier aufeinanderfolgender Gezeitenperioden wurden jeweils bei Hoch- und Niedrigwasser an den drei angegebenen Orten Proben der Schichten A, B und C genommen. Außerdem wurden einige Stichproben während Ebbe und Flut an und zwischen den Probenorten aufgesammelt, sodaß insgesamt 40 Proben bearbeitet wurden. An jedem

Probenort wurde küstenparallel mehrmals aufgesammelt, der gewonnene Sand durchmischt und davon 100 ccm untersucht. Die Untersuchungszeit erstreckte sich von 22h MEZ des 26. Juni 1968 bis 18h MEZ des 27. Juni 1968, begann also einen Tag nach Neumond.

Die Fauna wurde nach der von BOADEN (1963) vorgeschlagenen Magnesiumchloridmethode gewonnen.

DIE FAUNA UND DIE GEFUNDENEN ORTSVERÄNDERUNGEN

Bevor auf die gezeitenbedingten Veränderungen der Artenverteilung im einzelnen eingegangen wird, muß festgehalten werden, daß sich die beiden untersuchten Tiergruppen in ihrer horizontalen Verteilung in der Uferzone deutlich unterscheiden (Abb. 2). Am Probenort II, also etwa in der Mitte der Uferzone ist die durchschnittliche Häufigkeit von Turbellarien und Nematoden mit 53 und 55 Individuen pro 100 ccm Substrat annähernd gleich. Gegen die Probenorte I und III nimmt die Häufigkeit der Turbellarien ab, die der Nematoden steigt dagegen jeweils leicht an. Besonders landwärts tritt die unterschiedliche Abundanz der beiden Tiergruppen deutlich hervor.

Die quantitativen Unterschiede in der vertikalen Verteilung von Turbellarien und Nematoden sind in Abb. 2 b dargestellt, wobei auch die für beide Faunen geltenden Unterschiede bei Hoch- und Niedrigwasser festgehalt wurden. Wie zu entnehmen ist, unterscheiden sich Turbellarien und Nematoden in ihrer vertikalen Verteilung grundsätzlich nicht. Die Besiedlung des A-Horizontes ist bei beiden Faunen zur Zeit des Hoch- und Niedrigwassers recht unterschiedlich. Liegt die oberflächliche Schellschicht bei Niedrigwasser trocken, so wird sie lediglich von Nematoden besiedelt, wobei auch bei diesen die Individuenzahlen gering sind. Ein ganz anderes Bild zeigt sich bei Flut und Hochwasser. Die oberflächlichste Schicht erwies sich besonders in der Nacht sowohl von Turbellarien als auch Nematoden als reich besiedelt. Dabei handelt es sich hier wahrscheinlich nur zum Teil um ein aktives Aufwandern der Tiere. Vielmehr werden diese mit dem bei Flut aufgewirbelten Sand in die Schellschicht eingespült.

Im Verlauf der seit 1965 durchgeführten qualitativen Studien konnten insgesamt 12 Turbellarien- und 23 Nematodenarten in der Uferzone festgestellt werden. Etwa ein Drittel davon ist neu für die Wissenschaft. Die anatomische Bearbeitung des Materials ist zur Zeit noch nicht abgeschlossen, die Ergebnisse werden jedoch im Verlauf des kommenden Jahres veröffentlicht werden.

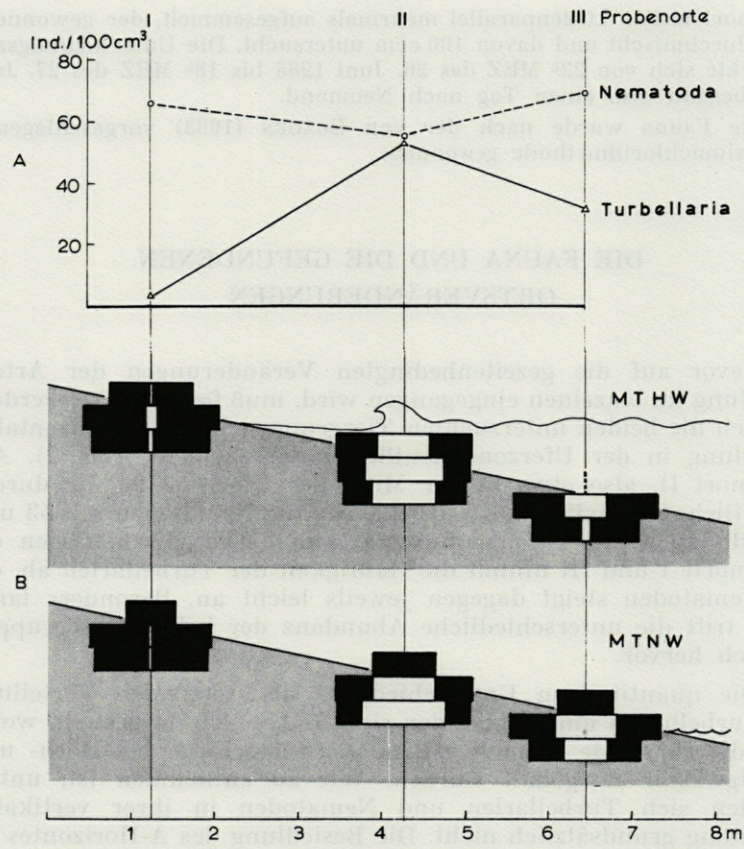


Abb. 2. — Quantitative Verteilung der Turbellarien- und Nematodenfauna im Untersuchungsgebiet. A. Mittlere Individuendichte an den drei Probenorten während der gesamten Untersuchungszeit. B. Verteilung der Turbellarien (weiß) und Nematoden (schwarz) auf die Horizonte A, B und C an den drei Probenorten während Hoch- und Niedrigwasser. Die Länge der Staffeln gibt die Gesamtindividuenzahl pro 100 cm Substrat in logarithmischem Maßstab (siehe Abb. 3) wieder, die verschiedenen Signaturen den prozentuellen Anteil der beiden Tiergruppen an der Gesamtindividuenzahl.

Während der untersuchten zwei Gezeitenperioden zeigten 5 Turbellarien- und 4 Nematodenarten deutliche Verschiebungen in ihrer Verteilung. Es sind dies :

Turbellaria :

Praeaphanostoma parvum nov. sp.
Paratomella rubra nov. sp.
Archimonotresis limophila Meixner 1938.
Nematoplana coelogynoporoides Meixner 1938.
Cheliplanilla caudata Meixner 1938.

Nematoda :

Theristus (Theristus) pictus GERLACH 1951.
Theristus (Cylindrotheristus) curvispiculum GERLACH 1952.
Theristus (Daptonema) levis n. sp.
Microlaimus criminalis n. sp.

Die zahlenmäßige Verteilung dieser neun Arten in den untersuchten Proben ist in Tab. 1 dargestellt.

TABELLE 1

Individuenzahlen der behandelten Arten in den einzelnen Proben pro 100 cc Substrat (in Probenorte, -horizonte und -zeiten gegliedert)

	I				II				III				
	23^h	5^h	12^h	17^h	23^h	5^h	12^h	17^h	23^h	5^h	12^h	17^h	
Praeaphanostoma parvum	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	
Paratomella rubra	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	
Archimonotresis limophila	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	
Nematoplana coelogynoporoides	–	–	2	–	73	–	–	–	–	–	–	–	
Cheliplanilla caudata	–	–	–	–	35	–	–	–	–	–	–	–	
Theristus pictus	20	2	–	2	46	2	15	2	–	1	–	–	A
Theristus curvispiculum	2	–	–	–	111	1	8	1	–	1	–	–	
Theristus levis	–	–	–	–	7	1	–	1	–	–	–	–	
Microlaimus criminalis	–	–	2	–	3	–	–	1	–	–	–	–	
Praeaphanostoma parvum	–	–	–	–	–	–	–	–	–	5	8	54	
Paratomella rubra	–	–	–	–	2	1	4	1	2	–	4	2	
Archimonotresis limophila	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	2	
Nematoplana coelogynoporoides	–	–	–	–	94	12	39	55	46	97	34	16	
Cheliplanilla caudata	4	–	7	–	15	36	10	18	4	28	13	17	
Theristus pictus	20	30	7	8	3	29	9	18	–	44	–	–	B
Theristus curvispiculum	6	4	2	7	11	25	44	43	32	86	20	48	
Theristus levis	1	1	–	–	13	–	11	2	98	2	77	55	
Microlaimus criminalis	2	11	5	–	–	14	–	–	6	30	12	19	
Praeaphanostoma parvum	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	
Paratomella rubra	–	–	1	–	–	1	1	–	–	8	–	1	
Archimonotresis limophila	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	
Nematoplana coelogynoporoides	–	–	–	–	21	32	56	131	6	34	4	3	
Cheliplanilla caudata	2	–	–	1	1	–	6	–	–	–	–	–	
Theristus pictus	35	26	7	11	–	–	2	–	–	–	–	–	C
Theristus curvispiculum	10	14	2	5	10	9	15	16	1	3	–	1	
Theristus levis	9	–	3	8	18	6	17	21	10	17	53	29	
Microlaimus criminalis	20	–	15	7	13	13	3	12	11	9	20	13	

Hier muß erwähnt werden, daß SCHROM (1966) im Gegensatz zu unseren Befunden bei den Gastrotrichen der Uferzone des Lido von Venedig keine Schwankungen in der Besiedlung der oberen 2 cm bei verschiedenen Wasserständen festgestellt hat. Lediglich das Verlassen der obersten Substratschichten bei extrem starker Brandung konnte beobachtet werden. Die letztere Beobachtung trifft zumindestens auch für die Turbellarien zu. Die bei Turbellarien und

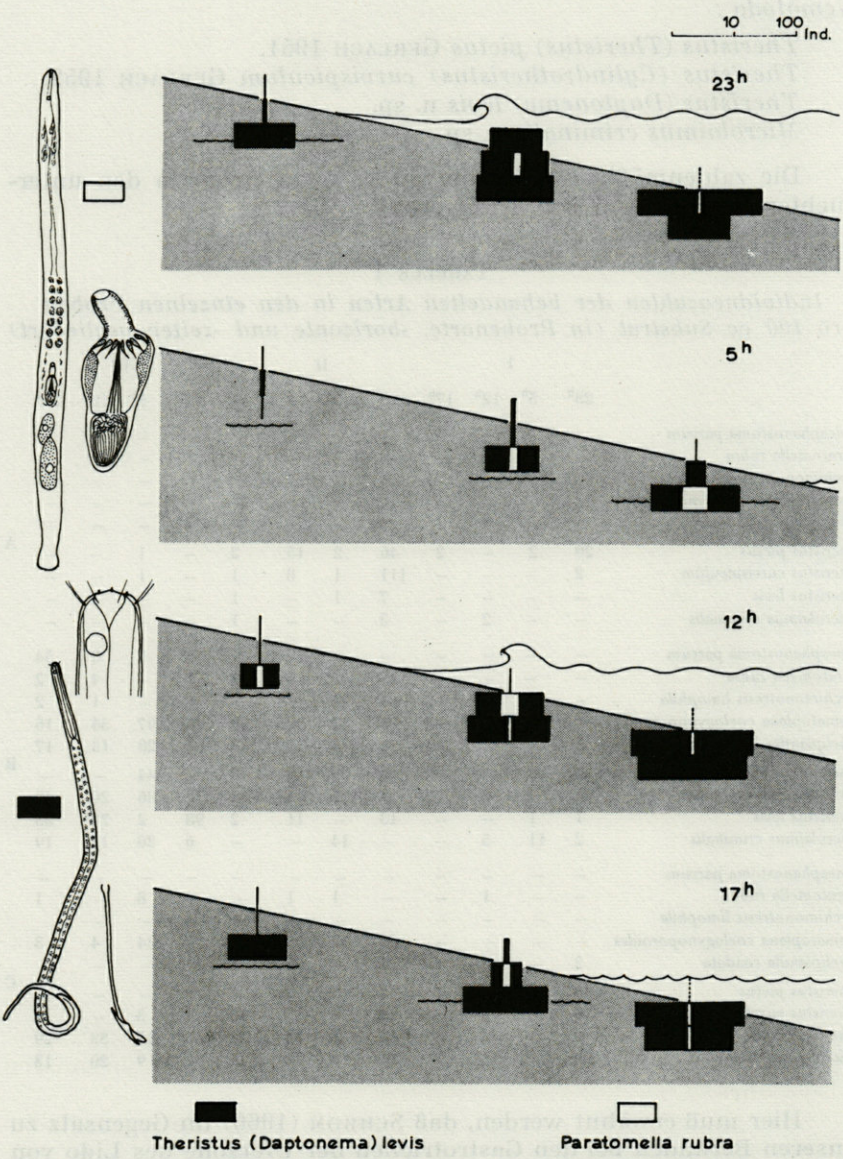


Abb. 3. — Flutaufwanderer. Verteilung der Arten ain der Uferzone während des Tages und der Nacht bei Hoch- und Niedrigwasser. Die Länge der Staffeln gibt die Gesamtindividuenzahl der in diesem Wanderungstypus vereinigten Arten pro 100 cc Substrat in logarithmischem Maßstab wieder, die verschiedenen Signaturen deren prozentuellen Anteil an der Gesamtindividuenzahl.

Nematoden festgestellten Wanderungen treten wahrscheinlich nur bei normaler Brandungsstärke auf und zerstören daher auch nicht die küstenparallele Zonierung der einzelnen Arten durch großräumige Verdriftungen.

Kurzfristige Ortsveränderungen in der Fauna der Uferzone können prinzipiell auf zwei verschiedene Weisen erfolgen : Erstens durch aktive Wanderungen und zweitens durch passive Verdriftungen mit der durch die Gezeiten bewegten oberflächlichen Substratschichte. Innerhalb der aktiven Wanderungen können zudem vertikale und horizontale Migrationen unterschieden werden, die letztere Unterscheidung geht auf REMANE (1940) und WATKIN (1941) zurück und wurde in der Literatur vielfach verwendet (WIESER, 1959).

Unsere Untersuchungsergebnisse lassen sich gut in dieses Schema einordnen. Wir konnten bei den oben angeführten neun Species nach der Art (aktiv oder passiv) und der Richtung (vertikal oder horizontal) der beobachteten Ortsveränderungen 5 verschiedene Typen unterscheiden :

1) DIE FLUTAUFWANDERER (Abb. 3).

Arten, die bei Flut aktiv im Substrat nach oben und bei Ebbe nach unten wandern. Zu dieser Gruppe gehört das langgestreckte Turbellar *Paratomella rubra* und der Nematode *Theristus levis*. *Paratomella rubra* wurde nur in geringen Individuenzahlen gefunden, die Interpretation ihrer Verteilung ist dementsprechend unsicherer als die von *Theristus levis*. Die Häufigkeit beider Arten nimmt gegen die obere Grenze der Uferzone sehr rasch ab; lediglich *Theristus levis* ist am Probenort I noch einigermaßen regelmäßig anzutreffen, doch meidet er hier die obersten Schichten und ist nur im C-Horizont vertreten. Im mittleren und unteren Bereich der Uferzone sind indes Vertikalwanderungen deutlich zu sehen : Zur Zeit des nächtlichen Hochwassers werden die Horizonte A und B reich besiedelt (bei *Paratomella* alle gefundenen Tiere). Während des darauffolgenden Niedrigwassers in den frühen Morgenstunden findet man in diesen oberen Schichten fast keine Tiere; sie müssen also während der Ebbe in die tieferen Schichten abgewandert sein. Daß die Abnahme der Individuenzahlen in den Horizonten A und B dabei nicht durch einen dementsprechenden Anstieg im C-Horizont kompensiert erscheint, ist aus zweierlei Gründen verständlich : Einmal umfaßt der C-Horizont in der vertikalen Ausdehnung einen viel größeren Bereich (von 2 cm bis 14 cm Tiefe) als die beiden oberen Schichten A und B, was bedeutet, daß die abwandernden Tiere sich in einem größeren Volumen ausbreiten können und daher die Indi-

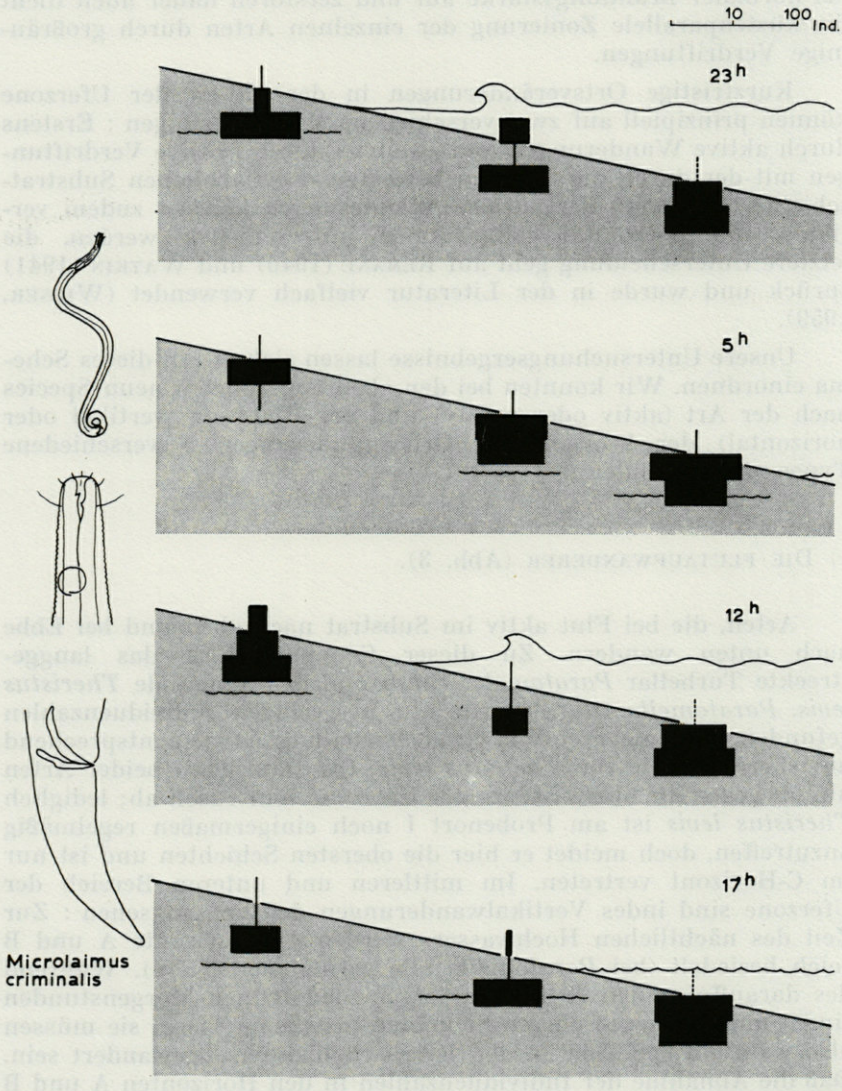


Abb. 4. — Ebbeaufwanderer. Verteilung der Art in der Uferzone während des Tages und der Nacht bei Hoch- und Niedrigwasser (Dastellung vgl. Abb. 3).

viduenzahl pro 100 cm^3 Substrat geringer ist. Zum anderen ist es durchaus denkbar, daß die Tiere den C-Horizont ganz durchwandern und sich in noch tiefere Schichten zurückziehen.

Während unserer Untersuchungsperiode trat das nächste Hochwasser etwa zu Mittag ein. Beide Arten waren zu dieser Zeit wieder im B-Horizont angereichert. Die darauffolgende Ebbe am Nachmittag senkte den Wasserspiegel nicht unter den Probenort III; demnach ist das Verlassen der obersten Schichten nur am trockenfallenden Probenort II deutlich zu sehen.

2) Ebbeaufwanderer (Abb. 4).

Gerade umgekehrt verhält sich der kleine rotgefärbte Nematode *Microlaimus criminalis*. Er wandert bei Flut aktiv im Substrat nach unten und bei Ebbe nach oben. Seine horizontale Verbreitung erstreckt sich über alle drei Probenorte, die untere Region der Uferzone besiedelt er aber bevorzugt. Zur Zeit des Hochwassers liegt der Schwerpunkt der Population sowohl bei Nacht wie am Tag im C-Horizont, die Schichten A und B sind dagegen wenig besiedelt, besonders im oberen und mittleren Bereich der Uferzone. Beim morgendlichen Niedrigwasser findet man in allen drei Probenorten eine deutliche Anreicherung der Tiere im B-Horizont. Diese Aufwanderung während der Ebbe unterbleibt allerdings am Tag an den Probenorten I und II.

Zu diesem Typus kann man auch *Convoluta roscoffensis* Graff 1891 stellen. Dieses Turbellar wandert auch bei Ebbe nach oben und verläßt die oberflächlichen Schichten mit der kommenden Flut.

3) Aktive Horizontalwanderer (Abb. 5).

Derartige Migrationen sind schon von Ax (1951) für Turbellarien aus der Kieler Bucht nachgewiesen worden. In unserem Fall betrifft dies die beiden Turbellarien *Praeaphanostoma parvum* und *Archimonotresis limophila*. Beide Arten sind typische Bewohner des der Uferzone vorgelagerten Brandungsstrandes; sie wandern besonders tagsüber bei geringer Wasserbewegung in den unteren Bereich der Uferzone. Aus dem Verhalten der Tiere in den Probeschalen kann geschlossen werden, daß sie sich (besonders *Archimonotresis limophila*) dabei schwimmend knapp über der Sandoberfläche fortbewegen. Da die stärkste Einwanderung während der Ebbe zu beobachten ist, kann wohl mit Sicherheit geschlossen werden, daß es sich dabei tatsächlich um aktive Wanderungen der Tiere handelt.

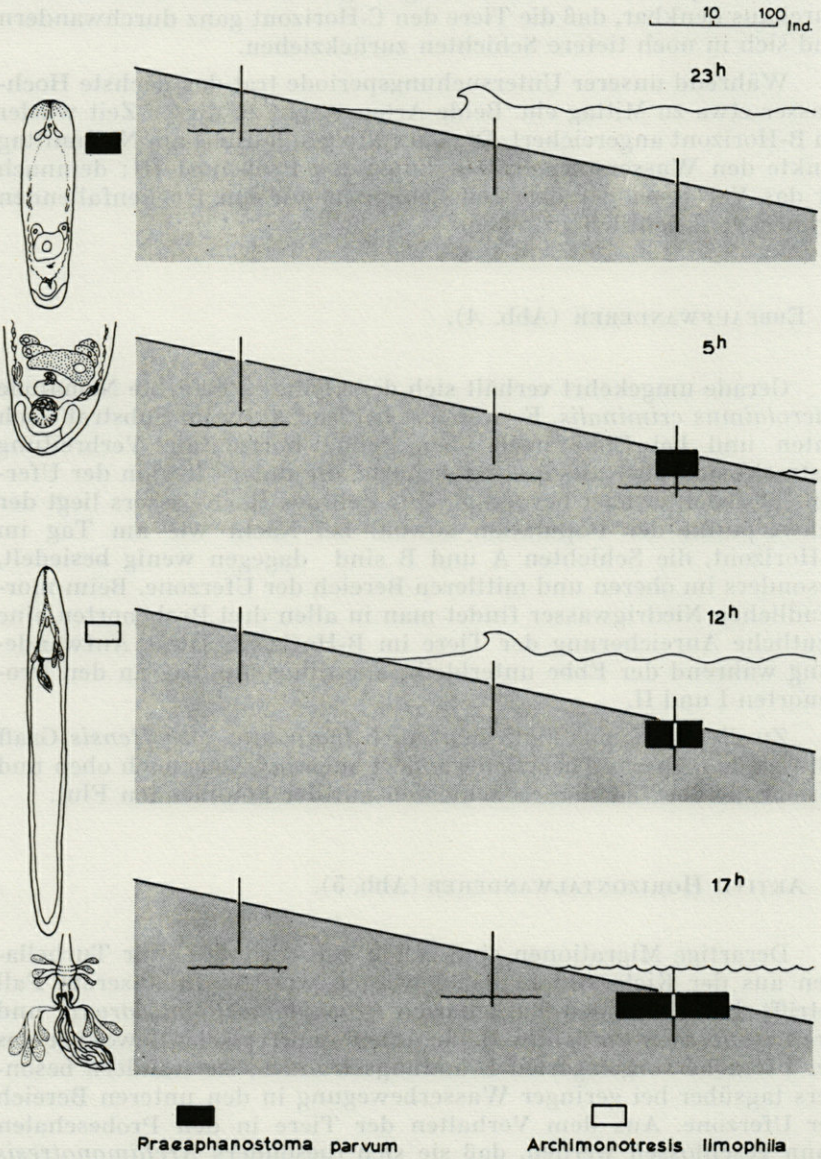


Abb. 5. — Aktive Horizontalwanderer. Verteilung der Arten in der Uferzone während des Tages und der Nacht bei Hoch- und Niedrigwasser- (Darstellung vgl. Abb. 3).

Nach den bisherigen Ergebnissen kann noch nicht gesagt werden, in welcher Weise diese Migrationen mit den Gezeiten und dem Tag-Nacht-Rhytmus korreliert sind. Es hat aber den Anschein, als würden die Tiere vorwiegend tagsüber in die überflutete Zone aufwandern und diese einerseits in der Nacht und andererseits vor dem Trockenfallen wieder verlassen.

4) Passive Horizontalwanderer (Abb. 6).

Hier sind diejenigen Arten zu einer Gruppe zusammengefaßt, an denen keine deutlichen aktiven Wanderungen zu beobachten waren, die aber mit der oberflächlichen sandvermischten Schellschicht in der Uferzone passiv auf und ab gedriftet werden. Es sind dies das Turbellar *Cheliplanilla caudata* und die beiden Nematoden *Theristus pictus* und *Theristus curvispiculum*. *Cheliplanilla caudata* und *Theristus curvispiculum* sind vorwiegend im mittleren und unteren Bereich der Uferzone zu finden. *Theristus pictus* hingegen besiedelt hauptsächlich den oberen Bereich. Am Probenort III sind alle drei Arten praktisch auf den B-Horizont beschränkt. An den Probeorten II und I hingenen ist ihre Vertikalverteilung verschieden : *Cheliplanilla* bleibt auch hier im wesentlichen auf den B-Horizont beschränkt. Der Schwerpunkt der Population von *Theristus pictus* und *Theristus curvispiculum* erscheint indes mit zunehmender Entfernung vom Meer in tiefere Schichten verlagert.

Mit dem Zusammenschieben und Auseinanderzichen der oberflächlichen Schellschicht während der Flut und Ebbe werden diese 3 Arten periodisch konzentriert und dispergiert. Am deutlichsten zeigt dies *Theristus pictus :* Während der Flut werden alle Individuen dieser Art aus dem unteren Bereich der Uferzone nach oben transportiert und gelangen erst mit der darauffolgenden Ebbe wieder nach unten. Die Ebbe am späten Nachmittag senkte den Wasserspiegel — wie schon oben erwähnt — nicht bis zum Probenort drei. Die beiden anderen Arten werden nur teilweise und bei Tag und Nacht verschieden transportiert, wie auf gewisse aktive Wanderungen innerhalb der obersten Substratschichte schließen läßt (vgl. Boaden, im Druck).

Bemerkenswert ist noch, daß *Theristus pictus,* der in II und III ein Bewohner der obersten Millimeter mit rein passiver Orstveränderung ist, am Probenort I, der vom bewegten Schellstreifen nicht erreicht wird und sicherlich den stärksten Porenwasserverlust während der Elbe zeigt, aktive Vertikalwanderungen ähnlich denen der Flutwanderer ausführt (gleiches gilt auch für *Cheliplanilla*).

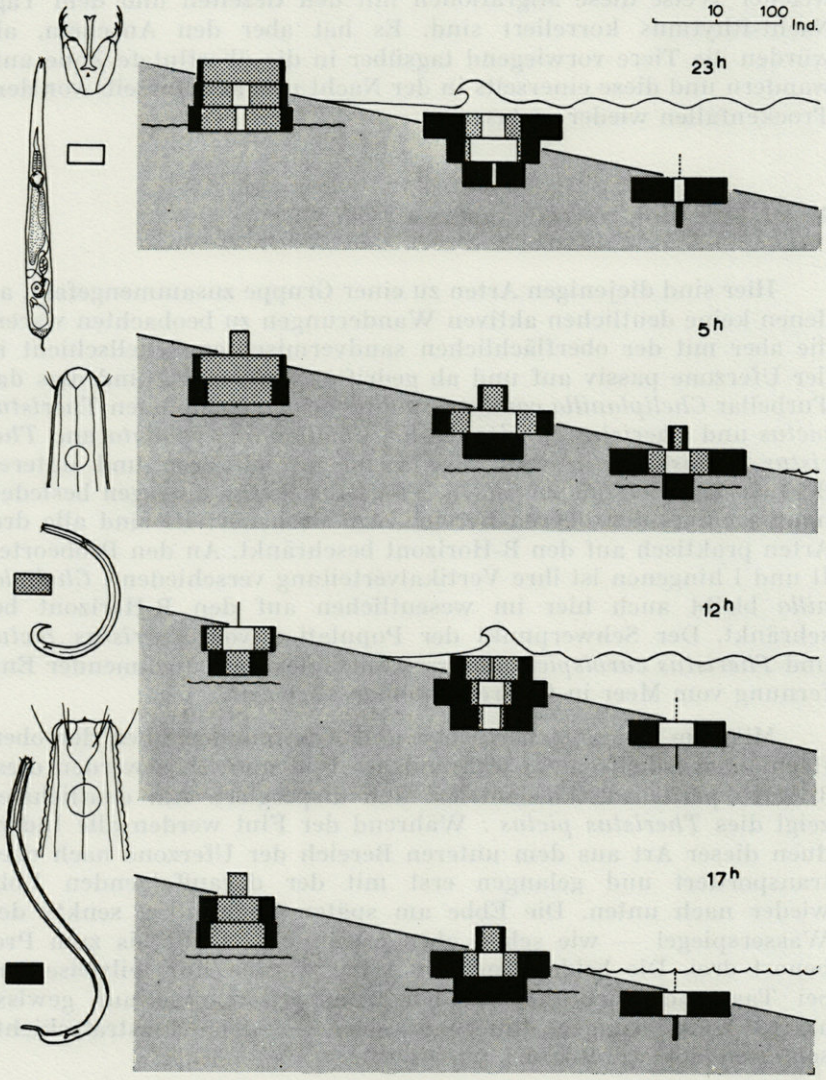


Abb. 6. — Passive Horizontalwanderer. Verteilung der Arten in der Uferzone während des Tages und der Nacht bei Hoch- und Niedrigwasser (Darstellung vgl. Abb. 3).

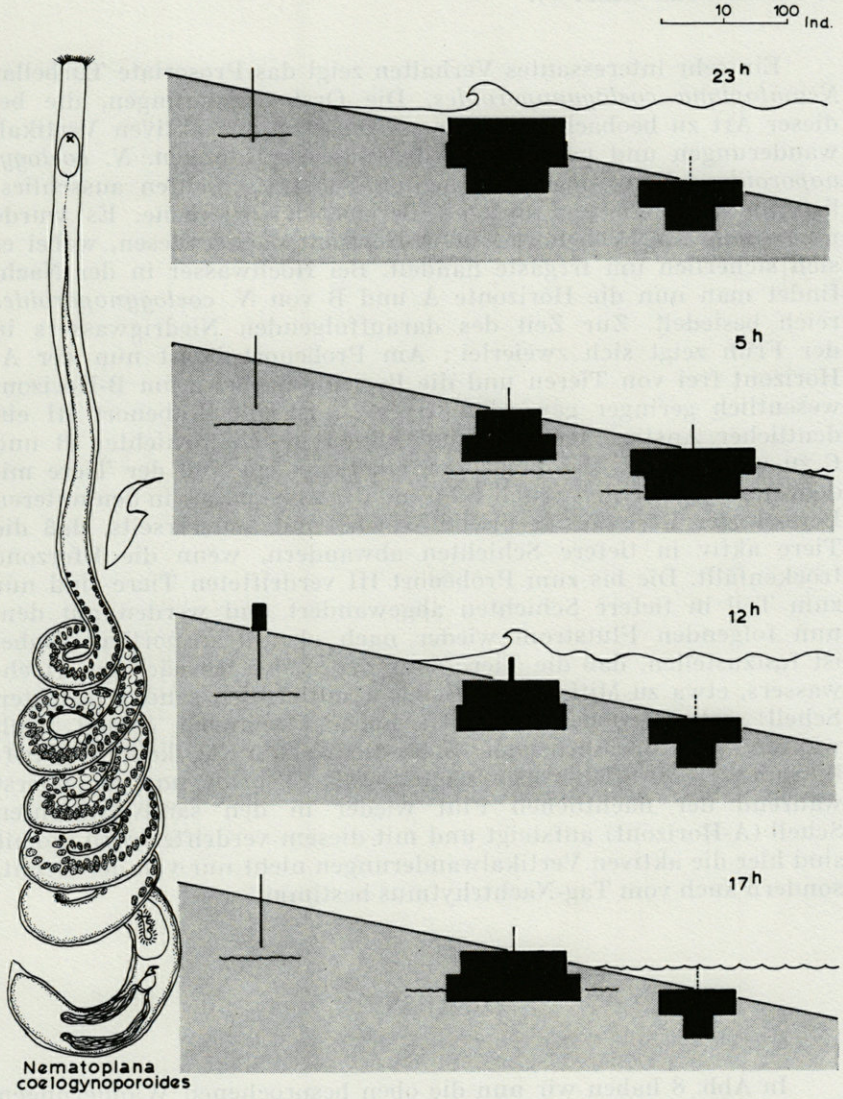


Abb. 7. Mischtyp. Verteilung der Art in der Uferzone während des Tages und der Nacht Hoch- und Niedrigwasser (Darstellung vgl. Abb. 3).

5. Mischtypen (Abb. 7).

Ein sehr interessantes Verhalten zeigt das Proseriate Turbellar *Nematoplana coelogynoporoides*. Die Orstveränderungen, die bei dieser Art zu beobachten waren, setzen sich aus aktiven Vertikalwanderungen und passiven Verdriftungen zusammen. *N. coelogynoporoides* lebt in den untersuchten Substratschichten ausschließlich im mittleren und unteren Bereich der Uferzone. Es wurde nur einmal am Probenort I im A-Horizont nachgewiesen, wobei es sich sicherlich um Irrgäste handelt. Bei Hochwasser in der Nacht findet man nun die Horizonte A und B von *N. coelogynoporoides* reich besiedelt. Zur Zeit des darauffolgenden Niedrigwassers in der Früh zeigt sich zweierlei : Am Probenort II ist nun der A-Horizont frei von Tieren und die Besiedlungsdichte im B-Horizont wesentlich geringer geworden. Dagegen ist am Probenort III ein deutlicher Anstieg der Individuenzahlen in den Schichten B und C zu verzeichnen. Das heißt, daß einerseits ein Teil der Tiere mit dem sandvermischten Schell während der Ebbe passiv in den unteren Bereich der Uferzone verdriftet wurde, und andererseits, daß die Tiere aktiv in tiefere Schichten abwandern, wenn die Uferzone trockenfällt. Die bis zum Probenort III verdrifteten Tiere sind nur zum Teil in tiefere Schichten abgewandert und werden mit dem nun folgenden Flutstrom wieder nach oben transportiert. Dabei ist festzustellen, daß die Tiere zum Zeitpunkt des nächsten Hochwassers, etwa zu Mittag, ihr Transportmittel (den sandvermischten Schell) schon wieder verlassen haben. Demnach erfolgt auch während der anschließenden Ebbe am Nachmittag keine Verdriftung der Tiere. Stichproben zeigten, daß *N. coelogynoporoides* erst während der nächtlichen Flut wieder in den sandvermischten Schell (A-Horizont) aufsteigt und mit diesem verdriftet wird. Somit sind hier die aktiven Vertikalwanderungen nicht nur von der Gezeit, sondern auch vom Tag-Nachtrhytmus bestimmt.

DISKUSSION

In Abb. 8 haben wir nun die oben besprochenen Wanderungen und Verdriftungen der einzelnen Arten in Relation zu den Gezeiten und dem Tag-Nachtrhytmus zusammenfassend dargestellt.

Aus der vorangegangenen Darstellung wurde deutlich, daß sowohl bei Turbellarien wie Nematoden jeweils Vertreter verschiedener Wanderungstypen auftreten. Außerdem zeigen unsere

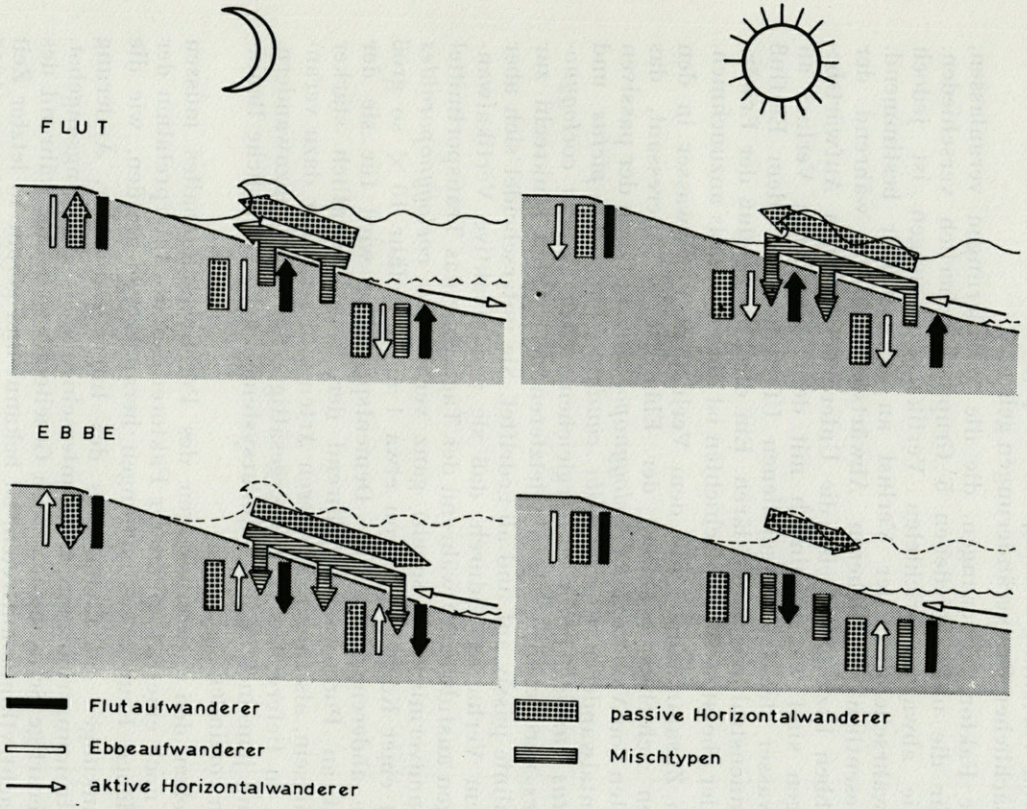


Abb. 8. — Zusammenfassende Darstellung der Wanderungen und Verdriftungen. Die Pfeilsignatur stellt die verschiedenen Typen, die Pfeilrichtung deren Wanderungsrichtung und die Pfeildicke den quantitativen Anteil des Types an der Gesamtfauna dar. Die Pfeillänge entspricht nur im Falle der passiven Horizontalwanderer der tatsächlich zurückgelegten Strecke. Waren keine Wanderungen zu beobachten, so sind anstelle eines Pfeiles entsprechend dicke Staffeln dargestellt.

Untersuchungen, daß eine bestimmte Art an den drei Probenorten nicht das gleiche Wanderungsverhalten zeigen muß, wie z.B. im Falle der passiven Horizontalwanderer. Das bedeutet, daß nicht das Verhalten einer Systemgruppe, sondern nur das der einzelnen Art und deren Verteilung entlang der Hauptgradienten Aufschluß über die tatsächlichen Orstveränderungen geben.

Die Faktorenänderungen, die die Wanderungen veranlassen, sind für die unterschiedenen 5 Gruppen sicherlich verschieden. Für die abwärts gerichteten Vertikalwanderungen ist jedoch höchstwahrscheinlich der Verlust an Porenwasser bestimmend. Die wesentlich deutlicheren Abwärtsbewegungen während der Tagesebben beziehungsweise die Unterdrückung von Aufwärtsbewegungen sind wahrscheinlich mit dem schnelleren Verlust an Porenwasser der trockengefallenen Uferteile unter dem Einfluß der Sonnenstrahlung zu erklären. Ein direkter Einfluß der Erwärmung der obersten Substratschichten ist aber ebenfalls anzunehmen.

Im Zusammenhang mit dem Verlust an Porenwasser in den obersten Schichten während der Ebbe ist es interessant, das Verhalten von *Nematoplana coelogynoporoides* mit dem der passiven Horizontalwanderer *Cheliplanilla caudata, Theristus pictus* und *Theristus curvispiculum* zu vergleichen : *Nematoplana coelogynoporoides* wird ebenso wie die letzteren drei Arten senkrecht zur Küstenlinie passiv auf und ab gedriftet. Sie unterscheidet sich aber in ihrem Verhalten dadurch, daß sie zudem aktive Vertikalwanderungen ausführt und während der Tagesebbe das Transportmittel (den sandvermischten Schell) ganz verläßt. *N. coelogynoporoides* ist mit einer Körperlänge von etwa 1 cm ungefähr 10 × so groß als die anderen drei Arten. Dementsprechend wird für sie der Verlust an Porenwasser während der Ebbe wesentlich stärker spürbar sein, als für die kleineren Arten und sie daher dazu veranlassen, in tiefere, besser wassergesättigte Schichten abzuwandern, während jene in feineren Kapillarsystemen noch erträgliche Bedingungen vorfinden.

Neben den Veränderungen des Porenwassergehaltes müssen sicher noch eine Reihe anderer Faktoren für die Interpretation der gefundenen Faunenverschiebungen herangezogen werden, wie die Schwankungen im Chemismus des Interstitialwasser, Änderung der Strömungsrichtung und unterschiedliches Nahrungsangebot. Daß derartige Schwankungen im Gezeitenbereich und während des Tag-Nachtrythmus auftreten, ist bekannt und gerade in letzter Zeit vielfach untersucht worden (Renaud Debyser, 1963; Salvat, 1967 und Kühl & Mann, 1966). Über die Ausmaße derartiger Schwankungen an dem von uns untersuchten, extrem feinsandigen Lido von Venedig liegen indes noch keine Resultate vor. Darauf, sowie auf experimentelle Studien über Toleranz und Preferenz (Jansson,

1967) der einzelnen Arten sollen weitere Arbeiten ausgerichtet sein. Auch die vertikale Verteilung der beiden Faunen in den tieferen Substratschichten bedarf noch eingehender Untersuchungen. Und schließlich wird es unsere Aufgabe sein, die gefundenen kurzfristigen Ortsveränderungen über längere Zeiträume zu beobachten. Einerseits, um die vorliegenden Ergebnisse weiter abzustützen und die biologische Bedeutung für die einzelnen Arten zu prüfen; andererseits, um festzustellen, inwiefern lunare Periodizität und jahreszeitliche Schwankungen die gezeitenbedingten Wanderungen überlagern.

ANHANG

Die nach Einsendung des Manuskriptes erschienene Arbeit von SCHMIDT (1969), *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, **54** (1) : 95-174, konnte nicht mehr berücksichtigt werden.

DIAGNOSEN NEUER ARTEN

Turbellaria :

Ord. Acoela :

Fam. Convolutidae :

Praeaphanostoma parvum n. sp. :

Körperlänge 0,4-0,5 mm. Farblos. Mit einer großen Vakuole in der Körperhinterspitze. Epithel nicht eingesenkt. Rhabditenbündel (5 µm lang) in Längsreihen angeordnet. Mit deutlichem Frontalorgan. Mundöffn. ventromedian. Mit gemeinsamer subterminaler Genitalöffnung kleinem, bewimperten Atrium commune. Testis paarig, an den Körperseiten gelegen. Vesicula seminalis vorhanden, strak muskulös. Mit in letztere eingestülptem, rohrförmigem Penis. Ovar paarig. Meist mit nur einer großen, vollentwickelten Eizelle. Mit einfacher sackförmiger und muskulöser Bursa ohne besonderes Mundstück. Holotypus : 1 Sagittalschnittserie.

Fam. Paratomellidae :

Paratomella rubra n. sp. :

Körperlänge 0,8-1,2 mm. Intensiv rotgefärbtes Randparenchym. Mit einer Haftplatte am Hinterende, aber ohne terminale Borste. Epithel eingesenkt, kleine Rhabditenbündel vorhanden. Frontalorgan vorhanden. Mit caudal der Statocyste liegenden Rhabditendrüsen (Rhabditen, schlanke, etwa 10 µm lange, beidseitig zuge-

spitze Stäbchen), die am Vorderende ausmünden. Mundöffn. ventromedian. Testis in paarigen Follikelreihen vor dem Kopulationsorgan im Mittelkörper. Mit stark muskulöser Samenblase. Penis konisch, aus etwa 10 bis zu 50 µm langen Stäbchen. Langes, nach vorne gerichtetes und bewimpertes Antrum masculinum. Am proximalen Ende des Antrum masc. mündet in dieses ein Kranz von Drüsen ein. Männl. Genitalöffnung etwas hinter der Körpermitte gelegen. Ovar über das männl. Kopulationsorgan bis in den Hinterkörper reichend. Weibliche Hilfsorgane fehlen. Querteilung beobachtet, wahrscheinlich aber nicht durch typische Paratomie. Holotypus : 1 Querschnittserie.

Nematoda :

Ord. Chromadoroidea :

Fam. : Microlaimidae :

Microlaimus criminalis n. sp. :

Männchen : L = 0,75-0,76 mm, a = 37,5-40,5, b = 7,5-7,9, c = 10,7-13,5 Weibchen : L = 0,79-0,85 mm, a = 37,5-40,5, b = 7,5-8,5, c = 9,1-11,1. Die Art gehört dem Bau der Mundhöhle nach zur Gruppe D nach GERLACH (1950). Körper schlank, nach vorne auf 40 % der maximalen Körperbreite verjüngt. Cuticula fein geringelt. Kopf 8 µm (50 % des Durchmessers am Ende des Oesophagus) breit, mit deutlichen Lippenpapillen, Kopfborsten 2 und 6 µm lang (die längeren messen 75 % des korrespondierenden Durchmessers). Die Seitenorgane sind 5 µm (50 % des korrespondierenden Durchmessers) groß, ihr Vorderrand ist 18 µm vom Vorderende entfernt, die Öffnung der Spirale liegt caudal. Ventralzahn etwas hinter dem Dorsalzahn, der Bulbus nimmt 1/6-1/5 der Oesophaguslänge ein. Der männliche Genitalpparat ähnelt *M. oblongilaimus* Gerlach 1955 (dem *M. criminalis* auch in den Längenverhältnissen der beiden Kopfborstenkreise nahesteht). Die Maße sind 18-23 µm für die Spicula (1,15 Analbreiten) und 13-17 µm für das Gubernaculum. Die Vulva des Weibchens liegt bei 52-53 % der Gesamtlänge. Der Schwanz ist konisch und 56-87 µm (3,5 Analbreiten) lang.

Ord. Monhysteroidea :

Fam. Monhysteridae :

Theristus (Daptonema) levis n. sp. :

Männchen . L = 1,05-1,25 mm, a = 63,5-64,3, b = 7,0-7,3, c = 9,5-9,8, Weibchen : L = 1,28-1,37 mm, a = 57,5-61,5, b = 6,8-7,6, c = 7,2-7,9 Körper schlank, fast über die ganze Länge gleich breit. Suticula kaum wahrnehmbar geringelt. Kopf 15-18 µm breit, Lippenborsten 1,5-2 µm, Kopfborsten 9-11 µm (60 % der Kopfbreite) lang. Die Seitenorgane sind 6,5-7,5 µm (33 % des korrespondieren-

den Durchmessers) breit und 0,7 Kopfbreiten vom Vorderende entfernt. Die Spicula sind 43-45 µm (2,2-2,4 Analbreiten) lang, proximal gerade, das distale Drittel leicht gebogen und verdickt. Gubernaculum rinnenförmig, schlecht wahrnehmbar, etwa 15 µm lang. Die Vulva liegt bei 61-63 % der Gesamtlänge. Der Schwanz ist bei Männchen 100-130 µm (5,4-6,7 Analbreiten), bei Weibchen 170-180 µm (10 Analbreiten) lang, die proximale Hälfte konisch, die distale Hälfte zylindrisch.

SUMMARY

Considerable displacement of the Turbellarian and Nematode fauna takes place in the « strand rebound zone » of the Lido of Venice, correlated to tides and the change of day and night. The following types were distinguished :

I. — Active migrations :

1. Vertical migrations :

a) Animals migrating upwards at high tide, downwards at low tide (represented in both groups).

b) Animals migrating upwards at low tide, downwards at high tide (only to be found in Nematodes).

2. Horizontal migrations : Animal spreading over the sediment surface landwards to the strand rebound zone at times of little water movement (only Turbellaria).

II. — Passive drifting :

Animals living in the uppermost substrate layers are transported with the superficial sandmixed shell between high tide and low tide level with the tides (Turbellaria and Nematodes).

III. Mixed Type :

Animals moving activly upwards at high tide into the shifted shell layer and beeing subsequetly transported passivly. At low tide and increasing temperature during the day they move downwards again (only Turbellaria).

LITERATUR

ANTONIUS, A., 1968. Neue Convolutidae und eine Bearbeitung der Verwandtschaftskreises Convoluta (Turbellaria Acoela). *Zool. Jb. Syst.*, **95** : 297-394.

AX, P., 1951. Die Turbellarien des Eulitorals der Kieler Bucht. *Zool. Jb. Syst.*, **80** (3/4) : 277-378.

BOADEN, P.J.S., 1963. The interstitial fauna of some North Wales beaches. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **43** : 79-96.

BOADEN, P.J.S., 1968. Watermovement a dominant factor in interstitial ecology. *Sarsia*, **34** : 125-136.

BOHN, G., 1903. Sur les mouvements oscillatoires des *Convoluta roscoffensis*. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sc. Paris*, **137** : 576-578.

DELAMARE DEBOUTTEVILLE, Cl., 1960. Biologie des eaux souterraines littorales et continentales. *Vie Milieu*, Suppl. **9** : 1-740.

DÖRJES, J., 1966. *Paratomella unichaeta* nov. gen. nov. spec., Vertreter einer neuen Familie der Turbellaria Acoela mit asexueller Fortpflanzung durch Paratomie. *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh.*, **2** : 187-200.

DÖRJES, J., 1966*a*. Die Acoela der deutschen Nordseeküste und ein neues System der Ordnung. *Diss.*, Göttingen.

GAMBLE, F.W. & KEEBLE, F., 1904. The Bionomics of *Convoluta roscoffensis*, with Special Reference to its Green Cells. *Q. Jl microsc. Sci.*, **47** : 363-427.

GERLACH, S.A., 1950. Die Nematoden-Gattung *Microlaimus*. *Zool. Jb. Syst.*, **79** (1-2) : 188-208.

GERLACH, S.A., 1951. Freilebende Nematoden aus der Verwandtschaft der Gattung *Theristus*. *Zool. Jb. Syst.*, **80** (3-4) : 379-406.

GERLACH, S.A., 1952. Die Nematodenbesiedlung des Sandstrandes und des Küstengrundwassers an der italienischen Küste. I. Systematischer Teil. *Archo zool. ital.*, **37** : 521-636.

GERLACH, S.A., 1953. Die Biozönotische Gliederung der Nematodenbesiedlung an den deutschen Küsten. *Z. morph. Oekol. Tiere*, **41** : 411-512.

GERLACH, S.A., 1954. Die Nematodenbesiedlung des Sandstrandes und des Küstengrundwassers an der italienischen Küste. II. Oekologischer Teil. *Archo zool. ital.*, **39** : 311-359.

GERLACH, S.A., 1955. Zur Kenntnis der freilebenden marinen Nematoden von San Salvador. *Z. wiss. Zool.*, **158** (2/4) : 249-303.

JANSSON, B.-O., 1967. The importance of tolerance and preference experiments for the interpretation of mesopsammon field distributions. *Helgoländer wiss. Meeresunters.*, **15** : 41-58.

KÜHL, H. und MANN, H., 1966. Änderungen im Chemismus des Interstitialwassers am Strand von Cuxhaven während einer Tide. *Helgoländer wiss. Meeresunters.*, **13** : 238-245.

MEIXNER, J., 1938. Turbellaria (Strudelwürmer) I Allgemeiner Teil. *Tierwelt d. Nord- u. Ostsee*, Teil IVb : 1-146.

REMANE, A., 1940. Einführung in die zoologische Oekologie der Nord- und Ostsee. *Tierwelt d. Nord- u. Ostsee*, Teil Ia : 1-238.

RENAUD-DEBYSER, J., 1963. Recherches écologiques sur la faune interstitielle des sables. Bassin d'Arcachon, île de Bimini, Bahamas. *Vie Milieu*, Suppl. **15** : 1-157.

SALVAT, B., 1967. La macrofaune carcinologique endogée des sédiments meubles intertideaux (Tanaidacés, Isopodes et Amphipodes), éthologie, bionomie, et cycle biologique. *Thèse Fac. Sc. Paris :* 1-275.

SCHROM, H., 1966. Verteilung einiger Gastrotrichen im oberen Eulitoral eines nordadriatischen Sandstrandes. *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh.*, 2 : 95-104.

WATKIN, E., 1941. Observation on the night tidal migrant crustacea of Kames Bay. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 25 : 81-96.

WIESER, W., 1959. The Effect of Grain Size on the Distribution of Small Invertebrates Inhabiting the Beaches of Puget Sound. *Limnol. Oceanogr.*, 4 (2) : 181-194.

DISKUSSION

im Anschluß an den Vortrag R. RIEGER & J. OTT

D'HONDT. — Glauben Sie nicht, daß Salzgehaltsschwankungen zwischen Hoch- und Niedrigwasser die Wanderungen der Tiere beeinflussen können.

RIEGER. — Wir haben in der Zusammenfassung unserer Ergebnisse darauf hingewiesen, daß für die Interpretation der beobachteten Wanderungen auch Schwankungen im Chemismus des Interstitialwassers herangezogen werden müssen. In welcher Weise diese tatsächlich von Bedeutung sind, werden erst die genaueren Analysen dieses Faktorenkomplexes an dem von uns untersuchten Lido von Venedig zeigen.

ÉTUDES SUR LA RÉPARTITION DE LA MICROFAUNE ET DE LA MICROFLORE DANS UNE PLAGE DE L'ILE DE SYLT (MER DU NORD)

par Peter SCHMIDT & Wilfried WESTHEIDE

II. Zoologisches Institut und Museum der Universität, Göttingen - Berliner Str. 28 - Allemagne

SUMMARY

Qualitative and quantitative investigations were made on the abundance, the distribution in space and the population dynamics of microfauna (P. SCHMIDT, 1965/66) and microflora (W. WESTHEIDE, 1966/67) at a tidal beach of the isle of Sylt North Sea). The results are compared with the physical and chemical factors of the biotope. Up to 14 millions of bacteria and 200 yeasts were found per cm^3 of fresh sediment. As to the metazoa, up to 2.000 animals were counted in 50 cm^3 of sediment. Both for the microfauna and for the microflora the highest values are found at or near the surface of the sediment; the numbers are decreasing strongly towards the depth. In the subsoil water microfauna and microflora are extremely poor. A positive correlation between the annual course of temperature and the medium numbers of individuals exists for the bacteria and for the interstitial metazoa. A general scheme of a tidal beach is given.

Pendant les dernières années, des recherches qualitatives et quantitatives sur la distribution de la microflore et de la microfaune ont été faites sur les plages à marées de l'île de Sylt (Mer du Nord). L'un de nous, W. WESTHEIDE, a travaillé en 1966 et 1967

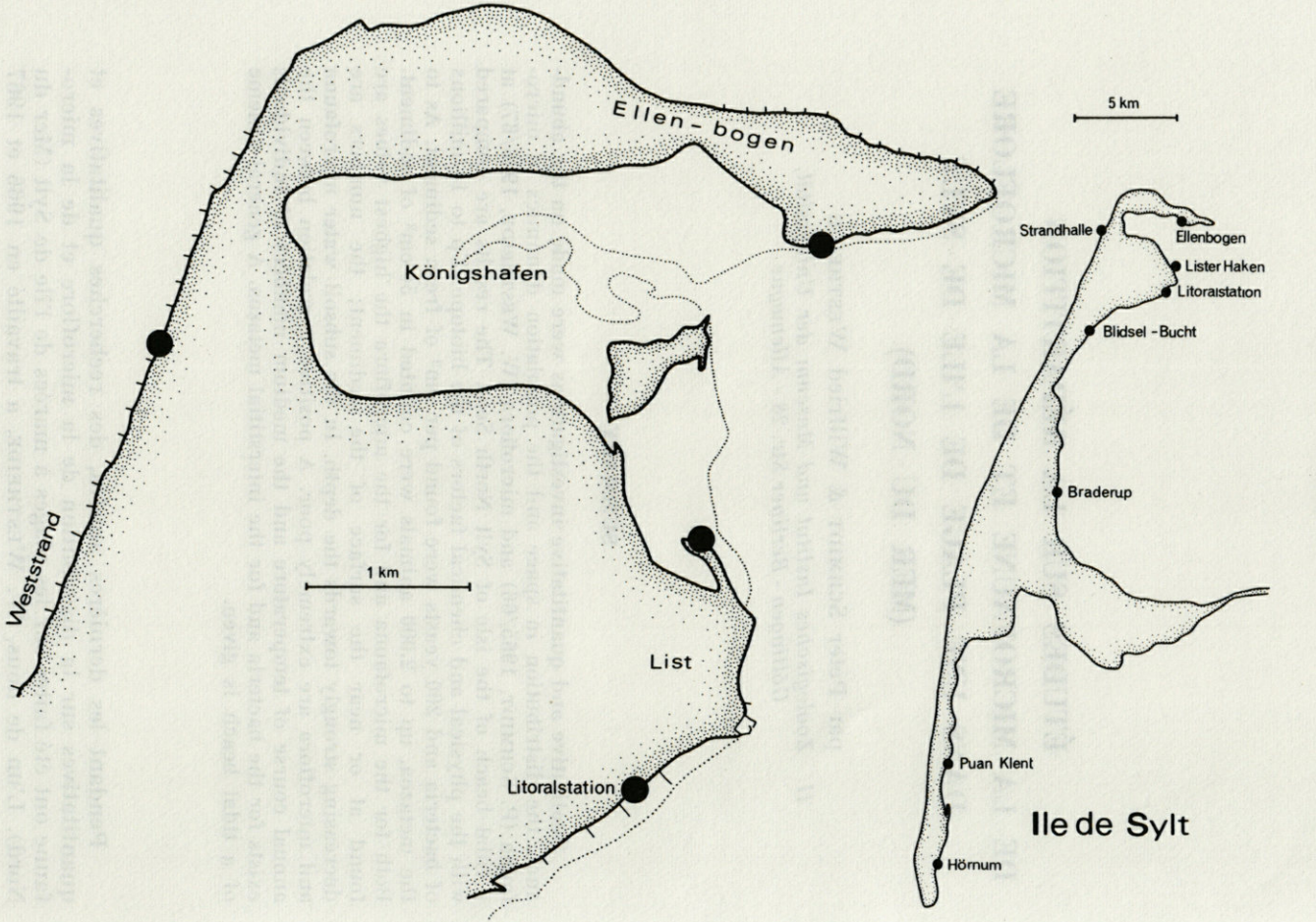


FIG. 1. — Ile de Sylt. Stations prospectées.

sur les Bactéries et les Levures et l'autre, P. SCHMIDT, a fait des recherches sur les Métazoaires en 1965 et 1966. Dans les deux cas, la répartition des organismes fait ressortir des traits caractéristiques et remarquablement constants au cours de l'année. C'est pourquoi il nous semble justifié d'en comparer les résultats et de les mettre en relation avec les caractéristiques écologiques du biotope.

Les recherches sur la répartition et les variations quantitatives de la microfaune ont été faites sur une dizaine de plages différentes de l'île de Sylt (fig. 1); partout la distribution des organismes est semblable. Une plage semi-stable devant la station biologique à List (« Litoralstation ») était particulièrement propre à des observations à longue échéance. C'est ici que tous les travaux microbiologiques ont été faits.

Cette plage, large de 30 mètres environ, s'étend entre un plateau sableux et les dunes. Sa moitié supérieure appartient au supralittoral L'amplitude des marées y est d'un mètre et demi. Le sédiment est un sable siliceux assez homogène avec un diamètre moyen des grains de 500 µ. Ni en direction horizontale, ni en verticale il n'y a de déviations considérables. D'autres facteurs, comme par exemple la température, la salinité, la quantité d'oxygène disponible et la concentration en matière organique montrent des gradients horizontaux et verticaux. Une subdivision de la plage en plusieurs zones devient alors possible (fig. 2).

Dans l'horizontale, on peut distinguer la plage basse avec l'horizon des sources, la plage moyenne jusqu'au niveau des HM moyennes, et la plage haute qui correspond au supralittoral. Tandis qu'à la plage basse le sédiment est toujours complètement imbibé d'eau, on peut distinguer dans le reste de la plage : la zone de résurgence de l'eau souterraine littorale, également imbibée continuellement, et, au-dessus, la zone de sable humide. La plage moyenne est régulièrement immergée, la plage haute ne l'est que rarement aux marées hautes. En été, les couches superficielles du sédiment de la plage haute, mais aussi celles de la plage moyenne, peuvent se dessécher considérablement. Les variations annuelles de la température augmentent de la plage basse à la plage haute et de la profondeur à la surface. Dans les parties basses et moyennes de la plage, la salinité de l'eau interstitielle correspond à celle de l'eau de mer; au contraire, il y a de fortes variations dans l'eau souterraine et dans la zone de sable humide de la plage haute. Dans la zone de sable humide, la teneur en oxygène (mesurée par polarographie) est plus élevée dans la profondeur qu'à la surface; les valeurs tombent un peu dans l'eau souterraine. La concentration en matière organique s'accroît fortement de la surface vers le plan d'eau souterraine.

Aux différentes époques de l'année, des sondages ont été effectués de l'horizon des sources au pied des dunes, perpendiculairement à la ligne du rivage. Pour les investigations microbiologiques des échantilons de 10 cm^3 de sable furent utilisés; ils furent prélevés du sédiment à l'aide d'une seringue en plastique découpé. De chaque sondage, l'échantillon le plus haut provient de la surface; les autres se suivent de quinze en quinze centimètres jusqu'au-dessous du niveau de l'eau souterraine.

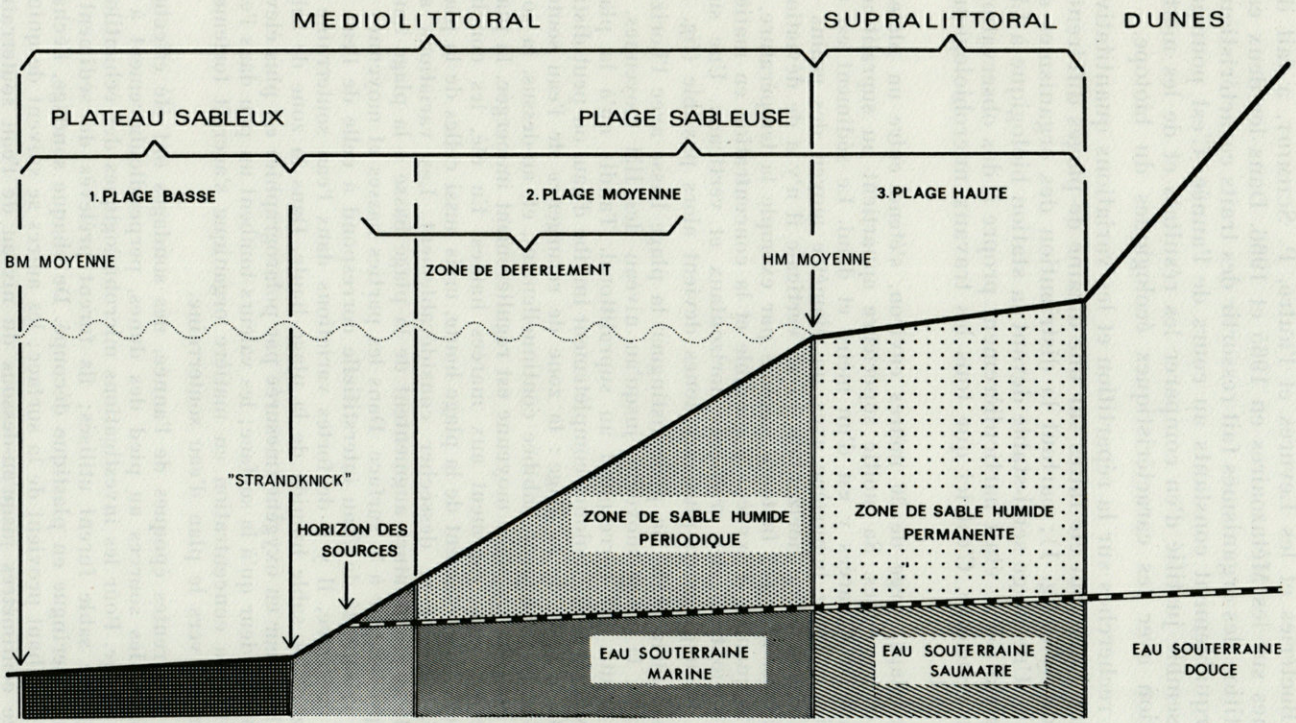


FIG. 2. — Schéma général d'une plage à marées de l'île de Sylt.

Le sable fut secoué 10 minutes en milieu stérile dans de petits flacons avec de la verroterie et 100 ml d'eau de mer. Un ml de cette suspension secouée fut dilué et le nombre de Bactéries déterminé par numération indirecte avec des milieux de culture (2216 E, d'après ZOBELL). Pour indiquer les Levures, 10 ml de la suspension furent passés à travers des membranes filtrantes; ensuite celles-ci furent déposées sur un milieu de culture spécifique d'après MEYERS *et al.* (1967).

Pour l'étude de la microfaune, des colonnes de sédiments continues de la surface au niveau de l'eau souterraine furent obtenues à l'aide de petits tubes de verre. Avec un carottier ouvrable, des couches encore plus profondes furent atteintes. Chaque échantillon comprend 10 cm en verticale; le volume est de 50 cm^3. L'extraction de la faune interstitielle fut accomplie avec la glace d'eau de mer suivant la méthode d'UHLIG (figs. 3 et 4). Les animaux furent dénombrés au binoculaire.

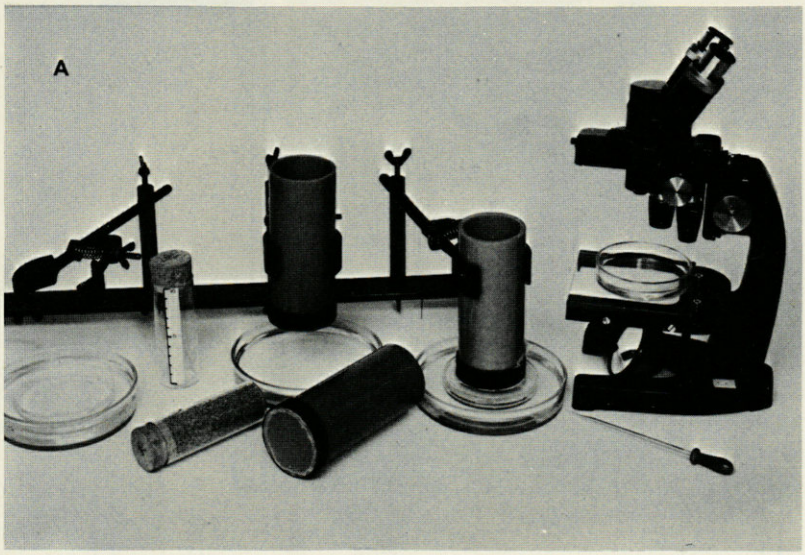


FIG. 3. — Appareil pour l'extraction de la microfaune (modifié par Uhlig).

Regardons d'abord la quantité, la distribution et le développement saisonnier de la flore à Bactéries et à Levures dans la plage examinée. Les nombres de germes varient entre 20 000 par cm^3 de sédiment frais (correspondant à 14 000 par gramme de sédiment desséché) et 14 millions par cm^3 (correspondant à 9,8 millions par gramme). Les Levures sont beaucoup plus rares : presqu'un quart des échantillons n'en contient aucune et il n'y en a que peu qui contiennent jusqu'à 200 germes par cm^3 (140 par gramme). En moyenne, 1 cm^3 (1 gramme) de sable contient 700 000 (490 000) Bactéries et 10 (7) Levures.

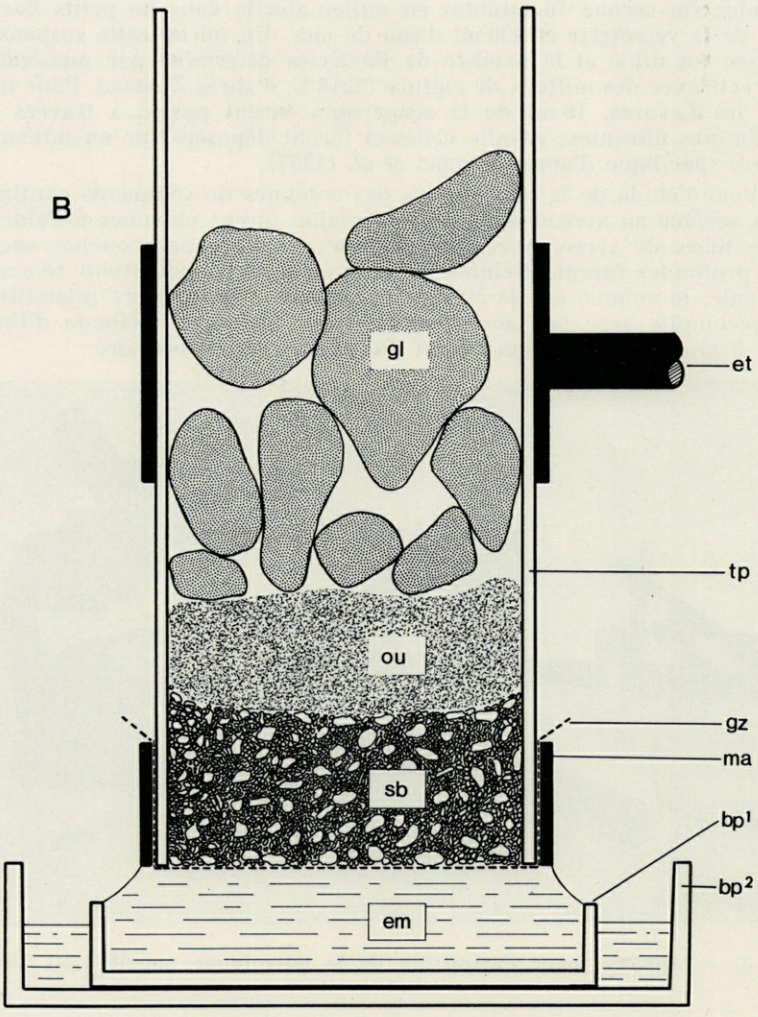


Fig. 4. — Coupe schématique à travers l'appareil; bp¹ : petite boîte de Petri; bp² : grande boîte de Petri; em : eau de mer; et : étau; gl : glace d'eau de mer; gz : gaze de nylon fine; ma : manchette en caoutchouc; ou : ouate; sb : sable; tp : tube en plastique.

Regardons la distribution horizontale et verticale des Bactéries et des Levures dans la plage (fig. 5). Il s'agit de valeurs moyennes de 5 ou respectivement 6 prélèvements dans les mois de novembre 1966 et mars, mai, août, octobre et décembre 1967. La partie supérieure de la figure montre le nombre moyen de germes par cm^3

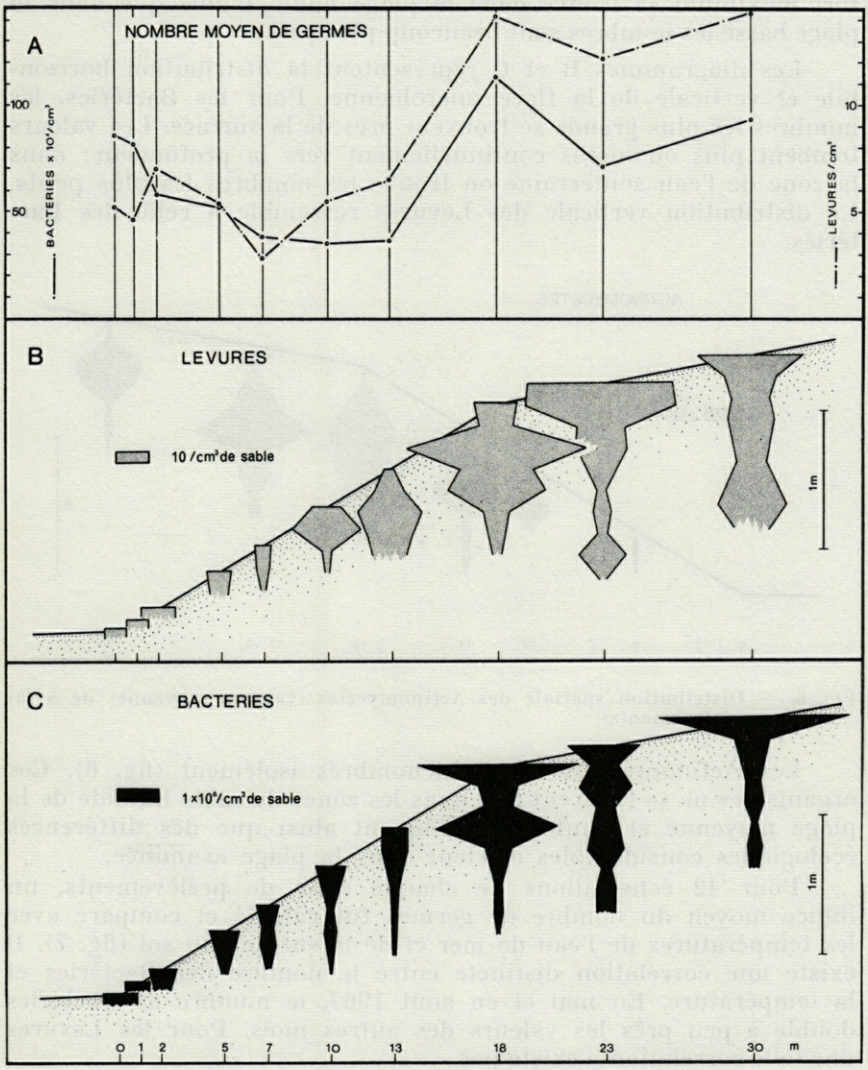


FIG. 5. — A. Nombre moyen de germes par cm3, calculé pour la totalité des échantillons gagnés au cours de l'année aux différents endroits de sondages. B. Distribution spatiale des Levures (valeurs moyennes de 5 (6) prélèvements). C. Distribution spatiale des Bactéries (valeurs moyennes de 5 (6) prélèvements).

pour des sondages divers à travers la plage. Il est évident qu'un fort maximum se trouve dans la plage haute tandis que dans la plage basse les nombres sont beaucoup plus petits.

Les diagrammes B et C représentent la distribution horizontale et verticale de la flore microbienne. Pour les Bactéries, les nombres les plus grands se trouvent près de la surface. Les valeurs tombent plus ou moins continuellement vers la profondeur; dans la zone de l'eau souterraine on trouve les nombres les plus petits. La distribution verticale des Levures ressemble à celle des Bactéries.

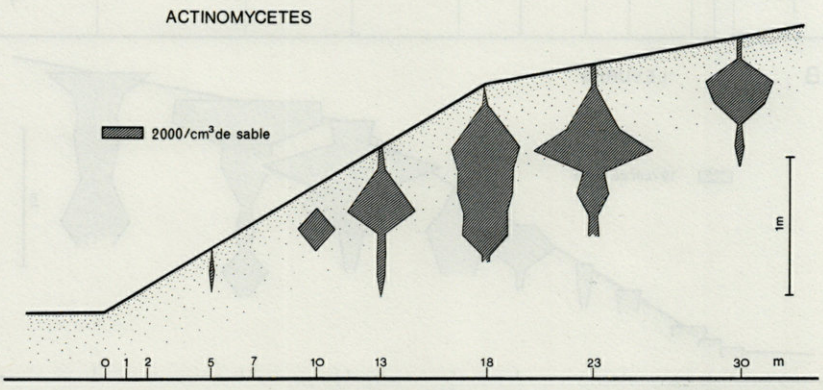


Fig. 6. — Distribution spatiale des Actinomycètes (valeurs moyennes de 5 (6) prélèvements).

Les Actinomycètes furent dénombrés isolément (fig. 6). Ces organismes ne se trouvent que dans les zones de sable humide de la plage moyenne et haute. Ils indiquent ainsi que des différences écologiques considérables existent dans la plage examinée.

Pour 42 échantillons de chaque série de prélèvements, un indice moyen du nombre de germes fut calculé et comparé avec les températures de l'eau de mer et de la surface du sol (fig. 7). Il existe une corrélation distincte entre le nombre des Bactéries et la température. En mai et en août 1967, le nombre de Bactéries double à peu près les valeurs des autres mois. Pour les Levures une telle corrélation n'existe pas.

Quant aux Métazoaires, la plage en question renferme un grand nombre d'espèces et une densité de peuplement élevée en comparaison avec les autres plages. Les différentes espèces montrent une zonation parallèle à la ligne de rivage. Localement plus de 2 000 animaux par 50 cm³ furent comptés; les valeurs les plus basses sont de 5 ou moins d'animaux dans la même quantité de sédiment.

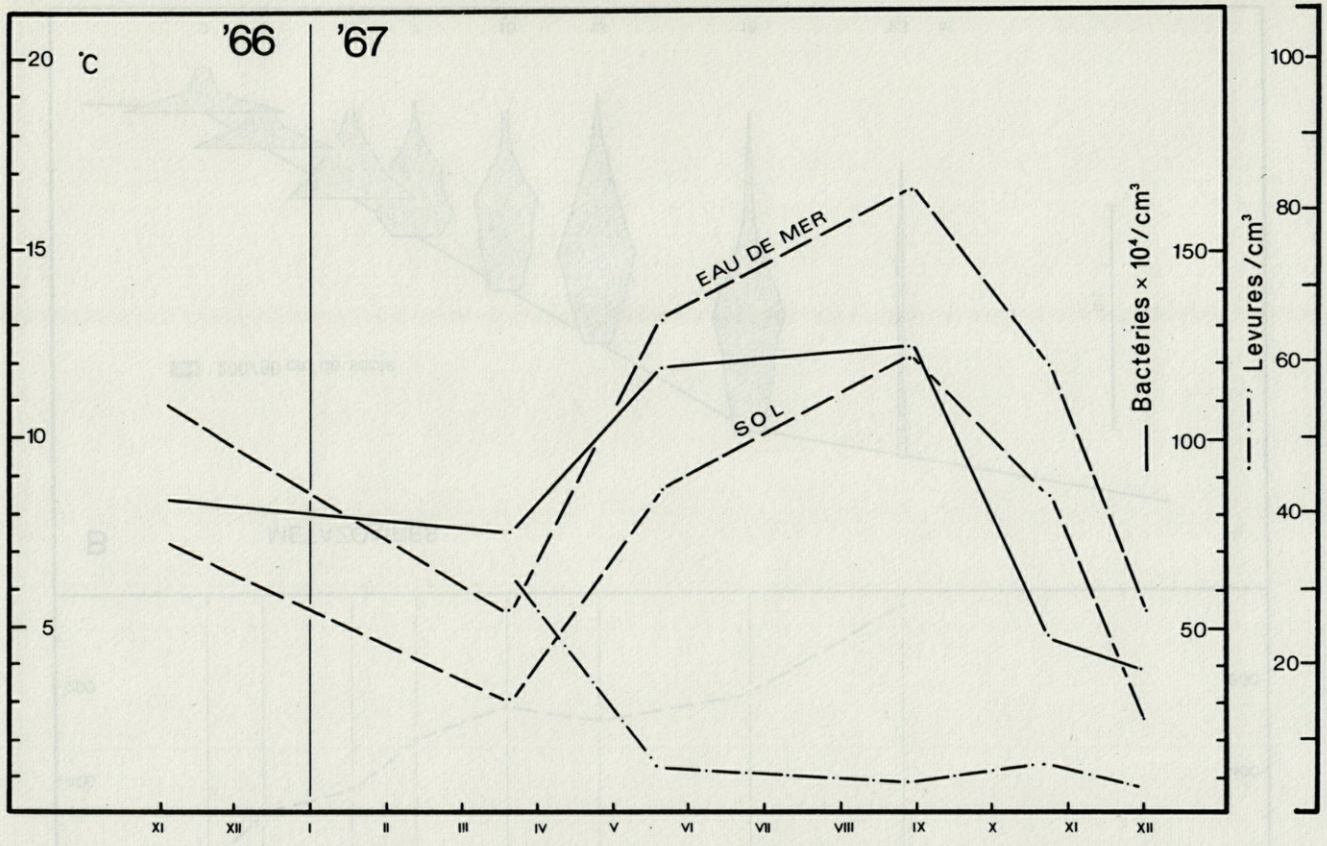


FIG. 7. — Développement saisonnier des populations en Bactéries et en Levures dans la plage.

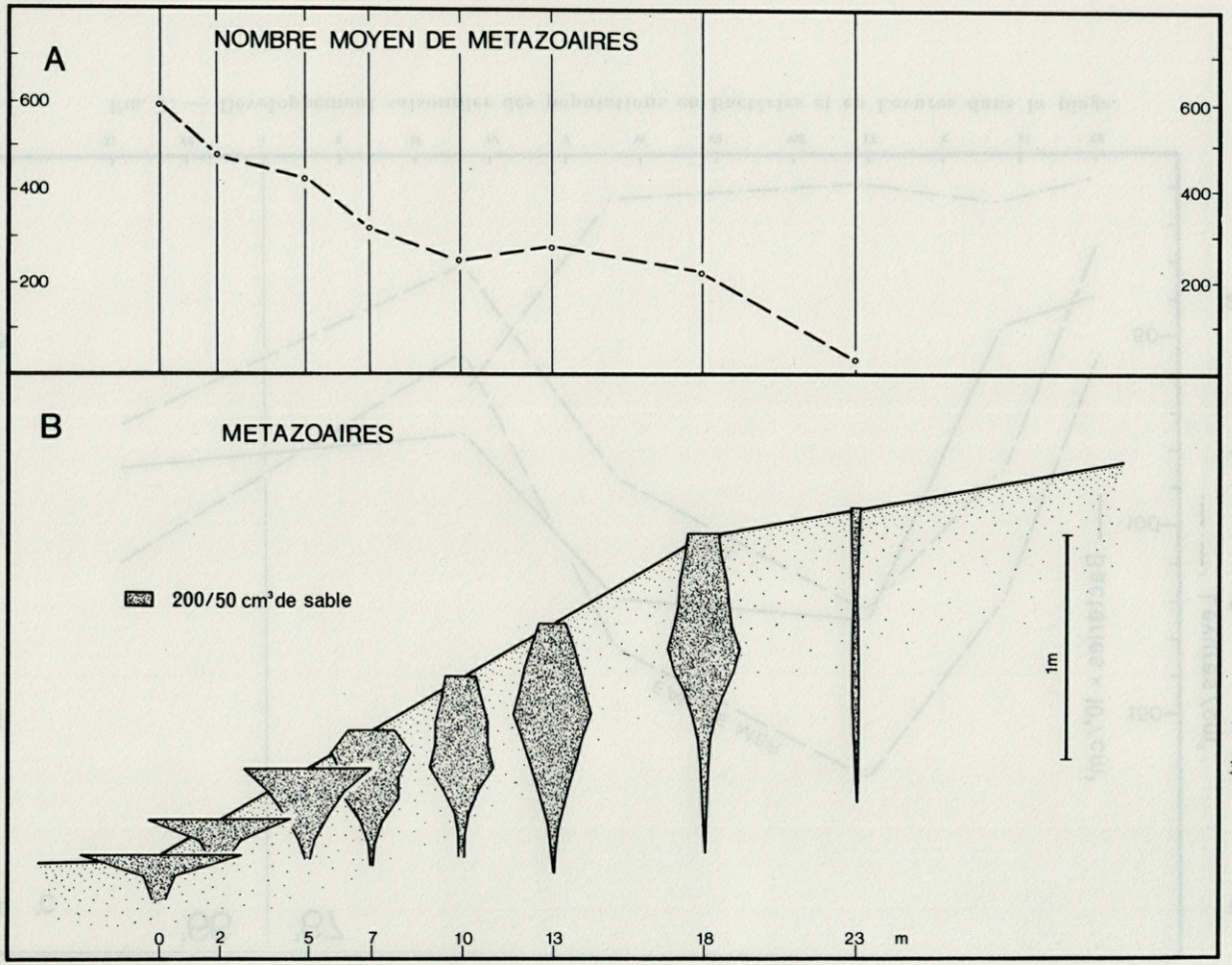


FIG. 8. — A. Nombre moyen de Métazoaires par 50 cm³, calculé pour la totalité des échantillons recueillis au cours de l'année aux différents endroits de sondages. B. Distribution spatiale des Métazoaires (valeurs moyennes de 9 prélèvements).

Comme chez les Bactéries la distribution spatiale de la faune interstitielle fait ressortir des régularités caractéristiques. Il s'agit ici des nombres moyens de 9 prélèvements en 1965 et 1966, dont les temps correspondent à peu près à ceux pour les Bactéries (fig. 8). Dans l'horizontale, le nombre moyen de tous les animaux d'un sondage (par 50 cm^3 de sédiment) diminue continuellement de la plage basse à la plage haute. En verticale, la distribution ressemble beaucoup à celle de la flore microbienne. A la plage basse, les valeurs les plus grandes se trouvent à la surface; plus haut, le maximum se déplace graduellement dans des couches plus profondes. A 23 mètres, il n'y a pas de maximum distinct. A 30 mètres, il n'y a que des prélèvements irréguliers; le nombre des animaux y est aussi petit qu'à 23 mètres. Comme pour la flore microbienne, la diminution vers le plan de l'eau souterraine est frappante. Ce fait est élucidé par une comparaison entre les densités moyennes des individus dans la zone de sable humide et dans la zone de l'eau souterraine. A l'extrême, les valeurs respectives sont : 399 animaux dans la zone de sable humide (23 échantillons) et 14 animaux dans l'eau souterraine (4 échantillons), toujours par 50 cm^3 de sédiment.

Dans le cours de l'année, on trouve une corrélation entre la densité de peuplement et la température moyenne de l'eau de mer (fig. 9). La courbe de la température est suivie par celle de la densité de peuplement à quelque distance, c'est-à-dire la densité de peuplement atteint son maximum en automne quand la température de l'eau s'abaisse déjà, tandis que le minimum est atteint au printemps quand la température s'élève de nouveau. Dans une autre plage le maximum fut observé en été.

Nous avons regardé jusqu'ici la microfaune et la microflore en totalité. Comme déjà mentionné on trouve dans la plage des gradients forts dans les facteurs écologiques. Des différences semblables se trouvent dans la composition de la faune. Les différentes espèces habitent des zones définies en horizontale et en verticale qui sont parallèles à la ligne de rivage. Ils se suivent dans un ordre régulier de l'infralittoral au supralittoral (fig. 10). Des 3 espèces représentées, *Ophelia rathkei* McIntosh (Polychaeta) habite la plage basse et les zones voisines du plateau sableux, le Tardigrade *Stygarctus bradypus* Schulz se trouve dans la zone de sable humide de la plage moyenne et haute, tandis qu'un Acarien pas encore identifié est limité à la zone de sable humide de la plage haute. Il n'y a pas encore été possible d'analyser la distribution des espèces individuelles de la flore microbienne. Pourtant, quelques groupes systématiques, comme par exemple les Actinomycètes, montrent une distribution limitée dans la plage semblable à celle des Métazoaires.

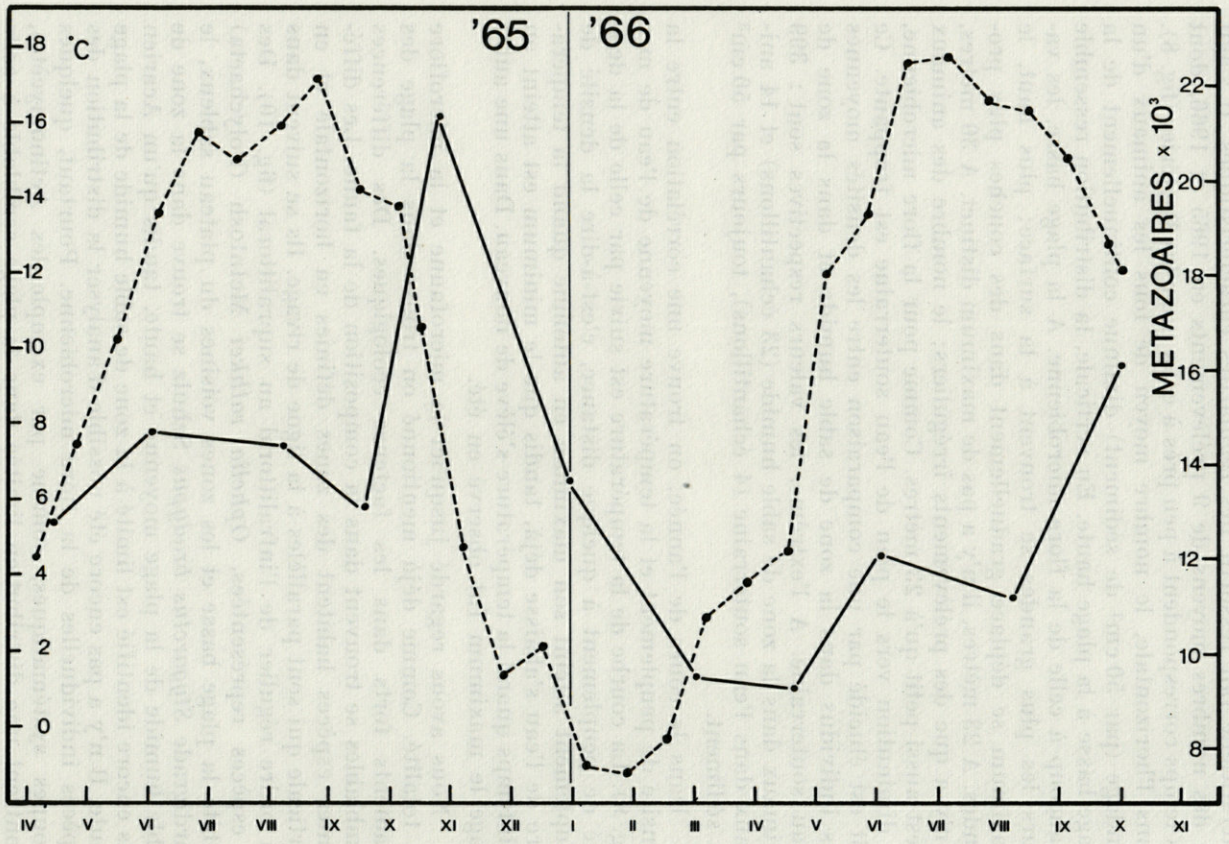


FIG. 9. — Développement saisonnier des populations en Métazoaires dans la plage.

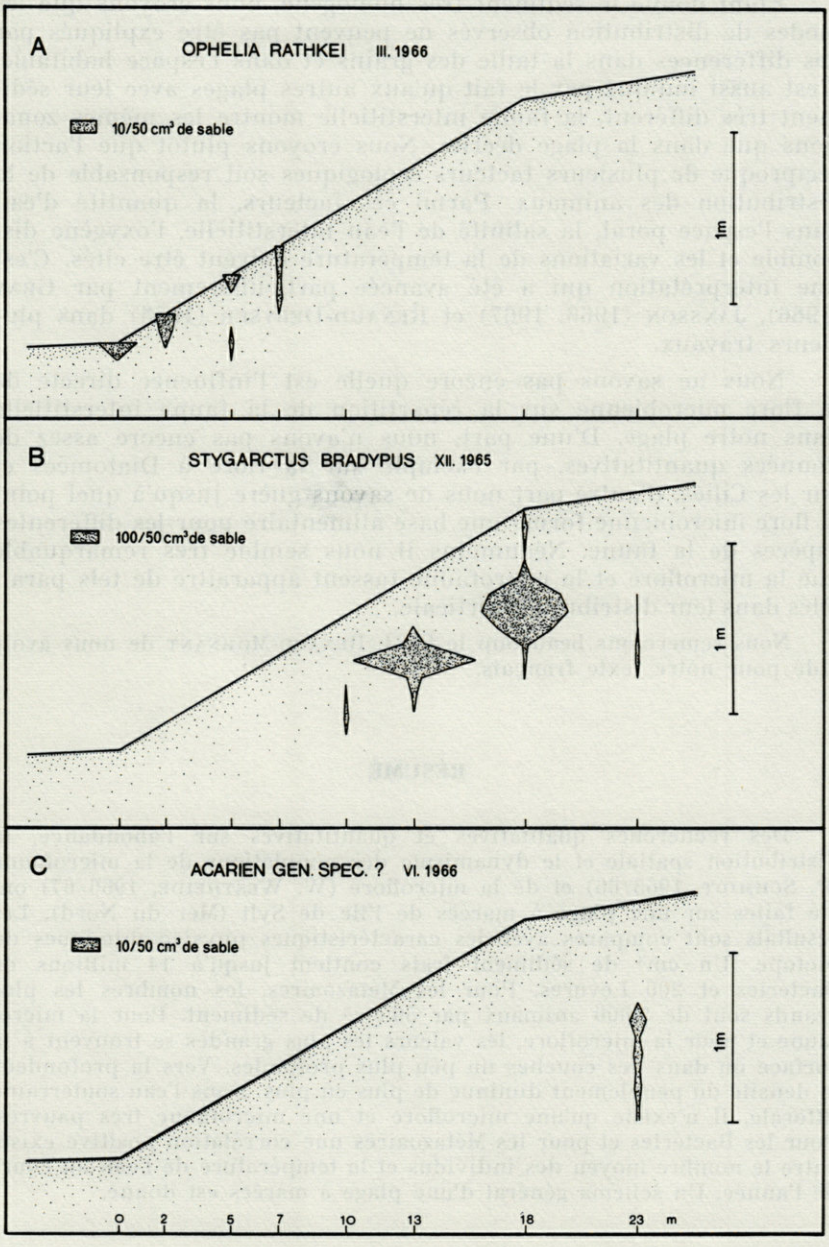


FIG. 10. — Distribution spatiale de 3 espèces de Métazoaires.

Etant donné le sédiment très homogène, nous croyons que les modes de distribution observés ne peuvent pas être expliqués par des différences dans la taille des grains et dans l'espace habitable. C'est aussi indiqué par le fait qu'aux autres plages avec leur sédiment très différent, la faune interstitielle montre les mêmes zonations que dans la plage décrite. Nous croyons plutôt que l'action réciproque de plusieurs facteurs écologiques soit responsable de la distribution des animaux. Parmi ces facteurs, la quantité d'eau dans l'espace poral, la salinité de l'eau interstitielle, l'oxygène disponible et les variations de la température doivent être cités. C'est une interprétation qui a été avancée particulièrement par GRAY (1966), JANSSON (1966, 1967) et RENAUD-DEBYSER (1963) dans plusieurs travaux.

Nous ne savons pas encore quelle est l'influence directe de la flore microbienne sur la répartition de la faune interstitielle dans notre plage. D'une part, nous n'avons pas encore assez de données quantitatives, par exemple sur la flore à Diatomées et sur les Ciliés, d'autre part nous ne savons guère jusqu'à quel point la flore microbienne forme une base alimentaire pour les différentes espèces de la faune. Néanmoins il nous semble très remarquable que la microflore et la microfaune fassent apparaître de tels parallèles dans leur distribution verticale.

Nous remercions beaucoup le Dr J. RENAUD-MORNANT de nous avoir aidé pour notre texte français.

RÉSUMÉ

Des recherches qualitatives et quantitatives sur l'abondance, la distribution spatiale et le dynamisme des populations de la microfaune (P. SCHMIDT, 1965/66) et de la microflore (W. WESTHEIDE, 1966/67) ont été faites sur une plage à marées de l'île de Sylt (Mer du Nord). Les résultats sont comparés avec les caractéristiques physico-chimiques du biotope. Un cm^3 de sédiment frais contient jusqu'à 14 millions de Bactéries et 200 Levures. Pour les Métazoaires, les nombres les plus grands sont de 2 000 animaux par 50 cm^3 de sédiment. Pour la microfaune et pour la microflore, les valeurs les plus grandes se trouvent à la surface ou dans des couches un peu plus profondes. Vers la profondeur la densité du peuplement diminue de plus en plus. Dans l'eau souterraine littorale, il n'existe qu'une microflore et une microfaune très pauvres. Pour les Bactéries et pour les Métazoaires une corrélation positive existe entre le nombre moyen des individus et la température de l'eau au cours de l'année. Un schéma général d'une plage à marées est donné.

BIBLIOGRAPHIE

GRAY, J.S., 1966. Factors controlling the localizations of populations of *Protodrilus symbioticus* Giard. *J. Anim. Ecol.*, **35** : 435-442.

JANSSON, B.O., 1966. On the ecology of *Derocheilocaris remanei* Delamare and Chappuis (Crustacea, Mystacocarida). *Vie Milieu*, Ser. A, **17** : 143-186.

JANSSON, B.O., 1967. Quantitative and experimental studies of the interstitial fauna in four Swedish sandy beaches. *Ophelia*, **5** : 1-72.

MEYERS, S.P., D.G. AHEARN, W. GUNKEL and F.J. ROTH jr., 1967. Yeasts from the North Sea. *Mar. Biol.*, **1** : 118-123.

RENAUD-DEBYSER, J., 1963. Recherches écologiques sur la faune interstitielle des sables. Bassin d'Arcachon, île de Bimini, Bahamas. *Vie Milieu*, Suppl. **15** : 1-157.

SCHMIDT, P., 1968. Die quantitative Verteilung und Populationsdynamik des Mesopsammons am Gezeiten-Sandstrand der Nordseeinsel Sylt. *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, **53**, 723-779.

WESTHEIDE, W., 1968. Zur quantitativen Verteilung von Bakterien und Hefen in einem Gezeitenstrand der Nordseeküste. *Mar. Biol.*, **1** : 336-347.

DISCUSSION

de la communication de M. SCHMIDT

BODIN. — Avez-vous des résultats concernant la zonation verticale et horizontale des Copépodes Harpacticoïdes ?

SCHMIDT. — Nous n'avons étudié les Copépodes Harpacticoïdes qu'en totalité. Ils sont très nombreux dans les plateaux sableux et dans la plage basse. Dans la plage moyenne ils se trouvent particulièrement dans les couches assez profondes de la zone à sable humide. Dans la plage haute ils sont très rares, mais on y trouve des espèces typiques qui sont absentes dans les autres zones de la plage.

Mme PLANTE-CUNY. — Vous avez dit que vous n'aviez pas étudié les Diatomées et les Ciliés. Dans l'avenir ce sujet sera-t-il abordé ? Quels sont les premiers résultats éventuels ?

SCHMIDT. — Il n'y a guère de Diatomées vivantes dans les plages moyennes et hautes.

Les Diatomées vivantes sont restreintes au plateau sableux et aux couches superficielles de la plage basse. Leurs nombres sont très grands en été et beaucoup plus petits en hiver. Nous n'avons pas de dates exactes. Les Ciliés sont étudiés maintenant par M. HARTOG (Göttingen);

ses résultats préliminaires indiquent des zonations très nettes et des densités de peuplement très élevées.

D'HOND. — A propos des Métazoaires, vous nous avez déclaré avoir constaté un étagement précis des espèces dans la zone intercotidale de Sylt. Je désirerais savoir si, dans le cas particulier des Gastrotriches, il existe également une zonation nette des espèces.

SCHMIDT. — Oui, la zonation des Gastrotriches est même particulièrement remarquable, les résultats pour 25 espèces environ seront publiés plus tard en coopération avec le Dr GERTRANT TEUCHERT.

GRAY. — Have you taken more than one sample at the same level because you suspected the distribution of species if not numbers of bacteria may vary horizontally and not influence the distribution of the animals ?

SCHMIDT. — Because of limited technical facilities it was not possible to work up simultaneously more than one sample at the same level. The investigations of March, May, August, October, November and December, however, gave results which are largely uniform and therefore we believe that there is a more or less defined vertical and also horizontal distribution pattern of bacteria all over the year, but local deviation cannot be excluded.

LEWIN. — Avez-vous pu faire une distinction entre les Bactéries marines, celles d'eau douce et les terrestres dans les sédiments des différentes zones ?

SCHMIDT. — Nous avons fait des expériences pour distinguer entre les Bactéries marines et les Bactéries terrestres avec des milieux de culture 2216 E préparés une fois avec l'eau de mer, l'autre fois avec l'eau douce. Les résultats étaient peu satisfaisants.

PERSOONE. — La corrélation entre le nombre de germes et la température ne serait-elle pas plutôt indirecte et due davantage à un abaissement ou un accroissement de la quantité de matière organique ?

SCHMIDT. — Jusqu'ici des différences saisonnières dans la concentration en matière organique n'ont pas été constatées pour la plage examinée. En outre les prélèvements montrent qu'une corrélation entre la matière organique et le nombre de germes n'existe pas. On trouve même les nombres de Bactéries les plus élevés à la surface du sédiment où il n'y a que peu de détritus.

FIN DU VOLUME I

IMPRIMERIE LOUIS-JEAN 05 - GAP

Le Directeur de la publication : P. DRACH

Dépôt légal N° 4 523 — Date de parution : Juin 1971 — N° d'impression 150-1971